

# LEHRBUCH DER ENTWICKLUNG DES MENSCHEN

VON

DR. ALFRED FISCHEL

O. PROFESSOR DER EMBRYOLOGIE  
UND VORSTAND DES EMBRYOLOGISCHEN INSTITUTES  
DER WIENER UNIVERSITÄT

MIT 668 Z. T. FARBIGEN ABBILDUNGEN



WIEN UND BERLIN  
VERLAG VON JULIUS SPRINGER  
1929

ISBN 978-3-7091-5651-3    ISBN 978-3-7091-5685-8 (eBook)  
DOI 10.1007/978-3-7091-5685-8

ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG  
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN.  
COPYRIGHT 1929 BY JULIUS SPRINGER IN BERLIN.  
Softcover reprint of the hardcover 1st edition 1929

# Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung . . . . .	1
Forschungsrichtungen . . . . .	1
Betrachtungsweisen . . . . .	4
Hauptphasen der Entwicklung . . . . .	4
Geschichte der Entwicklungslehre . . . . .	6

## Erster Teil.

### **Vor- und Keimentwicklung. Prinzipien der Organentwicklung. Die Ausbildung der embryonalen Hüllen und der Körperform.**

Die Geschlechtszellen . . . . .	19
Die Entwicklung der Eizelle, die Oogenese . . . . .	19
Die Bedeutung der Polzellen . . . . .	29
Beziehungen zwischen Eireifung und Befruchtung . . . . .	29
Das reife Ei . . . . .	29
Die Eihüllen . . . . .	31
Die menschliche Eizelle . . . . .	33
Rückbildung von Eizellen . . . . .	34
Ovulation, Menstruation, Corpus luteum . . . . .	35
Die Entwicklung der Samenzelle, die Spermiogenese, Spermiocytogenese . . . . .	37
Die Samenzelle . . . . .	41
Der Samen (Sperma) . . . . .	43
Atypische Samenzellen . . . . .	44
Die Beweglichkeit der Samenzellen . . . . .	45
Die Lebensdauer der reifen Geschlechtszellen . . . . .	46
Die Befruchtung . . . . .	47
Das Wesen der Befruchtung . . . . .	53
a) Die Befruchtung als Entwicklungsanregung . . . . .	53
b) Die Befruchtung als Grundlage der Vererbung . . . . .	54
Die Mono- und Polyspermie . . . . .	57
Funktionelle Anpassung der Geschlechtszellen an den Befruchtungsvorgang . . . . .	59
Physikalisch-Chemisches über Eireifung und Befruchtung . . . . .	60
Über die Ergebnisse einiger Befruchtungsversuche . . . . .	63
Die Befruchtung beim Menschen . . . . .	64
Befruchtungshindernisse . . . . .	67
Die Furchung . . . . .	67
Morphologie der Furchung . . . . .	67
Furchungsregeln und Furchungsursachen . . . . .	75
Beginn und Ende der Furchung . . . . .	77
Bestimmung und Bedeutung der ersten Furchungsebenen . . . . .	79
Die Potenz der Furchungs- und Gewebszellen. Das Determinationsproblem . . . . .	81
Die Entwicklung der Keimblätter . . . . .	90
Die Entwicklung der Keimblätter bei dem Akranier <i>Amphioxus lanceolatus</i> . Die Archigastrula . . . . .	91
Die Keimblätterentwicklung bei den kranioten Wirbeltieren . . . . .	96
Die Amphigastrula, der Amphibientypus der Gastrulation . . . . .	97
Die Disco- und Epigastrula . . . . .	101
Die Discogastrula. Der Selachiertypus der Gastrulation . . . . .	102
Die Epigastrula. Der Amniotentypus der Gastrulation . . . . .	104
a) Reptilien . . . . .	104
b) Vögel . . . . .	108
c) Säugetiere . . . . .	116
d) Die Keimblätterbildung beim Menschen . . . . .	122
e) Finale und phylogenetische Deutung der Keimblattbildung bei Säugetieren . . . . .	125

	Seite
Grundzüge der Gastrulation und Cölomation . . . . .	127
Urmundschluß, Längenwachstum und Differenzierungsrichtung des Keimes . . . . .	129
Ursachen der Gastrulation . . . . .	133
Die ersten Differenzierungsvorgänge am mittleren Keimblatt . . . . .	135
Die Leistungen der Keimblätter . . . . .	143
Die Potenzen der Keimblätter . . . . .	145
Eineiige Zwillinge und Mehrlinge. Doppel- und Mehrfachbildungen . . . . .	150
a) Formale Genese . . . . .	151
b) Kausale Genese . . . . .	165
Die Organ-Determinierung innerhalb der Keimblätter . . . . .	166
Ursachen der Entstehung der Organanlagen . . . . .	172
Mittel und Arten der Ausbildung der Organe . . . . .	178
Wachstum und Funktion der Organe . . . . .	188
Verschiedenheiten in der zeitlichen und in der symmetrischen Ausbildung der Organe . . . . .	189
Die Abschnürung des embryonalen Körpers vom Dottersacke . . . . .	190
Die embryonalen Hüllen und Anhangsorgane . . . . .	196
Die embryonalen Hüllen der Sauropsiden . . . . .	197
Die Anlage der Fruchthüllen der Säugetiere und des Menschen . . . . .	201
Junge menschliche Embryonen und ihre Hüllen . . . . .	204
Die Wanderung des Eies durch den Eileiter und seine Einnistung in der Schleimhaut der Gebärmutter . . . . .	215
Die Placentation . . . . .	216
a) Formen der Placentation . . . . .	216
b) Physiologie der Placentation . . . . .	223
Die Placentation beim Menschen . . . . .	221
a) Die Bildung der Decidua . . . . .	223
b) Die Bildung der Trophoblastschale, des Chorion und der Chorionzotten . . . . .	229
Der Fruchtkuchen, die Placenta des Menschen . . . . .	236
Die Morphologie der Placenta . . . . .	236
Die Funktion der Placenta. . . . .	240
Wachstum der Placenta . . . . .	242
Sitz der Placenta . . . . .	242
Die Ablösung der Placenta. . . . .	242
Die Nachgeburt . . . . .	243
Die reife Placenta . . . . .	243
Das Chorion . . . . .	245
Das Amnion . . . . .	245
Der Fruchtsack . . . . .	247
Das Nabelbläschen, Vesicula umbilicalis . . . . .	248
Der Nabelstrang, Funiculus umbilicalis . . . . .	251
Eihüllen und Placenta bei Mehrlings- und Mehrfachbildungen . . . . .	256
Veränderungen im Bereiche der Uterusmuskulatur, der Cervixschleimhaut, des Eileiters, der Scheide und anderer Organe während der Schwangerschaft . . . . .	258
Die Ausbildung der Körperform menschlicher Keime . . . . .	259
Messung und Altersbestimmung der Embryonen . . . . .	270

## Zweiter Teil.

### Die Entwicklung der Organe.

Die Entwicklung der Organe des inneren Keimblattes . . . . .	276
Die Ausbildung des Darmrohres . . . . .	276
Die Ausbildung der primären Mundhöhle und der Mundöffnung . . . . .	287
Die Sonderung der Lippen und Kiefer . . . . .	290
Die Entwicklung der Zähne . . . . .	292
a) Die Entwicklung der Milchzähne . . . . .	292
b) Die Entwicklung der bleibenden Zähne . . . . .	303
Die Entwicklung der Zunge . . . . .	307
Die Entwicklung der Drüsen der Mundhöhle . . . . .	311
Die Entwicklung der Adenohipophyse . . . . .	315
Die Entwicklung der Schilddrüse . . . . .	319
Die Entwicklung des lymphoepithelialen Schlundringes . . . . .	321

	Seite
Schlunddarm, Schlundtaschen, Kiemenbogen, Kiemenfurchen und Halsbucht . . .	322
Die Differenzierung der Schlundtaschen. Die branchiogenen Organe . . . . .	332
Die Entwicklung der Speiseröhre . . . . .	333
Die Entwicklung des Magens . . . . .	336
Das Duodenum und die primäre Darmschleife . . . . .	338
Der Enddarm und die Bildung des Afteres . . . . .	344
Caecum und Processus vermiformis . . . . .	347
Längenverhältnisse des embryonalen Darmes . . . . .	348
Der Darminhalt . . . . .	349
Die Differenzierung der Darmwand . . . . .	349
Die Entwicklung der Leber . . . . .	352
Die Entwicklung der Bauchspeicheldrüse . . . . .	361
Die Entwicklung des Kehlkopfes, der Luftröhre und der Lungen . . . . .	368
Der Kehlkopf . . . . .	371
Die Luftröhre . . . . .	374
Die Lungen . . . . .	375
Die Entwicklung der Mesenterien . . . . .	382
Die Organe des äußeren Keimblattes . . . . .	393
Die Entwicklung des Nervensystems . . . . .	394
1. Die Entwicklung des cerebrospondylalen Nervensystems . . . . .	394
Die Anlage des zentralen Nervensystems . . . . .	394
Der Verschluss der Neuropori . . . . .	396
Die Gliederung des Nervenrohres . . . . .	397
Die Ausbildung der histologischen Struktur und der äußeren Form des Rückenmarkes . . . . .	402
Längenausdehnung des Rückenmarkes . . . . .	408
Die Entwicklung des Gehirnes . . . . .	411
Die Entwicklung des Nachhirnes . . . . .	413
Die Entwicklung des sekundären Hinterhirnes . . . . .	416
Die Entwicklung des Mittelhirnes . . . . .	419
Die Entwicklung des Zwischenhirnes . . . . .	420
Die Ausbildung des Endhirnes . . . . .	426
Die Entwicklung des Corpus callosum, des Fornix cerebri, der Commissura anterior und des Cavum septi pellucidi . . . . .	434
Die Entwicklung der Furchen und Windungen der Großhirnhemisphären . . . . .	438
Die Bildung des Riechlappens . . . . .	439
Die Hirnkammern, Ventriculi cerebri . . . . .	440
Neuromerie . . . . .	442
Die Entwicklung der Häute des Gehirnes und Rückenmarkes . . . . .	444
Die Entwicklung der Hirn- und Rückenmarksnerven . . . . .	446
Die Rückenmarksnerven . . . . .	449
Die Hirnnerven . . . . .	452
2. Die Entwicklung des autonomen Nervensystems . . . . .	458
Der Sympathicus . . . . .	458
Nebenorgane oder Paraganglien des Sympathicus . . . . .	460
Der Parasympathicus . . . . .	462
3. Die Wanderung der Nervenzellen, das Wachstum und die Histogenese der Nervenfasern . . . . .	462
Die Sinnesorgane . . . . .	466
Die Entwicklung des Auges . . . . .	467
Die Entwicklung des Augenbeckens . . . . .	467
Die Differenzierung der Wände des Augenbeckens . . . . .	476
Die Entwicklung des Glaskörpers . . . . .	479
Die Entwicklung der Linse . . . . .	482
Die Differenzierung der mesodermalen Hüllen des Augenbeckens . . . . .	485
Die Entwicklung des Sehnerven . . . . .	489
Die Entwicklung der Augenlider und der Bindehaut . . . . .	490
Die Ausbildung des Tränenapparates . . . . .	492
Die Entwicklung der Augenmuskeln . . . . .	494
Das Wachstum des Auges . . . . .	494
Entwicklungsmechanik des Auges . . . . .	495
Die Entwicklung des Geruchsorganes, der Nase, der Mundhöhle und des Gesichtes . . . . .	500
Die Entwicklung des Riechsackes . . . . .	500
Die Ausbildung der äußeren Nase . . . . .	503

	Seite
Die Ausbildung des Gesichtes . . . . .	507
Die Entwicklung der sekundären Nasenhöhlen, der sekundären Mundhöhle und des Gaumens . . . . .	512
Das JACOBSONSche Organ, Organon vomeronasale . . . . .	522
Die Entwicklung der Nasenmuschel . . . . .	523
Die Entwicklung der Nebenhöhlen der Nase . . . . .	524
Das postfetale Wachstum der Nasenhöhlen . . . . .	525
Die Ausbildung der Schleimhaut der Nasenhöhlen . . . . .	525
Die Knorpel- und Knochenbildung im Bereiche der Nase . . . . .	527
Entwicklungsmechanik des Geruchsorganes . . . . .	528
Die Entwicklung des Gehör- und Gleichgewichtsorganes . . . . .	529
Die Entwicklung der ektodermalen (epithelialen) Elemente des häutigen Labyrinthes . . . . .	529
Die Ganglien und Nerven des häutigen Labyrinthes . . . . .	536
Die Differenzierung des Epithels des häutigen Labyrinthes . . . . .	536
Die Differenzierung der mesodermalen Elemente des häutigen Labyrinthes . . . . .	538
Die Entwicklung des Mittelohres . . . . .	541
Die Entwicklung der Gehörknöchelchen . . . . .	543
Die Muskeln des Mittelohres . . . . .	547
Die Entwicklung des äußeren Ohres . . . . .	547
Die Entwicklung des äußeren Gehörganges . . . . .	547
Die Entwicklung des Trommelfelles . . . . .	548
Die Entwicklung der Ohrmuschel . . . . .	549
Die Lage des äußeren Ohres . . . . .	551
Entwicklungsmechanik des Labyrinthes . . . . .	551
Das Geschmacksorgan . . . . .	552
Die epibranchialen Sinnesorgane oder Sinnesplakoden . . . . .	553
Mesodermale oder mesenchymale Sinnesorgane . . . . .	553
Die Entwicklung der Haut und ihrer Anhangsorgane . . . . .	554
Die Epidermis . . . . .	554
Die Cutis . . . . .	555
Die Entwicklung der Haare . . . . .	560
a) Der Haarwechsel . . . . .	565
b) Die Haarströme und Haarwirbel . . . . .	566
Die Entwicklung der Hautdrüsen . . . . .	567
a) Die Schweißdrüsen . . . . .	568
b) Die Talgdrüsen . . . . .	569
c) Die Milchdrüse . . . . .	569
Rudimentäre Hautorgane . . . . .	573
Die Entwicklung der Nägel . . . . .	574
Die Organe des mittleren Keimblattes . . . . .	577
Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane . . . . .	578
Die Entwicklung der Niere und des Harnleiters . . . . .	578
Die Vorniere, Pronephros . . . . .	581
Die Urniere, Mesonephros . . . . .	585
Die Nachniere, Metanephros . . . . .	594
Die Entwicklung der Sammelröhren der Niere, des Nierenbeckens und des Ureters . . . . .	594
Die Differenzierung des metanephrogenen Gewebes . . . . .	601
Die Ausbildung des Markes und der Rinde der Niere . . . . .	605
Die Lage der Nachniere . . . . .	607
Der Beginn der Nierentätigkeit . . . . .	608
Ursächliche Beziehungen bei der Entwicklung der Nachniere . . . . .	609
Die Entwicklung der Geschlechtsorgane . . . . .	609
Die Entwicklung der Keimdrüsen . . . . .	610
Die Ausbildung der männlichen Keimdrüse . . . . .	614
Die Ausbildung des Eierstockes . . . . .	617
Die Ableitungswege der Keimdrüsen, die MÜLLERSchen Gänge . . . . .	619
Die Ausbildung der MÜLLERSchen Gänge beim Weibe . . . . .	625
Die Ausbildung der Wand der sekundären Tube . . . . .	629
Die Ausbildung der Wand des Uterus und der Vagina . . . . .	629
Das Wachstum des Uterus . . . . .	631
Die Rückbildung der MÜLLERSchen Gänge beim Manne . . . . .	632
Die Bänder der Keimdrüsen . . . . .	632
Die Entwicklung des Ligamentum rotundum uteri und des Gubernaculum testis . . . . .	633

	Seite
Die Lageänderungen der Keimdrüsen und ihrer Ausführungsgänge . . . . .	634
Die Aufteilung der Kloake . . . . .	638
Die Ausbildung der Harnblase . . . . .	641
Die Histogenese der Wand der Harnblase . . . . .	645
Die Gestalt und die Lage der Harnblase . . . . .	645
Die Entwicklung der caudalen Endabschnitte des Urnierenganges beim Manne . .	646
Die Sonderung der Harnblase von der primären Harnröhre . . . . .	646
Die Entwicklung der Prostatadrüsen . . . . .	647
Der Sinus urogenitalis . . . . .	648
Die Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane . . . . .	648
Die Ausbildung der weiblichen äußeren Geschlechtsorgane . . . . .	652
Die Ausbildung der männlichen äußeren Geschlechtsorgane . . . . .	654
Zeitliche und formale Unterschiede bei der Entwicklung der äußeren Geschlechts- organe . . . . .	656
Die Entwicklung des Praeputium penis und clitoridis . . . . .	656
Die Ausbildung der Schwellkörper . . . . .	658
Die Drüsen des Sinus urogenitalis . . . . .	659
Die Entwicklung des Dammes . . . . .	661
Geschlechtschromosomen und Geschlechtsbestimmung . . . . .	661
Die Entwicklung der Nebenniere . . . . .	665
Die Entwicklung der Milz . . . . .	669
Die Entwicklung der Zellen und Organe des Gefäßsystems . . . . .	671
Die Entwicklung der Blut- und Lymphzellen, sowie der Endothelzellen der Gefäße	671
Die roten Blutkörperchen . . . . .	675
Die weißen Blutzellen . . . . .	676
Die Entwicklung des Herzens . . . . .	677
Die Bildung des Herzschlauches . . . . .	677
Die Krümmungen und Umlagerungen des Herzschlauches . . . . .	681
Die Sonderung und Ausbildung der beiden Herzhälften . . . . .	686
Die Entwicklung der Vorkammern . . . . .	686
Die Ausbildung der Kammern . . . . .	692
Die Entwicklung des Septum bulbi und des Septum aortopulmonale . . . . .	694
Die Bildung der Valvulae semilunares . . . . .	696
Die Ausbildung der Wandmuskulatur des Herzens und der Atrioventrikular- klappen . . . . .	698
Die Größenzunahme des Herzens . . . . .	699
Lageveränderungen des Herzens . . . . .	699
Das Perikard . . . . .	699
Entwicklungsmechanik des Herzens . . . . .	700
Die Entwicklung der Blutgefäße . . . . .	702
Die Entwicklung der Arterien . . . . .	704
Die Entwicklung der Aorta und das Schicksal der Arterienbogen der Aorten . .	704
Die Zweige der Aorta descendens . . . . .	709
Die ventralen Äste der Aorta . . . . .	710
Die dorsalen Äste der Aorta . . . . .	713
Die lateralen Äste der Aorta . . . . .	714
Die Entwicklung der Kopf- und Halsarterien . . . . .	715
Die Arterien der Gliedmaßen . . . . .	717
a) Die Entwicklung der Armarterien . . . . .	718
b) Die Entwicklung der Arterien des Beines . . . . .	719
Die Entwicklung der Venen . . . . .	720
Die Umbildung der Venae omphalo-mesentericae und umbilicales . . . . .	722
Die Umbildung der Venae cardinales . . . . .	725
Die Venen der Gliedmaßen . . . . .	732
Der fetale Blutkreislauf . . . . .	733
Die Entwicklung der Lymphgefäße und der Lymphdrüsen . . . . .	734
Die Gliederung der Leibeshöhle und die Entwicklung des Zwerchfelles . . . . .	736
Die Bildung des Septum pleuro-pericardiacum . . . . .	737
Die Bildung des Zwerchfelles . . . . .	740
Die Differenzierung des embryonalen Bindegewebes . . . . .	742
Die Entwicklung der Knochen . . . . .	743
Die Entwicklung der Verbindungen zwischen den Knochen . . . . .	748

	Seite
Die Entwicklung der Wirbelsäule . . . . .	749
Die Entwicklung der Rippen und des Brustbeines . . . . .	760
Die Entwicklung des Kopfskeletes . . . . .	762
Die Entwicklung des Desmocranium . . . . .	763
Das Chondrocranium . . . . .	765
Die Knorpel der Kiemenbogen . . . . .	769
Die Bildung des Osteocranium . . . . .	770
a) Knochen, welche ganz oder vorwiegend aus dem Chondrocranium entstehen	770
b) Deckknochen . . . . .	773
Die Entwicklung der Knochen der Gliedmaßen . . . . .	776
Die Knochen der oberen Gliedmaßen . . . . .	779
Die Knochen der unteren Gliedmaßen . . . . .	779
Entwicklungsmechanik der Gliedmaßen . . . . .	789
Die Entwicklung der Muskeln . . . . .	790
a) Aus den Myotomen entstehende Muskeln . . . . .	792
b) Aus embryonalem Bindegewebe entstehende Muskeln . . . . .	797
$\alpha$ ) Die Muskeln des Kopfes und Rumpfes . . . . .	797
$\beta$ ) Die Muskeln der Gliedmaßen . . . . .	804
Beziehungen zwischen Muskel und Nerv . . . . .	805
Sachverzeichnis . . . . .	807
Berichtigungen . . . . .	821

Die Entwicklungsgeschichte ist der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper.

K. E. v. BAER.

## Einleitung.

Der Körper des Menschen, wie der eines jeden Lebewesens, ist das Endglied eines langen und komplizierten, nicht bloß mit Neubildungen, sondern auch mit Zerstörungen und Umbildungen einhergehenden Vorganges.

Diesen Formbildungsvorgang, also die Entwicklung der Körperform des Menschen, muß man kennen, wenn man zum vollen Verständnisse des Aufbaues des menschlichen Körpers gelangen will. Denn auch die genaueste Kenntnis der Anatomie und Histologie des menschlichen Körpers vermag uns keinen Aufschluß darüber zu geben, warum z. B. Organe verschiedener Struktur demselben Organsystem angehören, warum ein Organ aus verschiedenartigen Geweben besteht, wie die verschiedenen Varietäten und die so zahlreichen, oft abenteuerlich gestalteten Fehlbildungen entstehen u. a. m. Alles Gewordene ist eben nur durch die Kenntnis seines Werdens verständlich.

Die Entwicklungslehre oder Entwicklungsgeschichte des Menschen, welche uns diese Kenntnis vermittelt, ist nur ein Teil eines größeren Wissenszweiges, der sich verschiedener Arten der Forschung bedient.

### Forschungsrichtungen.

Die Entwicklungsgeschichte oder Entwicklungslehre der Organismen, die Biogenese, umfaßt die allmähliche Entstehung sämtlicher Arten der ausgestorbenen und der jetzt lebenden Organismen. Sie fußt daher vor allem auf den Ergebnissen der paläontologischen Forschung.

Demgegenüber befaßt sich die Entwicklungslehre im engeren Sinne mit der Entstehung des Einzelwesens, weshalb sie als individuelle Entwicklungslehre (-geschichte) oder als Ontogenese ( $\tau\acute{o}$   $\acute{o}\nu$  das Wesen,  $\eta$   $\gamma\acute{\epsilon}\nu\epsilon\omicron\upsilon\varsigma$  die Entstehung) bezeichnet wird.

Innerhalb der Ontogenese liegt eine Entwicklungsperiode, welche bei den Säugetieren im Mutterleibe, bei eierlegenden Tieren innerhalb der Hüllen des Eies durchlaufen wird. Das innerhalb der Eihüllen sich entwickelnde Tier bezeichnete man ursprünglich als Embryo ( $\tau\acute{o}$   $\acute{\epsilon}\mu\beta\upsilon\omicron\nu\omicron\nu$  das in einem Anderen Wachsende; entgegen dem Sprachgebrauche sollte man daher statt: der Embryo „das Embryon“ sagen).

Dieser Ausdruck — sowie die deutschen Worte hierfür: Keimling, Frucht — wird heute im allgemeinen für alle Entwicklungsstadien vom Beginne der Entwicklung an bis zu jener Zeit verwendet, in welcher der Organismus zum freien Leben außerhalb der Eihüllen, bzw. außerhalb der Bruthöhle — der Gebärmutter — befähigt ist. Diese Periode beginnt mit der vollzogenen Befruchtung und endet mit dem Ausschlüpfen aus den Eihüllen, bzw. aus der Gebärmutter. Jener Teil der Ontogenese, welcher sich mit dieser Entwicklungsperiode beschäftigt, wird, da er den Embryo betrifft, als Embryologie, als die Lehre vom Embryo oder vom Keimling bezeichnet.

Mit dem Ende des Embryonallebens ist aber die Entwicklung noch nicht abgeschlossen. Wäre sie es, so brauchte z. B. der neugeborene Mensch nur zu wachsen, um jenen Zustand zu erlangen, welcher den fertigen, „erwachsenen“ Menschen kennzeichnet. In Wirklichkeit erfolgt aber nach der Geburt nicht bloßes Wachstum, sondern auch eine Um- und Weiterbildung der Gewebe und Organe. Die Entwicklung ist also mit dem Zeitpunkte der Geburt noch nicht abgeschlossen. Dieser Abschluß erfolgt vielmehr erst später, und zwar bei den verschiedenen Organen zu verschiedenen Zeiten. Es ist daher unmöglich, einen festen Endpunkt der Entwicklung zu bestimmen. Die Erlangung der Geschlechtsreife, d. h. also die Erlangung der Fähigkeit selbst eine neue Entwicklung auslösen zu können, scheint dieser Endpunkt zu sein. Dem widerspricht aber der Umstand, daß die Geschlechtsreife lange vor Abschluß der Entwicklung erlangt werden kann (Progenese im Sinne von GIARD, s. Anm. auf S. 5, Neotenie: Stehenbleiben eines oder mehrerer Organe auf embryonalem oder jugendlichem Stadium bei Weiterentwicklung aller übrigen Organe). Wohl aber könnte man — mit gewissen Einschränkungen — den Abschluß des Knochenwachstums als das Ende der Entwicklung auffassen, da in dieser Zeit die Organe bereits voll entwickelt sind und der Organismus als Ganzes sein Wachstum abschließt. Da aber damit die Umbildung der Organe und Gewebe nicht aufhört, sondern bis zum Tode fort dauert, umfaßt die Entwicklung — im weiteren Sinne — alle Formerscheinungen während des ganzen Lebens.

Nur Vögel und Säugetiere beschließen bald nach Erlangung der Geschlechtsreife ihr Wachstum und behalten bis zu ihrem Tode eine für jede Tierart annähernd gleiche Größe. Die kaltblütigen Wirbeltiere können dagegen auch nach Erreichung der für die betreffende Tierart typischen Organisation und Größe noch weiterhin und bis zu ihrem Tode fortwachsen (besonders Fische und Krokodile). Jene Tiere, welche die für ihre Art charakteristische Größe erreichen, kann man als arterwachsen, idiometrisch, jene, welche darüber hinaus wachsen und die der betreffenden Tierart überhaupt mögliche, wenn auch selten erreichte Größe erlangen, als enderwachsen, teleometrisch, bezeichnen. Aus diesen Tatsachen folgt, daß das Wachstum ein von der Entwicklung verschiedenes Phänomen darstellt, wenn auch die Entwicklung selbst mit Wachstum einhergeht.

Bei jenen Lebewesen, bei welchen sich, wie beim Menschen, ein Teil dieser Entwicklung im Mutterleibe, im Uterus, abspielt, kann man eine uterine, embryonale oder fetale und eine postuterine, postfetale Entwicklung, d. h. also eine Entwicklung vor und nach der Geburt, unterscheiden.

Fetus — von *feo* ich erzeuge. „Embryo“ bedeutet zumeist einen jüngeren, „Fetus“ einen älteren (nach HIS mindestens 4 Monate alten) Keim. Doch werden diese beiden Bezeichnungen auch im gleichen Sinne angewendet. Für beide wird auch das deutsche Wort „Keimling“ gebraucht.

Wie nun ferner zum vollen Verständnisse der Bauverhältnisse der fertigen, erwachsenen Organismen der Vergleich mit den Organisationsverhältnissen der ihnen nahestehenden Arten notwendig ist, da nur auf diese Weise der allgemeine Organisationsplan der betreffenden Organismenart ermittelt werden kann, wie also die Anatomie der Einzelwesen durch die vergleichende Anatomie ergänzt werden muß, so bedarf auch die Entwicklungslehre des Menschen dieser Ergänzung durch den Vergleich mit den Entwicklungsvorgängen bei anderen Organismen. Die Kenntnis dieser vergleichenden Entwicklungsgeschichte ist bei Säugetieren und besonders beim Menschen auch noch aus dem Grunde notwendig, weil hier äußere Umstände — die Entwicklung der Keime im Mutterleibe, die Schwierigkeit oder Unmöglichkeit der Beschaffung entsprechender Untersuchungsobjekte — uns nicht in den Stand setzen, alle und besonders die frühesten Entwicklungsstadien der Beobachtung zugänglich zu machen.

Vom Menschen kennt man die Entwicklung — durch unmittelbare Beobachtung — erst etwa vom 12. Tage ab.

Die vergleichende Entwicklungsgeschichte füllt diese Lücken aus, indem sie uns lehrt, wie diese von uns noch nicht beobachteten Entwicklungsstadien im wesentlichen beschaffen sein müssen. Denn der Vergleich der uns bekannten Entwicklungsformen hat ergeben, daß die Ontogenese der verschiedenen Arten Übereinstimmungen aufweist und daß diese Übereinstimmungen um so größer sind, je näher die betreffenden Entwicklungsstadien einander stehen.

Wie die Ähnlichkeit der erwachsenen Formen und ihrer Organe, so wird auch diese Ähnlichkeit der Embryonen und der embryonalen Organe im Sinne der Descendenztheorie als auf Verwandtschaft, als auf gemeinsamer Abstammung beruhend aufgefaßt. Tatsächlich treten bei der Entwicklung der im zoologischen (oder botanischen) System höher stehenden Arten vorübergehend Formen auf, welche den bleibenden Zuständen bei tiefer stehenden Arten ähneln. Da nun diese tiefer stehenden Arten — nach der Descendenzhypothese — den Stammeseltern der höheren Arten entsprechen, wird nach dieser Hypothese die Ontogenese als Spiegel jener Entwicklung aufgefaßt, durch welche eine Tierart aus anderen, einfacher organisierten Arten im Laufe der Erdgeschichte hervorging, also als Spiegel der hypothetischen Stammesgeschichte, der Phylogenese (*τὸ φῦλον* der Stamm) der betreffenden Art. In der allgemeinen Fassung: „Die Entwicklung des Einzelwesens ist eine kurze Wiederholung seiner Stammesgeschichte“ hat HAECKEL dieser Hypothese in unberechtigter und viel zu weitgehender Weise den Namen eines „biogenetischen Grundgesetzes“ beigelegt. Sicher steht die erwähnte Ähnlichkeit embryonaler und bleibender Formen, ihre Deutung und ganz besonders ihre Verwertung zur Ermittlung von Verwandtschafts- und Abstammungsverhältnissen, bedarf jedoch äußerster Kritik und Zurückhaltung und kann stets nur den Wert einer Hypothese besitzen. Die Anschauung, daß diese Hypothese die einzig mögliche zur Erklärung der betreffenden Tatsachen sei, ist auch durchaus nicht zutreffend. Außerdem hat die experimentelle Forschung Tatsachen zutage gefördert, welche die Organentwicklung in einem neuen Lichte erscheinen lassen und welche mit den betreffenden phylogenetischen Hypothesen nicht vereinbar sind.

Den Entwicklungsvorgängen, welche — hypothetisch — der Phylogenese zugeschrieben werden, stellt man jene gegenüber, welche durch die jeweiligen besonderen Bedingungen, unter welchen sich der betreffende Keim entwickelt, verursacht werden. Von diesen Bedingungen ist die wichtigste die, ob sich der Keim außerhalb oder innerhalb des Mutterleibes entwickelt. Die auf die hypothetische Stammesgeschichte zurückführbaren Vorgänge werden unter dem Namen: Palingenese (*πάλαιος* alt), die durch Anpassung an die besonderen Verhältnisse der Ontogenese entstandenen Bildungen unter dem Namen: Kaino- oder Cänogenese (*καινός* fremd, neu) zusammengefaßt. Es ist jedoch sehr fraglich, ob ein derartiger scharfer Unterschied besteht, da die Entwicklung zweifellos während ihres ganzen Verlaufes in ständiger Anpassung an die jeweils gegebenen Lebensbedingungen des Keimes erfolgt, demnach eine ununterbrochene Cänogenese darstellt.

Sowohl für die Ontogenese wie auch für die vergleichende Entwicklungslehre ist naturgemäß zunächst die Kenntnis der verschiedenen Formen notwendig, welche bei der Entwicklung durchlaufen werden. Diese Formen müssen also zunächst möglichst genau beschrieben und so die formale Genese festgestellt werden. Diese Aufgabe stellt sich die beschreibende Entwicklungslehre.

Die Ermittlung der formalen Genese ist die Vorbedingung der Erkenntnis jedes Vorganges der Entwicklung.

So wenig jedoch auch die erschöpfendste Kenntnis der Anatomie vollen Einblick in das Wesen eines Organismus zu bieten vermag, so wenig vermag naturgemäß auch die genaueste Kenntnis der formalen Genese Aufschlüsse über die

Ursachen zu liefern, welche die Entwicklung beherrschen und welche die Entstehung des einen aus dem vorangehenden Entwicklungsstadium bewirken. Denn die einzelnen aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien stehen zueinander nicht bloß in zeitlicher, sondern auch in ursächlicher Beziehung. Die Ermittlung dieser Ursachen, also die Ermittlung der kausalen Genese, setzt sich die Entwicklungsmechanik oder kausale Morphologie zum Ziele. Sie bedient sich hierbei vorwiegend, wenn auch nicht ausschließlich, des Versuches, des Experimentes als Mittel: indem sie die Bedingungen, unter welchen sich ein Entwicklungsvorgang vollzieht, abändert, ermittelt sie die Rolle dieser verschiedenen Bedingungen bei der Entwicklung.

Eine Änderung der normalen Entwicklungsbedingungen kann auch in der Natur auftreten. Die Folge hiervon ist das Entstehen von Fehl- oder Mißbildungen. Mit diesen Entwicklungsformen beschäftigt sich die Lehre von den Fehlbildungen, die Teratologie (*τὸ τέρας* das Ungeheuer). Das genauere Studium dieser abnormen Entwicklungsarten ergibt wertvolle Hinweise auf den formalen und ursächlichen Ablauf der normalen Entwicklung.

### Betrachtungsweisen.

Entsprechend den verschiedenen Forschungsarten können die Entwicklungsvorgänge von verschiedenen Standpunkten aus betrachtet werden. Die beschreibende Embryologie befaßt sich mit dem formalen Ablaufe der Entwicklungsvorgänge, die phylogenetische Forschungsrichtung mit ihrer hypothetischen geschichtlichen Herkunft, die Entwicklungsmechanik mit den Ursachen ihres Zustandekommens. Die eine Forschungsrichtung fragt also: Was liegt (formal) vor, die andere: Woher stammt es, die dritte: Wodurch entsteht es? Neben der rein formalen steht demnach die historische und die kausale Betrachtungsweise.

Es ist nun unverkennbar, daß die normalen Entwicklungsvorgänge derart geordnet ablaufen, daß ihr Endergebnis ein ganz bestimmtes ist, so daß man — wie dies bereits ARISTOTELES und später besonders K. E. v. BAER betont haben — den Eindruck erhält, als ob alle Entwicklungsvorgänge zielstrebig verlaufen.

Da mit dieser Vorstellung nicht die Annahme eines bewußt zwecktätigen Wirkens verbunden sein muß, kann sie nicht als teleologisch bezeichnet werden. Die normalen Entwicklungsvorgänge verlaufen vielmehr nach dieser Auffassung zwar nicht unter dem Einflusse eines zwecktätig wirkenden Faktors, aber doch stets so, wie es zur Erreichung eines bestimmten Endzieles zweckmäßig ist, sie werden also — anscheinend — von diesem Endziele, das als *Causa finalis* betrachtet werden kann, bestimmt. Die Frage nach der Ursache dieses Endzieles selbst bleibt dabei unberührt.

Diesen Standpunkt kann man als den finalen oder ökologistischen bezeichnen. Von ihm aus fragt man nach dem: Wozu? der Entwicklungsvorgänge, wobei dieses Wozu? nicht einen Zweck, sondern das formale und funktionelle Endergebnis der Entwicklung bedeutet.

Diese finale Betrachtungsweise und Fragestellung ist den erwähnten anderen Betrachtungsweisen gleichberechtigt und sie erweist sich namentlich in didaktischer Hinsicht wertvoll und anregend. Wenn daher hier von ihr wiederholt Gebrauch gemacht werden wird, so sei nochmals nachdrücklich darauf hingewiesen, daß dies nicht in teleologischem Sinne gedeutet werden darf.

### Hauptphasen der Entwicklung.

Erst nach vollzogener Befruchtung beginnt die individuelle Entwicklung. Zu ihrem Verständnisse sowie auch zum Verständnisse der Befruchtung selbst ist es jedoch notwendig, auch die Entwicklung der bei der Befruchtung sich

vereinigenden Geschlechtszellen zu kennen. Die Vorgänge bei der Entwicklung dieser Zellen und bei der Befruchtung kann man unter dem Begriffe der Vorentwicklung, Proontogenese oder Progenese zusammenfassen.

Der Ausdruck „Progenese“ wurde von GIARD in einem anderen Sinne verwendet, nämlich zur Bezeichnung jener Zustände, bei welchen ein noch nicht völlig differenzierter Organismus in seinem Entwicklungszustande stehen bleibt, während dagegen seine Geschlechtszellen reif werden.

Für die der Befruchtung unmittelbar folgenden Entwicklungsvorgänge — Furchung und Keimblätterbildung — wird der Gesamtname Keimesentwicklung, primitive Embryonalentwicklung oder Blastogenese ( $\delta$  βλαστός der Keim), für die Entwicklung der Organe die Bezeichnung Organogenese verwendet. Bei der Entwicklung der Organe hat man die Ausbildung der Form und jene des geweblichen (histologischen) Aufbaues des Organes zu unterscheiden: Morphogenese und Histogenese. Die Histogenese kann in diesem Buche nur gestreift werden.

Wendet man diese Begriffe auf die vergleichende Entwicklungslehre an, so kann man sinngemäß unterscheiden: Pro-, Blasto- und Organophylogenesen, Morpho- und Histophylogenesen.

Diese Einteilung bezieht sich auf die formalen Verhältnisse des Entwicklungsgeschehens. In kausaler Hinsicht kann man bei der Ontogenese folgende Perioden — kausale Gestaltungsperioden — unterscheiden:

1. Die Periode der Organanlage. In ihr erfolgt die Ausbildung der Gewebe und Organe ohne Beeinflussung durch die Funktion durch die vererbten, schon im befruchteten Ei enthaltenen Gestaltungsursachen. Man kann daher diese Periode auch als die Periode des afunktionellen, präfunktionellen oder vererbten Gestaltens bezeichnen.

2. Die Periode der Gestaltung durch funktionelle Reize, bei welcher das Wachstum durch die Funktion der bereits gebildeten Organe bestimmt wird. Die Funktion wirkt hierbei als Gestaltungsreiz.

Zwischen diese beiden Perioden ist vielleicht eine dritte eingeschoben, innerhalb welcher sowohl die ererbten, als auch die funktionellen Gestaltungsfaktoren wirksam sind, es ist dies also eine „Periode des doppelten Bestimmtheits“.

Da man jedoch nicht genau anzugeben vermag, inwieweit die Entwicklung der Organe durch die vererbte Anlage und durch die Funktion bewirkt wird, ist eine genaue Begrenzung dieser Perioden nicht möglich.

Im Alter gesellt sich zu diesen Perioden die Periode des Altersschwundes.

Es gibt Organe (z. B. die Urniere), welche nur eine kurze Zeit bestehen, um dann zu verschwinden oder sich zum Teile in andere umzubilden. Für diese Organe muß demnach eine Periode der Rückbildung unterschieden werden.

Eine zeitweise Rückbildung kommt auch bei vollentwickelten Organen im späteren Leben vor (Menstruations-, Graviditätsrückbildungen im Uterus, in der Vagina, Mamma u. a. m.).

Bei der wichtigen Rolle, welche demnach die Funktion bei der Ausbildung und Erhaltung der Form der Organe spielt, ist es notwendig, neben der Morphologie auch die Physiologie der Entwicklungsvorgänge zu ermitteln. Bei den ersten Entwicklungsvorgängen lassen sich Morphologie und Physiologie zumeist überhaupt nicht vollständig voneinander trennen. Hier tritt die Tatsache besonders deutlich zutage, daß Form und Funktion in der Biologie ebenso zusammengehören wie Masse und Energie in der Physik und in der Chemie. Im allgemeinen aber ist über die Physiologie der embryonalen Organe noch sehr wenig bekannt, weshalb man auch im Sprachgebrauch unter „Embryologie“ lediglich die Lehre von der Entwicklung der Form, also die Morphologie der Entwicklung versteht.

Historische Studien gehören sehr  
wesentlich mit zur wissenschaftlichen  
Erziehung. E. MACH.

## Geschichte der Entwicklungslehre.

Die Frage nach der Entstehung seines Körpers hat den Menschen wohl schon in ältester Zeit beschäftigt. Allein diese Frage war schwer zu beantworten. Sicherlich bedurfte es schon eines sehr langen Zeitraumes der Menschheitsgeschichte zur bloßen Erkenntnis des ursächlichen Zusammenhangs zwischen der Begattung und der Schwangerschaft. Gibt es doch auch heute noch Naturvölker, wie z. B. die Australier, welche diesen Zusammenhang noch nicht erkannt haben und welche die Befruchtung auf das durch Vermittlung von Baumfrüchten u. a. m. bewirkte Eindringen von Geistern zurückführen. — Was sich aber nach der Begattung im Mutterleibe abspielt, blieb unbekannt.

Die ersten embryologischen Kenntnisse erwarb man gelegentlich der Eröffnung trächtiger Tiere, besonders der Opfertiere. Die Priester, welche diese Eröffnung vornahmen, brachten diesen Tatsachen um so mehr Interesse entgegen, als sie zumeist selbst Ärzte waren. Hierbei konnte es sich jedoch nur um bereits weit fortgeschrittene Entwicklungsstadien handeln, denn zur Erkennung und Erforschung jüngerer Stadien fehlten die hierzu erforderlichen Untersuchungsmittel.

Ein tieferes Verständnis für die Probleme der Entwicklung begegnet uns zuerst bei den alten Griechen und sie besitzen bereits auch Kenntnis von einzelnen Stadien der späten embryonalen Entwicklung. Da ihnen aber die Vorstufen dieser Entwicklung unbekannt waren, konnten sie nur Hypothesen über das Wesen der Entwicklung aufstellen. Schon die Frage nach der Herkunft und nach der Bedeutung des Zeugungsstoffes konnte nicht beantwortet werden, da noch nicht einmal der Begriff des Eies erfaßt war. Wurde doch der Eierstock als weiblicher Hoden angesehen, welcher, wie der männliche, Samen erzeuge — eine Auffassung, welche endgültig erst im 17. Jahrhundert n. Chr. widerlegt wurde, wobei man für den bis dahin benützten Namen für den Eierstock — Testis muliebris — den noch heute gebrauchten — Ovarium — einführte (STENSON). Nach PYTHAGORAS (582—507 v. Chr.) stellt der Samen den Überschuß der Nahrung dar. Die pythagoreische Schule nahm ferner an, daß zu dem in die Gebärmutter gelangten Samen aus dem Gehirne der Mutter Blut und Flüssigkeit ströme, worauf aus ihm durch Gerinnung die körperlichen Elemente des Embryo und aus dem im Samen enthaltenen „Dampfe“ die Seele und die Sinnesorgane entstünden. EMPEDOKLES (um 500 v. Chr.) dagegen läßt die einzelnen Teile des embryonalen Körpers in den beiden Samenflüssigkeiten selbst enthalten sein. Durch das Streben dieser Teile nach Vereinigung entstehe der Geschlechtstrieb. Für die Bestimmung des Geschlechtes des Embryo sei die verschiedene Temperatur der Gebärmutter maßgebend. EMPEDOKLES gebraucht bereits den heute noch üblichen Namen Amnion für die den Embryo umgebende Hülle.

Noch HARVEY glaubte, daß das Ei bei den viviparen Tieren nach der Begattung im Uterus entstehe. Erst STENSON widerlegte dies durch Beobachtungen bei viviparen Hai-fischen und erkannte die wahre Bedeutung der Ovarien.

Amnion = Schafhaut, weil zuerst bei Schafembryonen beobachtet.

Als Gegner der Lehre, daß auch das Weib einen Samen erzeuge, trat ANAXAGORAS (500—428 v. Chr.) auf. Er behauptete u. a. auch, daß männliche Embryonen aus dem rechten Hoden stammen und sich in der rechten Hälfte der Gebärmutter entwickeln, weibliche dagegen sollten aus dem linken Hoden

stammen. Diese durch nichts gerechtfertigte Annahme tauchte in späterer Zeit immer wieder auf, bis sie in neuester Zeit durch die Beobachtungen an Kranken sowie durch direkte Versuche endgültig widerlegt wurde.

Es sind dies nur einige Beispiele für die zahlreichen Anschauungen, welche in der Zeit vor HIPPOKRATES über Probleme der Embryologie herrschten. Trotz einiger Kenntnisse von der Entwicklung war die Summe der bekannten Tatsachen doch eine viel zu geringe, um das Wesentliche der Entwicklung auch nur ahnen zu lassen. Hypothesen und philosophische Erwägungen bestimmten daher die damals herrschenden Anschauungen über die Entwicklungsvorgänge.

Auch in dem Corpus hippocraticum, das die Lehren der Schule des HIPPOKRATES (460—377 v. Chr.) enthält, sind vorwiegend nur theoretische Erörterungen über Embryologie enthalten. In den beiden von GALEN dem Schwiegersohne des HIPPOKRATES, FOLYBOS, zugeschriebenen Abhandlungen: „De natura pueri“ und „De semine“ dagegen werden Tatsachen angeführt und Anschauungen entwickelt, welche einen entschiedenen Fortschritt bedeuten. Er besteht vor allem in der Erkenntnis, daß der Grundzug der Entwicklung für alle Tiere und Pflanzen ein gemeinsamer ist und daß sich daher die Ergebnisse einer systematisch durchgeführten Untersuchung der Entwicklung eines leicht zu beschaffenden Objektes — z. B. des Hühnereies — ohne weiteres für die Entwicklung anderer schwierigerer Objekte verwerten lassen. Damit war die Bedeutung der vergleichend-embryologischen Forschung klar erkannt. Für die Erfassung und Verwertung dieses genialen Gedankens war aber die Zeit noch nicht reif und erst zwei Jahrtausende später — zur Zeit der Renaissance — wurde er in die Tat umgesetzt.

Sehr viel größer ist das Tatsachenmaterial, das ARISTOTELES (384—322 v. Chr.) beherrschte. Er unterscheidet bereits vier Arten der Zeugung: Urzeugung, Sprossung, Parthenogenese und geschlechtliche Fortpflanzung. Den Samen läßt er nur vom Manne entstehen, vom Weibe dagegen das Ei. Freilich kennt er das Säugetierei noch nicht und hält die Katamenialflüssigkeit dafür. Für das neu entstehende Wesen stelle das Ei lediglich den Bildungsstoff, der Samen aber das gestaltende Prinzip bei und dieses wirke rein dynamisch, nicht stofflich. Die Entwicklung selbst erfolge automatisch und zielstrebig, wobei sich zuerst die allgemeinen, dann die Art- und schließlich die individuellen Eigenschaften ausbilden.

Urzeugung, Archigonie, Generatio spontanea oder aequivoca: Entstehung von Lebewesen aus unbelebtem Material im Gegensatze zur Generatio aequalis, Tokogonie oder elterliche Zeugung — Entstehung aus Lebewesen gleicher Art.

Sicherlich hat ARISTOTELES, um zu diesen und zu anderen, hier nicht angeführten wichtigen Erkenntnissen zu gelangen, zahlreiche und verschiedenartige Embryonen untersucht — allein das Ausschlaggebende: eine systematische, lückenlose Untersuchung der Entwicklung irgendeines Organismus hat auch er nicht durchgeführt. Doch weder vor ihm, noch fast zwei Jahrtausende nach ihm wurden entwicklungsgeschichtliche Probleme mit derart umfassendem Wissen und mit solcher Geistesschärfe behandelt. Seine Anschauungen beherrschten denn auch — mit allen ihren Irrtümern — lange Zeit seine Nachwelt.

Unter den späteren Forschern des Altertums ist bekanntlich GALEN (131 bis 201 n. Chr.) zu größtem Ansehen gelangt und er hat dieses Ansehen fast ein Jahrtausend hindurch behalten. Wie seine übrigen, so haben jedoch auch seine embryologischen Schriften nur insoferne einen Wert, als sie das bisher Bekannte zusammenfassen und kritisch besprechen. Die eigenen Ermittlungen GALENS sind an Zahl gering und zum Teile unrichtig. Doch kennt GALEN bereits u. a. das Foramen ovale, den Ductus Arantii und Botalli und er liefert eine Darstellung

der fetalen Gefäßverhältnisse. Er vertritt aber wiederum die Zwei-Samen-Theorie, erblickt die letzte Ursache für die Embryonalentwicklung in einer „gestaltenden Kraft“ und entwickelt Anschauungen, die einander zum Teile widersprechen. Im ganzen bedeutet GALEN gegenüber ARISTOTELES keinen Fortschritt, in mancher Hinsicht einen Rückschritt für die Embryologie.

Das Mittelalter war wie für alle anderen Naturwissenschaften so auch für die Embryologie eine Zeit des völligen Verfalles. Die Kirchenväter und die schriftstellerisch tätigen Geistlichen — damals die einzigen Vertreter der Wissenschaft — lehnten alles ab, was nicht zu den religiösen und philosophischen Zeitfragen in Beziehung stand und sie stellten ferner die Bibel als die oberste und unanfechtbare Autorität hin. Was von GALEN an bis zum 16. Jahrhundert n. Chr. auf embryologischem Gebiete behandelt wurde, ist lediglich die Wiederholung oder die dialektische Erörterung des bereits Bekannten, nirgends tritt das Streben nach eigener Beobachtung, noch weniger nach Fortsetzung von bereits im Altertume begonnenen Untersuchungen zutage.

Der ungestüme Betätigungsdrang, welcher das Zeitalter der Renaissance kennzeichnet, griff auch auf das Gebiet der Naturwissenschaften über und entfachte diese zu neuem Leben. Der unfruchtbaren theoretischen Erörterungen müde, wandte man sich der realen Forschung zu und suchte vor allem neue Tatsachen zu ermitteln. Dies kam vor allem der Anatomie zugute, in welcher sich bekanntlich im 16. Jahrhundert ein völliger Umschwung vollzog. Da jedoch in den vorangegangenen Jahrhunderten die Anatomie unter dem Einflusse GALENS gestanden hatte, während die Embryologie an der aristotelischen Gedankenwelt festhielt, bestanden für diese beiden Wissenschaften verschiedene Verhältnisse, weshalb die Neubelebung der Embryologie mit jener der Anatomie nicht parallel verlief. So hat VESAL, der Reformator der Anatomie, keinen Einfluß auf die Entwicklung der Embryologie ausgeübt. Wohl aber haben zahlreiche andere Forscher, welche mit und nach VESAL die Anatomie ausbauten, die Embryologie durch die Ermittlung vieler neuer Tatsachen bereichert. So verdankt man GABRIELE FALLOPIO (1523—1562) die erste richtige Beschreibung der Placenta und der Eihäute mit ihren Gefäßen, die Schilderung der Beziehungen zwischen der Aorta und der Arteria pulmonalis beim Fetus und Beobachtungen über die Entwicklung des Skeletes und der Zähne. Gerade über die Entwicklung der Zähne hat jedoch BARTOLOMMEO EUSTACCHI (gest. 1574) ein Werk veröffentlicht, welches die bisherigen abenteuerlichen Vorstellungen über die Zahnentwicklung (Entstehung der Zähne aus Blut, Muttermilch und Nahrung — HIPPOKRATES; aus der Nahrung der Knochen — ARISTOTELES; aus der assimilierten Nahrung — GALEN) durch sorgfältige und richtige Beobachtungen ersetzte, welches aber vor allem deshalb bemerkenswert ist, weil in ihm — zum ersten Male in der Neuzeit — embryologische Tatsachen durch systematisch durchgeführte Beobachtungen an Tier- und Menschenfeten ermittelt werden.

Der Aufschwung, welchen die menschliche Anatomie durch das Streben nach unmittelbarer Beobachtung am Menschen selbst erfuhr, gab zu Bestrebungen Anlaß, auch die Entwicklung des Menschen durch unmittelbare Beobachtung festzustellen. Man begann Leichen von Schwangeren zu sezieren (die erste Sektion fand in Bologna im Winter 1563/64 statt) und veranstaltete öffentliche Sektionen von Feten. Der Versuch MATTEO REALDO COLOMBOs (gest. 1577) aber, die Entwicklung des Menschen durch das Studium menschlicher Keime allein zu ermitteln, mußte fehlschlagen, da das ihm zur Verfügung stehende Material hierzu noch viel weniger ausreichte als heute.

Da trat ein Ereignis ein, welches mit einem Schlage die der embryologischen Forschung entgegenstehenden Schwierigkeiten beseitigte und ihr neue Wege wies. Der fast das gesamte Wissen der damaligen Zeit beherrschende Professor

in Bologna ULISSE ALDROVANDI (1522—1605) untersuchte systematisch vom Beginne der Bebrütung an bis zum Ausschlüpfen des Hühnchens die Entwicklung des Hühnerembryo und es gelang ihm auf diese Weise, die erste für die damalige Zeit vollständige Darstellung der Entwicklung eines Organismus zu liefern und damit gleichzeitig helles Licht auf bisher der Untersuchung unzugängliche Entwicklungsvorgänge auch beim Menschen zu werfen. Indem ALDROVANDI auf diese Weise den bereits von den Hippokratikern ausgesprochenen Gedanken von der Notwendigkeit einer systematischen Untersuchung der Entwicklung eines Organismus und von dem Werte der Vergleichung verschiedener Entwicklungsarten in die Tat umsetzte, ist er zum Begründer der Embryologie geworden. Dies ist ALDROVANDI vor allem auch deshalb, weil seine Untersuchungen anregend und beispielgebend wirkten, so daß nach ihnen keine längere Unterbrechung des wissenschaftlichen Studiums der Entwicklungslehre eintrat.

Das von ALDROVANDI selbst ermittelte Tatsachenmaterial erfuhr alsbald eine wesentliche Bereicherung durch die Forschungen eines Schülers von ALDROVANDI, des Holländers VOLCHER KOYTER (1534—1600). Die Fortführung dieser Untersuchungen erfolgte ferner durch HIERONYMUS FABRICIUS AB AQUAPENDENTE (1537—1619), dessen Werke „De formato foetu“ (1600) und „De formatione ovi et pulli“ (1621) allerdings hauptsächlich durch die ihnen beigegebenen Abbildungen (darunter die ersten Abbildungen von Säugetierembryonen) wertvoll sind, welche erkennen lassen, daß FABRICIUS vieles und gut beobachtet hat.

Durch die von ALDROVANDI begründete Methode der systematischen und vergleichend-embryologischen Untersuchung wurden dann insbesondere im 17. Jahrhundert große Erfolge erzielt. Unter den Forschern dieser Zeit ist zunächst HARVEY (1578—1658) zu nennen, der vor allem eines der damals am meisten umstrittenen Probleme — das des fetalen Kreislaufes — klärte.

Die Ansichten über die Beziehungen zwischen Mutter und Kind waren damals noch sehr unklare. Man stellte sich vor, daß der Fetus Nahrung und „Pneuma“ mit den Lippen einsauge, daß die Milch der mütterlichen Brustdrüse in den Uterus gelange und daß alle drei Gefäße der Nabelschnur mütterliches Blut führen. Erst HARVEY erkannte, daß die Placenta als „Verdauungsorgan“ zwischen die voneinander getrennten Blutkreisläufe der Mutter und des Fetus eingeschaltet sei.

HARVEY hat außerdem sowohl durch Beobachtungen als auch durch Versuche zahlreiche neue Tatsachen ermittelt (1651, *Exercitationes de generatione animalium*). Entgegen der bis dahin geltenden Anschauung, daß Lebewesen aus andersartigem, sogar leblosem Material, z. B. aus faulenden Substanzen, durch „Urzeugung“ entstehen können, stellte HARVEY den Satz auf: „Ovum esse primordium commune omnibus animalibus“, wobei er allerdings wie alle seine Zeitgenossen das Ei als eine zwar lebendige, aber undifferenzierte Masse auffaßte. REDI (1626—1697) hat dann durch Versuche in exakter Weise nachgewiesen (1668), daß die bis dahin allgemein angenommene „Urzeugung“ (*Generatio aequivoca*, *Generatio spontanea*, Archigonie) in der Natur nicht vorkomme, daß vielmehr der Satz gelte: „Omne vivum ex ovo“. Das Säugetierei kannte man damals freilich noch nicht, hielt vielmehr, insbesondere nach den Untersuchungen REGNERUS DE GRAAFs (1677, *De mulierum organis*), die in der Rinde des Eierstocks gefundenen Bläschen — die GRAAFschen Follikel — dafür. Erst 1827, also 150 Jahre später, ist das Ei selbst von K. E. V. BAER in diesen Follikeln (beim Hunde) gefunden worden.

HARVEY hat sich auch mit den Mißbildungen beschäftigt. Beobachtungen über Mißbildungen lagen schon seit alters her vor und schon ARISTOTELES sprach klar aus, daß

es sich hierbei nicht um den Naturgesetzen widersprechende, sondern nur um von dem gewöhnlichen Geschehen abweichende Gebilde handle. Trotz dieser klaren Feststellung von ARISTOTELES, glaubte man aber auch an das Vorkommen von naturwidrigen, anatomisch unmöglichen Gebilden, welche man nach alten Sagen und Erzählungen mit reger Phantasie beschrieb und bildlich darstellte (z. B. Wesen, die zu einer Hälfte Mensch, zur anderen Fabeltiere waren; oder Menschen, welche den Kopf eines Tieres trugen u. dgl.). Als Ursachen für die Entstehung der Mißbildungen nahm man den „Zorn Gottes“, den „Einfluß des Teufels“, „Spiele“ der Natur, das „Versehen“ der Schwangeren u. dgl. an. HARVEY wendete sich als der erste gegen diese unwissenschaftlichen Anschauungen und erklärte die Mißbildungen als Anomalien der Entwicklung. Es hat fast zwei Jahrhunderte gedauert, bis dieser Gedanke die allgemeine Anerkennung fand, wenn er auch bereits von einigen Zeitgenossen HARVEYs als richtig erkannt wurde.

Die Erkenntnis, daß Leben nur aus Lebendem, nur aus dem Ei, entstehen könne, war für die Auffassung der ersten Entwicklungsvorgänge von grundlegender Bedeutung. Naturgemäß war es nunmehr das Bestreben der Forscher, die Entwicklung bis zu ihrem Ausgangspunkte, bis zum Ei, zurückzuverfolgen. Dieses Bestreben fand durch die in diese Zeit fallende Erfindung des Vergrößerungsglases, des Mikroskopes, die notwendige Unterstützung. Bis dahin konnte man die jüngsten Entwicklungsstadien teils nicht näher untersuchen, teils überhaupt nicht auffinden. Obzwar die Zergliederungstechnik in bewunderungswürdiger Weise ausgebildet war, konnte die Untersuchung der zergliederten Objekte mit dem unbewaffneten Auge naturgemäß nicht weit führen. Die embryologischen Untersuchungen konnten daher nur in der Zergliederung älterer Entwicklungsstadien bestehen. Das Vergrößerungsglas eröffnete nun mit einem Male neue, ganz ungeahnte Ausblicke und jene Männer, welche zuerst mit dem Mikroskope arbeiteten — MALPIGHI (1628—1694), SWAMMERDAM (1637—1680), LEEUWENHOEK (1632—1723) — konnten sofort zahlreiche neue Tatsachen über bisher völlig unbekannt entwickelte Organismen ermitteln. Allein noch war es nicht bekannt, daß das Grundelement der Organismen in der Zelle gegeben ist, daß die Zellen sich durch Teilung vermehren und so die verschiedenartigsten Gewebe und Organe bilden können, noch fehlten ferner die Begriffe von Analogie und Homologie, von stufenweiser Ausbildung und Umbildung der Organe u. a. m. Darum konnten die damals gemachten Entdeckungen zum größten Teile nicht richtig gewertet werden.

Hierfür liefert die bedeutungsvolle Entdeckung der männlichen Geschlechtszellen ein gutes Beispiel. Im Jahre 1677 machte der Student HAM seinen Lehrer LEEUWENHOEK auf kleine bewegliche Körperchen aufmerksam, welche er bei der Untersuchung des menschlichen Samens mit dem Vergrößerungsglase gefunden hatte. LEEUWENHOEK stellte dann fest, daß sich diese Gebilde, und zwar in sehr großer Zahl, nicht bloß im menschlichen, sondern auch im Samen der verschiedenartigsten Tiere nachweisen lassen.

HARTSOEKER behauptet, diese Entdeckung bereits im Jahre 1674 gemacht zu haben, ohne sie jedoch zu veröffentlichen. In demselben Jahre soll auch LEEUWENHOEK die Samenzellen gesehen, aber falsch gedeutet haben.

Diese Entdeckung wurde nun verschieden gedeutet. Während die einen diese „Samentierchen“, diese „Spermatozoen“, für Tiere hielten, welche als Parasiten im Samen leben, hielten sie die anderen für Organismen, welche die Bestimmung haben sollten, durch ihre ständige Bewegung die Gerinnung des Samens zu verhindern; LEEUWENHOEK und seine Anhänger (LIEUTAUD, LANCISIUS, BOERHAVE, LEIBNITZ u. a.) dagegen erklärten diese Gebilde als die Keime der Organismen selbst. Die Anhänger dieser Anschauung — die „Animalkulisten“ (Samentierchen = *Animalia seminis*) — setzten sich damit in Gegensatz zu den „Ovisten“, welche nicht in den „Samentierchen“, sondern in den Eiern die Keime der Lebewesen erblickten. Mehr als 100 Jahre hat der Streit zwischen diesen beiden Anschauungen gedauert, bis er durch BONNETs

Entdeckung der Parthogenese bei den Blattläusen (1762) zugunsten der Ovisten entschieden wurde.

Was nun diese Keime, diese ersten Anlagen der Lebewesen selbst betrifft, so nahm man an, daß in ihnen bereits sämtliche Gebilde des fertigen Organismus — wenn auch in kleinstem Ausmaße — vorgebildet enthalten, also „präformiert“ seien. Vergewenwärtigt man sich den damaligen Stand der wissenschaftlichen Forschung, so muß man anerkennen, daß diese Annahme logisch vollkommen berechtigt war und mit den bis dahin bekannten Tatsachen in voller Übereinstimmung stand. Denn da der Begriff der Zelle und damit die Erkenntnis des Bauprinzips der Organismen fehlte, da man ferner von den während der Entwicklung sich abspielenden Umbildungsvorgängen nichts wußte, mußte man folgerichtig annehmen, daß jeder Organismus bereits in seiner ersten Anlage mit allen seinen Teilen vorgebildet, präformiert, enthalten sei. Hierfür schienen auch die ermittelten Tatsachen selbst zu sprechen, denn die jüngsten Embryonen, welche man damals untersuchen konnte, besaßen bereits alle Organe — die noch nicht genügend ausgebildeten Untersuchungsmethoden gestatteten eben noch nicht die Untersuchung der jüngeren, d. h. gerade der für diese Frage ausschlaggebenden Keime. Hinsichtlich dieser nahm man an, daß auch sie bereits die gleiche Organisation wie die älteren Keime besaßen, und daß sich diese Organisation bis zum Anfangsstadium der Entwicklung verfolgen lasse. Schon der Keim sollte daher die spätere Organisation, wenn auch in unendlich verkleinertem Maßstabe, besitzen.

Diese Anschauung wird als die Theorie der Präformation oder Evolution bezeichnet. Die Präformation der Organe im Keime wurde verschieden aufgefaßt. Nicht allen bedeutete der Keim einfach ein genaues, verkleinertes Abbild des erwachsenen Organismus. BONNET (1720—1793) z. B. sieht in ihm vielmehr nur „einen Grundriß und ein Modell von dem organisierten Körper“, in welchem die späteren Teile des Organismus nicht schon als solche, verkleinert, enthalten sind. Aber einig ist man — folgerichtig — darin, daß die Teile dieses Keimes nur zu wachsen, sich nur aus den engen Keimhüllen „aus-“ oder „entwickeln“, zu „entfalten“, zu „evolviere“ brauchen, um den fertigen Organismus zu liefern. Das Wesen der Entwicklung bestände danach nur in einem Größerwerden, nur im bloßen Wachstum der einzelnen Teile des Keimes.

Wenn auch die Präformationstheorie nach dem damaligen Stande des Wissens gut begründet schien, mußten ihre logischen Folgerungen zu jener Ungeheuerlichkeit führen, welche man als die Einschachtelungstheorie bezeichnet. Jede Organismenart besteht geschichtlich aus einer unendlichen Folge von Generationen. Nach der Präformationstheorie kann bei dieser Aufeinanderfolge keine Neubildung der jüngeren in der älteren Generation stattfinden, daher muß, da die Entwicklung nur in einer Entfaltung des bereits Vorgebildeten bestehen soll, die jüngere Generation bereits fertig, wenn auch verkleinert, in der älteren enthalten sein. Daraus folgt aber, daß alle Individuen, aus welchen eine Organismenart in der Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft besteht, bereits in einem von einem Schöpfer geschaffenen ersten Individuum vorgebildet enthalten sein müßten. Der Philosoph MALEBRANCHE hat 1672 diese Folgerungen aus der Präformationstheorie mit voller Schärfe gezogen und es war nur folgerichtig, wenn man dann z. B. zu berechnen suchte, wieviel Menschenkeime im Eierstock der Eva enthalten gewesen sein müssen, wenn man ferner annahm, daß nach Erschöpfung dieses Eimateriales das Menschengeschlecht aussterben müsse.

Wenn auch die Präformationstheorie mit dem damals bekannten Tatsachenmaterial übereinstimmte und sich vor allem auch an die alles beherrschenden kirchlichen Dogmen anpassen ließ, so verkannten dennoch einzelne Forscher

ihre Schwächen nicht. BUFFON (1707—1788) hat ihr die Theorie des Panspermatismus (1749) entgegengestellt. Nach dieser sollen die Lebewesen aus kleinsten, unzerstörbaren und unveränderlichen Einheiten bestehen, in welche sie beim Tode wieder zerfallen. Aus diesen überall in der Natur vorhandenen Urteilchen sollen die Lebewesen durch eine besondere Kraft entstehen und diese Teilchen sollen dadurch wachsen, daß sie aus der aufgenommenen Nahrung die ihnen verwandten Bestandteile assimilieren. Die zum Wachstum nicht verwendeten Teilchen sollen der Fortpflanzung dienen. Ähnlich sind die Gedankengänge von OKEN (1779—1851), welcher in den Organismen die Verschmelzung zahlreicher Infusorien zu einem Individuum erblickt (1805). Wie BUFFON nimmt auch er überall und jederzeit vor sich gehende Urzeugung (*Generatio aequivoca*) aus den die Organismen zusammensetzenden Teilchen an.

Diese und ähnliche phantastische Vorstellungen konnten begrifflicher Weise die Präformationstheorie nicht verdrängen. Ein ernster Gegner erstand ihr erst in CASPAR FRIEDRICH WOLFF (1733—1794).

Schon in seiner im Jahre 1759 erschienenen Doktor-Dissertation „*Theoria generationis*“ hat sich WOLFF, vorwiegend auf Grund theoretischer Erwägungen, gegen die Präformationstheorie gewendet und ihr seine Theorie der Epigenese (*ἐπί* nach, *γένεσις* Entstehung) oder Postformation gegenübergestellt, welche er in drei weiteren, in den Jahren 1764, 1768 und 1789 erschienenen Schriften näher begründete. Auch diese Theorie muß zwar — wie dies ja bei dem damaligen Stande der Naturforschung nicht anders möglich war — in ihren Grundlagen als verfehlt bezeichnet werden. Denn WOLFF glaubt, daß die erste Anlage eines Organismus aus einem unorganisierten, durch Ausscheidung entstandenen Saft besteht, der erst später organisch werde. Dies erfolge durch eine lediglich den Organismen eigentümliche Kraft, die „*Vis essentialis*“ und die mit dieser Kraft versehene Materie sei von Gott aus dem Nichts geschaffen worden. Was jedoch den Schriften WOLFFs bleibenden Wert verleiht, ist — außer dem theoretisch erbrachten Nachweise der Unmöglichkeit einer Präformation im damaligen Sinne — der besonders in seiner im Jahre 1768 veröffentlichten Schrift: „*De formatione intestinorum*“ erbrachte Beweis dafür, daß die Organe als solche nicht schon im Keime selbst enthalten sind, daß sie vielmehr erst später und nicht gleichzeitig, sondern allmählich, nacheinander — epigenetisch — entstehen. Zum ersten Male wurde hier die Entwicklung von Organen bis zu einem sehr frühen, von der späteren Form wesentlich verschiedenen Stadium verfolgt und z. B. gezeigt, daß Magen und Darm nicht von vornherein ein Rohr darstellen, sondern in Form einer Platte, welche sich erst später zum Rohre faltet, angelegt werden. Ebenso wurden die Grundzüge der Entwicklung des Nervenrohres, der Brust- und Bauchwand, des Nabels und des Amnion ermittelt.

Da die Schriften WOLFFs bei seinen Zeitgenossen keine Beachtung fanden, ist ihre grundlegende Bedeutung erst nach seinem Tode erkannt worden. Vorher jedoch hatte BLUMENBACH (1757—1840) in seiner Schrift: „Über den Bildungstrieb“ (1789) mit Erfolg die Präformationstheorie angegriffen, zu deren Verteidigern noch der als Naturforscher und Dichter bekannte ALBRECHT VON HALLER (1708—1777) zählte. Zu Ende des 18. Jahrhunderts war jedoch die Herrschaft der Evolutionstheorie gebrochen und an ihre Stelle die Theorie der Epigenese getreten.

Einen wesentlichen Aufschwung erfuhr die Entwicklungslehre im 19. Jahrhundert. Während in früheren Jahrhunderten Mathematik und Astronomie, im 18. Jahrhundert Physik und Chemie die vorwiegend bearbeiteten Gebiete der Naturforschung waren, gelangten die biologischen Wissenschaften erst im 19. Jahrhundert zur vollen Entfaltung. Gleichzeitig trat aber auch eine bis

dahin nur wenig gewürdigte Idee in den Vordergrund der geistigen Interessen, nämlich jene der Entwicklung. In allen Wissenschaften tritt im 19. Jahrhundert das Bestreben hervor, die Dinge aus ihrer Entstehungsart begreifen und erklären zu wollen. Diese Bewegung ist nicht von der Naturforschung ausgegangen, sie ist vielmehr auf literarische und philosophische Strömungen zurückzuführen, welche bis in das Ende des 18. Jahrhunderts zurückreichen.

Die relativ große Summe von Tatsachen, welche man bis zum Anfange des 19. Jahrhunderts über den Bau und über die Funktion des Körpers des Menschen und der übrigen Organismen ermittelt hatte, genügte nicht, um den gewünschten Aufschluß über das Wesen des Organischen zu erbringen. Diesen Aufschluß glaubte man nun durch die Ermittlung der Entstehungsweise der Organismen zu erbringen. Die bis dahin lediglich der zergliedernden Untersuchung sich bedienende biologische Forschung wendete sich nunmehr vorwiegend der Entwicklungsgeschichte zu, so daß VALENTIN (1835) mit Recht „die Idee der genetischen Beziehung als das herrschende Element . . . der Gesamtheit allen wissenschaftlichen Strebens“ jener Zeit bezeichnen konnte.

Unter den zahlreichen Forschern, welche sich in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen widmeten, sind vor allem CH. H. PANDER (1794—1865) und KARL ERNST v. BAER (1792—1876) zu nennen. Sie waren von einem ihrer Lehrer, von DÖLLINGER in Würzburg, zu einer neuerlichen, genauen Untersuchung der Entwicklung des Huhnes angeregt worden. PANDER führte diese Untersuchung zuerst durch und veröffentlichte ihre Ergebnisse im Jahre 1817. Diese Ergebnisse lieferten die feste Grundlage für die bereits von C. F. WOLFF vertretene, später so bedeutungsvolle Lehre von den „Keimblättern“. PANDER unterschied ein „seröses“ und ein „Schleimblatt“, zwischen welchen sich später ein „Gefäßblatt“ ausbilden sollte. Er erklärte ferner, daß die Entwicklung der Organe aus diesen Keimblättern im wesentlichen durch Faltungs- und Abschnürungsvorgänge erfolge.

Als PANDER seine Untersuchungen aus äußeren Gründen abbrechen mußte, setzte sie K. E. v. BAER fort. Erst nach fast zehnjähriger unausgesetzter Arbeit begann er mit der zusammenfassenden Darstellung seiner Untersuchungsergebnisse. Diese waren so bedeutend, daß BAERs Werk: „Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion“ (1828, 1837) als die Grundlage der neueren Embryologie bezeichnet werden kann. Mit Recht sagt KÖLLIKER (1879): „BAERs Werke dürfen sowohl wegen des Reichtums und der Vortrefflichkeit der Tatsachen als auch der Gediegenheit und Größe der allgemeinen Betrachtungen halber unbedingt als das Beste bezeichnet werden, was die embryologische Literatur aller Zeiten und Völker aufzuweisen hat.“

Die Untersuchungen BAERs erstrecken sich nicht bloß auf die Entwicklung des Huhnes, sondern auch auf die der Fische, Amphibien und Säugetiere. Es ist unmöglich hier auf die zahlreichen Ergebnisse spezieller Natur näher einzugehen. Viele von ihnen sind naturgemäß später durch die verbesserten Untersuchungsmethoden berichtigt worden. Von bleibender Bedeutung sind jedoch die Folgerungen allgemeiner Natur, welche BAER aus seinen Befunden zog. Diese bezogen sich u. a. auf das Prinzipielle der Entwicklungsvorgänge, wobei BAER Ideen über Evolution und Epigenese aussprach, welche zum Teile erst viel später als voll berechtigt anerkannt wurden. BAER gelangt ferner zur Aufstellung von vier Organisationstypen der Tiere, welche Typen durch das verschiedene Lageverhältnis der Organe gekennzeichnet sind. Er ermittelt, daß die diesen Haupttypen entsprechenden Merkmale eines Organismus zuerst entwickelt werden, und daß sich dann erst die Ordnungs-, Gattungs- und Artmerkmale ausbilden. Sehr klar und im berechtigten Widerspruche zu damals aufkommenden Ansichten sind seine Erörterungen über die bereits früher ermittelte und von

MECKEL (1781—1833) näher gewürdigte (1821) wichtige Tatsache, daß die Embryonen verschiedener Tierarten einander um so ähnlicher erscheinen, je jünger sie sind und je näher diese Arten im zoologischen System einander stehen. Gegenüber der Überschätzung dieser Tatsache durch die Anhänger der Deszendenzlehre betont BAER mit Recht, daß die embryonalen Formzustände nicht den fertigen entsprechen, daß daher die Embryonen bei ihrer Entwicklung keine der bekannten bleibenden Tierformen durchlaufen.

An dem mächtigen Aufschwunge der beschreibenden und der vergleichenden Embryologie beteiligten sich fast sämtliche in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts lebenden Biologen. Von den bedeutenderen seien hier nur genannt RATHKE, REMAK, J. MÜLLER, REICHERT, PREVOST, DUMAS, COSTE, WHARTON JONES, BALFOUR, ALLEN THOMPSON und RUSCONI.

Alle diese an sich vortrefflichen Untersuchungen mußten jedoch in wesentlichen Punkten unvollständig bleiben, solange der Aufbau der Organismen aus elementaren Einheiten, den Zellen, unbekannt war. Da trat durch THEODOR SCHWANNs (1810—1882) bekannte Untersuchungen (1839) eine umfassende Wandlung ein. Diese Untersuchungen lehrten den Organismus als eine Vielheit kleinster Elementarteile erkennen und waren für die Embryologie um so anregender als SCHWANN seine wichtigsten Schlußfolgerungen hauptsächlich aus der von ihm untersuchten Entwicklung der Gewebe abgeleitet hatte. Durch diese neue Auffassungsart der Organismen wurden neue Wege zur Klärung bisher ungeklärter Probleme gewiesen und nunmehr konnte erst den so wichtigen Fragen nach der Natur des Anfangsstadiums der Entwicklung und nach der Art der gewöhnlichen Ausbildung der Organe näher getreten werden. Die gleichzeitig und zum Teile als eine Folge der Zellforschung einsetzende Verbesserung der Untersuchungstechnik (Vervollkommnung des Mikroskopes, besonders durch ABBE; Färbungsmethoden; Erfindung der Mikrotome) bewirkte eine wesentliche Erleichterung der embryologischen Forschungen und eine bedeutende Erweiterung ihres Gebietes.

Das rege Interesse, welches man den embryologischen Untersuchungsergebnissen entgegenbrachte, erfuhr durch die nach der Mitte des 19. Jahrhunderts zur Geltung gelangte Deszendenztheorie eine wesentliche Steigerung. Die bereits früher erkannte Formähnlichkeit der Embryonen verschiedener Tierarten wurde nunmehr im Sinne dieser Theorie als Beweis für die phylogenetische Entstehung und demnach für die Verwandtschaft der Organismen aufgefaßt und für Schlußfolgerungen phylogenetischer Art verwertet. Als „biogenetisches Grundgesetz“ (HAECKEL) hingestellt, bildete diese Tatsache geradezu einen Grundpfeiler der Deszendenztheorie und die ganz im Banne dieser Anschauungen befangene embryologische Forschung glaubte ihr Endziel in der Ermittlung der Abstammungsverhältnisse der Organismen zu erblicken. So befruchtend diese Ideen auch wirkten und so zahlreiche Untersuchungen vergleichend-embryologischer Natur durch sie auch angeregt wurden, so kann doch nicht verkannt werden, daß diese phylogenetische Forschungsrichtung auf einer unsicheren Basis stand und daher nur Hypothesen auf Hypothesen — in oft ganz phantastischer Art — häufen konnte; daß ferner das Endziel der durch sie angeregten Untersuchungen — die Ermittlung der hypothetischen Stammesgeschichte — seinem Wesen nach ein historisches, also kein naturwissenschaftliches war und daß dadurch die embryologische Forschung von jenem Ziele abgelenkt wurde, welches in der Naturforschung das wichtigste sein muß, nämlich von der Ermittlung der Ursachen, der gestaltenden Kräfte des Geschehens.

Es ist das Verdienst von WILHELM ROUX (1850—1924) nachdrücklichst auf die Notwendigkeit einer diesem Ziele bewußt zustrebenden Forschung hin-

gewiesen und das Programm für die zunächst zu lösenden Probleme aufgestellt zu haben (1884, 1889). Er ist damit zum Begründer jener Forschungsrichtung geworden, welche er selbst als Entwicklungsmechanik bezeichnet hat.

Von der Überzeugung ausgehend, daß sich — wenn auch vielleicht erst in einer fernen Zukunft — alle Lebensvorgänge restlos durch die Physik und Chemie würden erklären lassen, hat ROUX es als Ziel der Entwicklungsmechanik bezeichnet, die organischen Gestaltungsvorgänge auf die einfachsten physikalischen und chemischen Wirkungsweisen zurückzuführen. Gerade die entwicklungsmechanischen Untersuchungen haben jedoch zum Teile zu Ergebnissen geführt, welche nach der Ansicht mancher Forscher — vor allem von HANS DRIESCH — auf physikalisch-chemische Weise unerklärbar sind und die vielmehr dafür sprechen sollen, daß die Entwicklungs-, sowie alle Lebensvorgänge, von besonderen, nur in den Lebewesen wirkenden Kräften beherrscht werden, welche sich des physikalisch-chemischen Geschehens nur als Mittel für ihre Wirkungsweisen bedienen. Dieser Neovitalismus stellt sich der mechanistischen Auffassung des Wesens der Entwicklung schroff gegenüber. Es handelt sich hier um Grundfragen der Biologie. Für ihre Lösung kommen vor allem embryologische experimentelle Untersuchungen in Betracht und hierin liegt die große allgemeine Bedeutung, welche diesen Untersuchungen zukommt.

Neovitalismus — zum Unterschiede von dem Vitalismus OKENS und seiner Zeitgenossen.

Erster Teil.

**Vor- und Keimentwicklung.  
Prinzipien der Organentwicklung.  
Die Ausbildung der embryonalen Hüllen  
und der Körperform.**

## Die Geschlechtszellen (Gameten).

Die beim Menschen wie bei allen höheren Tieren vorhandene Art der Fortpflanzung, die geschlechtliche Fortpflanzung, ist im wesentlichen dadurch gekennzeichnet, daß von den beiden Elterindividuen bestimmte Zellen — die Geschlechtszellen, Ei- und Samenzelle — gebildet werden, welche sich zum Keime eines neuen Individuums vereinigen. Dieser bei der „Befruchtung“, d. h. aus der Vereinigung der männlichen mit der weiblichen Geschlechtszelle entstandene Keim — die befruchtete Eizelle — hat den Wert einer einzigen Zelle und aus ihr gehen durch fortgesetzte Teilungen sämtliche Zellen des späteren Körpers hervor.

Außer der Befruchtung gibt es bei den vielzelligen Tieren keinen Vorgang, bei welchem zwei Zellen miteinander zur Bildung einer neuen Zelle mit den Eigenschaften beider verschmelzen und so ihre Individualität aufgeben. Da die beiden Geschlechtszellen bei dieser Verschmelzung eine verschiedene Rolle spielen, sind sie auch verschieden geformt, es besteht also ein Dimorphismus der Geschlechtszellen. Dieser ist aber ursprünglich nicht vorhanden, bildet sich vielmehr durch die besondere Entwicklungsart der beiden Geschlechtszellen aus. Erst wenn diese Entwicklung beendet ist, sind die Geschlechtszellen zur Befruchtung fähig, sie sind „reif“.

Die Kenntnis der Vorgänge, welche sich bei dieser Entwicklung der Geschlechtszellen abspielen, ist zum Verständnis des Wesens der Befruchtung und der Vererbung unbedingt notwendig.

Wie aus der späteren Besprechung der Entwicklung der Keimdrüsen hervorgehen wird, lassen sich die Geschlechtszellen frühzeitig von den übrigen Körperzellen unterscheiden. Sie sammeln sich in einer die Anlage der Keimdrüse darstellenden Vorwölbung der dorsalen Leibeshöhlenwand, der sog. Geschlechtsleiste (Abb. 514). Diese Zellen, welche zunächst nicht erkennen lassen, ob sie männliche oder weibliche sind, kann man als Urgeschlechtszellen bezeichnen. Ihre spätere Ausbildung erfolgt bei den beiden Geschlechtern in verschiedener Weise. Man bezeichnet diese beiden Ausbildungsarten als Eientwicklung, Oogenese und als Samenzellenentwicklung, Spermiogenese. Doch handelt es sich in beiden Fällen um im Wesen gleichartige Vorgänge, so daß man bei jeder dieser beiden Ausbildungsarten drei Perioden unterscheiden kann, nämlich die Keim- oder Vermehrungs-, die Wachstums- und die Reifungsperiode. Bei manchen Tieren (Nematoden), deren Geschlechtsorgane lange Röhren darstellen, spielen sich diese Vorgänge in verschiedenen Abschnitten dieser Röhren ab, so daß man diesen Perioden entsprechend eine Keim-, Wachstums- und Reifungszone an diesen Röhren unterscheiden kann. Beim Menschen dagegen erfolgt dieser Vorgang überall im Eierstock, beziehungsweise in jedem Abschnitte der Hodenkanälchen.

## Die Entwicklung der Eizelle, die Oogenese.

Die in der Anlage einer weiblichen Keimdrüse angesammelten Urgeschlechtszellen teilen sich wiederholt karyokinetisch und lassen so mehrere Zellgenerationen aus sich entstehen (Abb. 5). Die Zellen, welche in dieser Keim-, Teilungs- oder Vermehrungsperiode in großer Zahl entstehen, werden als

Ureizellen, Oogonien ( $\tau\acute{o}$   $\acute{\omega}\acute{o}\nu$  das Ei,  $\gamma\omicron\nu\epsilon\acute{\upsilon}\epsilon\omega$  erzeugen) bezeichnet. Beim Menschen fällt diese Periode in die Zeit des uterinen Lebens. Nach der Geburt werden Oogonien nur noch ausnahmsweise und wohl nur in den ersten zwei bis drei Lebensjahren gebildet. Die Zahl der aufeinanderfolgenden Zellteilungen ist nicht feststellbar, sie ist aber jedenfalls groß, da die Zahl der im Eierstock

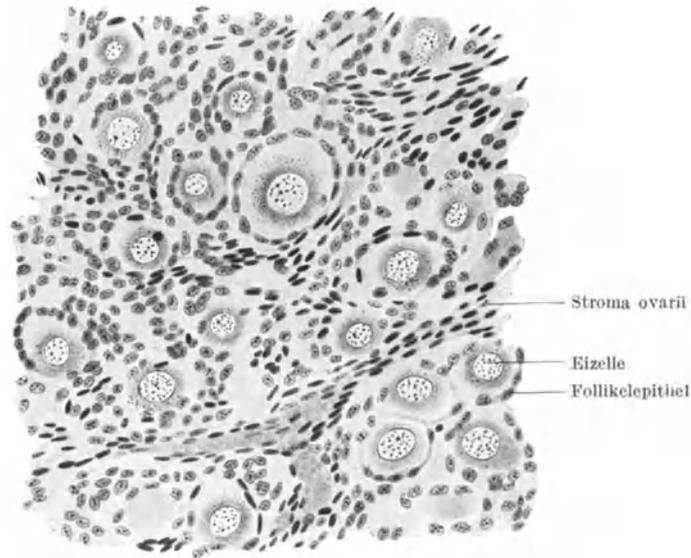


Abb. 1. Schnitt durch den Eierstock eines neugeborenen Mädchens. 300fache Vergrößerung.

einer Neugeborenen vorhandenen Eizellen eine sehr bedeutende ist (Abb. 1). Bei einer sorgfältigen Untersuchung der Eierstöcke einer 22 jährigen wurde die Zahl der Eizellen in beiden Eierstöcken zusammen auf ungefähr 400 000 bestimmt. Da bis zu diesem Lebensalter zahlreiche Eizellen bereits zugrunde

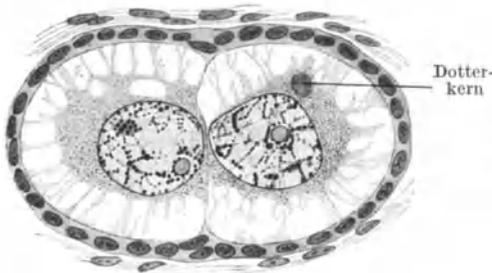


Abb. 2. Zweieiger Follikel aus dem Eierstocke einer 25jährigen Nullipara. Nach H. RABL.

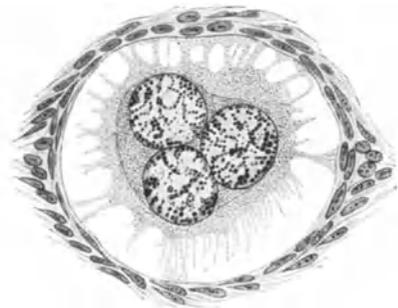


Abb. 3. Dreikernige Eizelle aus dem Eierstocke von Abb. 2. Nach H. RABL.

gegangen sein müssen, kann die Zahl der in jedem Eierstocke einer Neugeborenen vorhandenen Eizellen mit über 200 000 angenommen werden. Sicherlich kommen jedoch hierbei große individuelle Schwankungen vor.

Die meisten dieser Zellen — alle, falls die Teilungsperiode noch vor der Geburt endet — sind bereits in die zweite Periode ihrer Entwicklung, in die Wachstumsperiode, eingetreten. Die zuletzt gebildeten Oogonien teilen sich nämlich

zunächst nicht mehr, nehmen aber an Größe zu. Man bezeichnet sie jetzt als Oocyten erster Ordnung (oder Generation) oder als unreife Eier. Ihr großer runder Kern wird Keimbläschen oder Kern der unreifen Eizelle genannt. Die diesen Oocyten anliegenden Zellen des Eierstockes ordnen sich in Form einer einfachen Lage platter Zellen als Follikelepithel zu einer Hülle um sie an (Abb. 1 und 4). Die auf diese Weise entstandenen Gebilde werden als Primär- oder Primordialfollikel bezeichnet (Abb. 1). Die meisten von ihnen enthalten nur eine Oocyte, manche aber deren zwei oder mehr: Zweieiige, mehreiige Follikel (Abb. 2). Diese entstehen aus erhalten bleibenden größeren Eiballen der jungen Keimdrüse, vielleicht auch dadurch, daß sich das Follikelepithel nicht um eine, sondern um zwei oder mehr Oocyten ausbildet, nach einer Ansicht auch dadurch, daß die Scheidewände zwischen mehreren eineiigen Follikeln schwinden. Die Befruchtung der aus solchen Follikeln ausgestoßenen Eizellen kann eine der Ursachen des Entstehens von mehreiigen Zwillings- und Mehrgeburten bilden.

Die Oocyten 1. Ordnung werden von manchen Forschern als Auxocyten (*ἀυξάειν* wachsen) bezeichnet.

Der Name „Keimbläschen“ rührt davon her, daß dieses Gebilde zur Zeit seiner Entdeckung — 1825, beim Hühnerei — nicht richtig als Kern gewertet werden konnte und daher lediglich seiner äußeren Erscheinung nach als „Bläschen“ des Keimes bezeichnet wurde. Beim Säugetierei ist das Keimbläschen erst 1837 nachgewiesen worden. Erst SCHWANN gab die richtige Deutung im Sinne der Zellenlehre.

Die Oocyten können auch zwei und mehr Kerne besitzen (Abb. 3), was auf eine Verschmelzung von zwei oder mehreren Oocyten zurückgeführt wird, vielleicht aber auch dadurch zustande kommt, daß sich in den betreffenden Zellen nur der Kern, nicht auch der Zelleib geteilt hatte. — Auch Eizellen mit Riesenkernen sind beobachtet worden.

Bei den erwähnten Untersuchungen der Eierstöcke einer 22 jährigen fanden sich in beiden Eierstöcken zusammen etwa 1000 zweikernige Oocyten, also 1 auf 400 einkernige vor. Zweieiige Follikel wurden nur fünf gefunden.

Die Größenzunahme der Oocyten während der Wachstumsperiode erfolgt dadurch, daß diese Zellen unter Vermittlung des Follikelepithels aus dem Gewebssaft Stoffe aufnehmen und aus ihnen immer mehr und von jener Substanz anbinden, welche als „Nahrungsplasma“ oder „Dotter“ einen wesentlichen Anteil des Zelleibes der Oocyten darstellt. Auch der Kern vergrößert sich hierbei, nimmt Flüssigkeit auf und gewinnt das Aussehen eines Bläschens — daher der Name: Keimbläschen.

Sowohl der Beginn als auch das Ende der Wachstumsperiode sind bei den verschiedenen Oocyten verschieden. Der Beginn fällt mit der letzten Teilung der betreffenden Oogonie zusammen. Der Zeitpunkt dieser Teilung ist aber für die verschiedenen Oogonien ein verschiedener, da sich diese letzten Teilungen über mehrere Monate des Fetallebens erstrecken und ausnahmsweise auch in die Zeit nach der Geburt fallen. Das Ende der Wachstumsperiode wiederum erstreckt sich vom Beginne der Geschlechtsreife (gekennzeichnet durch den Beginn der Menstruation — Menarche), also von der Pubertät, bis zum Erlöschen der geschlechtlichen Tätigkeit des Eierstockes, d. h. bis zum 45. bis 55. Lebensjahre (Klimakterium). Während also einzelne Oocyten ihr Wachstum schon etwa mit dem 13. Lebensjahre — in südlichen Ländern entsprechend dem früheren Eintritt der Pubertät noch früher — abschließen können, beenden es andere evtl. erst mit dem 55.

Dieser Zeitpunkt geht normalerweise mit dem Aufhören der Menstruation einher (Menopause). Doch kann in seltenen Fällen auch noch lange nach der Menopause Ovulation und Schwangerschaft eintreten.

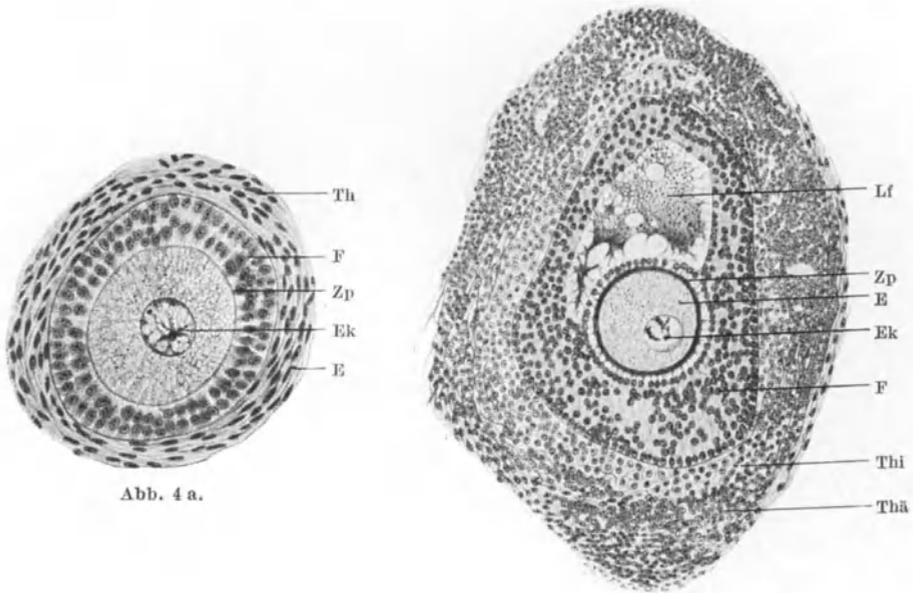


Abb. 4 a.

Abb. 4 b.

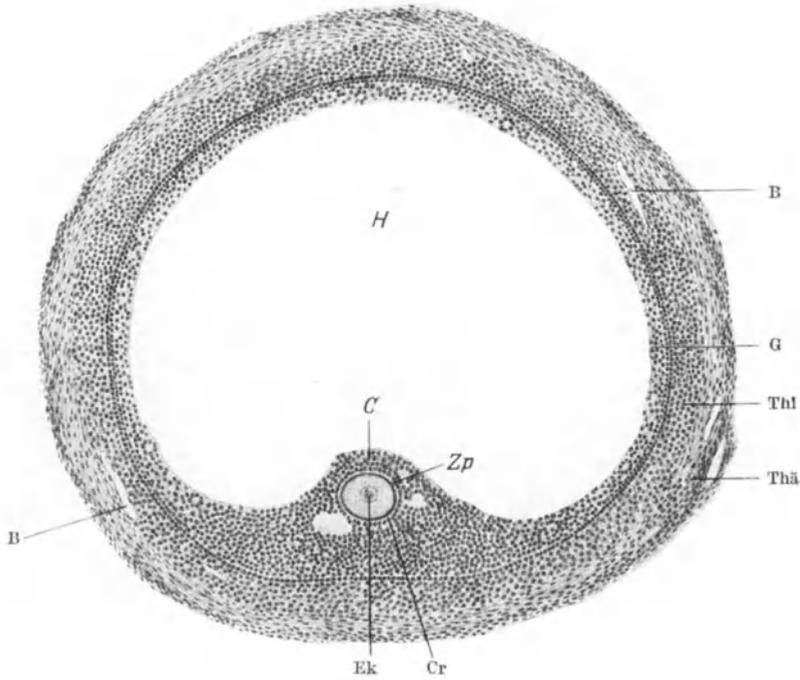


Abb. 4 c.

Abb. 4 a.-c. Bildung des menschlichen GRAAFSchen Follikels. B Blutgefäß; C Cumulus oviger; Cr Corona radiata; E Eizelle; Ek Kern der Eizelle; F Folliclelepitheel; G Granulosaepithel; H Hohlraum des Follikels; Lf Liquor folliculi; Th Theca folliculi; Thä, Thi äußere, innere Schichte der Theca; Zp Zona pellucida. a 248-, b 135-, c 55fache Vergrößerung.

Bis zur Pubertät wachsen nur wenige Oocyten rasch heran. Die meisten verharren bis dahin in Wachstumstillstand, beginnen aber dann — in verschiedener Zahl und vor allem verschieden rasch — ihr Wachstum. Eine oder mehrere Oocyten, und zwar die der Oberfläche des Eierstockes näheren, eilen den übrigen im Wachstum voraus. Dies erfolgt periodisch, den Mondmonaten entsprechend. Hierbei (Abb. 4) vergrößert sich nicht bloß die Oocyte, sondern auch der ganze Primärfollikel, indem das ursprünglich einschichtige Follikel-epithel durch Vermehrung und gleichzeitige Vergrößerung seiner Zellen zu einem vielschichtigen Epithel—Stratum granulosa, Membrana granulosa, Granulosaepithel — wird, um welches sich außen eine bindegewebige Hülle, Theca folliculi, bildet. Indem später durch Verflüssigung und durch die sekretorische Tätigkeit der Follikel-epithelzellen mit Flüssigkeit — Liquor folliculi — erfüllte Lücken entstehen, welche zu einer größeren Höhle zusammenfließen, entsteht der bläschenförmige Sekundär- oder Graafsche Follikel, Folliculus oophorus vesiculosus Graafii, Graafsches Bläschen (Abb. 4c). Das an die Wand des Hohlraumes des Follikels gedrängte Epithel des Stratum granulosa bildet an einer Stelle einen größeren Haufen — Eihügel, Cumulus oviger — in welchem die Oocyte enthalten ist.

Es liegen auch Angaben über Bildung von Sekundärfollikeln schon im fetalen Leben (etwa vom 7. Schwangerschaftsmonate an) und in der Kindheit vor.

Der durch Zunahme des Liquor folliculi stetig sich vergrößernde Follikel wölbt hierauf mit einem seiner Pole die Rindenschichte des Eierstockes hervor, wird „sprungreif“ und platzt. Das Platzen des sprungreifen Follikels bezeichnet man als Ovulation, denn es wird hierbei mit dem Liquor folliculi auch das Ei mit den ihm anhaftenden Zellen der Corona radiata (d. h. der dem Ei unmittelbar anliegenden Zellage des Cumulus oviger) und des Follikel-epithels aus dem Follikel ausgestoßen.

Die Vergrößerung der Eizelle und des Follikels während der Wachstumsperiode ist eine sehr bedeutende. Die Oogonien haben einen Durchmesser von etwa 0,01—0,016 mm, die fertigen Oocyten 1. Ordnung einen solchen von 0,1—0,3 mm, was einer 10—20 fachen linearen Vergrößerung und einer 5000 bis 10000 fachen Vergrößerung dem Volumen nach entspricht. Da der Durchmesser der Follikel von 0,3—0,4 mm bis zu 10—16 mm zunimmt, handelt es sich bei ihnen um eine noch weit bedeutendere Vergrößerung.

Betreffs des Zeitpunktes der Ovulation beim Menschen siehe Seite 35.

Während dieser Vorgänge ist das Ei bereits in die Reifungsperiode eingetreten. Die während dieser Periode ablaufenden Vorgänge konnten an der menschlichen Eizelle noch nicht beobachtet werden. Sie sind aber bei einer großen Anzahl von Tieren verschiedener Art, auch von Säugetieren, genau ermittelt worden. Die Übereinstimmung, welche sie in den wesentlichen Punkten aufweisen, läßt keinen Zweifel darüber zu, daß sich auch die Reifungsvorgänge an der menschlichen Eizelle in der gleichen Weise wie bei den untersuchten Tieren abspielen.

Rein äußerlich betrachtet — also ohne Rücksicht auf die innerhalb der Eizelle ablaufenden Vorgänge — kann man feststellen, daß sich an dem einen, zumeist dem späteren „animalen“ Pole der Eizelle entsprechenden Pole der Oocyte eine kleine Kuppe immer stärker vorwölbt, bis sie als kleine Kugel von der Eizelle abgeschnürt wird und dann zwischen der Eizelle und der sie umgebenden Hülle liegen bleibt. Dieses kleine Körperchen wird als Polzelle, Polocyte, Polkörperchen bezeichnet. Es war schon zu einer Zeit bekannt, in welcher man die Bedeutung dieses Vorgangs nicht zu erfassen vermochte und da man annahm, daß dieses Körperchen bestimmend für die Lage der Eiachse und für die

Verlaufsrichtung der Achse der ersten Teilungsebene des befruchteten Eies sei, nannte man es **Richtungskörper**.

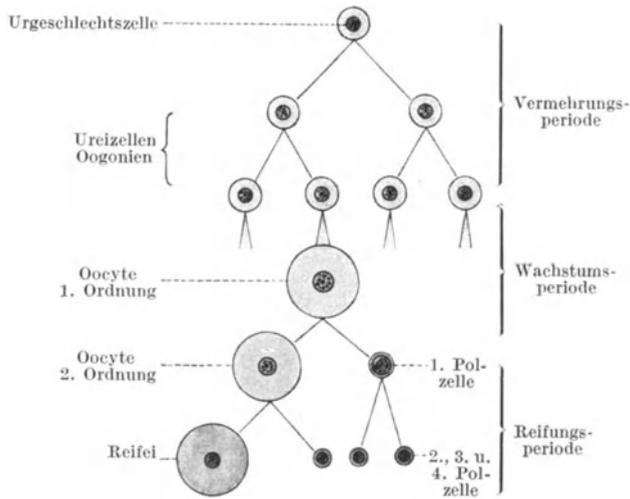


Abb. 5. Schematische Darstellung der Oogenese.

Bei den Gastropoden haben die Richtungskörper tatsächlich eine richtungsbestimmende Bedeutung: Jener Pol des Eies, an welchem sie austreten, wird zum animalen Pole und damit erhält die Eistruktur auch ihre Bestimmung bezüglich rechts und links.

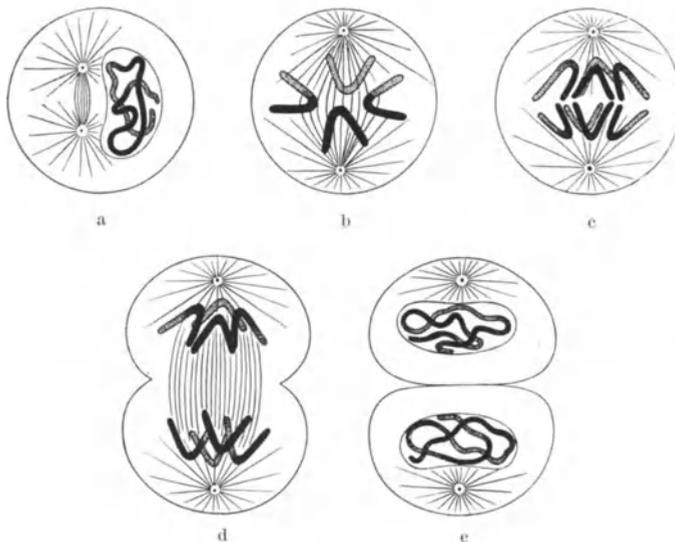


Abb. 6 a—e. Schematische Darstellung der karyokinetischen Zellteilung. a Knäuel, Spirem, b Sternfigur, Aster; c Metakinese; d Doppel- oder Tochterstern, Diaster; e Tochterknäuel, Dispirem.

Nach Ablauf dieser Abschnürung sind demnach zwei Gebilde vorhanden: Die kleine Polzelle und eine große Zelle, welche als Oocyte zweiter Ordnung (Generation) oder als Voreizelle, Präovum, Präovulum

bezeichnet wird. Nach einiger Zeit schnürt nun auch diese Oocyte in der gleichen Weise eine zweite, zumeist etwas kleinere Polzelle ab. Diese wird als zweite Polzelle oder Polzelle der zweiten Ordnung (Generation) zum Unterschiede von der früher erwähnten ersten Polzelle (oder Polzelle der ersten Ordnung) bezeichnet. Nach Abschnürung dieser zweiten Polzelle ist die Oocyte zum Reifei, Ovum (Oide, Oon, Ovium oder Ovulum) geworden. Ebenso wie die Oocyte erster Ordnung kann sich auch die erste Polzelle teilen, sie zerfällt jedoch nicht wie die Oocyte in zwei ungleiche, sondern in zwei annähernd gleich große Gebilde, welche als dritte und vierte Polzelle bezeichnet werden können (Abb. 5).

Das Endergebnis dieser Vorgänge besteht demnach in der Bildung von vier Zellen, von welchen die eine große, das Reifei ist, während die drei kleinen anderen die zweite, dritte und vierte Polzelle darstellen.

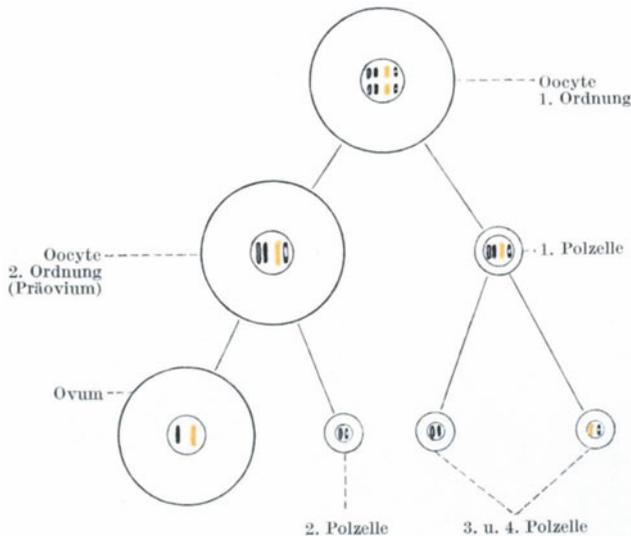


Abb. 7. Schematische Darstellung der Reifungsteilungen bei der Oogenese.

Obzwar die Polzellen bereits im Jahre 1824 von CARUS bei Molluskeneiern gesehen wurden, konnte ihre Bedeutung und damit das Wesen der Reifungsvorgänge erst nach Ermittlung der im Inneren der Eizelle sich abspielenden Prozesse erkannt werden. Dies erfolgte erst seit dem Jahre 1875 und wurde dadurch ermöglicht, daß man Untersuchungsobjekte verwendete, welche durch ihre Klarheit für diese Untersuchungen besonders geeignet waren. Es sind dies besonders die Eier des Pferdespulwurms *Ascaris megaloccephala*. Nachdem das Wesen der Reifungsvorgänge an diesen Objekten ermittelt worden war, konnten die Untersuchungen mit Erfolg auch auf alle anderen Tierarten fortgesetzt werden.

Schon die äußere Betrachtung des Reifungsvorganges läßt vermuten, daß es sich hierbei um eine karyokinetische (mitotische) Zellteilung, allerdings von besonderer Art, handle. Diese Vermutung erweist sich bei entsprechender Untersuchung als richtig.

Die Zellteilung erfolgt zumeist in Form der Mitose, Karyokinese oder indirekten Zellteilung (Abb. 6). Das Chromatin des Kernes sondert sich hierbei

in eine für jede Tierart bis zu einem gewissen Grade typische Anzahl von Chromosomen, deren Größe und Gestalt gleichfalls für jede Tierart typisch ist. In der Zellmitte erscheint ein spindelförmiges Gebilde, die Kern- oder Teilungsspindel. Jeder der beiden Pole dieser Spindel wird durch ein Centriol eingenommen, welches aus der Teilung des Centriols der sich teilenden Zelle entstanden ist. Diese Centriolen sind von einer Hülle — Centrotheca, Idiozom — umgeben, von der eine Polstrahlung ausgeht. Die Chromosomen ordnen sich hierauf in regelmäßiger Weise um die Mitte der Kernspindel an, spalten sich der Länge nach, und verdoppeln so ihre Zahl. Diese Spaltheilfen rücken nun zu den ihnen entsprechenden Polen der Spindel, so daß sich daher um jeden

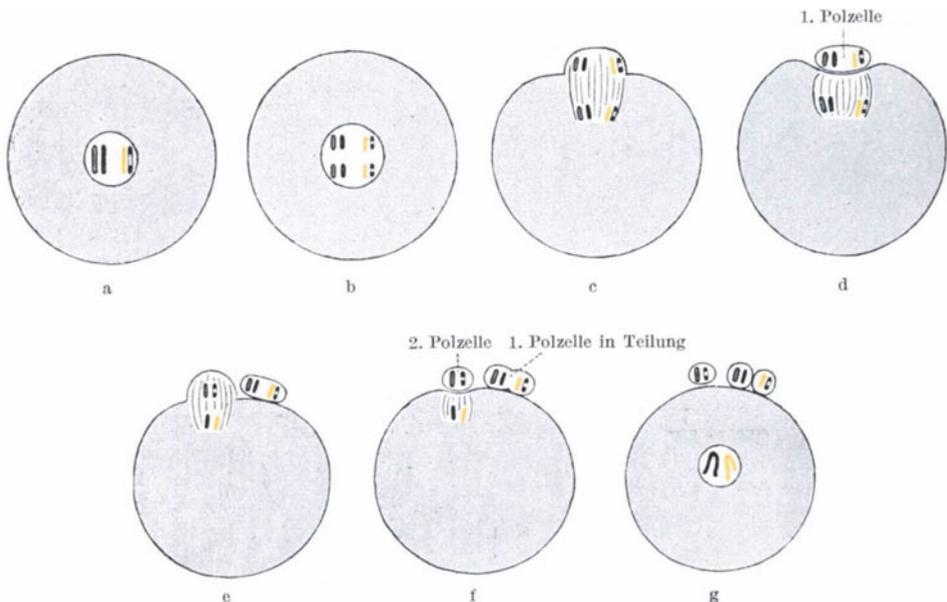


Abb. 8. Reifungsteilung des Eies vom *Ascaris megalocephala bivalens*.

dieser Pole die gleiche Zahl von Chromosomen ansammelt, wie sie ursprünglich in der Zelle vorhanden war. Nun tritt eine die Mitte des Zelleibs und der Kernspindel durchschnürende Furche auf und es wird daher die Zelle in zwei gleich große und gleich viele Chromosomen enthaltende Tochterzellen geteilt.

Auch in der Oocyte erster Ordnung bildet sich bei Beginn des Reifungsvorganges eine Kernspindel — erste Reifungs- oder Richtungsspindel — aus, um deren Mitte sich die Chromosomen regelmäßig als „Stern“ oder „Aster“, wie bei einer karyokinetischen Zellteilung anordnen. Allein diese Spindel bleibt nicht wie bei der typischen Zellteilung in der Mitte der Eizelle, sie rückt vielmehr, indem sie sich radiär einstellt, gegen die Oberfläche der Eizelle und hebt hier mit einem ihrer Pole einen Teil des Zelleibs der Oocyte kuppenförmig hervor (Abb. 7, 8 und 29). Die unterdessen der Länge nach halbierten Chromosomen rücken, wie bei jeder Karyokinese, gegen die beiden Pole der Spindel; die eine Hälfte von ihnen gelangt also an jenen Pol der Spindel, welcher sich in der Vorwölbung der Eioberfläche befindet. Wie bei der Karyokinese tritt dann eine Teilungsfurche auf, welche die Mitte der Kernspindel durchschneidet,

wodurch der vorgewölbte Teil des Zelleibs mit den in ihm enthaltenen Chromosomen von der Oocyte abgesprengt wird und als erste Polzelle auf der Oberfläche der Oocyte liegen bleibt. Der ganze Vorgang entspricht also im wesentlichen einer Zellteilung und wird als erste Reifungsteilung bezeichnet.

Die Bezeichnung „Richtungsspindel“ ist von dem Namen „Richtungskörper“ abgeleitet.

Der Unterschied zwischen einer normalen Zellteilung und dieser ersten Reifungsteilung besteht darin, daß zwar eine Halbierung der Chromosomenmasse, nicht aber auch eine Halbierung des Zelleibs erfolgt. Dies erklärt sich daraus, daß die Kernspindel mit den Chromosomen nicht wie bei der gewöhnlichen Zellteilung in der Zellmitte verbleibt, sondern in der geschilderten Weise gegen den einen Pol des Eies vorrückt.

Das Endergebnis der ersten Reifungsteilung besteht darin, daß auf die eine von den beiden Tochterzellen der Oocyte ein kleiner Teil des Zelleibs und je die Hälfte der Spindel und der Kernmasse übergeht, während die andere Zelle — die Oocyte zweiter Ordnung — die andere Hälfte der Spindel und der Kernmasse sowie den größten Teil des Zelleibs der Oocyte erster Ordnung erhält.

Würde sich nun die Oocyte zweiter Ordnung (und die erste Polzelle) in der gewöhnlichen Weise teilen, so müßte zunächst eine Ruhepause eintreten, das Kernmaterial würde sich in der Zellmitte sammeln, worauf sich dann eine Spindel bilden und die Chromosomen der Länge nach teilen würden usw. In der Oocyte kommt es zwar zu einer Teilung — zweite Reifungsteilung — allein ohne daß vorher eine Ruhepause eintritt. Zwar rückt das Kernmaterial gewöhnlich gegen die Zellmitte, es bildet sich auch eine Kernspindel — zweite Reifungs- oder Richtungsspindel — allein die Längsspaltung, also die Halbierung der Chromosomen unterbleibt. Die weiteren Vorgänge sind dieselben wie bei der ersten Reifungsteilung: Die Kernspindel rückt gegen die Oberfläche, stellt sich radiär ein und wölbt einen Teil der Zelloberfläche vor. Nunmehr wandert die eine Hälfte der Chromosomen gegen den einen in der vorgewölbten Plasmamasse befindlichen Pol, während die andere zu dem in der Oocyte verbliebenen Pol abrückt. Die hierauf einsetzende Teilungsfurche durchschneidet die Mitte der Kernspindel, so daß nunmehr ein kleiner Teil der Oocyte von dem übrigen — als zweite Polzelle — abgeschnürt wird. Während aber bei der ersten Reifungsteilung infolge der vorherigen Halbierung der Chromosomen eine Verdoppelung ihrer Zahl eintritt, weshalb die Oocyte zweiter Ordnung und die erste Polzelle dieselbe Anzahl von Chromosomen wie ihre Mutterzelle, die Oocyte erster Ordnung, erhalten, können bei der zweiten Reifungsteilung infolge des Ausbleibens der Halbierung, also der Verdopplung der Chromosomen, die zweite Polzelle und das Reifei nur die Hälfte der Chromosomen ihrer Mutterzelle erhalten. Da sich auch die eventuell eintretende Teilung der ersten Polzelle ohne vorhergehende Halbierung der Chromosomen vollzieht, besitzen auch die dritten und vierte Polzelle nur halb so viel Chromosome wie ihre Mutterzelle, die erste Polzelle.

Das Wesentliche der zweiten Reifungsteilung besteht demnach in einer Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte. Man nennt daher die zweite Reifungsteilung auch Reduktionsteilung zum Unterschiede von der ersten, welche, wie jede typische Kernteilung eine Äquationsteilung ist, weil bei ihr Mutterzelle und Tochterzellen die gleiche Zahl von Chromosomen aufweisen.

Die Phase der Reifungsteilungen, besonders die Reduktionsteilung, wird auch als Meiosis (= Verringerung) bezeichnet.

Betreffs der Aufeinanderfolge dieser beiden Teilungen bestehen bei den verschiedenen Tierarten Verschiedenheiten, weshalb man einen Post- und einen Präreduktionstypus unterscheidet.

Da das Reifei nur die halbe Chromosomenzahl besitzt wie seine Mutterzelle, und da diese wiederum die gleiche Chromosomenzahl enthält wie alle übrigen Zellen der Körpers, so liegt hierin ein wesentlicher Unterschied der reifen Eizelle gegenüber allen anderen Körperzellen. Man kann danach den Kern des Reifeies als Halbkern, Seminucleus, Hemikaryon (*ἡμί* halb, *κάρυον* Kern) zum Unterschiede von den Vollkernen oder Ganzkernen aller übrigen Körperzellen bezeichnen. Dieser Halbkern wird Kern der reifen Eizelle, Eikern oder weiblicher Vorkern (Pronucleus) genannt.

Er ist nicht bloß deshalb kleiner, weil er nur die halbe Chromosomenzahl besitzt, sondern auch aus dem Grunde, weil während der Reifungsteilungen Kernbestandteile (Kernsaft, Nucleolen, Linin) in den Zelleib austreten. Diese Verkleinerung kann sehr bedeutend sein. So verhält sich bei Seeigeln die Kernoberfläche im unreifen Ei zu jener des Reifeies wie 58,02 : 5,14.

Ein weiterer Unterschied des Reifeies gegenüber den anderen Körperzellen besteht darin, daß ihm ein Centriol fehlt, das noch die Oocyte erster Generation besaß, das aber später verschwindet, vielleicht derart, daß es in eine Anzahl unsichtbar kleiner Körnchen zerfällt. Die Reifungsspindeln haben daher auch bei manchen Eiarten nicht spitze, sondern abgestutzte Pole (Area polaris). Die das Centriol umgebende Centrotheca (Idiozom) kann sich dagegen erhalten und wird im Reifei als „Dotterkern“ bezeichnet. Diese Bezeichnung rührt davon her, daß die Ansammlung des „Dotters“, des Deutoplasmas, in der Wachstumsperiode in der Umgebung dieses „Dotterkernes“ beginnt und vielleicht durch ihn beeinflußt wird.

Abgesehen von dem Verhalten ihrer Spindeln unterscheiden sich die Reifungsteilungen von der typischen Karyokinese auch noch durch ein eigenartiges Verhalten der Chromosomen, das allerdings für Säugetiere noch nicht sicher erwiesen ist. Je zwei von den Chromosomen treten nämlich während der Wachstumsperiode im Kerne der Oocyte miteinander in Verbindung. Dieser Kontakt — Synapsis (*ἡ σύναψις* die Verbindung), Konjugation der Chromosomen — erfolgt bei verschiedenen Tieren in verschiedener Weise, sei es durch Nebeneinanderlagerung, Parallelkonjugation (Parasyndese), sei es durch Vereinigung der Enden der Chromosomen: Endkonjugation (Metasyndese). So entstehen aus je zwei einfachen, „univalenten“ Chromosomen Doppelchromosomen, sog. bivalente Chromosomen. Sie zerfallen — in verschiedener Weise, z. B. durch Längs- und Querspaltung — in vier Teilstücke, welche zusammen eine Vierergruppe oder Tetrade (*ἡ τετράς* die Vierzahl) bilden. Es gibt daher stets ebenso viele Tetraden als bivalente Chromosomen und nur halb so viele Tetraden als univalente Chromosomen vorhanden sind. Besitzt der Mensch 24 Chromosomen in seinen Körperzellen, so bilden sich bei ihm 12 Tetraden — also 48 Teilstücke von Chromosomen — aus. Jede dieser Tetraden besteht wiederum aus zwei Zweiergruppen oder Dyaden (*ἡ δυάς* die Zweizahl). Beim Menschen wären daher 24 Dyaden vorhanden, falls er 24 Chromosomen besitzt. Da die erste Reifungsteilung eine Äquationsteilung ist, werden der Oocyte zweiter Ordnung und der ersten Polzelle je 12 Dyaden also je 24 Chromosomen, zugewiesen. Bei der Reduktionsteilung werden dem Reifei und der zweiten Polzelle die Chromosomen von je 6 Dyaden, also je 12 Chromosomen, zugeteilt.

Die Zahl 24 wird zumeist als die für den Menschen zutreffende angenommen, doch werden von manchen Forschern auch andere, höhere Zahlen angegeben. Betreffs der Geschlechtschromosomen und des Verhaltens der Chromosomenzahl bei Mann und Weib siehe den Abschnitt über Geschlechtsentwicklung.

### Die Bedeutung der Polzellen.

Aus der Entstehungsgeschichte der Polzellen ergibt sich, daß diese die gleiche Entwicklungsart und im wesentlichen dieselben Bauelemente wie die reife Eizelle besitzen: Ihr Kernmaterial ist das gleiche, auch ihnen fehlt ein Centriol, ihr Leib entstammt derselben Quelle wie jener des Reifeies, er ist aber — und hierin liegt der Unterschied gegenüber dem Reifei — bedeutend kleiner und wahrscheinlich besonders an Nahrungsmaterial (Deutoplasma) wesentlich ärmer als beim Reifei. Die Polzellen sind daher als kleine, ihrem Zelleib nach unvollkommene Eizellen („Abortiveier“) aufzufassen. Würde eine Samenzelle in sie eintreten, würden sie also „befruchtet“ werden, so könnten sie keinen normalen Keim liefern, weil hierzu die Plasmamasse ihres Leibes nicht hinreicht, selbst bei Säugetieren nicht, bei welchen sie relativ groß sind. Man hat die Ansicht ausgesprochen, daß aus solchen befruchteten Polzellen abnorme Gebilde (parasitäre Zwillinge, sog. Fetus in fetu oder: Inklusio fetalís — richtiger: fetuformis, gewisse Geschwülste) entstehen können, welche in dem aus der zugehörigen Eizelle entstandenen sonst normalen Körper eingeschlossen werden. Die Art der Entwicklung des menschlichen Keimes (Trophoblastbildung) läßt jedoch einen derartigen Einschluß nur schwer und dann nur im Bereiche der Leibeshöhlenwand sowie in den an ihr entstehenden Organen zu.

### Beziehungen zwischen Eireifung und Befruchtung.

Wenn auch erst die reife Eizelle befruchtungsfähig ist, so bestehen doch bei verschiedenen Tierarten verschiedene Beziehungen zwischen der Eireifung und dem Eindringen der Samen — in die Eizelle. Während z. B. bei den Echinodermen die Samenzelle erst in das reife Ei eindringen kann, tritt sie bei *Ascaris megalocephala* schon in das unreife Ei ein. Bei dem Seestern *Asterias* kann die Samenzelle sowohl vor, als auch während und nach der Eireifung eindringen. Bei anderen Tieren, besonders bei Säugetieren und daher auch wahrscheinlich beim Menschen, erfolgt die erste Reifungsteilung noch im sprungreifen Follikel, also vor dem Eindringen der Samenzelle in das Ei, die zweite tritt aber erst dann ein, wenn die Samenzelle in die Eizelle eingedrungen ist. (Nach einer neueren Angabe soll jedoch auch beim Menschen die zweite Reifungsteilung schon im sprungreifen Follikel erfolgen.) Der Eintritt der Samenzelle in das Ei bedeutet nämlich noch nicht die Befruchtung, das Wesen dieser besteht vielmehr erst in den Vorgängen, welche dem Eintritte der Samenzelle in die Eizelle nachfolgen.

### Das reife Ei.

Im Gegensatz zu der reifen männlichen Geschlechtszelle tritt der Zellcharakter des Reifeies unverkennbar hervor. Das Reifei besitzt die wesentlichen Merkmale einer Zelle — Zelleib und Zellkern. Es fehlt ihm aber der Zentralkörper und auch hinsichtlich seines Zelleibs und seines Kernes unterscheidet es sich von anderen Zellen. Sein Kern ist ein Halbkern, er besitzt also nur die halbe Anzahl von Chromosomen, welche den übrigen Zellen der betreffenden Tierart zukommen. Dagegen ist sein Zelleib ungewöhnlich groß, so daß im allgemeinen die Eizellen die größten Zellen des betreffenden Organismus darstellen. Diese Größe wird während der Wachstumsperiode der Eientwicklung erlangt und erreicht bereits bei der Oocyte erster Ordnung ihr Maximum. Da später bei den Reifungsteilungen nur ein kleiner Teil des Zelleibs der Oocyte erster Ordnung den Polzellen zugewiesen wird, besitzt das Reifei fast die ganze Zelleibmasse der Oocyte erster Ordnung.

Dieser Zelleib wird als *Ooplasma* bezeichnet. Er setzt sich aus lebendigen und leblosen Bestandteilen zusammen.

Die ersteren bilden zusammen das Bildungs- oder Bioplasma. In seiner zähflüssigen Grundmasse enthält es verschieden große Körnchen, Fäden oder Maschen sowie Plastosomen. In ihm ist auch der Eikern eingelagert. Chemisch stellt es ein Gemisch verschiedener, für jede Tierart besonderer Eiweißarten dar. Da es an allen Lebensvorgängen des Eies teilnimmt, kann man es auch als den aktiven Teil des Ooplasmas bezeichnen.

Der passive, leblose Teil wird, seiner Bestimmung bei der Entwicklung entsprechend, als Nahrungs- oder Deuto (Deutero) plasma, oder auch als Dotter, Vitellus, Lecith (*ἡ λέκιθος* Dotter) bezeichnet. Er stellt ein Gemenge verschiedener Eiweißkörper, Fette, Lipoider, Kohlehydrate, Salze u. a. m. dar. Morphologisch treten diese Körper als Körnchen, Öl- oder Fettkugeln, als Dotterkugeln, Dotterplättchen, Pigmentkörnchen u. a. m. auf. Nach der Menge des Dotters unterscheidet man dotterreiche (polylecithale) und dotterarme (oligolecithale) Eier sowie Zwischenformen (mesolecithale Eier). Eier, bei welchen der Dotter gleichmäßig im Zelleib verteilt ist (Abb. 9a), bezeichnet man als

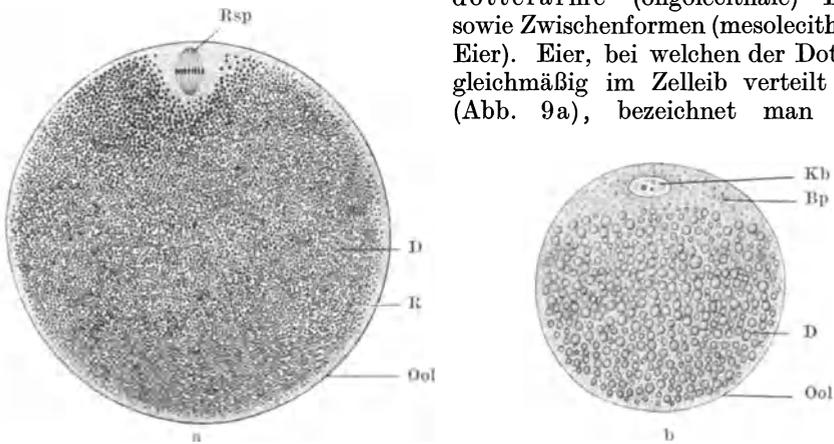


Abb. 9. Iso- und telolecithales Ei. a Isolecithale Eizelle des *Amphioxus lanceolatus* mit Reifungsspindel (Rsp). D Dotter; Ool Oolemma; R dotterarme Rindenschicht. Nach SOBOTTA. b Schema eines telolecithalen Eies. Bp Bildungsplasma; D Dotter; Kb Keimblaschen; Ool Oolemma. Nach O. HERTWIG.

isolecithale (*ἴσος* gleich), solche, bei welchen sich der Dotter hauptsächlich in der Mitte der Eizelle — mittelständig — vorfindet, als centrolecithale, und jene, bei welchen der Dotter — wie z. B. beim Hühnerei — an dem einen Ende (Pole) des Eies — also polständig — angesammelt ist, als telolecithale (*τὸ τέλος* das Ende) (Abb. 9b). Das an dem anderen Pole angesammelte Bildungsplasma bezeichnet man auch als Keimscheibe. Centro- und telolecithale Eier kann man unter dem Namen anisolecithale Eier zusammenfassen.

Die Ausdrücke „Dotter“ und „Plasma“ werden nicht immer sinngemäß verwendet. So spricht man auch von „Bildungsdotter“, obzwar es sich nicht um Dotter, sondern um Plasma handelt. Andererseits ist die Bezeichnung „Nahrungsplasma“ nicht sinngemäß, da es sich nicht um Plasma, sondern um Dotter handelt. Aus ähnlichen Gründen ist der Name „Ooplasma“ nicht ganz richtig. Die Bezeichnungen „Bildungs“- und „Nahrungsdotter“ stammen von REICHERT (1846).

Centrolecithale Eier und die ihnen entsprechende „superfizielle“ Furchung kommen nur bei einigen Wirbellosen vor und werden daher hier nicht weiter erörtert werden.

Menge und Anordnungsart des Dotters haben auf die Entwicklungsart des Eies bestimmenden Einfluß: Eier, bei welchen der Dotter in geringer Menge vorhanden und ziemlich gleichmäßig im Zelleib verteilt ist, beteiligen sich in ihrer Gänze an der Bildung des Embryo, sie sind holoblastisch (*ὅλος* ganz,

*βλάστος* Keim); bei Eiern dagegen, bei welchen eine mächtige Dottermasse vorhanden und an einem Pole des Eies angesammelt ist, entwickelt sich der Embryo nur aus jenem Teile des Eies, welcher das Bildungsplasma enthält. Diese Eier nennt man meroblastische (*τὸ μέρος* der Teil). Bei diesen Eiern kommt eine deutliche polare Differenzierung zum Ausdruck und man kann an ihnen einen animalen, das Bildungsplasma enthaltenden, und einen vegetativen, das Nahrungsplasma besitzenden Pol unterscheiden. Doch werden diese Pole auch bei holoblastischen Eiern unterschieden, da auch bei diesen an dem einen Pole zumeist etwas mehr Dotter angehäuft ist als an dem anderen.

Von den Eiern der Wirbeltiere sind jene der Petromyzonten, Amphibien (mit Ausnahme der Gymnophionen), einiger Ganoiden (*Accipenser*, *Amia*), der Dipneusten und der Säugetiere (mit Ausnahme der niedersten Säugetiere, der Monotremen) holoblastisch, jene der Myxinoiden, Selachier, Teleosteer, Gymnophionen, gewisser Ganoiden (*Lepidosteus*), der Reptilien, Vögel und Monotremen meroblastisch.

Zum Verständnisse dieser Namen diene die nachfolgende Übersicht über die einzelnen Klassen des Stammes der Wirbeltiere.

#### 1. Unterstamm, Anamnier.

1. Klasse. *Leptokardier* oder *Akranier*, Röhrenherzen oder Schadellose. (*Amphioxus lanceolatus*, Lanzettfisch.)

2. Klasse. *Cyclostomen*, Rundmäuler (Petromyzonten, Neunaugen; Myxinen, Inger).

3. Klasse. *Pisces*, Fische (Selachier, Haifische; Ganoiden, Schmelzfische; Teleosteer, Knochenfische; Dipneusten, Lurchfische).

4. Klasse. *Amphibien*, Lurche (Urodelen, Schwanzlurche; Anuren, Froschlurche; Gymnophionen, Schlangelurche).

#### 2. Unterstamm, Amnioten.

5. Klasse. *Reptilien*, Kriechtiere.

6. Klasse. *Aves*, Vögel. (Die Klassen der Reptilien und Vögel werden zusammen als *Sauropsiden* bezeichnet.)

7. Klasse. *Mammalia*, Säugetiere. (Als Unterklassen unterscheidet man bei ihnen die Monotremen oder Kloakentiere, die *Marsupialia* oder Beuteltiere und die *Placentalier*.)

Der Kern des Reifeies, der Eikern, unterscheidet sich von jenem des unreifen Eies, vom Keimbläschen, schon dadurch, daß er bedeutend kleiner ist. Dies erklärt sich damit, daß das Keimbläschen während der Reifungsteilungen nach Auflösung seiner Kernmembran feste und flüssige Substanzen an die beiden Polzellen abgibt. Die Verminderung des Volumens des Keimbläschens ist daher auch eine beträchtliche (beim Mäuseei z. B. 15—20fache). Die Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte wurde bereits erörtert.

Die Abgabe flüssiger und fester Substanzen — besonders Chromatin — von seiten des Kernes an den Zelleib bildet das Wesen der Reifung des Plasmas der Eizelle. Diese Substanzen sind für die Organisation der Eizelle und damit auch für die weitere Entwicklung von wesentlicher Bedeutung. Ohne sie ist bereits die Befruchtung nicht möglich.

### Die Eihüllen.

Bei manchen Wirbellosen sind die Eizellen amöboid beweglich und daher hüllenlos. Die überwiegende Mehrzahl der verschiedenen Eiarten ist jedoch zu eigener Bewegung nicht fähig und besitzt Hüllen. Je nachdem ob diese Hüllen von der Eizelle, vom Follikelepithel, oder erst nach dem Eintritte des Eies in den Eileiter und Uterus von den Zellen und Drüsen dieser beiden gebildet werden, unterscheidet man primäre, sekundäre und tertiäre Hüllen. Diese Hüllen sind als Eihüllen zu bezeichnen zum Unterschiede von den später vom Fetus selbst gebildeten fetalen Hüllen (*Amnion* und *Chorion*).

Darüber, ob die bei Wirbeltieren, also auch beim Menschen, das Ei umgebende Membran, Oolemma (*τὸ λέμμα* die Schale), *Zona pellucida* oder *radiata*, Dotterhaut, *Chorion primitivum* (*τὸ χορίον* die Haut) genannt (Abb. 9, 29–33), eine primäre oder sekundäre Eihülle ist, bestehen verschiedene Meinungen, doch spricht der Umstand, daß sie den Oogonien fehlt und erst nach der Ausbildung des Follikel­epithels um die Oocyte 1. Ordnung sichtbar wird, dafür, daß sie als cuticulare Ausscheidung vom Follikel­epithel gebildet wird, daß sie also eine sekundäre Hülle darstellt. Sie besteht aus mehreren Schichten, welche dicht aneinander liegen, wodurch die scheinbare Strukturlosigkeit der oft durchsichtigen Hülle entsteht. Kanälchen durchsetzen sie in radiärer Richtung. Sie enthalten Fortsätze der Follikel­epithelzellen, welche zur Eioberfläche ziehen und offenbar den Stoffaustausch zwischen dem Ei und dem Follikel­epithel vermitteln. Mit dem Wachstum der Oocyte und des befruchteten

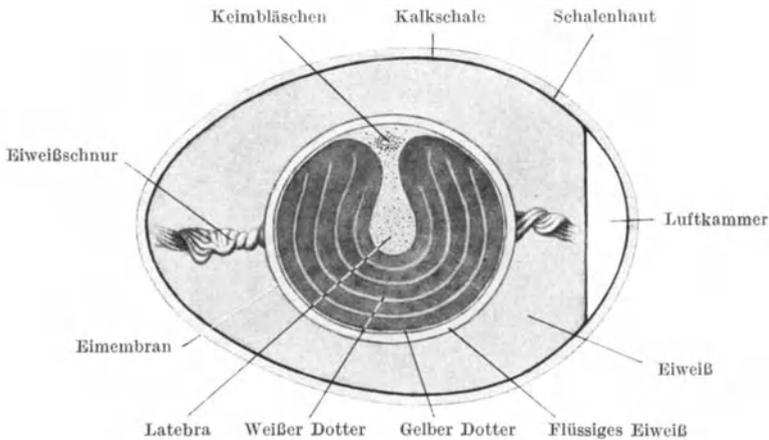


Abb. 10. Schematischer Durchschnitt durch das eben abgelegte unbefruchtete Hühnerei.

Eies wächst auch die *Zona pellucida* bis zu einem gewissen Grade, um dann unter dem wachsenden Drucke des Keimes dünner zu werden, einzureißen und zu verschwinden.

Eine echte primäre Eihülle scheint nur bei manchen Wirbellosen, hier oft als die einzige Hülle, gebildet zu werden. Sie wird als Eimembran, Dotterhaut, *Membrana vitellina* bezeichnet.

Sehr mannigfach sind die von der Schleimhaut des Eileiters und eventuell auch des Uterus gebildeten tertiären Hüllen. Bei den eierlegenden Tieren besitzen sie naturgemäß eine große Bedeutung, da hier besondere Schutz- und Anheftungsvorrichtungen für die Eier notwendig sind. Sie bestehen in Eiweiß- und Gallerthüllen (z. B. der Froschlaich oder das Eiweiß des Hühnereies) und in verschieden derben Häuten und Schalen (Kalkschale des Hühnereies, mit Schnüren und Haken versehene Hornschalen bei Fischen u. a. m). Als Beispiel für diese tertiären Hüllen diene hier das in der Abb. 10 wiedergegebene Hühnerei. Von den Säugetieren besitzen nur die eierlegenden Monotremen außer einer Eiweißschichte auch eine weiche — beim Schnabeltier verkalkte — Eischale.

Auch bei Säugetieren (z. B. Hund, Pferd, Kaninchen) und wohl auch beim Menschen bildet sich insofern eine tertiäre Hülle, als die Tubenschleimhaut um das Ei eine zähflüssige Eiweiß- oder Gallerthülle abscheidet. Dies erfolgt um befruchtete Eier in stärkerem Ausmaße als um unbefruchtete. Diese

Hülle spielt jedoch bei der weiteren Entwicklung keine Rolle, sie löst sich vielmehr bald auf.

Junge Keimblasen des Hundes besitzen eine aus Gallertfäden bestehende Hülle. Diese Fäden stellen das dem Oolemma anheftende Sekret der Uterusdrüsen dar.

### Die menschliche Eizelle.

Wie bereits erwähnt wurde, sind die Reifungsteilungen und das Reifei des Menschen noch nicht zur Beobachtung gelangt. Doch kennt man den Bau der ausgewachsenen Oocyte erster Ordnung, die man auch als fertiges Ei bezeichnet, da sie bereits alle wesentlichen Elemente des Reifeies besitzt (Abb. 11).

Auch beim Menschen ist die Eizelle die größte Zelle des Körpers. Im Vergleich mit den Eizellen der übrigen Säugetiere ist sie ungewöhnlich groß, größer als alle bisher zur Beobachtung gelangten Eizellen der placentalen Säugetiere.

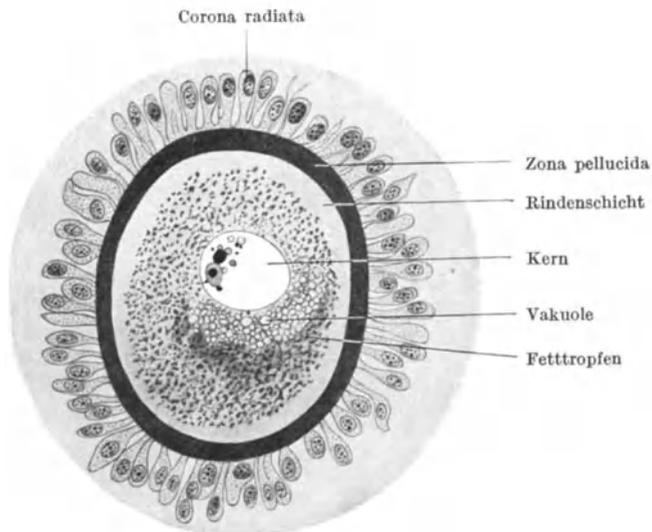


Abb. 11. Eizelle des Menschen aus einem reifenden Follikel. Etwa 350fache Vergrößerung.  
Nach VAN DER STRICHT.

Sie stellt eine Kugel von 0,15—0,32 mm (im Mittel 0,2 mm) Durchmesser dar, ist also mit freiem Auge noch sichtbar. Entsprechend Befunden bei Fischen, Amphibien und Reptilien nimmt vielleicht die Größe der Eier mit dem Alter der Mutter zu.

Der Zelleib ist von einem leichtflüssigen, durchscheinenden Plasma gebildet, dessen kleinkörnige Inhaltsgebilde Molekularbewegung aufweisen. Man kann eine schmale äußere, besonders feinkörnige, als Dotter- oder Ooplasmarine bezeichnete Zone unterscheiden, welche aus einer äußeren, schmalen, hellen und einer inneren, breiteren, etwas dunkleren Protoplasmaschicht besteht. Diese beiden Schichten enthalten fast nur Bildungsplasma, während die nunmehr folgende innere Zone hauptsächlich aus Nahrungsplasma besteht. Dieses wird durch eiweiß-, fett- und lecithinhaltige mattglänzende und stark lichtbrechende Körnchen und Tropfen gebildet, welche blasser und kleiner sind als in anderen Säugereiern und welche daher nur eine geringfügige Trübung des Eies verursachen. Der Zellkörper der Eizelle enthält ferner kurze, fadenförmige, in bestimmter Weise angeordnete Plastokonten (Mitochondrien), welche sich besonders im zentralen Teile des Eies vorfinden.

Der Kern des fertigen, aber noch unreifen Eies, das Keimbläschen, *Vesicula germinativa*, besitzt einen Durchmesser von 0,03—0,045 mm, ist also größer als die Kerne aller anderen Körperzellen, ja größer als selbst viele von diesen Zellen. Er liegt außerhalb der Mitte der Eizelle in der unter der Ooplasmahülle befindlichen Plasmazone, und zwar am jeweils oberen Pole des Eies, zu welchem er infolge seines geringen spezifischen Gewichtes stets aufsteigt. Von einer derben Kernmembran umhüllt, enthält er in seinem Kernsaft das achromatische Liningerüst, das Chromatin in Form lockerer Fäden und einen sehr deutlich hervortretenden Kernkörper (Nucleolus), der als Keimfleck, *Macula germinativa* bezeichnet wird. Dieser liegt exzentrisch, besitzt einen Durchmesser von 0,007—0,01 mm und ist mit einer kleinen Vakuole versehen. Er

soll amöboid beweglich sein. Auch kleinere Nebenkörper, *Paranucleoli*, können vorkommen.



Glashaut Einwucherndes Stroma ovarii

Abb. 12. Atretischer Follikel. 98fache Vergrößerung.  
Nach einem Präparate von V. PATZELT.

Die das Ei umhüllende, wahrscheinlich vom Follikel-epithel aus gebildete *Zona pellucida* oder *radiata* ist etwa 0,1 mm dick, durchsichtig und fein radiär gestreift. Diese Streifen entsprechen schmalen Kanälchen, durch welche Nahrungsstoffe von den Follikel-epithelzellen zur Oocyte gelangen können. Durch die Kanälchen ziehen auch Fortsätze der Follikel-epithelzellen zur Oocyte, verbreitern und verbinden sich an deren Oberfläche zu einer plasmatischen Hüllschichte.

Ob sich zwischen der *Zona pellucida* und der Oocyte ein mit Flüssigkeit erfüllter Spaltraum, *perivitelliner Raum*, der die Drehung der Eizelle innerhalb der *Zona pellucida* ermöglichen würde, befindet, ist noch strittig.

Die unmittelbar der *Zona pellucida* anliegenden Zellen des Follikel-epithels, die ursprünglich niedrig waren, bilden später ein *Cylinderepithel*, das, weil seine Zellen in radiärer Richtung um das Ei angeordnet sind, als *Corona radiata* bezeichnet wird. Bei der Ausstoßung des Eies aus dem Follikel bleiben regelmäßig einzelne Zellen der *Corona radiata*, selbst 2—3 Lagen des Follikel-epithels, auf der *Zona pellucida* haften und gelangen mit dem Ei in den Eileiter, wo sie dann zugrunde gehen (Abb. 31, 38).

### Rückbildung von Eizellen.

Die Zahl der zur Reife gelangenden Eier ist beim menschlichen Weibe eine geringe. Während des zeugungsfähigen Alters, also in einem Zeitraume von 30—35 Jahren, können alljährlich — vorausgesetzt, daß keine Schwangerschaft eintritt — etwa 13 Eier, im ganzen also etwa 400, heranreifen. Da aber die Zahl der in den beiden Eierstöcken vorhandenen Oogonien bedeutend größer ist, vielleicht mehr als tausendmal größer, so gelangt nur ein kleiner Bruchteil der Eianlagen zur Reife. Die übrigen gehen zugrunde, und zwar entweder frühzeitig in jedem Stadium der Oogenese, auch in jenem der Teilungsperiode, oder erst nach der Bildung der Follikel (*Atresie der Follikel*, Abb. 12). Dieser Rückbildungsvorgang beginnt also bereits frühzeitig, während des uterinen

Lebens (3. Monat). — Bei der bereits erwähnten Untersuchung der Eierstöcke einer 22jährigen wurde die Zahl der atretischen (von *ἀτρητος* nicht durchbohrt, d. h. nicht geplatzt) Follikel in den beiden Ovarien mit 12000 berechnet. — Wenn sich bei der Atresie der Follikel die Bindegewebszellen der Theca folliculi in epitheloide Zellen umwandeln und Lutein aufnehmen, ähneln diese Follikel den gelben Körpern, weshalb sie als *Corpora lutea atretica* bezeichnet werden.

### Ovulation, Menstruation, Corpus luteum.

Hinsichtlich der Bildung von zur Reifung fähigen Eizellen und der damit verknüpften Erzeugung von sprungbereiten Follikeln entfalten die Eierstöcke

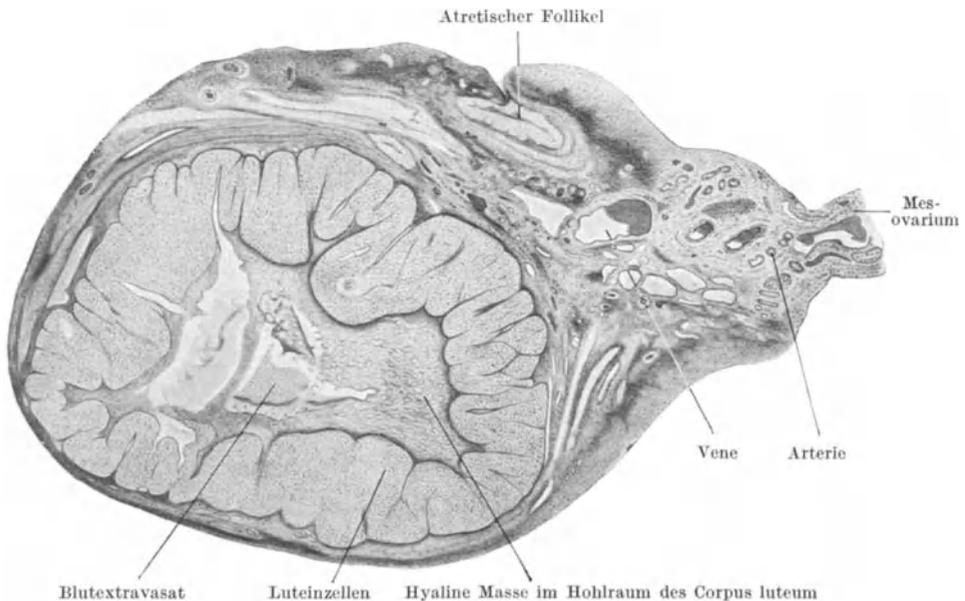


Abb. 13. Schnitt durch den Eierstock mit einem Corpus luteum graviditatis. 5fache Vergrößerung.

eine den Mondmonaten entsprechende periodische Tätigkeit, es besteht also ein ovarialer Cyclus. Ob hierbei die Eierstöcke streng regelmäßig miteinander abwechseln, ist nicht bekannt, aber nicht wahrscheinlich. Während des zeugungsfähigen Alters werden daher alljährlich — falls nicht Schwangerschaft eintritt — zwölf bis dreizehn Eizellen in regelmäßigen Zwischenräumen nacheinander reif; falls jedoch, was vielleicht oft vorkommt, mehr als eine Eizelle in einem Monat heranreift, entsprechend mehr.

Parallel damit geht auch ein uteriner Cyclus einher, der in bestimmten, später noch zu besprechenden (S. 223). Veränderungen der Uterusschleimhaut besteht und dessen sichtbaren Ausdruck eine im Mittel 3—4 Tage dauernde Blutung bildet, welche in etwa einem Mondmonat entsprechenden Intervallen eintritt — Menses, Menstruation, Regel, Periode. Wenn auch Rhythmus und Dauer der Menstruation bei verschiedenen Völkern und Individuen verschieden sind, folgen sie doch bei dem Einzelindividuum entweder zeitlebens oder während längerer Zeiträume demselben Typus.

Zwischen dem ovarialen und dem uterinen Cyclus bestehen Beziehungen zeitlicher und ursächlicher Art. Das Platzen eines Follikels, die Ovulation,

fällt stets in die Zeit zwischen zwei Menstruationen, in das „Intermenstrum“, ohne daß jedoch eine strenge Gebundenheit an einen bestimmten Tag innerhalb dieser Zwischenzeit bestände. Dies erscheint auch leicht begreiflich, da sich die zum Heranwachsen und Platzen eines Follikels notwendigen Umstände nicht immer in gleichen Zeitabständen ausbilden können. Wenn nun auch der Tag der Ovulation auf jeden Tag des Intermenstrums fallen kann, scheint doch, wie noch näher erörtert werden wird (S. 66), der achte Tag nach dem Auftreten der Blutung derjenige zu sein, an welchem die Ovulation am häufigsten erfolgt.

Eine Beziehung zwischen dem ovarialen und uterinen Cyclus besteht nur in dem Sinne, daß die Menstruation von der Ovulation, nicht aber die Ovulation von der Menstruation abhängig ist. Ovulation ohne Menstruation kann daher vorkommen, nicht aber Menstruation ohne Ovulation.

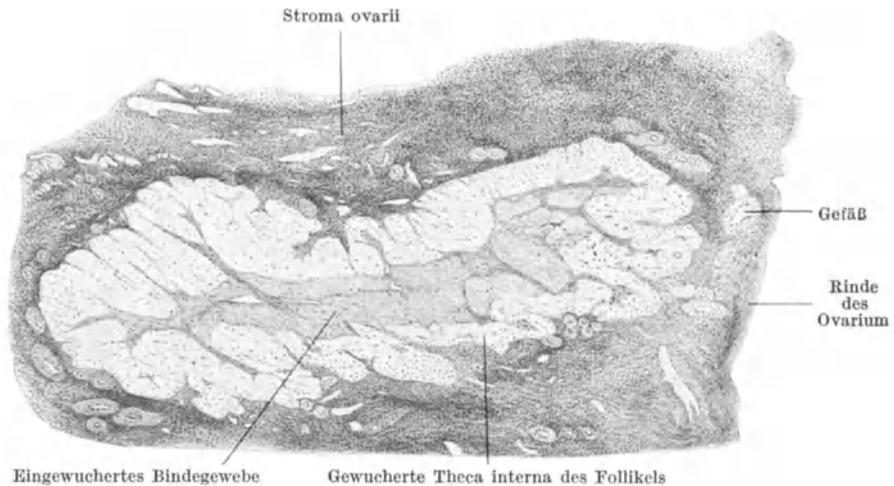


Abb. 14. Corpus fibrosum. 19fache Vergrößerung. Nach einem Präparate von V. PATZELT.

Nach dem Platzen des Follikels fällt dessen Wand zusammen und der früher über die Oberfläche des Ovariums vorragende Follikel sinkt in die Tiefe. Durch die plötzliche Druckabnahme im Follikel und wohl auch durch Nervenreizung erweitern sich die Blutgefäße und es kommt — wenn auch nicht stets — zu Blutaustritt in den leeren Follikel, der infolgedessen ein weiches, rotes, leicht blutendes Gebilde — Corpus rubrum — darstellt. Statt Blut tritt manchmal nur seröse Flüssigkeit aus. Gleichzeitig setzt eine lebhaft Vermehrung der Zellen der Membrana granulosa und der inneren Lage der Theca folliculi ein, es entstehen dadurch Falten, welche in die Höhle des Follikels vorspringen und sie allmählich ausfüllen. In den Zellen der gewucherten Granulosa und Theca wird teils diffus, teils in Form feiner Körnchen das gelbe „Lutein“ abgelagert, die Zellen werden zu „Luteinzellen“ und der ganze Follikel gestaltet sich so zum gelben Körper, Corpus luteum (Abb. 13). Sein Schicksal ist verschieden, je nachdem ob das aus dem Follikel entleerte Ei befruchtet wird oder unbefruchtet bleibt. In letzterem Falle tritt nach der „Blüte“ des Corpus luteum, ungefähr zwei Wochen nach dem Follikelsprung, eine rasch verlaufende Rückbildung des gelben Körpers ein. Bei der nächsten Menstruation kommt es zu einer neuerlichen Blutung in das Corpus luteum, die Luteinzellen verschwinden, das Bindegewebe wuchert, das ausgetretene Blut zersetzt sich, wobei hämosiderotisches Pigment entsteht, der ursprüngliche Hohlraum des gelben Körpers wird von gallertigem Bindegewebe ausgefüllt, das schließlich eine weißliche Narbe

bildet: Corpus fibrosum albicans s. candicans (Abb. 14). Wird jedoch das Ei befruchtet, so unterbleiben weitere Blutungen, da während der Schwangerschaft keine Menstruation stattfindet; die Ablagerung von Lutein ist stärker und dauert länger, Zahl und Größe der Luteinzellen sind bedeutender, daher wird auch das Corpus luteum selbst größer (bis zu 3 cm Durchmesser). Man bezeichnet es daher auch als Corpus luteum graviditatis zum Unterschiede von dem Corpus luteum menstruationis, von welchem es sich jedoch seinem Wesen nach nicht unterscheidet. Es erhält sich während eines großen Teiles der Schwangerschaft und bildet sich dann in ähnlicher Art wie das Corpus luteum menstruationis zurück.

Dieses Corpus luteum graviditatis stellt nun eine Drüse mit innerer Sekretion dar, deren Sekret u. a. bewirkt, daß während der Schwangerschaft keine Menstruation, also kein uteriner Cyclus eintritt, und daß ferner auch der ovariale Cyclus gehemmt wird, d. h., daß das Wachstum der Follikel und damit die Ovulation unterbleibt.

Die Ursache für die periodische Tätigkeit der Eierstöcke liegt daher in ihnen selbst, und zwar in Gestalt der in regelmäßigen Zwischenräumen nacheinander reifenden Eier. Sie, ihre Follikel und später die Corpora lutea geben Stoffe — Hormone — in den Blutkreislauf ab, welche die Tätigkeit des Ovariums und des Uterus beeinflussen, wodurch — entsprechend dem periodisch erfolgenden Heranreifen der Eier — der ovariale und der uterine Cyclus hervorgerufen werden. Unbekannt ist allerdings, wodurch das periodische Heranreifen der Eier selbst veranlaßt wird (Weiteres siehe S. 226).

## Die Entwicklung der Samenzelle, die Spermio-genese, Spermio-cytogenese.

Im Gegensatz zur weiblichen weicht das Aussehen der männlichen Geschlechtszelle so sehr von dem normalen Zelltypus ab, daß man ihren Zellcharakter bezweifeln könnte. Daß jedoch auch sie eine Zelle ist, ergibt sich mit Sicherheit aus ihrer Entwicklung.

Diese verläuft (Abb. 15, 16) nach Art jener der weiblichen Geschlechtszelle. Die in der Anlage des Hodens enthaltenen Urgeschlechtszellen machen zunächst wie die ihnen entsprechenden Zellen des Eierstockes eine Keim-, Teilungs- oder Vermehrungsperiode durch und liefern so durch wiederholte normale Karyokinesen eine große Anzahl von Zellen, welche als Ursamenzellen oder Spermio-genien bezeichnet werden. Diese sind etwas kleiner als die Urgeschlechtszellen, besitzen ein helles Protoplasma, in welchem zahlreiche Mitochon-

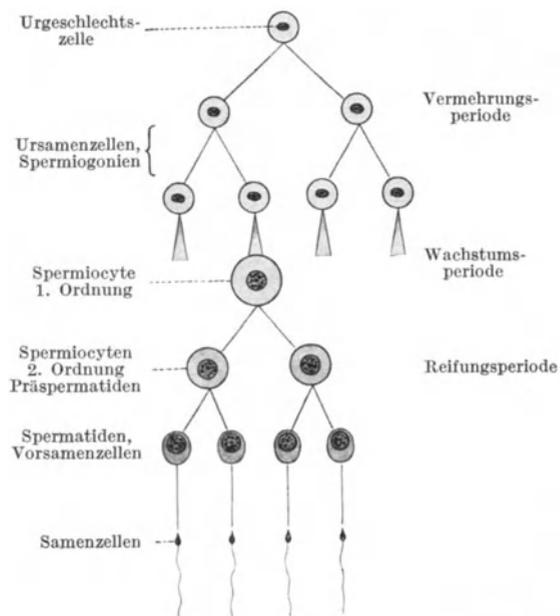


Abb. 15. Schematische Darstellung der Spermio-genese.

drien und zwei Centriolen liegen, welche vom Idiozom (Centrotheca) umhüllt sind. Die Spermiogonien werden auf die einzelnen Hodenkanälchen verteilt, welche außerdem noch die Stütz-, Nähr- oder SERTOLISchen Zellen (auch: Fuß- oder vegetative Hodenzellen genannt) enthalten. Die zuletzt gebildeten

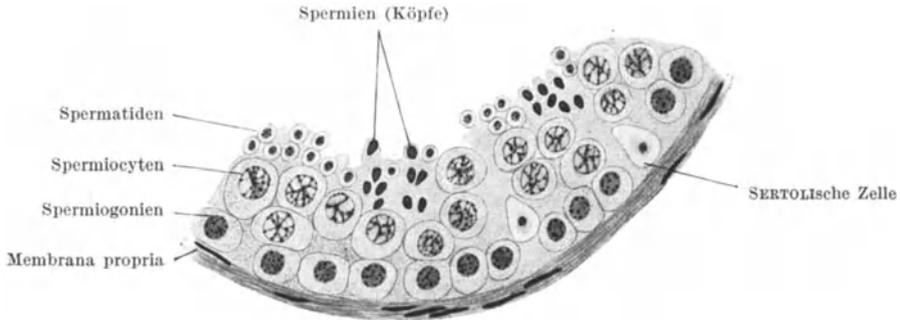


Abb. 16. Teil eines Schnittbildes von einem Hodenkanälchen des Menschen.

Spermiogonien wandeln sich nun, wenn die Samenbildung einsetzt, in große Zellen mit großen Kernen um. Diese etwa eine Woche dauernde Periode ist die Wachstumsperiode. Die Spermiogonien werden nunmehr als Spermiocyten erster Ordnung (Generation) bezeichnet. Sie entsprechen den Oocyten erster Ordnung, erreichen jedoch niemals deren Größe. Während sich

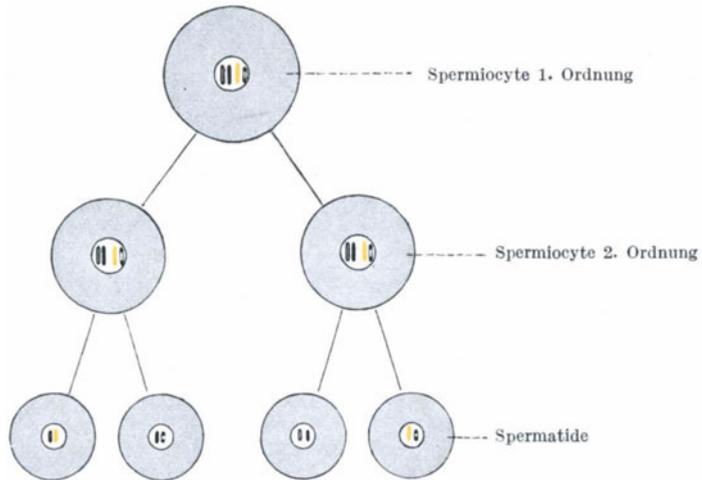


Abb. 17. Schema der Reifungsteilungen bei der Spermiogenese.

im Eierstock der Neugeborenen entweder nur diese Zellen oder — außer ihnen — nur noch wenige Oogonien vorfinden, erhalten sich im Hoden die Spermiogonien viel länger, und zwar so lange als überhaupt Samenzellen gebildet werden können, was bis in das Greisenalter möglich ist.

Die Spermiogonien werden auch Spermatogonien genannt. Ebenso werden die Namen: Spermatocyten und Spermatogenese verwendet.

Sobald die Spermiocyte eine gewisse Größe erreicht hat, schließt sich an die Wachstums- die Reifungsperiode an, welche etwa zehn Tage dauern

soll. Sie besteht wie bei der Eientwicklung aus zwei Teilungen — Reifungsteilungen —, von welchen die erste eine normale mitotische, also eine Äquations-, die zweite aber eine Reduktionsteilung ist. Auch die Synapsis, sowie die Bildung von Tetraden und Dyaden finden sich bei der Spermiogenese in derselben Weise wie bei der Oogenese vor (Abb. 17, 18).

Die durch die erste Reifungsteilung aus der Spermioocyte erster Ordnung entstandenen zwei Zellen werden als Spermioocyten zweiter Ordnung (oder Generation) oder als Prä-spermatiden, die aus diesen durch die Reduktionsteilung hervorgegangenen Zellen als Vorsamenzellen, Spermatiden, Prä-spermien oder Spermiden bezeichnet. Der Kern dieser Vorsamenzellen muß, da er einer Reduktionsteilung entstammt, ebenso wie jener der reifen Eizelle und der zweiten Polo-

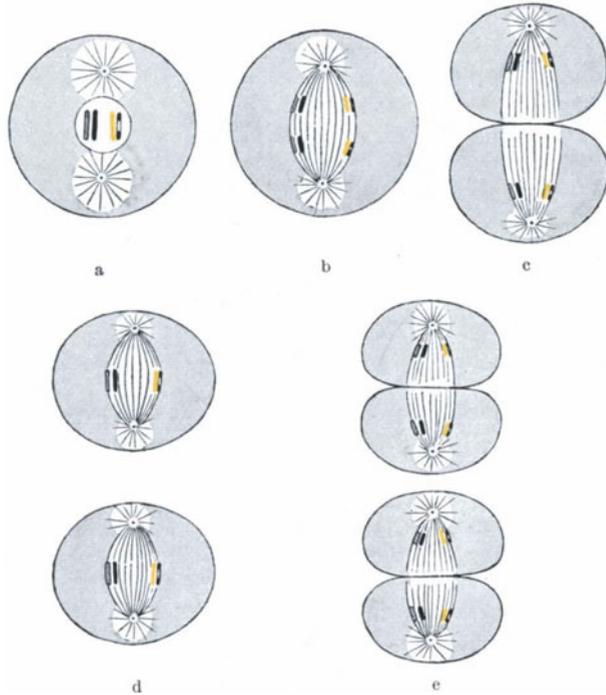


Abb. 18. Reifungsteilungen bei der Spermiogenese.

cyte, ein Halbkern sein, d. h. er besitzt im Gegensatz zu allen anderen Körperzellen nur die halbe Zahl von Chromosomen. Man bezeichnet diesen Kern als männlichen Vorkern (männlicher Pronucleus).

Trotz dieser Übereinstimmung des Wesens der Vorgänge bestehen aber auch Verschiedenheiten zwischen der Oo- und der Spermiogenese (Abb. 19).

Bei der Oogenese stellt sich die Kernspindel bei den Reifungsteilungen exzentrisch ein, weshalb eine ungleiche Teilung des Zelleibes eintritt, deren Ergebnis die Bildung verschieden großer Zellen — Eizelle und Polzelle — ist. Bei der Spermiogenese aber bleiben die Reifungsspindeln in der Zellmitte, der Zelleib wird daher in zwei gleiche Teile geteilt und das Endergebnis der beiden Reifungsteilungen besteht daher in der Bildung von vier gleich großen Zellen, den vier Spermatozoen. Sie sind nicht bloß von gleicher Größe, sie besitzen auch den gleichen Wert, da sie sowohl hinsichtlich ihres Zelleibes wie auch hinsichtlich ihres Kernes, d. h. betreffs der Zahl ihrer Chromosomen, gleichartig sind. Während also bei der Eientwicklung aus je einer Oocyte 1. Ordnung zwar gleichfalls vier Zellen entstehen, von welchen aber nur eine zur Eizelle werden kann, entstehen bei der Spermiogenese aus je einer Spermioocyte 1. Ordnung vier Zellen, von welchen jede eine Samenzelle liefert.

Während ferner bei der Eientwicklung die Centriolen verschwinden, erhalten sie sich bei der Spermiogenese und nehmen an den Reifungsteilungen wie auch an der späteren Entwicklung Anteil.

Der bei Echinodermen während der Oogenese nachgewiesene Austritt von Kernbestandteilen in den Zelleib (siehe S. 28) findet bei den Reifungsteilungen der Spermiogenese nicht statt. Der Größenunterschied der Kerne ist daher bei der Spermiogenese ein geringerer als bei der Oogenese.

Während endlich bei der Oogenese die Bildung der reifen Eizelle mit der zweiten Reifungsteilung beendet ist, liefert diese Teilung bei der Spermiogenese noch nicht die reife Geschlechtszelle, sondern erst ihre Mutterzelle (Vorsamenzelle). Es schließt sich daher bei der Spermiogenese an die zweite Reifungsteilung noch ein Vorgang an, durch welchen die Umbildung der nicht mehr teilungsfähigen Vorsamenzelle zur Samenzelle (Spermie, Spermiosom, Spermatozoon, Zoospermie) erfolgt: Umwandlungsperiode, Spermioghistogenese. Hierbei verbinden sich die Vorsamenzellen gruppenweise mit dem

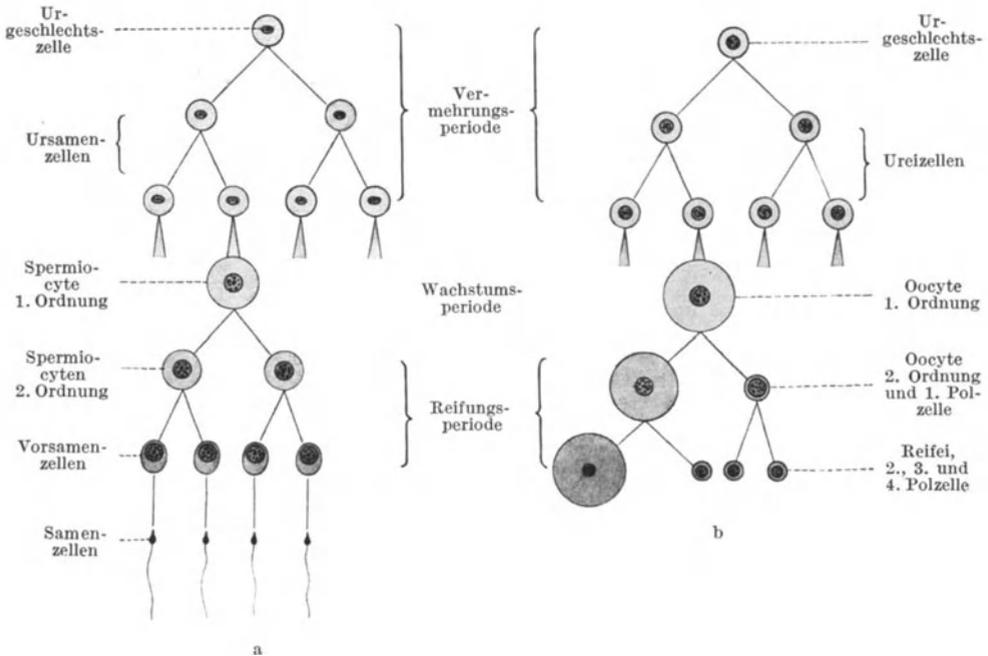


Abb. 19. Vergleich zwischen der Oo- und Spermiogenese.

der Lichtung des Hodenkanälchens zugewendeten verbreiterten Ende einer SERTOLISchen Zelle zu einem einheitlichen Gebilde: Samenständer, Spermatoblast. Diese Verbindung dauert zwar nur kurze Zeit (etwa eine halbe Stunde), allein sie ist offenbar für die weiteren Vorgänge von Wichtigkeit, weil hierbei die Spermatisden von den SERTOLISchen Zellen Nährmaterial, besonders Fett, erhalten.

Die wesentlichen Vorgänge während der Umwandlungsperiode bestehen darin, daß die beiden Centriolen ihre Hülle, das Idiozom, die Centrotheca, verlassen und gegen die Peripherie der Zelle wandern (Abb. 20,a). Die Zelle beginnt sich hierauf zu strecken und der Kern rückt unter Längsstreckung und Abplattung gegen das eine Ende der Zelle, das er ganz ausfüllt. Eines von den zwei Centriolen legt sich an den Kern an — proximales Centriol, das andere, kleinere rückt gegen die Zellperipherie — distales Centriol; beide bleiben jedoch durch feine Fäden miteinander verbunden. Aus dem distalen Centriol wächst ein sich stetig verlängernder, feiner, beweglicher

Faden aus (Abb. 20, b). Dieses Centriol teilt sich dann in zwei Knötchen, von welchen das vordere eine Scheibe, das hintere einen Ring bildet, durch welchen der Faden hindurchgeht (Abb. 20, d). An den der Ansatzstelle des proximalen Centriols gegenüberliegenden Kernpol rückt das Idiozom, in welchem ein Bläschen mit einem zentralen Körnchen — Akrosom (*ἀκροσ* das Ende, *σῶμα* der Körper) — sichtbar wird. Das Bläschen umwächst als Kappe die eine Kernhälfte, während das Akrosom mit der Kernmembran verschmilzt. Die ganze Zelle streckt sich bedeutend in die Länge, ihr der

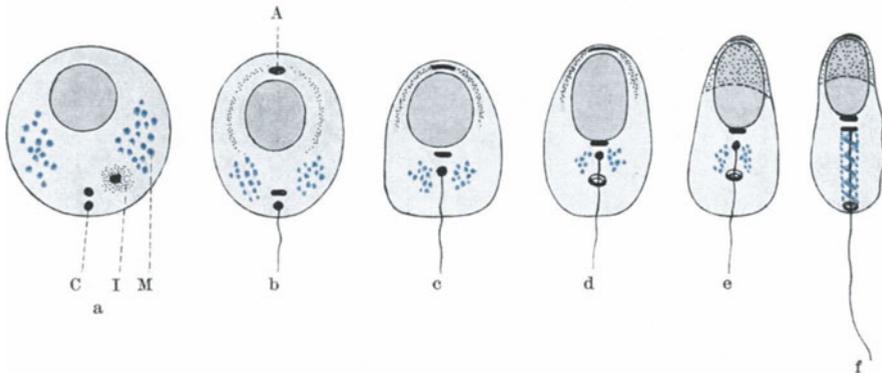


Abb. 20. Schematische Darstellung der Spermiohistogenese. A Akrosom, C Centriolen; I Idiozom; M Mitochondrien.

Wand des Hodenkanälchens zugekehrter Teil wird ganz vom Kerne eingenommen, während aus dem der Lichtung des Kanälchens zugekehrten verschmältesten Teile der von der Scheibe des distalen Centriols ausgehende Faden herausragt (Abb. 20, e). Dieser auch die Mitochondrien bergende Teil der Zelle verschmälert sich immer mehr (Abb. 20, f), um im wesentlichen nur die Hülle für die aus den Centriolen entstandenen Gebilde zu liefern. Nach einer Angabe soll jedoch der Zelleib der Spermide eine zarte Hülle um die ganze Samenzelle liefern, aus welcher nur die Spitze des Schwanzes der Samenzelle hervorragt. Ein Teil des Zelleibs wird nicht gebraucht und als Protoplasmaaballen abgeschnürt.

Die Bedeutung dieser Vorgänge und die Art der Beteiligung der einzelnen Bestandteile der Spermide am Aufbau der Samenzelle erhellt aus der Kenntnis der Organisation dieser Zelle.

### Die Samenzelle.

Im Gegensatz zur Eizelle gehört die Samenzelle des Menschen zu den kleinsten Zellen des Körpers (Abb. 21). Ihre Länge (0,04—0,06 mm) ist im Vergleich zu den übrigen Maßen eine sehr bedeutende. Die Samenzelle besitzt daher die Form eines Fadens, weshalb sie auch als Samenfaden bezeichnet wird. Man kann an ihr unterscheiden: Kopf, Mittelstück und Schwanz.

Der etwa 0,003—0,0045 mm lange und 0,002 bis 0,003 mm breite Kopf erscheint von der Fläche gesehen elliptisch, von der Kante birnförmig, wobei sich das vordere Ende bis auf 0,0018 mm verschmälert. Dieses vordere Ende ist zugespitzt und bildet so eine Schneide — Perforatorium, mit welcher sich die Samenzelle in die Eizelle einbohrt. Bei manchen Tieren ist dieses vordere Ende in verschiedener Weise zu einem Schneideapparat gestaltet (Schneide- und Spitzen-Perforatorium, mit oder ohne Widerhaken). Der vordere

Abschnitt des Kopfes ist von einer Hülle — Kopfkappe, Galea capitis — überzogen. Der Kopf erscheint völlig homogen und besteht vorwiegend aus Nuclein, was sich aus seiner Herkunft erklärt: Er ist aus dem Kerne der Spermatide entstanden, während sein Perforatorium dem Akrosom und die Kopfkappe dem Idiozom entstammt.

Das Mittelstück besteht aus zwei Abschnitten, dem Halse (Collum) und dem Verbindungsstück (Pars conjunctionis) (Abb. 22).



Abb. 21. Samenzellen vom Menschen. a Kopf von der Fläche; b von der Kante. E Endstück des Schwanzes; H Hals; Hk verdicktes Hinterende des Kopfes; Hst Hauptstück; K Kopf; RK Kopfkappenrand; P Perforatorium; V Verbindungsstück.

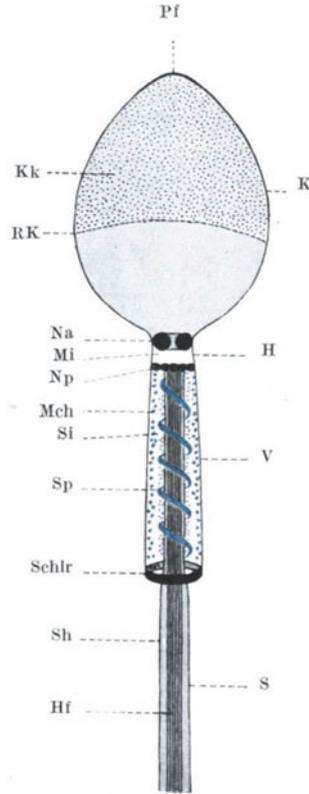


Abb. 22. Schema des Aufbaues einer menschlichen Samenzelle. Vom Schwanz ist nur der vordere Abschnitt dargestellt. H Hals; Hf Hauptfaden; K Kopf; Kk Kopfkappe; Mch Mitochondrien; Mi Massa intermedia; Na Noduli anteriores; Np Noduli posteriores; Pf Perforatorium; RK Rand der Kopfkappe; S Schwanz; Schlr Schlußring; Sh Schwanzhülle; Si Substantia intermedia; Sp Spiralfaden; V Verbindungsstück. Nach MEVES.

Der kurze Hals (0,0005 mm) erscheint als eingeschnürte Stelle zwischen Kopf und Verbindungsstück. Er ist plasmatisch-weich, und ermöglicht dadurch die verschiedene, auch winkelige Einstellung des Kopfes gegen den Schwanz. Man kann an ihm eine dem hinteren Abschnitte des Kerns anliegende Scheibe (da sie aus zwei Knötchen besteht, spricht man auch von Noduli anteriores) und eine homogene Zwischenmasse (Massa intermedia) unterscheiden. Die Scheibe entstammt dem proximalen Centriol, die Zwischenmasse dem Plasma der Spermatide.

Das Verbindungsstück ist etwa 0,003—0,006 mm lang und besitzt an seinem vorderen Ende eine aus Körnchen, *Noduli posteriores*, bestehende Querscheibe, an seinem hinteren Ende einen Ring: Schlußring, Schluß- oder Endscheibe. Von der Mitte der Querscheibe geht ein im Zentrum des Verbindungsstückes verlaufender fibrillärer Strang aus, der Achsenfadens, *Filum principale*. Er tritt durch den Schlußring hindurch und reicht bis zum Ende des Schwanzes. Im Verbindungsstücke ist er von drei Hüllen überzogen: Von einer dünnen inneren Cytoplasmahülle, *Involucrum*, von einer mittleren Spiralhülle und von einer äußeren Mitochondrienscheide. Die Spiralhülle besteht aus einem bei der fertigen Samenzelle nicht mehr sichtbaren 8—9 Windungen aufweisenden Spiralfaden und aus einer diese Windungen ausfüllenden Substanz, *Substantia intermedia*. Die Mitochondrienscheide besteht aus Mitochondrienkörnchen, aus welchen auch der Spiralfaden entstanden sein soll.

Was die Herkunft dieser Gebilde betrifft, so entstammen die Querscheibe und der Schlußring dem distalen Centriol der Spermatide. — Der Achsenfaden entspricht dem aus dem distalen Centriol auswachsenden Faden. Die Mitochondrienscheide entsteht aus den Mitochondrien, die übrigen Hüllen aus dem Plasma der Spermatide.

Der 0,03—0,05 mm lange und etwa 0,001 mm dicke Schwanz, *Cauda*, besteht aus einem Haupt- und aus einem Endstücke, *Pars principalis* und *Pars terminalis*. Das Hauptstück besteht aus dem Achsenfaden und aus einer ihn umgebenden Hülle (Plasmahülle, Schutzmantel), welche wahrscheinlich die Fortsetzung der Cytoplasmahülle des Verbindungsstückes ist. Bei manchen Tieren ist sie als undulierende Wellenmembran oder — an der Grenze zwischen Haupt- und Endstück — als Steuermembran besonders ausgebildet. — Das nur etwa 0,005 mm lange Endstück enthält den dünner gewordenen Achsenfaden mit einer zarten Hülle. Gegen das Hauptstück ist es scharf abgesetzt und läuft an seinem Ende in eine lange, feine, wahrscheinlich hüllenlose Spitze aus (Endspieß).

Trotz ihrer eigenartigen Gestalt ist demnach die Spermie, wie ihre Entstehungsweise lehrt, als eine Zelle aufzufassen, denn alle ihre Bestandteile lassen sich auf typische Elemente einer Zelle zurückführen. Die besondere Ausbildung dieser Elemente, also der eigenartige und komplizierte Aufbau der Samenzelle, stellt eine Anpassung an die der Samenzelle zukommende Arbeitsleistung bei der Befruchtung dar.

### Der Samen (Sperma).

Der Samen stellt unmittelbar nach seiner Entleerung eine weißlich-trübe, schwach alkalische, eigenartig riechende, gelatinöse Masse dar. Sie enthält nicht bloß das Sekret des Hodens, sondern auch jenes des Nebenhodens, der Samenleiter, Samenblasen, Vorsteherdriisen und der Harnröhre. Diese Sekrete bilden den größeren Anteil des Samens. Sie gesellen sich dem Hodensekrete erst bei dessen Entleerung zu. Den Hauptanteil liefern hierbei die Samenblasen. Ihr Sekret, sowie besonders jenes der Prostata, ist für das Zeugungsvermögen sehr wichtig, da es zur vollen Beweglichkeit der Samenzellen notwendig ist.

Der Gehalt an Wasser beträgt 90<sup>0</sup>/<sub>0</sub>; 6<sup>0</sup>/<sub>0</sub> entfallen auf die verbrennlichen, 4<sup>0</sup>/<sub>0</sub> auf die Aschenbestandteile.

Die geformten Bestandteile des Samens werden — außer den Samenzellen — gebildet von großen, runden, sog. Hodenzellen, von abgestoßenen Zellen der verschiedenen Abschnitte des Geschlechtskanales, von Lymphocyten, von kernlosen Gebilden, welche wahrscheinlich den bei der Spermiohistogenese entstandenen Plasmaballen entstammen, von verschiedenen Körnchen (Eiweiß-, Pigmentkörnchen, Fettkugeln), von wachsartigen Niederschlägen aus den Samenblasen

(„Sympexionkörper“), von Lecithin- und Amyloidkörpern aus der Prostata, von in Prismen-, Rosetten- oder Drusenform erscheinenden „Spermakristallen“, welche erst bei der Eintrocknung des Samens auftreten und das phosphorsaure Salz einer Base, des „Spermins“, darstellen u. a. m.

Die Menge des bei einer Ejaculation entleerten Samens beträgt im Mittel 3,3 ccm. Da sich in 1 cmm Samen ungefähr 60000 Spermien vorfinden, beträgt die Zahl der Samenzellen eines Ejaculates mindestens 200 Millionen. Doch bestehen hinsichtlich dieser Zahlen sehr große Unterschiede je nach der Individualität und je nach der Zahl und Häufigkeit der Entleerungen.

### Atypische Samenzellen.

Die Entwicklung der Samenzellen, insbesondere die Umwandlung der Spermatischen in Spermien, ist ein derart komplizierter Vorgang, daß Störungen seines normalen Ablaufes leicht eintreten können, deren Folgen in der Ausbildung atypischer Samenzellen (Teratospermien) bestehen müssen. Je nach der Art dieser Störungen, d. h. je nachdem, ob sie den Kern, die Centriolen, das Cytoplasma oder



Abb. 23. Atypische — zweiköpfige — menschliche Samenzellen. Nach BROMAN.

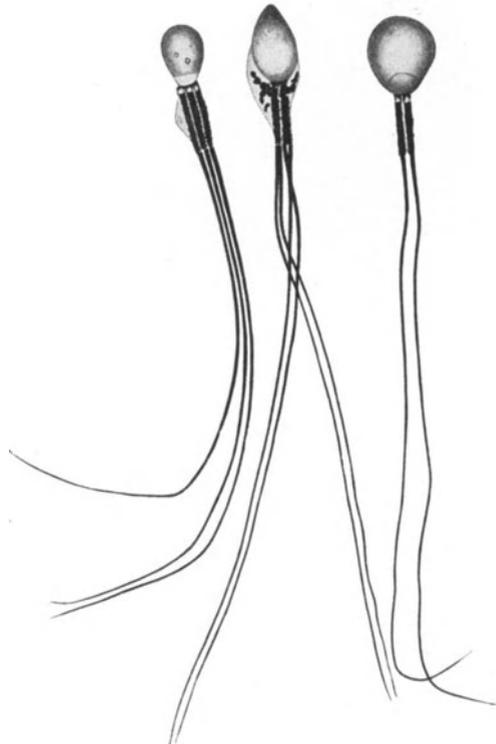


Abb. 24. Mehrschwänzige menschliche Samenzellen. Nach BROMAN.

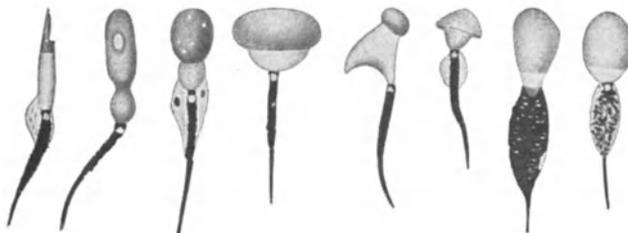


Abb. 25. Atypische menschliche Samenzellen. Nach BROMAN.

die Teilungsart der Spermatiden betreffen, ist auch die Art der Abnormität der Spermien eine verschiedene. So können vorkommen: Samenzellen ohne oder solche mit einem abnorm großen (0,01 mm) oder abnorm kurzen (0,002 mm) Kopfe (Riesen- und Zwergspermien) oder solche mit mehreren Köpfen (Abb. 23); Samenzellen mit zwei oder mehr Schwänzen (Abb. 24) und atypisch gestaltete Spermien (Abb. 25). Derartige Formen finden sich — in verschiedener Zahl — in fast jedem, sonst normalen Samen vor. Durch Krankheiten und Vergiftungen nimmt ihre Zahl zu, wahrscheinlich infolge Beeinflussung der Reifungsstadien der Samenzellen. Ob sie überhaupt befruchtungsfähig sind und ob sie in diesem Falle abnorme Entwicklungsarten verursachen können, ist fraglich, doch nicht wahrscheinlich.

Diesen atypischen Formen der Samenzellen entsprechen bei den weiblichen Geschlechtszellen die erwähnten Oocyten mit Riesen-, mit zwei und mehr Kernen.

### Die Beweglichkeit der Samenzellen.

Die Vereinigung der beiden Geschlechtszellen bei der Befruchtung wird, da die Eizelle zu eigener Bewegung nicht befähigt ist, hauptsächlich durch die aus eigener Kraft bewegliche Samenzelle bewirkt. Diese Kraft erhält die Samenzelle durch die besondere Art der Umwandlung der Spermatide: Die Centriolen, welche das dynamische Zentrum der Zelle darstellen, wandeln sich im Mittelstück und Schwanz der Samenzelle zu Gebilden um, welche die Samenzelle bewegungsfähig machen. Gleichzeitig gestalten sich Kern und Zelleib derart, daß sie ihrer Form und ihrem Gewichte nach diese Bewegung möglichst erleichtern.

Während der Schwanz das Mittel darstellt, mit welchem die Bewegung erfolgt, befinden sich im Verbindungsstücke die Kräfte, welche die Schwanzbewegungen verursachen. Entsprechende Versuche lehrten, daß die Bewegung der Samenzellen aufhört, sobald man diese Zellen des Verbindungsstückes beraubt.

In dem zähflüssigen Hodensekrete bewegen sich die Samenzellen nicht, obzwar sie schon im Hoden bewegungsfähig sind. Sie werden im Hoden nur passiv, durch die nach ihnen entstandenen Samenzellen vorwärts geschoben. Die Beweglichkeit beginnt zwar bereits im Nebenhoden, erlangt jedoch ihre volle Stärke erst dann, wenn sich — bei der Ejaculation — zum Hodensekrete auch das Sekret anderer Drüsen, besonders der Prostata und der bulbo-urethralen Drüsen, beimischt. Schwach alkalische Flüssigkeiten wirken anregend, Säuren, auch in starken Verdünnungen, hemmend und tötend. Das saure Scheidensekret wirkt daher ungünstig, das alkalische des Uterus und der Tube günstig. Die Bewegung ist ferner auf lebendiger Schleimhaut besonders kräftig.

Die Bewegung erfolgt durch Schwingungen des Schwanzes als Rotation der Samenzelle um ihre Längsachse und in der Richtung nach vorwärts, also stets mit dem Kopfe voran. Sie erfolgt mit nicht unbedeutender Kraft, da hierbei auch erheblich größere und schwerere Körper als die Samenzellen selbst von diesen zur Seite gedrängt werden. Die Schnelligkeit wird verschieden, nach neueren Untersuchungen mit etwa 0,025 mm in der Sekunde bemessen — die Samenzellen legen also in der Sekunde ungefähr die Hälfte ihrer eigenen Länge zurück. In einer ruhenden Flüssigkeit ist diese Bewegung eine ungeordnete, die Samenzellen bewegen sich nach verschiedenen Richtungen hin. Strömende Flüssigkeiten mit einer Stromgeschwindigkeit von mindestens 0,003 mm in der Sekunde wirken dagegen richtunggebend, und zwar bewegen sich die Samenzellen entgegengesetzt zur Stromrichtung, vorausgesetzt, daß die Kraft und Schnelligkeit des Flüssigkeitsstromes eine gewisse Grenze (0,015 mm in der Sekunde) nicht überschreitet: positive Rheotaxis. Dieser Eigenschaft wird deshalb eine

besondere Bedeutung beigelegt, weil sich die menschlichen Samenzellen im Uterus und im Eileiter in einem nach außen gerichteten Flüssigkeitsstrom fortbewegen und durch ihn zu jener Fortbewegungsrichtung angeregt werden sollen, welche zur Aufsuchung des Eies nötig ist. Es ist aber zu bedenken, daß diese Angaben über die Art und Schnelligkeit der Bewegung der Samenzellen von Versuchen stammen, welche außerhalb des Organismus, daher unter Bedingungen angestellt wurden, welche von den natürlichen wesentlich abweichen. Da ferner bei manchen Säugetieren der Uterus, bei einigen auch der Eileiter, kein Flimmerepithel besitzen, welches einen Flüssigkeitsstrom veranlassen könnte, so ist es sehr fraglich, ob dieses Moment überhaupt eine Rolle spielt.

Manche Arten von Spermien bewegen sich hierbei nicht geradeaus, sondern in steilen Spiralen.

Außer dieser Rheotaxis wird den Samenzellen auch eine Chemotaxis, d. h. eine Beeinflussbarkeit durch die von den Geweben abgegebenen chemischen Stoffe zugeschrieben, und zwar sollen sie positiv chemotaktisch gegenüber dem alkalischen Sekrete des Uterus und Eileiters, negativ chemotaktisch gegenüber dem sauren Scheidensekrete sich verhalten. Doch gilt dies nicht für alle Tierarten, die Spermien der Nager z. B. sind in dieser Hinsicht indifferent.

### Die Lebensdauer der reifen Geschlechtszellen.

Da die zweite Reifungsteilung bei Säugetiereiern erst nach dem Eindringen der Samenzelle in das Ei erfolgt, gehen bei diesen Eiern Reifung und Befruchtung ineinander über. Erfolgt keine Befruchtung, dann bleibt auch die zweite Reifungsteilung aus, das Ei weist sehr bald Degenerationserscheinungen auf und geht in kurzer Zeit zugrunde. Wenn also die aus dem Follikel ausgestoßenen Oocyten zweiter Ordnung nicht bald — beim Menschen vielleicht schon binnen wenigen Stunden — befruchtet werden, so sterben sie ab.

Die Samenzellen besitzen im allgemeinen sicherlich eine größere Lebensdauer und eine größere Widerstandskraft als die Eizellen. Doch ist dies bei verschiedenen Tieren verschieden. Bei der Honigbiene z. B. bleiben die Samenzellen 4—5 Jahre befruchtungsfähig; bei der Fledermaus, bei welcher die Begattung im Herbst, die Befruchtung aber erst im Frühjahr erfolgt, bleiben sie es mehrere Monate, bei der Maus dagegen nur einige Stunden. Wie lange die entleerten Samenzellen des Menschen befruchtungsfähig bleiben, ist ungewiß. Aus dem Umstande, daß man sie in männlichen Leichen noch drei Tage nach dem Tode und in den lebenden weiblichen Geschlechtsorganen auch noch zwei Wochen nach der letzten Begattung bewegungsfähig vorfand, hat man gefolgert, daß auch die menschlichen Samenzellen nach ihrer Entleerung in dem weiblichen Geschlechtskanal wochenlang lebend und befruchtungsfähig bleiben. Die Beweglichkeit der Samenzellen bildet jedoch für sich allein keinen Beweis dafür, daß diese Zellen noch leben. Die Bewegung kommt durch den Schwanzfaden der Samenzelle zustande und dieser entspricht der Geißel einer Flimmerzelle. Die Geißeln der Flimmerzellen können aber noch lange nach dem Absterben aller übrigen Teile dieser Zellen fortschlagen. Es ist daher sehr wohl möglich und sogar sehr wahrscheinlich, daß die aus den Centriolen hervorgegangenen, den Geißeln entsprechenden Teile der Samenzellen viel länger am Leben bleiben als die übrigen Bestandteile dieser Zellen. Der Schwanz setzt dann zwar seine Bewegungen fort, allein das, was er fortbewegt — vor allem der Kopf der Samenzelle — ist bereits tot. Da also das wesentliche Element dieser Zelle — der Kopf — tot ist, kann man diese Zelle weder als lebend, noch als befruchtungsfähig bezeichnen. Aus derartigen Beobachtungen kann man daher keinen sicheren Schluß betreffs der Dauer der Befruchtungsfähigkeit der in den weiblichen

Geschlechtskanal gelangten Samenzellen ziehen und es ist sehr wohl möglich, daß sie hier zwar nicht ihre Beweglichkeit, aber ihre Befruchtungsfähigkeit schon in kurzer Zeit dadurch verlieren, daß entweder die Bewegung nicht stark genug ist, um zum Eindringen in die Eizelle zu genügen, oder daß die sonstigen Eigenschaften der Samenzellen derart verändert werden, daß eine normale Befruchtung nicht möglich ist.

Durch gewisse Versuche (bei Seeigeln) konnte festgestellt werden, daß auch kopflose Samenzellen die Eizellen insoferne „befruchten“ können, als sie die Eizellen zur Teilung anregen. Dies erklärt sich damit, daß diese Samenzellen den der Eizelle zur Teilungsfähigkeit fehlenden dynamischen Faktor — die Centriolen — in sie einführen. Allerdings vollzieht sich die auf diese Weise angeregte Entwicklung der Eizelle ohne Beeinflussung durch den Kern (Kopf) der Samenzelle. In diesem Sinne könnten auch die bewegungsfähigen, aber sonst nicht mehr lebenden menschlichen Samenzellen „befruchtend“ wirken. Freilich dürften sie kaum mehr als einige Teilungen der Eizelle verursachen.

Im lebenden männlichen Körper behalten die Samenzellen ihre Befruchtungsfähigkeit auch außerhalb des Hodens — im Nebenhoden — sehr lange. Kaninchen, bei welchen man den Hoden entfernt, den Nebenhoden aber im Körper belassen hatte, konnten mit den im Nebenhoden zurückgebliebenen Samenzellen noch zwei Monate nach diesem Eingriffe befruchten.

## Die Befruchtung.

Die Vereinigung der beiden Geschlechtszellen kann — in kurzer Fassung — als das Wesen der Befruchtung bezeichnet werden. Sie stellt jedoch einen komplizierten Vorgang dar, der mit dem Eindringen der männlichen in die weibliche Geschlechtszelle nicht erschöpft, sondern nur eingeleitet wird.

Diese Vereinigung erfolgt bei manchen Tieren außerhalb, bei anderen — bei Wirbeltieren: bei vielen Selachiern, bei den Urodelen, Reptilien, Vögeln und Säugetieren — innerhalb des mütterlichen Körpers: Äußere und innere Befruchtung. Die erstere findet nur dort statt, wo die Geschlechtszellen in Wasser abgesondert werden, wo sie also vor dem Eintrocknen geschützt sind. Erfolgt nach vollzogener innerer Befruchtung die weitere Entwicklung außerhalb des mütterlichen Körpers (Urodelen, Reptilien, Vögel, niederste Säugetiere), dann muß das befruchtete Ei durch tertiäre Hüllen vor dem Eintrocknen und sonstigen Schädigungen geschützt werden.

Zur Erkenntnis des formalen Ablaufes des Befruchtungsvorganges gelangte man erst im letzten Drittel des 19. Jahrhunderts. Zwar hat man bereits im 18. Jahrhundert sowohl bei Organismen mit äußerer (Fische — JACOBI 1764), wie auch bei solchen mit innerer Befruchtung (Säugetiere, Hund — SPALLANZANI 1780) die künstliche Befruchtung ausgeführt und man hat ferner durch entsprechende Versuche an Amphibien (SPALLANZANI) erwiesen, daß zur Befruchtung nicht, wie man bis dahin glaubte, eine „Aura seminalis“, sondern die geformten Bestandteile des Samens, also die „Samentierchen“, notwendig sind; man hat ferner später (1843, BARY) sogar bei einem Säugetier (Kaninchen) das Eindringen der Samenzelle durch die Eihülle bis an das Ei beobachtet. Da sich aber das Wesentliche des Befruchtungsvorganges im Inneren der Eizelle abspielt und da dies mit den damaligen Forschungsmethoden nicht ermittelt werden konnte, blieb die Befruchtung bis zum Jahre 1875 ein ungelöstes Problem. Erst die Untersuchungen über diese im Eiinneren sich abspielenden Vorgänge und über die Reifung der Geschlechtszellen (O. HERTWIG, E. VAN BENEDEN, BÜTSCHLI, BOVERI u. a.) erbrachten die Aufklärung.

Seitdem ist die künstliche Befruchtung auch beim Menschen — durch künstliche Einführung von Samen in den weiblichen Geschlechtskanal — ausgeführt worden. JOHN HUNTER spritzte 1799 den Samen eines hypospadischen Mannes in die Vagina der Gattin ein und GRAULT führte 1838 die Einspritzung unmittelbar in den Uterus aus. In neuerer

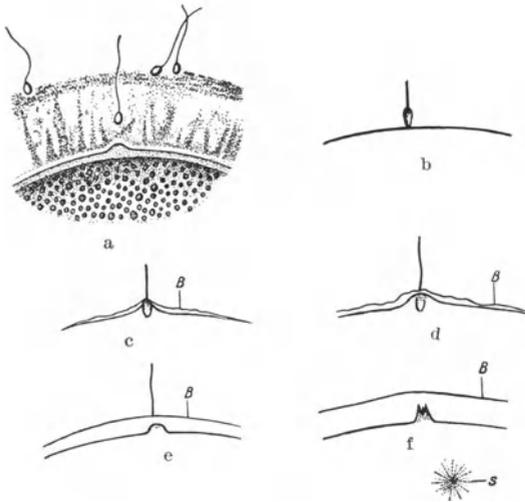


Abb. 26. Befruchtung des Seeigeleies. a *Asterias glacialis*, nach FOL; b-f *Toxopneustes lividus*, nach WILSON. B Befruchtungsmembran; s vom Centriol der eingedrungenen Samenzelle ausgehende Strahlung.

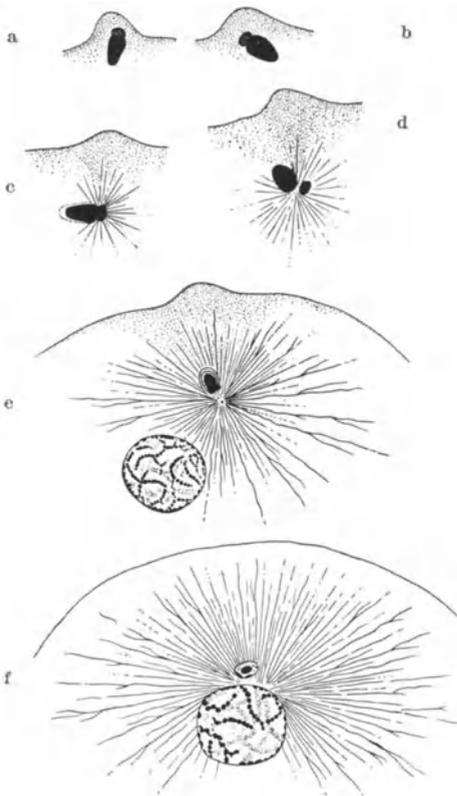


Abb. 27. Befruchtung bei *Toxopneustes*, nach WILSON. a-d bei 1300facher, e, f bei 500facher Vergrößerung.

Zeit wurde diese künstliche „Befruchtung“ wiederholt ausgeführt, doch begreiflicherweise oft ohne Erfolg.

Obzwar sich der Schluß, daß die geformten Bestandteile des Samens zur Befruchtung nötig sind, aus den Versuchen SPALLANZANI klar ergab, hat er selbst, durch eine unrichtige Beobachtung irreführt, ihn nicht gezogen. Die Notwendigkeit der Spermien für die Befruchtung wurde erst 1824 von PREVOST und DUMAS erkannt. — Vor der Ermittlung des Vorganges der Befruchtung war man auf Hypothesen angewiesen. Ihre Zahl war eine sehr große. Zu Ende des 17. Jahrhunderts schätzte man die Zahl dieser „Zeugungstheorien“ auf ungefähr 300.

Einen Teil dieser Vorgänge kann man bei durchsichtigen Eiern schon durch die Beobachtung am lebenden Material feststellen. Bringt man z. B. Seeigeleier in Meerwasser, dem man einen Tropfen Samenflüssigkeit hinzugesetzt hatte, so kann man mit dem Mikroskope folgendes beobachten: Die früher nach allen Richtungen ausschwärmenden Samenzellen geben alsbald, nachdem die Eier in das Meerwasser gebracht werden, ihre richtungslosen Bewegungen auf und schießen nunmehr von allen Seiten in radiärer Richtung auf die Eier zu, von welchen daher jedes einzelne zum Zielpunkte der Bewegung einer großen Anzahl von Samenzellen wird. Die schleimige, vom Follikel-epithel stammende Hülle, mit welcher jedes Ei versehen ist, wird von den Samenzellen durchdrungen, die alle der Oberfläche des Eies zustreben. Jene Samenzelle, welche zuerst an diese Oberfläche gelangt, dringt auch alsbald in das Ei ein (Abb. 26, 27). An der Eintrittsstelle entsteht ein sehr bald verschwindender kleiner Protoplasmafortsatz: Befruchtungs- oder Empfängnishügel, Exsudationskegel. Das Ei des Seesternes *Asterias glacialis* sendet der ihm zuerst näher gekommenen Samenzelle einen Protoplasmafortsatz entgegen, in welchen diese Samenzelle mit ihrem Kopfe voran eindringt. Dieser Fortsatz wird

igeleier in Meerwasser, dem man einen Tropfen Samenflüssigkeit hinzugesetzt hatte, so kann man mit dem Mikroskope folgendes beobachten: Die früher nach allen Richtungen ausschwärmenden Samenzellen geben alsbald, nachdem die Eier in das Meerwasser gebracht werden, ihre richtungslosen Bewegungen auf und schießen nunmehr von allen Seiten in radiärer Richtung auf die Eier zu, von welchen daher jedes einzelne zum Zielpunkte der Bewegung einer großen Anzahl von Samenzellen wird. Die schleimige, vom Follikel-epithel stammende Hülle, mit welcher jedes Ei versehen ist, wird von den Samenzellen durchdrungen, die alle der Oberfläche des Eies zustreben. Jene Samenzelle, welche zuerst an diese Oberfläche gelangt, dringt auch alsbald in das Ei ein (Abb. 26, 27). An der Eintrittsstelle entsteht ein sehr bald verschwindender kleiner Protoplasmafortsatz: Befruchtungs- oder Empfängnishügel, Exsudationskegel. Das Ei des Seesternes *Asterias glacialis* sendet der ihm zuerst näher gekommenen Samenzelle einen Protoplasmafortsatz entgegen, in welchen diese Samenzelle mit ihrem Kopfe voran eindringt. Dieser Fortsatz wird

zum Unterschiede von dem erst nach dem Eindringen der Samenzelle entstehenden Befruchtungshügel der Seeigelleier als Attraktionskegel bezeichnet. Da alle Stellen der Eioberfläche für den Eintritt von Samenzellen geeignet sind, wird die Lage dieser Eintrittsstelle nur durch einen winzigen Zeitunterschied bestimmt: Dort, wo eine Samenzelle früher als ihre Genossen der Eioberfläche nahekommt, erfolgt der Eintritt der Samenzelle in das Ei.

Bei manchen Eiern (Amphibien) bilden sich an den Eintrittsstellen der Samenzellen helle Flecke, sog. Empfängnisflecke.

Schon während des Einbohrens des Kopfes der Samenzelle in das Ei beginnt sich eine feine, durch Umwandlung der hyalinen Außenschicht des Eies entstandene Membran von der Oberfläche der Eizelle, und zwar vom Befruchtungshügel angefangen, ringsum abzuheben: Befruchtungs- oder Dottermembran. Der zwischen ihr und der Eizelle entstehende Zwischenraum wird von einer gallertigen Substanz erfüllt, welche von außen Wasser aufnimmt. Da diese Befruchtungsmembran für Samenzellen undurchlässig ist, vermag nach ihrer Abhebung keine der vielen an sie andrängenden Samenzellen in das Ei einzutreten. Doch ist dies nicht der einzige Grund der Unmöglichkeit des Eindringens der Samenzellen in das Ei: Wenn man künstlich die Abhebung der Dottermembran verhindert, so dringen trotzdem nach erfolgter Befruchtung keine weiteren Samenzellen ein. Offenbar treten auch Veränderungen im Zelleib des Eies ein, welche den Eintritt von Samenzellen unmöglich machen.

Nach ihrer Einbohrung in das Ei ist die Samenzelle so gestellt, daß ihr Kopf gegen die Eimitte, ihr Schwanz gegen die Eioberfläche gerichtet ist. Indem sie sich nun gegen die Eimitte zu fortbewegt, dreht sie sich langsam so, daß sich das Vorderende des Kopfes von der Eimitte ab- und der Eioberfläche zuwendet. Gleichzeitig schwillt der Kopf, wahrscheinlich durch Flüssigkeitsaufnahme, zu einem Bläschen an, das man als Samenkern (Sperma- oder Spermienkern) bezeichnet. Im Eiplasma tritt ferner eine Strahlung — Dotterstrahlung — auf, deren Mittelpunkt das Mittelstück, also der centrosomale Anteil der Samenzelle — das Spermazentrum, richtiger: Spermiozentrum — darstellt. Diese Strahlung wandert mit der Samenzelle gegen die Eimitte hin und kommt dadurch zustande, daß sich die Dotterkörnchen im Zelleibe des Eies radiär anordnen. Während der Samenkern und das Spermiozentrum in einer bogenförmigen Bahn gegen die Eimitte rücken, bewegt sich auch der ursprünglich in der Eiperipherie gelegene Eikern langsam und gleichfalls in einer bogenförmigen Bahn zur Eimitte, so daß schließlich Ei- und Samenkern in der Mitte des Zelleibs der Eizelle nebeneinander zu liegen kommen und sich zwischen sie das Spermiozentrum einstellt. Ei- und Samenkern, also weiblicher und männlicher Vorkern legen sich hierauf dicht aneinander und verschmelzen zu einem Kerne, der als Kern der befruchteten Eizelle, Keim- oder erster Furchungskern bezeichnet wird. Da Ei- und Samenkern nur Halbkern sind, wird erst durch ihre Vereinigung bei der Befruchtung wieder ein Ganzkern oder Vollkern geschaffen, der daher auch als Syn- oder Amphikaryon bezeichnet wird. Die aus der Vereinigung der beiden Geschlechtszellen entstandene Zelle ist die befruchtete Eizelle, das Spermovium.

Die Namen Samen- und Spermakern sind nicht glücklich gewählt, da Samen, Sperma, die Samenflüssigkeit, nicht aber die Samenzelle bedeutet.

Beim Befruchtungsvorgange hat man demnach zwei Hauptvorgänge zu unterscheiden: Das Eindringen der Samenzelle in das Ei — die Imprägnation, deren Bahn als Imprägnations- oder Penetrationsbahn bezeichnet wird; ferner die Vereinigung der beiden Vorkerne zum Kerne der befruchteten Eizelle —

die Karyogamie, Konjugation oder Kopulation, deren Bahn Kopulationsbahn genannt wird. Erst wenn diese Vereinigung der beiden Vorkerne vollzogen ist, ist die Befruchtung vollendet. Das Eindringen der Samenzelle allein bedeutet also noch nicht die Befruchtung, wenn es auch normalerweise zur Befruchtung führt.

*κάρων* Kern, *γαμείν* verhehlichen. Daher heißen die Geschlechtszellen auch Gameten.

Eine sehr wertvolle Ergänzung zu diesen Beobachtungen am Seeigellei liefert die Untersuchung des Befruchtungsvorganges bei dem Ei von *Ascaris megaloccephala* (Abb. 28). Die Samenzellen dieses Tieres sind nicht faden-, sondern kegelförmig. Ihr Plasma enthält einen seiner Bedeutung nach unbekanntes „Glanzkörper“, ferner Mitochondrien und in der Kegelform eine kleine kugelige Kern. Diese Kegelform vermag Fortsätze auszusenden, wodurch diese

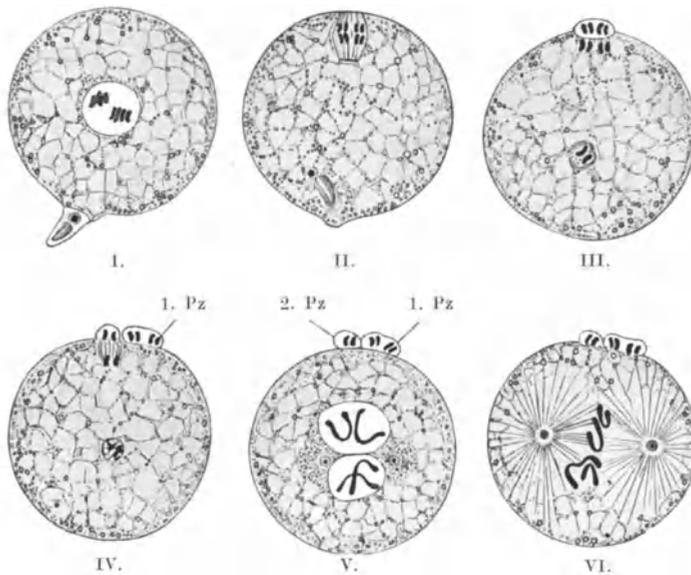


Abb. 28. Eireifung und Befruchtung bei *Ascaris megaloccephala bivalens*. Pz Polzelle.  
Nach O. HERTWIG.

Samenzellen die Fähigkeit zu amöboider Bewegung besitzen. Sie kriechen auf die in den „Uterus“ gelangten kleinen membranlosen Eier zu und diejenige von ihnen, welche einem Ei zuerst am nächsten kommt, dringt auf dem Wege eines ihr von der Eizelle entgegengesetzten Empfängnishügels in den Zelleib des Eies ein. Die Imprägnation ist auf diese Weise zwar erfolgt, allein die Kopulation ist noch nicht möglich, da die Eizelle noch nicht reif ist. Sie tritt aber sofort in die Reifungsperiode ein, deren Ablauf bereits geschildert wurde. Während der Reifungsvorgänge bewegt sich die Samenzelle zur Mitte des Eies, wobei sich ihre Form verändert und ihre früher scharfe Abgrenzung gegen das Eioplasma schwindet. Der Kern wandelt sich in ein Bläschen um, das bald ebenso groß wird wie der Eikern und dieselbe Zahl von Chromosomen wie dieser erkennen läßt. Auch der Eikern rückt in die Mitte des Eies und legt sich hier dem Samenkern dicht an, ohne jedoch zunächst mit ihm zu verschmelzen. Zwischen diesen beiden Kernen tritt ein Centrosom auf, dessen Herkunft noch unbekannt ist. Die Beobachtung der weiteren Entwicklung lehrt, daß auch bei *Ascaris* die Chromosome der beiden Vorkerne sich so verhalten, als ob sie einem einzigen Kerne angehören würden.

Es ist also auch hier durch Kopulation der beiden Halbkerns ein Ganzkern entstanden, der Kern des befruchteten Eies. — Die durch die Auflösung des Körpers der Samenzelle frei gewordenen Mitochondrien treten in das Plasma des Körpers der Eizelle über und vermischen sich hier mit den Mitochondrien der Eizelle. Diese Vermischung der Mitochondrien der beiden Geschlechtszellen findet wohl bei allen Eiarten statt, obzwar dies bisher — aus technischen Gründen — noch nicht für alle nachgewiesen werden konnte.

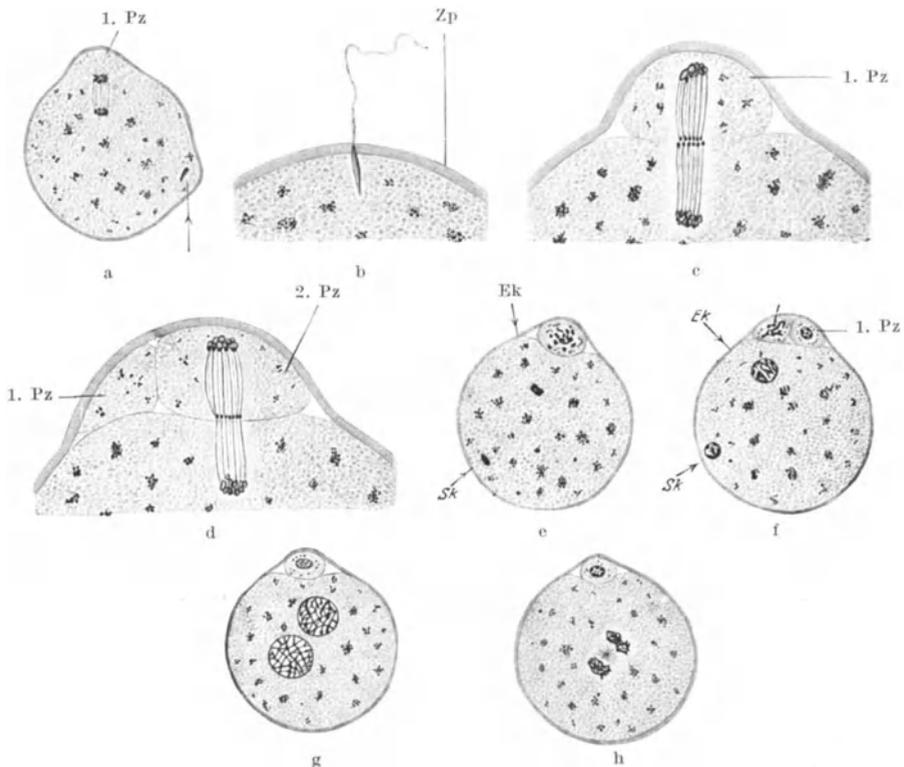


Abb. 29. Eireifung und Befruchtung bei der Maus. Ek Eikern; Pz Polzelle; Sk Samenkern; Zp Zona pellucida. b, c und d bei 1100facher, die übrigen Abbildungen bei 375facher Vergrößerung. Nach SOBOTTA.

Auch bei den Wirbeltieren erfolgt die Befruchtung im wesentlichen in der gleichen Weise wie sie hier geschildert wurde. Beschränken wir uns hier auf die Säugetiere, so tritt die Samenzelle, wie bereits erwähnt wurde, schon während der Reifungsperiode nach Durchbohrung der Zona pellucida in das Ei ein und die zweite Reifungsteilung erfolgt erst nach diesem Eintritte. So sehen wir die Samenzelle in Abb. 29a bereits in einem kleinen Vorsprunge des Zellleibes — Empfängnishügel — der in der ersten Reifungsteilung befindlichen Oocyte erster Ordnung liegen. Es tritt die ganze Samenzelle ein und sie dreht sich wie bei dem Seeigeli so, daß sich ihr ursprünglich peripherewärts gelegenes Mittelstück der Eimitte zuwendet, wobei sich eine zu ihm zentrierte Dotterstrahlung ausbilden kann (Abb. 30). Der Schwanz löst sich ab, ist aber noch lange Zeit im Zelleib des Eies (Abb. 32) oder im Zelleib einer der ersten Furchungszellen (Abb. 45) erkennbar. Der Kopf der Samenzelle nimmt Bläschenform an, wird also zum Samenkern und rückt nun langsam gegen die Eimitte

vor. Unterdessen wird auch die zweite Reifungsteilung vollzogen (Abb. 29 d, f) und der nunmehr gebildete Eikern, der zunächst größer als der Samenkern ist, wandert gleichfalls (Abb. 29 f, 31) gegen die Eimitte. In beiden Vorkernen

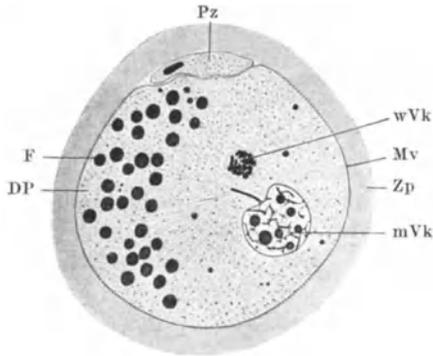


Abb. 30. Befruchtung beim Meerschweinchen. DP Deutoplasma; F Fettropfen; Mv Eimembran; mVk, wVk männlicher, weiblicher Vorkern; Zp Zona pellucida. Nach LAMS.

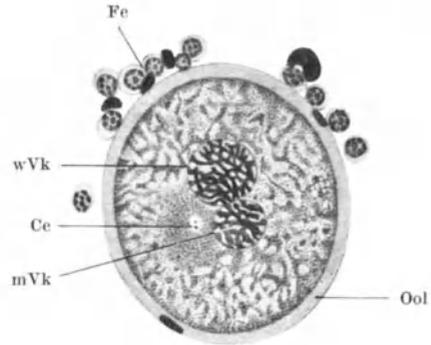


Abb. 31. Im Eileiter liegendes Ei der Ratte im Stadium der ausgebildeten Vorkerne. Ce Centriolen; Fe Reste des Follikel-epithels; Ool Oolemma; wVk, mVk weiblicher, männlicher Vorkern. Nach SOBOTTA und BURCKHARD.

werden die chromatischen Fäden sichtbar. Der Samenkern schwillt durch Wasseraufnahme an, so daß er die gleiche Größe mit dem Eikern erlangt (Abb. 29 g). Beide Vorkerne legen sich in der Eimitte aneinander und zwischen sie kommt

das aus dem Mittelstücke der Samenzelle entstandene Centrosom zu liegen (Abb. 29 h, 31), das sich alsbald teilt. Zwischen den beiden auseinanderrückenden Teilstücken bildet sich eine Kernspindel aus, in deren Mitte sich die aus den beiden Vorkernen stammenden Chromosome zu einem Sterne anordnen. Damit ist nicht bloß die Konjugation der beiden Vorkerne, also die Befruchtung, beendet, sondern es beginnt bereits der nächste Entwicklungsvorgang, nämlich die Teilung der befruchteten Eizelle.

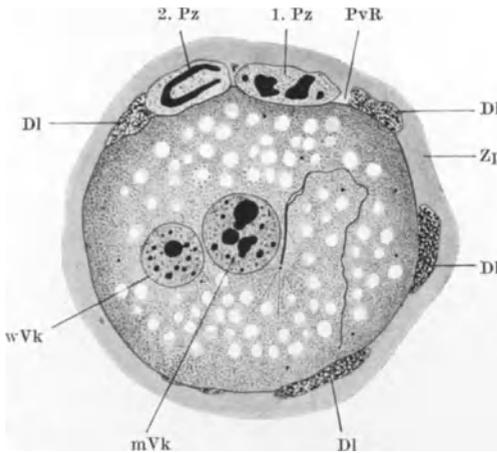


Abb. 32. Ei vom Meerschweinchen, 19 Stunden nach der Befruchtung. DI Deutoplasmolyse; PvR perivitelliner Raum; Pz Polzelle; mVk, wVk männlicher, weiblicher Vorkern; Zp Zona pellucida.

Während sich diese Vorgänge innerhalb des Eies abspielen, verkleinert sich das Ei ein wenig und es tritt Flüssigkeit in den zwischen der Eizelle und der

Zona pellucida entstehenden perivitellinen Raum ein (Abb. 32, 46, Pv R). In diese Flüssigkeit werden bei manchen Eiarten kleine Teilstücke der Randschichte des Eies ausgestoßen, ein Vorgang, welchen man als Deutoplasmolyse (Abb. 32, 46, DI) bezeichnet hat. Sie ist bei manchen Tierarten (Beuteltieren) so bedeutend und dauert so lange an (bis in das Furchungsstadium), daß dann später der Keim förmlich in einer Zerfallsmasse des Plasmas schwimmt. Diese Deutoplasmolyse bildet mit der Verkleinerung des Eies den sichtbaren Ausdruck für die durch den Eintritt der Samenzelle hervorgerufene plötzliche Änderung der physikalisch-chemischen Beschaffenheit des Plasmas der Eizelle.

## Das Wesen der Befruchtung.

Die Bedeutung der Befruchtung besteht, vom finalen Standpunkte aus betrachtet, in zwei Momenten: Sie ermöglicht die Teilung der Eizelle und damit überhaupt die Entwicklung; sie ermöglicht ferner die Übertragung der väterlichen und mütterlichen Eigenschaften auf den Keim, also die Vererbung.

### a) Die Befruchtung als Entwicklungsanregung.

Keine von den beiden reifen Geschlechtszellen besitzt die Fähigkeit sich zu teilen, also neue Zellen aus sich entstehen zu lassen. Der reifen Eizelle fehlt hierzu das für die Zellteilung notwendige Organ — das Centrosoma. Die Samenzelle wiederum besteht fast nur aus Kern- und centrosomatischem Material, sie besitzt also nicht die zur Zellteilung notwendige Menge von Cytoplasma. Zur normalen Zellteilung ist aber ein genügend großer Zelleib, ein Kern und ein Centrosom notwendig. Diese Kombination wird durch die Vereinigung der beiden Geschlechtszellen geschaffen: Die reife Eizelle stellt das Cytoplasma bei, das der Samenzelle fehlt; diese wiederum liefert das der Eizelle fehlende Centrosoma; nur in Hinsicht auf die Kerne verhalten sich beide Geschlechtszellen gleich, jede liefert einen Halbkern, so daß die befruchtete Eizelle einen Ganz- oder Vollkern erlangt. Dadurch wird in Gestalt der befruchteten Eizelle ein Gebilde geschaffen, das alle zur Zellteilung erforderlichen Bedingungen in sich vereinigt.

Das Wesen der Befruchtung in cellularem Sinne besteht demnach in der Schaffung einer teilungsfähigen Zelle. Dies erfolgt dadurch, daß die Kern- und Zelleibmassen der beiden Geschlechtszellen miteinander verschmelzen, also durch Karyo-Plasmogamie der beiden Gameten. Die befruchtete Eizelle heißt in diesem Sinne auch Zygote (*ζυγώειν* verbinden), und die Verschmelzung der Geschlechtszellen wird auch als Amphimixis (*ἄμφι* von zwei Seiten, *μῖξις* Mischung) bezeichnet.

Mit der Schaffung einer teilungsfähigen Zelle in Gestalt der befruchteten Eizelle ist die Vorbedingung zur Entwicklung erfüllt. Denn zur Entwicklung ist es vor allem notwendig, daß aus der einzelligen Anlage des Keimes jene vielen Zellen entstehen, welche den fertigen Organismus zusammensetzen, daß also diese einzellige Anlage teilungsfähig wird. In diesem Sinne wirkt daher die Befruchtung als Entwicklungserregung und diese wird vor allem durch die Einführung des Spermiocentrosoma in die Eizelle bewirkt.

Dies gilt jedoch nur für die normalen Vorgänge, denn bei der ohne Samenzelle bewirkten künstlichen Befruchtung (s. das Spätere) bilden sich in der Eizelle selbst Centrosomen aus. Andererseits genügt bei Algen und Pilzen die Befruchtung allein noch nicht zur Entwicklungserregung.

Von diesem Standpunkte aus betrachtet, ergeben sich aus dem Befruchtungsvorgange Schlüsse betreffs der Bedeutung der Reifungsteilungen, besonders betreffs der Reduktionsteilung. Würden diese Teilungen in der gewöhnlichen Weise erfolgen, so wären die Geschlechtszellen untereinander und mit den übrigen Körperzellen gleichwertig, d. h. jede besäße eine genügende und mindestens annähernd gleich große Zelleibmasse, ein Centrosom und im Kerne dieselbe Zahl von Chromosomen wie die anderen Zellen des Körpers. Bei der Vereinigung dieser Zellen müßte dann eine Zelle entstehen, welche zwei Centrosomen besäße und aus diesem Grunde zu einer normalen Teilung unfähig wäre. Der Kern dieser Zelle besäße ferner die doppelte Zahl von Chromosomen gegenüber den Kernen der Zellen der Elterindividuen und diese Zahl müßte sich bei jeder neuen Generation verdoppeln, daher allmählich so vergrößern, daß die auf diese Weise ständig zunehmende Kernmasse schließlich größer wäre als die Zelleibmasse.

Endlich wäre der Zelleib der reifen Eizelle zu klein, da beim Ablaufe der Reifungsteilungen nach dem gewöhnlichen Typus der Zellteilung aus einer Oocyte nicht bloß eine große Zelle — das Reifei — und drei kleine Zellen — die Polzellen — entstehen würden, sondern vier gleich große Zellen; die Zelleibmasse der Oocyte würde also nicht, wie bei den Reifungsteilungen, fast ganz dem einen Reifei zugewiesen werden, sie würde vielmehr in vier gleiche Teile zerlegt werden, von welchen dann aber jeder nicht die genügende Plasmamenge zur Bildung eines neuen Keimes besäße. Dadurch aber, daß die Oocyten bei den Reifungsteilungen in ungleiche Zellen zerlegt werden, wird bewirkt, daß fast die ganze Plasmamasse der Oocyte erster Ordnung dem Reifei zugewiesen wird. Durch den Verlust des Centrosoms der Oocyte wird ferner bewirkt, daß das Reifei nur ein Centrosom erhält, nämlich das der Samenzelle. Endlich wird bei den Reduktionsteilungen bei beiden Geschlechtern bewirkt, daß die Zahl der Chromosomen, also die Kernmasse in den Gameten, nur halb so groß ist wie in den übrigen Körperzellen, so daß das aus der Vereinigung der beiden Gameten entstandene befruchtete Ei dieselbe Kernmasse besitzt, wie die Zellen jedes der beiden Elterindividuen, d. h. die normale, für die betreffende Tierart typische „somatische“, „nicht reduzierte“ Zahl von Chromosomen.

„Somatisch“ weil für die Kerne der Zellen des Körpers, des Soma, typisch. — Diese Zahl wird auch als diploid, doppelt, bezeichnet, im Gegensatze zur halben, haploiden Zahl der Chromosomen in den reifen Geschlechtszellen.

Diese Auffassung von der Bedeutung der Reifungsteilungen wird durch die Entwicklungsart jener Eier bestätigt, welche sich ohne Hinzutreten einer Samenzelle, also durch Jungfernzeugung, Parthenogenese (*ἡ παρθένος* die Jungfrau) weiter entwickeln. Wenn auch die betreffenden Vorgänge nicht bei allen parthenogenetischen Eiern die gleichen sind, so besteht ihr Endergebnis dennoch im wesentlichen darin, daß aus der betreffenden Eizelle ein Gebilde geschaffen wird, welches teilungsfähig und in bezug auf die Zahl der Chromosomen dem Elterindividuum gleich ist.

#### b) Die Befruchtung als Grundlage der Vererbung.

Die biologische Bedeutung der Befruchtung beruht vor allem in ihrer Beziehung zur Vererbung. Denn die Befruchtung führt zur Vermischung zweier verschiedener Keim- oder Ahnenplasmen, zur Amphimixis. Eine derartige Vereinigung oder Mischung ist naturgemäß nicht zwischen erwachsenen, also vielzelligen Individuen, sondern nur zwischen zwei Zellen möglich. Diese Zellen müssen, wenn ihre Vereinigung Erfolg haben soll, die Fähigkeit besitzen, alle Zellen bilden zu können, welche zum Aufbaue eines neuen Individuums notwendig sind und sie müssen ihnen ferner jene Eigenschaften übermitteln, welche den Zellen der Elterindividuen eigentümlich sind. Diese Übermittlung bezeichnet man als Vererbung.

Bei den Versuchen zur Erklärung dieser Übermittlung geht man von der Vorstellung aus, daß die Vererbung an ein materielles Substrat — Keim- oder Ahnenplasma — gebunden ist, welches in den Geschlechtszellen enthalten sein muß. NÄGELI nannte es Idio- (*ἴδιος* eigentümlich) oder Anlagenplasma und stellte ihm die übrige lebende Substanz als Tropho- oder Ernährungsplasma entgegen. Dieses Anlagenplasma sollte durch Stränge gebildet werden, welche den Keim, später den ganzen fertigen Organismus, durchziehen und aus ultramikroskopischen Teilchen, den Micellen, bestehen. Diese sollen wiederum zu höheren Einheiten verschiedener Ordnung verbunden sein, welche die Anlagen der verschiedenen Zellen, Gewebe und Organe darstellen.

STRASBURGER, O. HERTWIG und WEISMANN haben dann die Ansicht begründet, daß die Kerne das Keimplasma enthalten, daß also sie die Vererbungs-

träger darstellen — Hypothese vom Vererbungsmonopol des Kernes —. Abgesehen von anderen Umständen (Notwendigkeit des Kernes für das Leben der Zelle; nicht bloß quantitative, sondern auch qualitative Aufteilung des Kernmaterials bei der Zellteilung), ist es vor allem die Art der cellularen Vorgänge bei der Befruchtung, welche auf den Kern als den wichtigsten Vererbungsträger hinweist. Daß die Übertragung der Eigenschaften der Eltern auf ihre Nachkommen lediglich durch einen chemischen Vorgang erfolgen könnte, ist undenkbar. Die Entfaltung der verschiedenen Art- und individuellen Merkmale muß vielmehr auch auf einer entsprechenden Anordnung kleinster Teilchen des Plasmas, also auf einer bestimmten Plasmastruktur, beruhen. Die chemischen Vorgänge sind nur die Mittel, mit welchen dieses Plasma arbeitet. Hierbei muß ferner nicht bloß die Art, sondern auch die Menge dieses Plasmas eine Rolle spielen. Nun werden im allgemeinen die besonderen Merkmale beider Eltern in annähernd gleicher Weise auf den Keim übertragen, weshalb anzunehmen ist, daß auch die von den beiden Eltern beigesteuerten „Erb-“ oder „Vererbungsmassen“ gleich groß sind: Gesetz der Äquivalenz der väterlichen und mütterlichen Erbmasse. Dies trifft aber, wie der Befruchtungsvorgang lehrt, nur für die Kerne — genauer: für die Zahl der Chromosomen der Kerne — zu. Dem Gesetz der Äquivalenz der elterlichen Erbmassen entspricht also ein Gesetz der Äquivalenz des Ei- und Samenkernes.

Von den übrigen Zellbestandteilen verhalten sich nur noch die Mitochondrien und auch sie nur annähernd gleich — ihre Zahl ist in den Spermatiden kleiner als in den reifen Eizellen. In bezug auf das übrige Protoplasma des Zelleibes dagegen verhalten sich die beiden Geschlechtszellen sehr verschieden. So besitzt die reife menschliche Eizelle etwa das 250 000fache Volumen der Samenzelle, die Eizelle von *Siredon pisciformis* (Axolotl) das 50 millionenfache Volumen und noch weit größer ist dieser Unterschied bei den großen Vogelarten. Ganz besonders groß mußte er bei den Geschlechtszellen der großen ausgestorbenen Tierarten gewesen sein. — Centrosomale Elemente endlich steuert nur die Samenzelle bei.

Da somit von den beiden Geschlechtszellen nur das Kernmaterial in gleicher Menge geliefert wird, liegt es nahe vor allem in den Kernen, bzw. in den wichtigsten Bestandteilen der Kerne: in den Chromosomen, die Vererbungsträger zu erblicken — Chromosomenhypothese der Vererbung.

Bei der Vereinigung der beiden Vorkerne zum Eikern kommt es natürlich nicht bloß zu einer Vereinigung oder Vermischung der Chromosomen, sondern auch zur Vermischung der übrigen Bestandteile der beiden Kerne (Kernsaft, Nucleolen u. a.). Welche Rolle diese Vermischung bei der Vererbung spielt, ist unbekannt.

Allerdings sind die Chromosomen gewiß nicht die alleinigen Vererbungsträger: Auch die protoplasmatischen Elemente des Zelleibes, vielleicht besonders die Mitochondrien, wirken bei der Vererbung mit. Dies muß schon aus der Morphologie der Befruchtung gefolgert werden, wird aber auch durch gewisse Versuchsergebnisse und durch die Tatsache gestützt, daß ganz allgemein zwischen dem Zellkern und dem Zelleib ständig chemische, morphologische und physiologische Wechselbeziehungen bestehen. Es ist darum auch wahrscheinlich, daß bei der Bestimmung der Vererbungsrichtung weder der Kern, noch das Plasma allein, sondern stets beide mitwirken, wenn hierbei auch dem Kerne, d. h. besonders seinen Chromosomen, die größere Rolle zukommt.

Die Annahme, daß die Vererbungssubstanz in den Chromosomen enthalten ist, beruht ihrerseits wieder auf der Hypothese der Individualität der Chromosomen, d. h. auf der Annahme, daß die Chromosomen selbständige Gebilde darstellen, welche sich von Zellgeneration zu Zellgeneration, wenn auch nicht stets in sichtbarer Form, erhalten. Dieser Anschauung steht allerdings

eine andere gegenüber, nach welcher die Chromosomen nicht ständige Kernbestandteile, sondern Gebilde darstellen, welche jeweils von den Chromatinkörnchen gebildet werden. Doch muß unbedingt angenommen werden, daß sich in den Zellen irgendwelche den Chromosomen entsprechende strukturelle Elemente von Teilung zu Teilung stets erhalten.

Auch in bezug auf die Wertigkeit der Chromosomen bestehen verschiedene Anschauungen. Nach der einen, heute nicht mehr haltbaren Anschauung sind sie untereinander im wesentlichen — bis auf geringe individuelle Unterschiede — gleich, jedes enthält also die Vererbungsträger für sämtliche Organe des späteren Körpers; nach der anderen sind sie ungleichwertig, jedes enthält daher nur die Vererbungsträger für bestimmte Teile des Körpers — Hypothese der essentiellen oder physiologischen Gleichheit, bzw. Verschiedenheit der Chromosomen. Zur Stütze der Hypothese der Verschiedenheit der Chromosomen wird außer gewissen Versuchsergebnissen auch die Tatsache herangezogen, daß die Chromosomen eines Kernes verschiedene Größe und Form besitzen.

Diese Verschiedenheit der Chromosomen ist nun mit einer anderen wichtigen Eigenschaft vergesellschaftet. Sämtliche Chromosomen eines Kernes lassen sich in zwei Gruppen (Garnituren) anordnen, von welchen zwar jede aus morphologisch verschiedenen, aber mit jenen der anderen Gruppe gleichartigen Elementen besteht. Für jedes Chromosom der einen Gruppe läßt sich also ein morphologisch gleichartiges in der anderen Gruppe auffinden (Abb. 558).

Von dem dieser Regel nicht folgenden Heterochromosom wird später (bei der Geschlechtsbestimmung) gesprochen werden.

Alle Kerne des Körpers stammen nun vom Kerne der befruchteten Eizelle ab und dieser selbst entsteht aus den Kernen der beiden Geschlechtszellen. Jeder dieser beiden Kerne liefert eine Chromosomengruppe und von diesen beiden Chromosomengruppen stammen die Chromosomengruppen in den Kernen der Körperzellen ab. Von den beiden in jedem Zellkerne enthaltenen Chromosomengruppen stammt also die eine von väterlicher, die andere von mütterlicher Seite ab. Diese Gruppen bleiben bei manchen Organismenarten nicht bloß in der befruchteten Eizelle, sondern auch in den Zellen später Entwicklungsstadien voneinander getrennt: Autonomie der väterlichen und mütterlichen Chromosomen.

Man sagt daher auch, daß alle Kerne (und daher auch alle Zellen) des Körpers „hermaphroditisch“ seien. Diese Ausdrucksweise ist irreführend, da sie auf geschlechtliche Merkmale hinweist. Es handelt sich um väterliche und mütterliche, d. h. vom Vater und von der Mutter beigestellte, nicht aber um männliche und weibliche, d. h. geschlechtlich verschiedene Chromosomen.

Auch in den Kernen der Oo- und Spermioocyten sind diese beiden Gruppen von Chromosomen vorhanden (Abb. 558). Wenn es nun bei der Reduktionsteilung zur Aufteilung dieser Chromosomen auf die Ei- und Polzellen, bzw. auf die Spermatozonen, kommt (Abb. 7, 17), hängt es naturgemäß ganz vom Zufalle ab, welcher von diesen Zellen die einzelnen Chromosomen zugewiesen werden. Nehmen wir an, es wären in der Oocyte zweiter Ordnung vier Chromosomen vorhanden, so stammen zwei von väterlicher, zwei von mütterlicher Seite ab. Nennen wir sie  $a$ ,  $b$ ,  $a$ ,  $\beta$ , so können sie in sechs verschiedenen Arten auf die aus den Oocyten entstehenden Zellen verteilt werden:  $ab$ ,  $aa$ ,  $a\beta$ ,  $ba$ ,  $b\beta$ ,  $a\beta$ . In bezug auf die Art und Herkunft ihrer Chromosomen, d. h. also in bezug auf die Art und Herkunft ihrer Erbfaktoren können daher in diesem Falle sechs verschiedene Arten von Eizellen aus den Oocyten entstehen. Dasselbe gilt natürlich auch von den Samenzellen. Mit der Zahl der Chromosomen wächst die Zahl der verschiedenen möglichen Arten der Aufteilung der Chromosomen und damit die

Zahl der durch ihren Chromatinbestand und damit durch ihre Erbfaktoren voneinander verschiedenen Ei- und Samenzellen rasch an. Besitzt der Mensch 24 Chromosomen so beträgt bei ihm die Zahl der möglichen Kombinationen  $2\,704\,156$ , d. h. derselbe Mann oder dasselbe Weib vermag mehr als zwei Millionen durch ihren Chromatinbestand voneinander verschiedene Geschlechtszellen zu erzeugen, d. h. mehr als zwei Millionen Kombinationen der von väterlicher und von mütterlicher Seite stammenden Chromosomen in den Geschlechtszellen zu bilden.

Durch die paarweise Vereinigung der Geschlechtszellen bei der Befruchtung wird die Zahl der möglichen Kombinationen infolge dieser Verschiedenheit der sich vereinigenden Zellen noch bedeutend vergrößert. Ein und dasselbe Elternpaar vermag daher eine sehr große Zahl von befruchteten Eizellen zu liefern, bei welchen die von den beiden Eltern (genauer: Großeltern) stammenden Chromosomen in verschiedener Art kombiniert sind. Beim Menschen sind mehr als sieben Billionen solcher Kombinationen ( $2\,704\,156 \times 2\,704\,156$ ) möglich. Jede dieser Kombinationen führt naturgemäß zu einem anderen Endergebnis der Entwicklung, es sind daher theoretisch mehr als sieben Billionen verschieden aussehende und verschieden beschaffene Kinder eines Elternpaares möglich. Unter diesen Umständen ist die Wahrscheinlichkeit außerordentlich gering, daß sich die gleiche Chromosomenkombination in zwei oder mehreren befruchteten Eizellen wiederholt, wodurch allein die Bedingungen dafür gegeben werden können, daß zwei oder mehr Kinder eines Elternpaares einander völlig gleich sind.

Eineiige Zwillinge, welche diese Gleichheit aufweisen, kommen hier nicht in Betracht, weil sie ja aus einer und derselben befruchteten Eizelle entstehen.

Die verschiedene Verteilungsart der Chromosomen auf die reifen Geschlechtszellen und damit die Möglichkeit verschiedener Chromosomen-Kombinationen bei der Befruchtung sind Tatsachen, die Auffassung der Chromosomen als Vererbungsträger dagegen ist eine Hypothese. Im Vereine mit diesen und anderen Tatsachen vermag jedoch gerade diese Hypothese für so viele Erscheinungen der Vererbung eine befriedigende Erklärung zu geben, daß an ihrer Berechtigung nicht gezweifelt werden kann.

### Die Mono- und Polyspermie.

Nur wenn die Befruchtung durch eine einzige Samenzelle erfolgt, kann die Entwicklung normal ablaufen. Würden Imprägnation und Kopulation durch mehr als eine Samenzelle vollzogen werden, so müßte sich die auf diese Weise entstandene befruchtete Eizelle wesentlich von einer normalen unterscheiden: sie besäße mehr Kernmaterial und zwei Centrosomen. Wenn aber zwei Centrosomen in einer Zelle vorhanden sind, können infolge des Kampfes dieser Centrosomen um die Chromosomen keine normalen Zellteilungen erfolgen. Die Befruchtung — in ihrem vollen Wortsinne, d. h. nicht bloß die Imprägnation, sondern vor allem die Kopulation — muß daher, wenn die Befruchtung zur normalen Entwicklung führen soll, bei allen Eiarten lediglich durch eine einzige Samenzelle erfolgen.

Bei den meisten Tierarten, auch bei den Säugetieren, dringt demgemäß normalerweise nur eine einzige Samenzelle in die Eizelle ein. Bei ihnen besteht also **Monospermie**, monosperme Befruchtung.

Es gibt aber auch Tierarten — Bryozoen, Insekten, bei Wirbeltieren: Hai-fische, geschwänzte Amphibien (Urodelen), Reptilien, Vögel —, bei welchen mehrere Samenzellen (2—50 und mehr) in das Ei eindringen. Hier besteht also **Polyspermie**: „normale“ oder „physiologische“ Polyspermie. Aber auch bei

diesen Eiern gelangt nur eine von den eingedrungenen Samenzellen zur Kopulation, auch bei ihnen ist also die Befruchtung eine monosperme. Nur die Imprägnation erfolgt demnach von vielen Samenzellen, nicht aber die eigentliche Befruchtung, die Kopulation. Man bezeichnet jene Samenzelle, welche die Kopulation, also die Befruchtung, ausübt als Hauptspermie, die übrigen Samenzellen als Nebenspermien. Das Schicksal dieser Nebenspermien ist bei den verschiedenen Tierarten ein verschiedenes: Bei den einen (Urodelen) gehen sie bald zugrunde, bei den anderen (Selachier, Reptilien, Vögel) beteiligen sie sich als „Merocyten“ (Abb. 37, Mc) an der Bildung des sogenannten Dottersyncytiums und dienen vor allem der Resorption des Dotters. Am Aufbau des embryonalen Körpers jedoch ist stets nur die Hauptspermie beteiligt.

Die Bezeichnung der Polyspermie als „Überbefruchtung“ oder „Überfruchtung“ ist daher irreführend. Sie trifft nur für die pathologische Polyspermie zu (siehe das Spätere).

Diese Polyspermie findet sich bei großen und dotterreichen Eiern vor. Sie ist hier auch sehr zweckmäßig. Denn in diesen Eiern können sich die Samenzellen wegen des vielen Dotters nur schwer fortbewegen und die meisten von ihnen haben — da sie nicht gerade in der Nähe des Eikernes in das Ei eingedrungen sind — einen weiten Weg zurückzulegen, um bis zum Eikerne, zwecks Kopulation, zu gelangen. Je mehr Samenzellen daher in das Ei eindringen, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß eine von ihnen bis zum Eikerne gelangt, mit ihm kopuliert und so die Befruchtung ausführt. Die Polyspermie ist also eine Sicherungsmaßregel für die Befruchtung.

Eine Ausnahme von der Regel, daß normale Polyspermie nur bei großen dotterreichen Eiern vorkommt, bilden die Eier gewisser Wirbellosen. In das sehr kleine Ei von Bryozoen dringen viele Samenzellen ein. Die Nebenspermien haben hier aber eine besondere Bestimmung, indem sie für den Aufbau des „Chromidialapparates“ der Eizelle verwendet werden.

Es gibt auch große und dotterreiche Eier (bei den Myxinoiden, Schmelzschuppen, Knochenfischen und ungeschwänzten Amphibien), in welche nur eine Samenzelle eindringt: Bei ihnen ist aber dafür gesorgt, daß diese Samenzelle in die den Eikern bergende Zone des Eies eindringt. Die das Ei umgebende Membran ist nämlich für die Samenzelle undurchlässig, besitzt aber in dem der Lage des Eikernes entsprechenden Abschnitte eine Öffnung — Mikropyle (*ἡ πύλη* die Pforte) —, durch welche allein eine Samenzelle zum Ei gelangen kann. Oder es ist — wie beim Froschei — nur ein bestimmter, den Eikern bergender Teil des Ooplasmas zum Eintritte der Samenzelle geeignet.

Während bei den normal polyspermen Eiern die Polyspermie geradezu eine Sicherung für die Befruchtung darstellt, müssen im Gegensatz hierzu bei den monospermen Eiarten Sicherungen gegen das Eindringen mehrerer Samenzellen vorhanden sein. Beim Seeigellei besteht diese Sicherung in der unmittelbar nach dem Eindringen einer Samenzelle erfolgenden Abhebung der „Befruchtungsmembran“, da diese Membran für Samenzellen undurchlässig ist. Bei anderen Eiarten, auch bei denen der Säugetiere, wird diese Membran nicht gebildet. Die Sicherung erfolgt bei ihnen durch die bereits erwähnte sofort nach dem Eindringen einer Samenzelle erfolgende Flüssigkeitsansammlung zwischen Ei und Zona pellucida, sowie durch die gleichzeitig eintretende Änderung der physikalisch-chemischen Beschaffenheit des Protoplasmas der Eizelle. In der Flüssigkeit wird die Beweglichkeit der Samenzellen geschädigt und in das physikalisch-chemisch veränderte Plasma der befruchteten Eizelle können Samenzellen nicht mehr eindringen.

Monosperme Eier können durch den Einfluß gewisser Chemikalien (Narkotica, Nicotin, Strychnin u. a. m.), durch Temperaturänderungen (Kälte- und Wärmestarre), durch mechanische Einflüsse (Schütteln), durch Überreife u. a. zur

Polyspermie befähigt werden: künstliche, pathologische Polyspermie. Unter dem Einflusse der genannten Mittel verändert sich das Protoplasma dieser Eier derart, daß es seine die normale Monospermie sichernden Eigenschaften verliert. Kommt es in diesen Fällen überhaupt zu weiterer Entwicklung, so verläuft sie früher oder später abnorm und wird auch bald beendet. Diesem Schicksal verfällt zweifellos auch ein Ei, in welches unter natürlichen Verhältnissen infolge besonderer, abnormer Umstände mehrere Samenzellen eingebracht sind. Dies ist hauptsächlich darauf zurückzuführen, daß bei der pathologischen Polyspermie im Gegensatze zur normalen keine monosperme Befruchtung erfolgt, sondern Kopulation mehrerer männlicher Vorkerne mit dem Eikerne, also eine richtige Überbefruchtung stattfindet. Ihre Folge kann nur eine abnorme Entwicklung sein.

### **Funktionelle Anpassung der Geschlechtszellen an den Befruchtungsvorgang.**

Bei dem Vorgange der Befruchtung und der ihr folgenden Entwicklung fällt den beiden Geschlechtszellen, abgesehen von ihrer Bedeutung für die Vererbung, eine verschiedene Rolle zu. Überall ist die Eizelle das unbewegliche Gebilde, welches von der Samenzelle aufgesucht werden muß. Dies kommt im Baue und in der Funktion der Geschlechtszellen deutlich zum Ausdrucke.

Die Eizelle besitzt, ihrer Rolle bei der Entwicklung entsprechend, vor allem „vegetative“ Eigenschaften, da sie ja die Hauptmasse des Keimes liefern und für seine Ernährung sorgen muß. Sie besitzt demgemäß viel Bio- und Deutoplasma, daher einen großen Zelleib, einen weit größeren als alle anderen Zellen des Körpers. Da ihr Centrosoma für den Befruchtungsvorgang nicht notwendig ist und bei der Unbeweglichkeit der Eizelle keinerlei Funktion als dynamisches Zellorgan entfalten kann, geht es bei den Reifungsteilungen verloren. Dort, wo es zum Teile erhalten bleibt, wird es in den Dienst der Dotterbereitung gezogen (Dotterkern).

Die Samenzelle dagegen besitzt „animale“ Eigenschaften. Alles in ihrem Aufbaue ist den beiden wichtigsten Funktionen dieser Zelle bei der Befruchtung angepaßt: der mechanischen, dem Einbohren in die Eizelle, dient der Schneideapparat des Kopfes; der Funktion der Bewegung ist die ganze Gestalt angepaßt und wird ein eigener lokomotorischer Apparat ausgebildet. Alle unbeweglichen, voluminösen Elemente des Zelleibs sind bei der Entwicklung dieser Zelle ausgeschaltet worden, um einen leichten, schlanken Körper zu schaffen. Beim Menschen beträgt sein Volumen nur den 250 000 fachen Teil von jenem der Eizelle, seine Masse nur 32 Kubikmikromillimeter, das der Eizelle dagegen 8 Millionen Kubikmikromillimeter. Auch der Kern wird klein und schlank. Im weiteren Gegensatze zur Eizelle hat ferner eine hochgradige Ausbildung gerade des Centrosoma stattgefunden, um jenen Apparat zu schaffen, welcher die Beweglichkeit der Samenzelle bewirkt.

Wie genau diese Anpassung des Baues und der Funktion der Geschlechtszellen an die jeweils besonderen Vorgänge bei der Befruchtung ausgebildet ist, lehren Bastardierungsversuche. Nicht so sehr die nähere oder fernere Verwandtschaft der hierbei verwendeten Tierarten entscheidet über Gelingen oder Mißlingen dieser Versuche, sondern vor allem der Umstand, ob die beiden Geschlechtszellen baulich und funktionell miteinander übereinstimmen.

Auch in dem Zahlenverhältnis der erzeugten Geschlechtszellen gibt sich diese Anpassung kund. Da die Samenzellen die Eizelle aufsuchen und da sie hierbei einen relativ sehr langen Weg zurücklegen müssen, wobei sie auf viele Hindernisse stoßen, kann es naturgemäß nur wenigen gelingen, die Eizelle auch

zu erreichen. Für diesen Zweck ist es von Vorteil, wenn möglichst viele Samenzellen gebildet werden, denn je größer ihre Zahl, desto größer ist auch die Wahrscheinlichkeit einer Befruchtung. In der Tat werden daher auch unvergleichlich mehr Samen- als Eizellen gebildet. Beim Menschen wird in jedem Mondmonate im allgemeinen nur eine Eizelle reif — in einem einzigen Ejaculat des Mannes dagegen schätzt man die Zahl der Samenzellen auf 200 Millionen. Dieser Mehrbildung von Samenzellen entsprechend unterscheidet sich die Spermiogenese von der Oogenese u. a. auch dadurch, daß weit mehr Spermio- als Oogonien gebildet werden, und daß aus jeder Spermioocyte erster Ordnung vier Samenzellen, aus jeder Oocyte dagegen nur eine Eizelle entsteht (Abb. 19).

Sicherlich bestehen auch in chemischer Hinsicht Anpassungen. Eine von ihnen ist die schon erwähnte Anpassung an die Mono- oder Polyspermie. Ebenso ist die Begünstigung der artgleichen Samenzellen durch die Eizelle zum größten Teile auf Anpassungen dieser Art zurückzuführen. So kommt eine „sexuelle Affinität“ zwischen den Geschlechtszellen zustande, infolge deren sie sich — auf eine gewisse Entfernung einander nahe gebracht — etwa so anziehen wie zwei chemische Körper mit nicht gesättigten chemischen Affinitäten. Diese sexuelle Affinität erhält bei manchen Eiarten in dem Entgegensehenden eines Attraktionskegels (S. 49) ihren sichtbaren Ausdruck. — Ob aus der Eizelle Stoffe in die sie umgebende Flüssigkeit diffundieren und vor allem: ob diese Stoffe einen bewegungsrichtenden Einfluß auf die Samenzellen besitzen — Ootaxis —, ist ungewiß. Zwar ist erwiesen, daß bei Farnen und Moosen aus den die Eizelle enthaltenden Archegonien Stoffe (Rohrzucker, Apfelsäure) ausgeschieden werden, welche eine chemotaktische Wirkung auf die Samenzellen ausüben. Allein diese Wirkung erstreckt sich nicht bloß auf die arteigenen, sondern auch auf die Samenzellen anderer Arten, stellt daher keine Sicherung der arteigenen Befruchtung dar. Bei innerer Befruchtung, also auch beim Menschen, würde es allerdings genügen, wenn überhaupt eine derartige Ootaxis bestünde, da hierbei die Sicherung gegen artfremde Befruchtung nicht notwendig ist. Versuche mit Extrakten aus Eizellen haben aber vielfach ergeben, daß die in diesen Zellen vorhandenen Stoffe nicht nur keine chemotaktische, sondern im Gegenteil eine schädigende Wirkung auf die Samenzellen ausüben. Dies gilt insbesondere gegenüber artfremden Samenzellen, welche entweder getötet oder zur Verklebung in der Hülle des Eies gezwungen oder endlich in ihrer Bewegungsart derart beeinflußt werden, daß sie nicht wie normal, in radiärer, sondern in tangentialer Richtung auf die Eizelle zuschwimmen und daher nicht in sie eindringen können. Dieses chemische Verhalten des Eies stellt geradezu eine Sicherung gegen artfremde Befruchtung dar und bildet eine der Ursachen des Mißlingens von Bastardierungsversuchen.

### Physikalisch-Chemisches über Eireifung und Befruchtung.

Reife Geschlechtszellen, besonders die Eizelle, gehen, wenn sie nicht zur Befruchtung gelangen, bald zugrunde. Man spricht daher auch von einer Befruchtungsbedürftigkeit (Chreozygie, ἡ χρεώω Bedürfnis, ζευγνύσθαι ehelich verbunden sein) der reifen Geschlechtszellen. Dies allein deutet schon darauf hin, daß die physikalisch-chemischen Vorgänge bei der Reifung durch die Befruchtung einer Ergänzung bedürfen.

Man kann das Absterben der reifen, unbefruchteten Eizelle verhindern, wenn man die Eier mit Chemikalien (KCN) behandelt, welche die Oxydationsvorgänge hemmen und dadurch auf alle anderen Zellen als gerade die reifen unbefruchteten Eizellen tödlich einwirken. Aus diesem Verhalten der Eizellen kann man schließen, daß durch die Reifung Oxydationsvorgänge in der Eizelle hervorgerufen werden, welche, falls sie durch die Befruchtung nicht in

bestimmter Weise beeinflußt, oder, wie im Versuche, durch KCN gehemmt werden, derart verlaufen, daß sie den Tod der Zelle bewirken. Dieses Absterben der reifen Eizelle erfolgt besonders rasch, wenn man die Eizelle der Einwirkung von Sauerstoff aussetzt, also die Oxydationsvorgänge begünstigt. Eine von den Wirkungen der Samenzelle auf die Eizelle besteht demnach darin, einen regelnden Einfluß auf die Oxydationsvorgänge auszuüben. Bei jenen Eiern, bei welchen die Eireifung erst nach dem Eindringen der Samenzelle zu Ende geführt wird, also auch beim Säugerei, erstreckt sich dieser Einfluß wohl schon auf die Reifung selbst. Bei der Molluske *Lottia*, bei welcher die Samenzelle die Reifung auslöst, kann man diese Wirkung der Spermie durch chemische Mittel (NaOH) ersetzen.

Bei der Ausbildung der Reifungsspindeln — wie auch später bei jener der Furchungsspindeln — tritt eine Steigerung der Viscosität des Ei-plasmas auf.

Bei der Abhebung der Befruchtungsmembran bei Seeigel- und ähnlichen Eiern handelt es sich um eine Cytolyse in der Rindenschichte des Eies. Denn man vermag durch alle Chemikalien, welche cytolytisch wirken (Fettsäuren, Glucoside-Saponin, Solanin, Digitalin, Chloroform, Benzol, Toluol, Nelkenöl u. a. m.), die Abhebung der Membran künstlich zu erreichen. Dabei tritt eine Verringerung der Oberflächenspannung ein, welche bei der normalen, natürlichen Abhebung der Membran dort beginnt, wo die Samenzelle in das Ei eindringt. Nach der Abhebung verringert sich die Permeabilität der Membran für kurze Zeit. Doch scheint die Abhebung der Membran kein für die Weiterentwicklung der Eizelle unbedingt notwendiger, sondern nur ein die Befruchtung begleitender Vorgang bei den betreffenden Eiarten zu sein.

Verbindet man im Versuche die künstlich bewirkte Abhebung der Dottermembran mit der nachherigen Einwirkung von hypertonischen Lösungen (KCl, NaCl, CaCl<sub>2</sub>, MgCl<sub>2</sub>), so gelingt es, die Eier auch ohne normale Befruchtung zur weiteren Entwicklung zu veranlassen: Künstliche Entwicklungserregung, künstliche Parthenogenese, chemische oder aspermische Befruchtung (J. LOEB). Hierbei kommt es zu einer Änderung des osmotischen Druckes, die leicht veränderlichen Kolloide des Ei-plasmas werden gelatinisiert oder koaguliert. Diese Beeinflussung des Plasmas ist auch auf andere Weise möglich, so daß man durch die verschiedensten Mittel unbefruchtete Eizellen zur Entwicklung veranlassen kann: durch Schütteln (Seesterneier), durch Übertragung in ein anderes Gefäß nach längerem Verweilen in Meerwasser (Seeigel), durch plötzliche Steigerung der Temperatur (Seesterneier), durch Bürsten oder Eintauchen in konzentrierte Schwefelsäure (Eier des Seidenspinners), durch Anstechen mit einer feinen Nadel (Froscheier), durch Erschütterung (Froscheier), durch Extrakte des Samens (Seeigeleier). Die Kolloide des Eies sind offenbar leicht beeinflussbar und eine Veränderung ihres Zustandes ist zur Auslösung der Entwicklung notwendig. Hierbei kommt es zur Steigerung der Oxydationsvorgänge, also der Atmungsgröße im Ei, so daß das befruchtete Ei sechsmal mehr Sauerstoff verbraucht als das unbefruchtete. Diese Steigerung der Oxydationsvorgänge steht zu der mit der Entwicklung einsetzenden Synthese von Chromatin aus den im Zelleib enthaltenen „kernbildenden Stoffen“ in Beziehung. Diese Neubildung von Chromatin ist notwendig, weil neue Kerne für die aus der Teilung (Furchung) des Eies entstehenden Zellen gebildet werden müssen, die Chromatinmenge also vermehrt werden muß. Die neu zu bildende Kernmasse ist eine sehr bedeutende: Während die Oberfläche des Eikernes bei Seeigeleiern 5,14 beträgt, beträgt jene der aus der Furchung des Eies entstandenen Zellkerne zusammen 549,8, also das Hundertfache, die zu bildende Kernmasse wächst daher gleichfalls stark an.

Zu Beginn der Eireifung verliert der verhältnismäßig große Eikern seine Membran, die in ihm enthaltene Flüssigkeit tritt zum Teile in den Zelleib des Eies über und führt ihm in Gestalt von Nucleinsäuren kernbildende Stoffe zu. Durch diese Flüssigkeitsabgabe verkleinert sich das Kernvolumen, so daß sich die Kernplasmaspannung zugunsten des Plasmas ändert.

Aus diesen Versuchsergebnissen kann man die Hypothese ableiten, daß die Rolle der Samenzelle bei der natürlichen Befruchtung in physikalisch-chemischer Hinsicht eine mehrfache sein muß: die Samenzelle wirkt zunächst cytolytisch und verursacht durch die Einführung eines Cytolysins in das Ei die Abhebung der Befruchtungsmembran, bzw. bei den Eiarten ohne diese Membran jene Änderung des Eiplasmas, welche das Eindringen weiterer Spermien verhindert. Mit der Samenzelle wird ferner ein Stoff in das Ei eingeführt, welcher ein Diffusionsgefälle erzeugt. Infolgedessen zieht der Kopf der Spermie Wasser an sich, schwillt zum „Samenkern“ an und es erhöht sich die Viscosität des Eiplasmas. Die Samenzelle führt ferner eine Oxydase in das Ei ein, wodurch die sonst stürmisch ablaufenden und den Tod der (unbefruchteten) Eizelle herbeiführenden Oxydationsvorgänge geregelt und katalysatorisch Nucleinsynthesen und dadurch die Chromatinbildung in Gang gesetzt werden. Bei der künstlichen Parthenogenese des Seeigeleies erzielt man die ersterwähnte Wirkung durch die hierbei angewendeten hypertonen Lösungen.

Die Vereinigung der beiden Vorkerne zum Eikerne kommt nicht passiv, durch eventuellen Druck des sich zusammenziehenden Plasmas, sondern durch Anziehung zustande, vielleicht derart, daß der weibliche Vorkern an das Plasma einen Stoff abgibt, welcher anziehend auf den männlichen Vorkern einwirkt. Bei der normalen Polyspermie soll, nach dieser Anschauung, jener Samenkern zum Hauptkerne werden, welcher zuerst von diesem Stoffe beeinflusst wird, welcher also früher als die anderen Samenkerne zur Vereinigung mit dem weiblichen Vorkerne gelangen kann. Alle anderen Samenkerne sind dann von der Kopulation ausgeschlossen und werden Nebenkern.



Abb. 33. Aus einer unbefruchteten, aus dem Follikel in den Periovarialraum ausgestoßenen Eizelle der Ratte entstandener Zellballen. 400fache Vergrößerung. Nach NOVAK-EISINGER.

Da die Auslösung der Entwicklung ohne Samenzelle auch bei Eiern von Wirbeltieren (Amphibien) gelungen ist, erscheint es an sich schon sehr wahrscheinlich, daß sie auch bei Säugetieren möglich ist. In der Tat hat man im Versuche nachweisen können, daß unbefruchtete Eier von Ratten sich teilen und auf diese Weise Klumpen von kleinen Zellen bilden können (Abb. 33). Wenn auch ein derartiger Vorgang zwar nicht zur Bildung normaler Embryonen führen kann, so stellt er doch in gewissem Sinne eine Parthenogenese des Säugereies dar. Außer diesem Ergebnisse der Versuche bei Ratten sprechen hierfür

auch Befunde von zweigeteilten Eiern in den Follikeln bei einer 22 jährigen Frau und von geteilten Eiern in atresierenden Follikeln von Säugetieren.

Aus den Versuchen über künstliche Parthenogenese läßt sich die Folgerung ableiten, daß das Eiplasma labil ist und daß eine Änderung dieser Labilität das Teilungs- und damit das die Entwicklung auslösende Moment darstellt. In diesem Sinne wirkt auch die Samenzelle bei der normalen Befruchtung.

Bei der künstlichen Parthenogenese teilt sich eine unbefruchtete Eizelle, d. h. eine Zelle, welche nur einen Halbkern, den weiblichen Vorkern, besitzt.

Die Zahl der Chromosomen dieses Kernes ist daher nur halb so groß (haploid) wie jene der übrigen (diploiden) Zellkerne des betreffenden Tieres. Die aus der Teilung einer solchen Eizelle entstandenen Keime besitzen daher gleichfalls nur Halbkerne. Bei der späteren Entwicklung soll aber in diesen Kernen die normale Chromosomenzahl auf eine noch unbekannt Weise wieder hergestellt werden. Jedenfalls lehren diese Versuche, daß zur Teilung der Eizelle ein Vollkern nicht unbedingt notwendig ist, ein Ergebnis, das mit anderen Versuchsergebnissen, wie aus dem nachfolgenden Abschnitte hervorgeht, in Übereinstimmung steht.

Obzwar die bisherigen Ergebnisse der Untersuchungen über die physikalisch-chemischen Vorgänge bei der Befruchtung sehr belangreiche sind, genügen sie noch nicht, um uns eine befriedigende Vorstellung dieser Vorgänge zu vermitteln. Naturgemäß betreffen sie auch nur die eine Seite des Wesens der Befruchtung, die Entwicklungsanregung, nicht oder nicht unmittelbar die Bedeutung der Befruchtung für die Vererbung.

### Über die Ergebnisse einiger Befruchtungsversuche.

Befruchtungsversuche verschiedener Art bilden ein wichtiges Mittel zur Erforschung des Wesens der Vererbung. Da die Vererbung hier nicht erörtert werden kann, mögen bloß einige für die Lehre von der Befruchtung wichtige Folgerungen erwähnt werden, welche sich aus diesen Versuchen ergeben.

Eine der Folgen der Befruchtung besteht in der Schaffung einer teilungsfähigen Zelle. Man kann die Frage aufwerfen, ob diese Zelle alle jene Eigenschaften besitzen muß, welche dem befruchteten Ei zukommen.

Schon aus den Versuchen über künstliche Parthenogenese folgt, daß dies nicht der Fall sein muß. Denn das künstlich zur Parthenogenese veranlaßte Ei besitzt keinen Ganzkern wie das befruchtete Ei, sondern nur einen Halbkern, den weiblichen Vorkern. Was das Centrosom betrifft, so wird es dem parthenogenetischen Ei zwar nicht wie bei der normalen Befruchtung durch eine Samenzelle zugeführt, allein es bilden sich in der Eizelle — auf noch unbekannt Weise — Centrosomen aus, mit deren Hilfe sich das Ei teilt. Zur Teilung ist also zwar ein Centrosom, nicht aber die normale Zahl von Chromosomen, also kein Ganzkern, notwendig. Dies läßt sich noch auf anderem Wege erweisen. Durch bestimmte Versuche gelingt es, das Eindringen des Kopfes der Samenzelle in das Ei zu verhindern, Mittelstück und Schwanz aber eintreten zu lassen. Auch in diesem Falle erfolgt Entwicklung. Man kann ferner durch Bestrahlung mit Radium den Kopf der Samenzellen abtöten, so daß er sich an der Entwicklung nicht beteiligt — trotzdem teilt sich die Eizelle. Das gleiche tritt bei Befruchtung mit artfremdem Samen (Befruchtung von Seeigelleiern mit Samenzellen von Seesternen, Borstenwürmern, Seescheiden, Mollusken) ein, obzwar die Köpfe der eingedrungenen artfremden Samenzellen nicht zur Kopulation mit dem Eikerne gelangen, sondern in der Eizelle liegen bleiben, ohne an ihrer Entwicklung Anteil zu nehmen. Da in allen diesen Fällen die Entwicklung ohne Beteiligung des Samenkernes erfolgt, handelt es sich um einen Vorgang, der als Gynogenesis (ἡ γύννη Weib) oder als Merospermie bezeichnet werden kann. Ebenso kann man den Eikern durch Radiumbestrahlung abtöten oder durch Chemikalien zum Austritte aus der Eizelle veranlassen und trotzdem teilt sich die Eizelle, wenn man normale Samenzellen in sie eintreten läßt. Auch in diesem Falle erfolgt die Entwicklung mit dem halben Kernmateriale, das aber jetzt vom Samenkern stammt (Androgenese, männliche Parthenogenese, Ephebogenese, ὁ ἀνήρ der Mann, ὁ ἔφηβος der Jüngling).

Ebensowenig wie das ganze Kernmaterial ist auch das ganze Zelleibmaterial des Eies zur Auslösung der Entwicklung notwendig, denn auch aus Bruchstücken des Eies — wenn sie nicht zu klein sind — lassen sich durch Befruchtung Keime zur Entwicklung bringen (Merogonie, τὸ μέρος der Teil, ἡ γονεΐα die Zeugung). Dies erfolgt auch dann, wenn dieses Bruchstück keinen Eikern enthält. Es liegt dann eine Kombination der Merogonie mit Androgenese vor, die man aber zumeist auch als Merogonie bezeichnet.

Notwendig ist also zur Teilung ein Centrosom, das aber nicht von der Samenzelle stammen muß, sondern in der Eizelle selbst entstehen kann. Notwendig ist ferner Kernmaterial, wenn es auch nur von einem der beiden Vorkerne stammt und ferner eine gewisse, wenn auch nicht die volle Menge des Plasmamaterials. Es genügt also, wenn alle jene Elemente vorhanden sind, welche die Zellteilung überhaupt erfordert: Plasma, Kernmaterial und ein Centrosom. Allerdings müssen diese Elemente in der normalen Menge und Beschaffenheit vorhanden sein, wenn die Befruchtung zu einem normalen Endergebnis führen soll. Ist es nicht der Fall, so kommt es zwar wie nach der normalen Befruchtung zur Teilung, zur Entwicklung der Eizelle, aber das Endergebnis ist nicht das normale. Die Versuche bestätigen aber den bereits früher ausgesprochenen Satz, daß das Wesen der Befruchtung, vom cellularen Standpunkte aus betrachtet, in der Schaffung einer teilungsfähigen Zelle besteht.

### Die Befruchtung beim Menschen.

Obzwar der Befruchtungsvorgang beim Menschen nicht beobachtet wurde und wohl auch kaum jemals zur Beobachtung gelangen wird, kann kein Zweifel darüber bestehen, daß er im wesentlichen in derselben Weise vor sich geht, wie dies bei Säugetieren festgestellt wurde, da der Bau der reifen Geschlechtszellen beim Menschen und bei den übrigen Säugetieren im wesentlichen derselbe ist. Die Samenzelle dringt also beim Menschen während oder nach der ersten Reifungsteilung an irgendeiner Stelle der Oberfläche des holoblastischen, annähernd isolecithalen Eies in dieses ein, und zwar vielleicht nicht bloß mit ihrem Kopfe und Mittelstücke, sondern auch mit ihrem Schwanze. Dann erst tritt wahrscheinlich die zweite Reifungsteilung ein. Der eingedrungene Kopf der Samenzelle schwillt dann zum Samenkerne an und kopuliert mit dem Eikerne. Das Mittelstück der Samenzelle muß dem Ei das Centrosoma liefern. Erst nach vollzogener Plasmokaryogamie ist die Eizelle teilungsfähig.

Was den Ort der Befruchtung betrifft, so weisen alle Beobachtungen übereinstimmend darauf hin, daß Ei- und Samenzelle normalerweise in der Ampulla tubae zusammentreffen. Während aber die Samenzellen aktiv, durch ihre eigene Bewegung, dahin gelangen, muß das Ei in die Tube befördert werden. Dies erfolgt wahrscheinlich in derselben Weise, wie dies bei jenen Säugetieren beobachtet wurde, bei welchen ähnliche Beziehungen zwischen Ovarium und Tube bestehen wie beim Menschen: Der vor dem Platzen stehende Follikel übt auf das Ovarialgewebe einen stetig zunehmenden Druck aus, welcher reflektorisch eine stärkere Blutfüllung der Eileiter-Gefäße und Kontraktionen der Eileiter-Muskulatur verursacht. Infolgedessen legt sich das Fimbriende der Tube der Oberfläche des Ovariums an, so daß das aus dem Follikel ausgestoßene Ei nicht in die Bauchhöhle fallen kann. Es wird vielmehr von dem durch das Flimmerepithel der Tube verursachten Flüssigkeitsstromen erfaßt und von ihm längs der Fimbria ovarica, welche eine Flimmerstraße darstellt, in den Eileiter getragen. Dieser Flüssigkeitsstrom ist wahrscheinlich zur Zeit der Ovulation etwas kräftiger als sonst, da der Druck des wachsenden Follikels reflektorisch eine stärkere Sekretion der Peritonealhöhlenflüssigkeit anzuregen

scheint. Vielleicht üben außerdem auch Kontraktionen der Tubenmuskulatur eine Saugwirkung aus. — Jede Störung dieses Mechanismus der Fortbewegung des Eies führt dazu, daß das Ei nicht in die Tube gelangt, sondern in die freie Bauchhöhle fällt, wo es meist zugrunde geht. — Auch die Ausstoßung aus dem Follikel kann bei abnormer Ovulation unterbleiben.

Ist das in die Bauchhöhle gefallene Ei bereits befruchtet oder wird es erst in der Bauchhöhle von dorthin eingedrungenen Samenzellen befruchtet, so ist, falls sich das Ei in das Peritoneum einbettet, seine Weiterentwicklung möglich, und es kommt zur Bauch- oder Abdominalschwangerschaft.

Wird das Ei nicht aus dem geplatzen Follikel ausgestoßen und im Ovarium befruchtet, so bildet sich eine Eierstocks- oder Ovarialschwangerschaft aus.

Zu diesen zwei Arten von „Extrauterin gravidität“ gesellt sich als die dritte die Eileiterschwangerschaft oder Tubargravidität.

Die Samenzellen werden bei der Ejaculation passiv bis an den äußeren Muttermund gebracht, müssen dann aber den etwa 16—20 cm langen Weg bis zum Ampullenende des Eileiters aktiv zurücklegen. Den meisten Samenzellen gelingt dies nicht, sie bleiben auf diesem Wege liegen und nur eine relativ geringe Anzahl gelangt bis zum Ampullenende der Tube. Unter Zugrundelegung der experimentell ermittelten Geschwindigkeit der Bewegung der Samenzellen könnten sie diesen Weg in etwa zwei Stunden zurücklegen. Es ist aber sehr wohl möglich, daß die Bedingungen für die Fortbewegung der Samenzellen in der Natur viel günstiger sind als beim Versuche, so daß die angegebene Zeit in Wirklichkeit kürzer ist. Unterstützt wird die Fortbewegung (s. S. 45) durch den Flüssigkeitsstrom in Uterus und Tube (positive Rheotaxis der Spermien), durch die leicht alkalische Reaktion der Sekrete und durch die positive Chemotaxis der Samenzellen zu der Schleimhaut des Uterus und der Tube. Da der chemische Charakter des Peritoneums ein anderer, und zwar für die Samenzellen weniger günstiger als jener der Tube ist, bestehen wahrscheinlich für den Austritt der Samenzellen aus der Tube in die Bauchhöhle keine günstigen Verhältnisse, so daß sich die Samenzellen in der Ampulla tubae anhäufen. Doch treten sicherlich auch viele Samenzellen in die Bauchhöhle aus, werden hier aber alsbald durch Phagocytose von Leukocyten zerstört, falls sie nicht selbst zerfallen. Ein ähnliches Schicksal erleiden jene Samenzellen, welche auf dem Wege zum Tubenende liegen bleiben. Sie geraten in Buchten der Schleimhaut des Uterus oder der Tube und zerfallen daselbst. Phagocytose durch Leukocyten spielt beim Zugrundegehen der Samenzellen im Geschlechtskanale des Weibes anscheinend nur eine geringe Rolle. Denn wenn auch schon einige Stunden nach der Begattung eine starke Leukocytose in der Uteruswand bei Säugetieren auftritt und die Leukocyten in die Spermamasse im Uterus eindringen, verschwinden sie rasch aus ihr. Eine Resorption des Spermas vom weiblichen Organismus findet wohl statt, doch ist über ihre Wirkung nichts Näheres bekannt.

Wenn die Begattung später als die Ovulation erfolgt, so kann das Ei bereits aus der Ampulle in die Pars isthmica tubae befördert worden sein, bevor es auf die Samenzellen stößt. Vorausgesetzt, daß das Ei noch befruchtungsfähig ist, findet dann die Befruchtung auch noch in diesem Abschnitte des Eileiters statt. Dagegen ist eine Befruchtung im uterinen Abschnitte der Tube und im Uterus kaum mehr möglich, da das Ei unterdessen entweder bereits abgestorben ist oder seine Befruchtungsfähigkeit verloren hat. Zudem könnte ein erst im Uterus befruchtetes Ei nicht jene Verhältnisse der Schleimhaut vorfinden, welche zu seiner Einnistung im Uterus notwendig sind, so daß es daher zugrunde gehen müßte.

In bezug auf den Zeitpunkt der Befruchtung sei daran erinnert, daß der Lebensdauer der reifen Geschlechtszellen sehr enge Grenzen gesetzt sind,

daß daher wahrscheinlich Ovulation und Begattung durch keinen großen Zeitraum — höchstens wohl nur 1—2 Tage — voneinander getrennt sein dürfen. Am günstigsten liegen die Verhältnisse dann, wenn die Samenzellen kurz vor der Ausstoßung des Eies oder gleichzeitig mit ihr das Ampullenende der Tube erreichen. Tritt die Eizelle noch vor dem Eintreffen der Samenzellen in den Eileiter ein, so müssen die Samenzellen bald danach zum Ei gelangen, da dieses sonst die Befruchtungsfähigkeit verliert und abstirbt. Jedenfalls können die Samenzellen länger auf das Ei, als das Ei auf die Samenzellen warten.

Bezeichnet man den Tag der zur Befruchtung führenden Begattung als Konzeptionstermin, den Tag der Ausstoßung des Eies aus dem Follikel als Ovulationstermin und den Zeitpunkt des Eindringens der Samenzelle in das Ei als Imprägnationstermin, so kann man sagen, daß die Befruchtung um so sicherer erfolgen wird, je näher der Konzeptions- und der Ovulationstermin aneinander liegen, daß sie aber ausbleiben wird, wenn diese Termine durch einen noch nicht genau bekannten, wahrscheinlich aber nur kurzen und wohl höchstens 1—2 Tage betragenden Zeitraum voneinander getrennt sind.

Für die genaue Bestimmung des Beginnes der Entwicklung und damit des Beginnes der Schwangerschaft und des Alters der Embryonen wäre es notwendig, den Imprägnationstermin zu kennen. Denn die Entwicklung und damit die Schwangerschaft beginnt erst mit dem Momente der Vereinigung der beiden Geschlechtszellen zum befruchteten Ei. Da man in jenen Fällen, in welchen nur eine einzige Begattung stattgefunden hat, genau angeben könnte, wann die Samenzellen in die Ampulla tubae gelangt sein können, wann also — frühestens — eine Befruchtung möglich gewesen wäre, so ließe sich in diesen Fällen auch der Imprägnationstermin ziemlich genau ermitteln — wenn auch der Ovulationstermin bekannt wäre. Dies ist aber nicht der Fall. Die Ovulation fällt wohl in die Zeit zwischen zwei Menstruationen, aber es ist nicht sichergestellt, ob sie bei einer bestimmten Frau in diesem Zeitraume überhaupt regelmäßig auf einen bestimmten Tag und auf welchen fällt, ob also jede Frau ihren Ovulationstypus hat oder ob die Ovulationsperioden individuell oder — bei demselben Individuum — zeitlich variieren. Bezeichnet man den Beginn der Blutung bei der Menstruation als Menstruationstermin, so kann der Ovulationstermin, wie statistisch festgestellt werden konnte, auf jeden der Tage vom 2. bis zum 24. nach dem Menstruationstermin fallen. Nun hat es den Anschein, als ob die Befruchtung am häufigsten eintritt, wenn die Begattung am 6. bis 10., im Mittel also etwa am achten Tage nach dem Menstruationstermin erfolge. Dieser Tag scheint also das Konzeptionsoptimum darzustellen. Da nun die befruchtende Begattung und die Ovulation zeitlich nahestehen müssen, muß dieses Konzeptionsoptimum mit dem Zeitpunkte der häufigsten Ovulationen zusammenfallen. Der Ovulationstermin würde daher nach dieser Ansicht in der Mehrzahl der Fälle auf den achten Tag nach dem Menstruationstermin fallen. Dies ist jedoch nur ein statistisch errechnetes Mittel, so daß man im Einzelfalle weder den Ovulations- noch den Imprägnationstermin genau anzugeben vermag.

Auf Grund anderer Berechnungen werden aber auch andere Tage angegeben, besonders der 18. und 19. Tag.

Es ist ferner sehr wahrscheinlich, daß die Ovulation nicht immer spontan und streng periodisch auftritt, sondern auch durch die mit der Begattung einhergehenden Reize ausgelöst werden kann, wie dies bei manchen Tieren (Kaninchen, Meerschweinchen) tatsächlich der Fall ist. Für die Befruchtung wäre diese „provozierte“ oder „violente“ Ovulation ganz besonders günstig. Doch kann die Begattung nur dann eine Ovulation bewirken, wenn bereits

ein sprungsreifer Follikel vorhanden ist. Es würde sich hierbei also lediglich um eine Beschleunigung des Eintrittes der Ovulation durch die Begattung handeln.

### Befruchtungshindernisse.

Abgesehen von den hier nicht zu erörternden Krankheiten und Fehlbildungen der Geschlechtsorgane können auch bei sonst normalen Verhältnissen durch verschiedene Umstände Hemmnisse der Befruchtung entstehen. Zum Zustandekommen der Befruchtung ist eben das Zusammenwirken vieler, auf das feinste gegeneinander abgestuften Kräfte notwendig. So wird die Befruchtung nicht eintreten können, wenn das Ei in die Bauchhöhle fällt; wenn es eine besonders dicke, daher das Eindringen der Samenzelle verhindernde Zona pellucida besitzt; wenn es keinen chemotaktischen Einfluß auf bestimmte Samenzellen ausübt; wenn zu große chemische Verschiedenheiten zwischen den betreffenden Geschlechtszellen bestehen; wenn die zweite Reifungsteilung ausbleibt u. a. m. Die Samenzellen wiederum können z. B. miteinander verklumpen und dadurch bewegungsunfähig werden. Sie können ferner wahrscheinlich nicht in jedem weiblichen Geschlechtskanale die ihnen sonst zukommende Schwimmkraft oder Rheotaxis entfalten, so daß sie in diesem Falle entweder gar nicht oder zu spät zu den Eiern gelangen. Es handelt sich in allen diesen und anderen möglichen Fällen um ungünstige Variationen der zur Befruchtung notwendigen funktionellen und chemischen Anpassung der betreffenden im übrigen normalen Geschlechtszellen. Diese Verschiedenheiten werden ihrerseits wieder durch die biochemischen Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Individuen (z. B. durch Zugehörigkeit zu bestimmten Blutgruppen) verursacht.

## Die Furchung.

Der unmittelbar an die Befruchtung sich anschließende Vorgang der Zerteilung des Eies ist bereits von SWAMMERDAM (1658) an einem Froschei gesehen, jedoch als Zufallsbefund gedeutet worden. Das zweigeteilte Froschei, das SWAMMERDAM abbildet, hält er, im Banne der Präformationstheorie stehend, für eine durch eine Falte bewirkte Teilung des jungen „Fröschechens“. Erst PREVOST und DUMAS haben den Vorgang der Furchung als einen normalen und ständigen erkannt und ihn in seinen verschiedenen Phasen verfolgt (1824). Ihre Beobachtungen wurden alsbald von RUSCONI (1826) und später von anderen bestätigt. Da man aber damals — vor der Zelltheorie — das Wesen dieses Vorganges noch nicht erkennen konnte, hielt man sich naturgemäß an das äußere Bild: Man sah an der Oberfläche des Eies Furchen auftreten und nannte daher den ganzen Vorgang: Furchung des Eies. Erst K. E. v. BAER erkannte, daß diese Furchen das ganze Ei durchschneiden und es in kleine Gebilde zerteilen, welche eine Höhle umschließen. Den vollen Aufschluß über das Wesen des Furchungsvorganges konnte jedoch erst die Zellenlehre erbringen.

### Morphologie der Furchung.

Bei den verschiedenen Eiarten verläuft die Furchung verschieden. Nur bei jenen Eiern, bei welchen sich das Bildungsplasma über den ganzen Zelleib des Eies verteilt, also nur bei den holoblastischen Eiern [bei den Wirbeltieren: Petromyzonten, Amphibien (mit Ausnahme der Gymnophionen), Ganoiden, Dipneusten, Säugetiere (ohne Monotremen)] wird das ganze Ei durch die Furchen zerteilt: die Furchung ist eine totale. Bei jenen Eiern jedoch, bei welchen sich an dem einen Pole des Eies nur Dotter, also lebloses Material, an dem anderen das Bildungsplasma vorfindet, bei den meroblastischen Eiern (bei Wirbeltieren:

Myxinoïden, Selachier, Teleosteer, Gymnophionen, einige Ganoiden, Reptilien, Vögel und Monotremen) wird nur jener Abschnitt des Eies, welcher das Bildungsplasma enthält, von der Furchung betroffen: die Furchung ist partiell.

Besondere Verhältnisse scheinen bei den Gymnophionen zu bestehen, deren Furchung allerdings nicht genügend bekannt ist. Späte Furchungsstadien weisen, wie die meroblastischen Eier, eine Keimscheibe auf, welche dem ungefurchten „Dotter“ aufruht. Aber auch dieser „Dotter“ soll später — im Gegensatz zu dem Verhalten meroblastischer Eier — in große Zellen zerlegt werden. Ist dies richtig, so wäre das Ei überhaupt kein meroblastisches.

Daß die Menge und die Verteilungsart des Dotters tatsächlich über die Art der Furchung entscheiden, ist auch durch entsprechende Versuche bewiesen worden: Verwandelt man z. B. das holoblastische, sich normalerweise total furchende Amphibienei mittels Zentrifugieren in ein meroblastisches, so furcht es sich partiell.

Erfolgt bei der totalen Furchung die Zerlegung des Eies in gleiche oder annähernd gleiche Teile, so ist die Furchung äqual, bzw. adäqual (bei den Wirbeltieren: Säugetiere, mit Ausnahme der Monotremen). Erfolgt die Zerlegung in

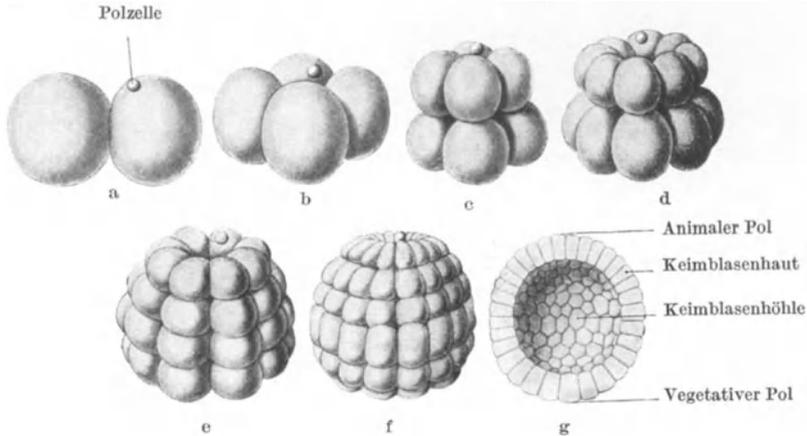


Abb. 34. Furchung von *Amphioxus lanceolatus*. a–f: 2, 4, 8, 16 usw. Zellenstadium; g Durchschnitt durch die Keimblase. Nach HATSCHKEK.

ungleiche Teile, so ist sie inäqual (bei den Wirbeltieren: alle holoblastischen Eier mit Ausnahme jener der Säugetiere). Auch hierbei spielt die Art der Verteilung des Bildungs- und Nahrungsplasmas die entscheidende Rolle. Sind Bildungsplasma und Dotter ganz oder nahezu gleichmäßig im Zelleibe des Eies verteilt (isolecithale Eier), so ist die Furchung äqual bzw. adäqual, im Gegenfalle (anisolecithale Eier) inäqual. Da sich im Verlaufe der Entwicklung auch bei isolecithalen Eiern allmählich eine ungleiche Verteilung des Dotters ausbildet, wird auch die ursprünglich äquale Furchung später zur adäqualen.

Das Ei der Säugetiere (mit Ausnahme jenes der eierlegenden, tiefstehenden, der Monotremen) ist ein holoblastisches mit zwar nicht völlig, aber doch ziemlich gleichmäßiger Verteilung des Bildungs- und Nahrungsplasmas. Seine Furchung ist demgemäß auch eine adäquale. Diese Furchungsart soll daher hier zunächst erörtert werden.

Der äußere Vorgang der Furchung spielt sich derart ab, daß einige Zeit nach der Befruchtung an dem einen Pole des Eies eine seichte Furche auftritt. Es ist dies stets jener Eipol, welchem das Keimbläschen näher lag, weil dieser Eiabschnitt etwas mehr Bildungsplasma enthält — animaler Pol. Die Furche wird hierauf tiefer und rückt gleichzeitig gegen den anderen, den vegetativen Pol vor, bis sie auch diesen erreicht. Die Ebene, in welcher die Furche das Ei

durchschneidet, die Furchungsebene, geht also durch beide Pole hindurch, die Furche ist daher eine meridionale. Indem die Furche das ganze Ei durchschneidet teilt sie es in zwei Teile (Abb. 34a), in zwei Zellen: Blastomeren, Furchungszellen oder, da sie sich, besonders bei Säugetieren, abzurunden suchen: Furchungskugeln. Das Furchungsstadium selbst wird als das Zwei-Zellen-Stadium bezeichnet. Nach einiger Zeit tritt an dem animalen Pole jeder der beiden ersten Furchungszellen eine zweite Furche auf, welche mit der ersten Furche einen rechten Winkel bildet. Die zweite Furchungsebene steht daher senkrecht auf der ersten, die zweite Furche ist wiederum meridional, geht also von Pol zu Pol. Das Endergebnis besteht in der Bildung von vier Furchungszellen: Vier-Zellen-Stadium (Abb. 34b). Nach kurzer Ruhezeit tritt dann wieder an jeder von diesen Zellen eine Furche auf, welche aber zumeist nicht mehr am animalen Pole, sondern im Äquator oder in dessen Nähe erscheint und parallel zum Äquator durchschneidet: äquatoriale oder latitudinale Furche. Die Furchungsebene steht nunmehr senkrecht zu den Ebenen der beiden ersten meridionalen Furchen. Von den so entstandenen ersten acht Furchungszellen — Acht-Zellen-Stadium (Abb. 34c) — liegen vier über, vier unter dem Äquator des Keimes. Liegt die Furchungsebene nicht genau im Äquator, so müssen die Furchungszellen verschieden groß sein. Die kleineren bezeichnet man als Mikro-, die größeren als Makromeren. Da die Mikromeren am animalen Pole liegen, werden sie auch als animale Zellen bezeichnet, während die anderen vegetative genannt werden, da sie am vegetativen Pole liegen und mehr Dotter, also mehr Nahrungsmaterial enthalten als die animalen Zellen. Der Gegensatz zwischen Mikro- und Makromeren ist bei Eiern mit inäqualer Furchung naturgemäß besonders deutlich und wird mit fortschreitender Furchung immer größer. Ein Beispiel hierfür liefert der in der Abb. 35 wiedergegebene Schnitt durch ein sich furchendes Amphibienei.

In weiterer Folge treten abwechselnd meridionale, latitudinale und bei manchen Eiarten auch tangentielle Furchen auf, durch welche das Ei in immer kleiner werdende Furchungszellen zerlegt wird (Abb. 34d, e, f), welche an der Außenfläche des Eies als kleine, durch Furchen voneinander getrennte Felder hervortreten und so dem Ei das Aussehen einer Maulbeere verleihen, weshalb man dieses Stadium auch als das der Maulbeere, *Morula*, bezeichnet hat. Werden die Furchungszellen dann noch weiter geteilt, so werden sie so klein, daß sie auch bei jenen Eiern, bei welchen sie zunächst mit freiem Auge erkennbar waren, nicht mehr als Felder an der Oberfläche des Eies sichtbar sind, die Oberfläche erscheint daher wieder ganz glatt.

Den Zusammenhalt der Furchungszellen besorgt zunächst die *Zona pellucida*, die aber später einreißt und verschwindet. Trotzdem fallen die Zellen nicht auseinander, da sie die Eigenschaft besitzen, sich zu nähern und zusammenzudrängen. Diese, vielleicht auf chemotaktischen Wirkungen beruhenden Näherungsbewegungen werden als *Cytotaxis* der Furchungszellen bezeichnet. Sie können durch Isolierungsversuche der Blastomeren deutlich sichtbar gemacht werden. Die im Momente der Teilung abgerundeten und ihre Nachbarzellen nur punktförmig berührenden Blastomeren legen sich nach der Teilung flächenhaft an ihre Nachbarn an, werden daher wieder polygonal. Diese flächenhafte Zusammenfügung wird als *Cytarme* bezeichnet. Auch gleitende Bewegungen — *Cytolisthesis* — spielen eine Rolle. Ferner kann es, besonders bei starkem Abrundungsbestreben, zur Zelltrennung, zur Lösung der flächenhaften Berührung — *Cytochorismus* — kommen.

Bei manchen — vielleicht allen — Eiern werden die Furchungszellen durch eine die ganze Oberfläche des Keimes überziehende ektoplasmatische Schichte

(„Verbindungsmembran“, „Pseudomembran“) zusammengehalten, welche vielleicht als Sekret an der Außenfläche der Blastomeren ausgeschieden wird.

Zwischen den Furchungszellen müssen sich naturgemäß sehr bald Spalträume ausbilden, welche schließlich zu einer zentralen Höhle zusammenfließen. Der Keim stellt daher am Ende der Furchung eine Blase dar (Abb. 34 f, g), deren

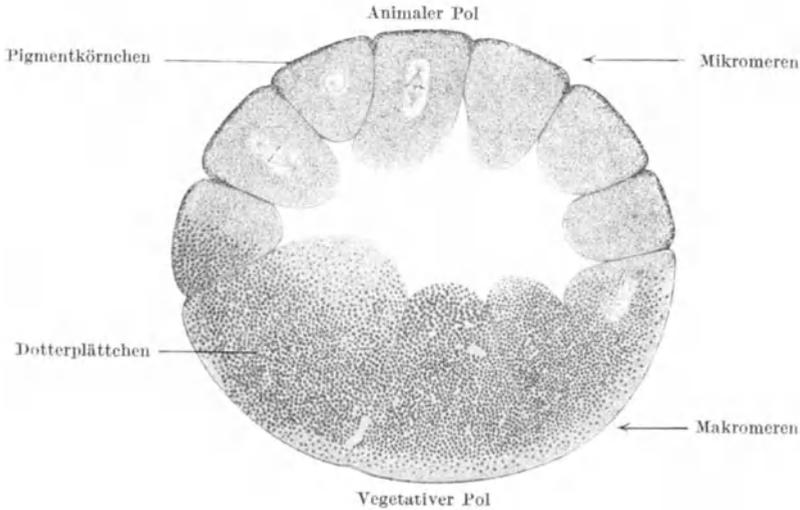


Abb. 35. Durchschnitt durch eine „Morula“ vom mexikanischen Wassermolch (Axolotl, *Siredon pisciformis*). 48fache Vergrößerung.

Wand von den Furchungszellen gebildet wird: Keimblase, Blastula, *Vesicula blastodermica*. Ihre mit Flüssigkeit oder mit einer Gallertmasse erfüllte Höhle (Abb. 34 g) ist die Keimblasenhöhle, Furchungshöhle, das Blastocöl (*τό κοίλωμα* die Aushöhlung), ihre Wand (Abb. 34 g) ist die Keimhaut, das Blastoderma (*τό δέρμα* die Haut). Der eine, die kleineren

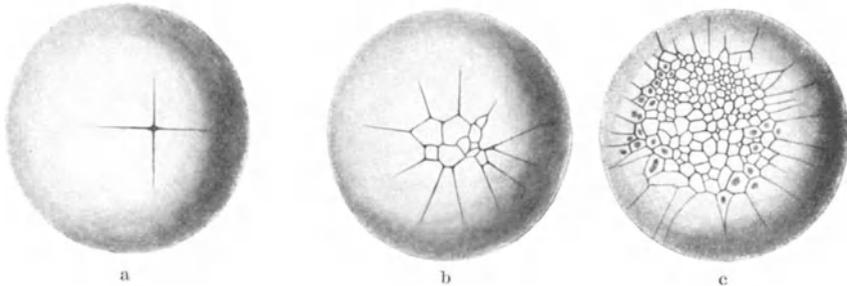


Abb. 36. Furchung des Hühnereies. Nach KOLLIKER.

Zellen aufweisende Pol der Keimblase ist der animale, der andere der vegetative. Die in der Keimblasenhöhle befindliche Flüssigkeit entstammt der Absorption aus dem Wasser der Umgebung, der Sekretion der Furchungszellen und vielleicht auch der Autolyse von Eisubstanzen.

Bei den wasserbewohnenden Tieren besteht das einschichtige Blastoderm aus Cylinderzellen, welche an ihrer freien Oberfläche Flimmer ausbilden, durch deren Bewegung im Wasser die Keimblase die Fähigkeit zur Ortsveränderung erhält. Die Blastula schlüpft

aus der Eihülle heraus und bewegt sich als „Flimmerkugel“ oder „Blastosphäre“ rotierend frei im Wasser umher, nimmt Nahrung auf und stellt daher bereits einen selbständigen Organismus dar. — Bei den inäqual sich furchenden Eiern (z. B. Amphibien) besteht das Blastoderm aus mehreren Zellschichten, welche am animalen Pole eine dünne Wand bilden, am vegetativen Pole aber eine dicke Zellmasse darstellen, welche die Furchungshöhle einengt.

Das Volumen der Keimblase ist nicht größer, bei manchen Eiarten sogar etwas kleiner als jenes der befruchteten Eizelle. Die Furchung besteht daher bloß in einer Aufteilung der Eimasse in eine große Anzahl von Furchungszellen — sie ist lediglich eine Ei-Teilung, ohne daß hierbei eine Vergrößerung des Eies stattfindet.

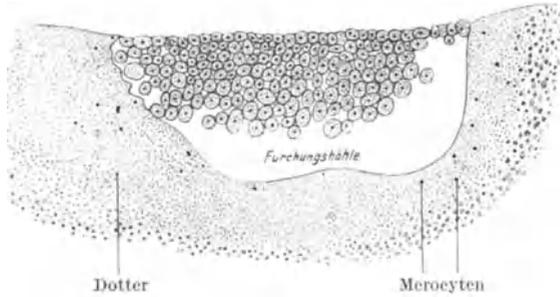


Abb. 37. Durchschnitt durch die Keimscheibe eines Haifischeies (Pristiurus). Nach RÜCKERT.

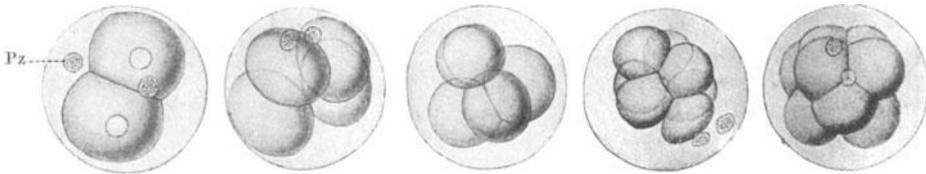


Abb. 38. Furchungsstadien vom Kaninchen. Nach ASSHETON. Pz Polzelle.

Bei den meroblastischen Eiern kann sich natürlich nur jener Teil des Eies furchen, welcher das Bildungsplasma enthält, nicht auch der Dotter. Die Furchung ist weit weniger regelmäßig (Abb. 35), die randständigen Furchungszellen sind größer als die übrigen und gehen in den Dotter über (Abb. 36 c). Zwischen den Furchungszellen und dem Dotter bildet sich eine Höhle, die Furchungshöhle (Abb. 37), aus und die Masse der Furchungszellen ruht dann wie eine Scheibe dem Dotter auf (Abb. 37): Keimscheibe (Keimhaut, Blastoderma). Da der abgefurchte Keim eine Scheibe darstellt, wird diese Furchungsart als discoidale Furchung bezeichnet.

Bei den placentalen Säugetieren treten zwischen den Furchungszellen frühzeitig, zumeist spätestens im Acht-Zellen-Stadium, Unterschiede der Größe der Zellen und der Beschaffenheit ihres Plasmas auf. Bei der Maus, bei welcher die Furchung am besten bekannt ist, besteht dieser Unterschied bereits im Zwei-Zellen-Stadium, indem die eine Blastomere größer ist und heller erscheint als die andere. Diese Unterschiede werden in den späteren Furchungsstadien immer deutlicher.

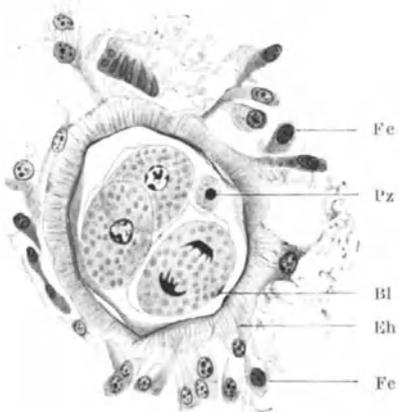


Abb. 39. Schnitt durch ein Igelei mit drei Furchungszellen. Bl in Teilung begriffene Blastomere; Eh Eihülle; Fe Reste des Füllkelepitheils; Pz Polzelle. Nach BONNET.

Ein weiterer Unterschied zwischen den Furchungszellen desselben Stadiums besteht darin, daß die Furchen in ihnen nicht gleichzeitig auftreten — Asynchronie der Furchungsteilungen, im Gegensatz zur Synchronie. So kann schon die zweite Furchungsteilung in der einen von den beiden ersten Blastomeren

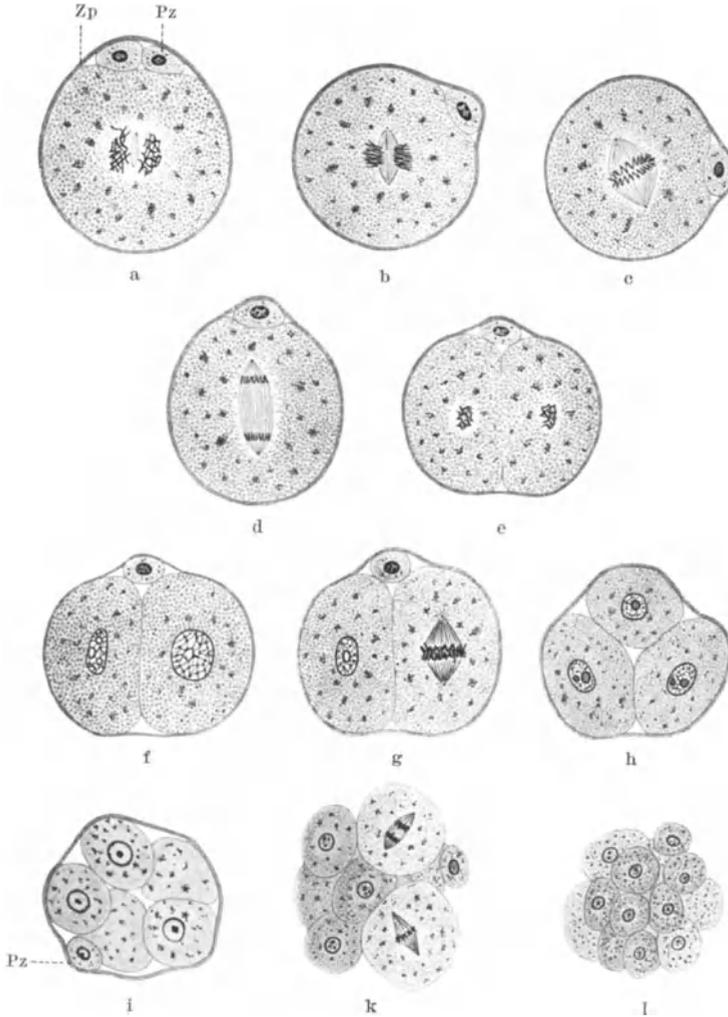


Abb. 40. Furchung des Eies der Maus. Schnittbilder. Pz Polzelle; Zp Zona pellucida. a—e erste Furchungsteilung; f zwei ungleich große Furchungszellen mit „ruhenden“ Kernen; g Asterstadium der zweiten Furchungsteilung in einer der ersten zwei Furchungszellen, die zweite Zelle noch ruhend; h Vierzellenstadium, die vierte Zelle nicht im Schnittbilde; i Achtzellenstadium; k Zwölfzellenstadium; l Zwanzigzellenstadium. In k und l verschieden große und verschieden hell erscheinende Zellen. 406fache Vergrößerung. Nach SOBOTTA.

früher als in der anderen auftreten, so daß vorübergehend ein Stadium mit drei Blastomeren besteht, ebenso später eines mit 5, 6, 7 usw. Die Zahlen-Aufeinanderfolge der Blastomeren ist also, obzwar sich jede Blastomere in zwei teilt, keine gleichmäßige (Abb. 38—40), die aufeinanderfolgenden Furchungsstadien besitzen daher nicht immer die doppelte Anzahl der Zellen des vorangehenden Stadiums. Die verschiedenen Furchungszellen teilen sich also nach

einem verschiedenen Rhythmus, was von ihrer verschiedenen Beschaffenheit und von ihrer Bestimmung abhängt: Zellen, welche zur Bildung eines frühzeitig funktionierenden Organes bestimmt sind, teilen sich rascher als andere. Zellen, welche dasselbe Organ bilden, teilen sich gleichzeitig. Diese Unregelmäßigkeiten steigern sich mit der fortschreitenden Entwicklung, bei der Maus z. B. deshalb, weil die Abkömmlinge der einen (hellen) von den beiden ersten Blastomeren die Neigung haben, sich früher zu teilen als die anderen Blastomeren.

Die Gesamtform der Keime (Abb. 38—40) während der Furchung ist eine verschiedene, zumeist nur im Anfange kugelige. Sie wird von der Verschiedenheit der Größe und die Gestalt, vor allem aber auch von der gegenseitigen Lagerung der Furchungszellen beeinflusst. Die Blastomeren sind nämlich oft gekreuzt gelagert oder einzelne von ihnen häufen sich an bestimmten Stellen an. So liegt im Vier-Zellen-Stadium bei der Maus eine von den Blastomeren auf den drei anderen und später liegen die Abkömmlinge der hellen und der dunklen ersten Blastomeren gruppenweise an den beiden Polen des Keimes. Falls die Zona pellucida noch nicht verschwunden ist — sie bleibt zumeist bis zum Ende der Furchung erhalten — beeinflusst auch sie die Gesamtform. Da ferner die Säugetiereier noch vor Ablauf der Furchung — das Schweineei schon im Vier-Zellen-Stadium, andere Eiarten im Stadium von 12—16 Zellen — aus dem Eileiter in den Uterus treten, muß sich später die Gesamtform der Keimblase der Form der Einlagerungsstelle der Keimblase im Uterus anpassen.

Die Untersuchung der dem Furchungsprozesse zugrunde liegenden inneren Vorgänge lehrt, daß die Furchung durch Zellteilungen verursacht wird, welche mittels Karyokinese erfolgen (Abb. 39, 40). Das in die befruchtete Eizelle durch die Spermie eingeführte Centrosom teilt sich sehr bald nach der Kopulation der beiden Vorkerne. Zwischen den beiden aus dieser Teilung entstandenen Centrosomen bildet sich, wie bei jeder Karyokinese, eine Kernspindel — erste Furchungsspindel — aus, in deren Mitte sich die der Länge nach halbierten Chromosomen zur Sternfigur (Aster) anordnen (Abb. 40 a, b, c). Die Spaltheilfalten der Chromosomen rücken hierauf zu den beiden Polen der Furchungsspindel (Abb. 40 d), die Teilungsfurche schneidet senkrecht zur Längsachse der Spindel in deren Mitte durch, in den auf diese Weise entstandenen beiden Tochterzellen durchlaufen die Kerne das Stadium des Tochtersternes, des Tochterknäuels (Abb. 40 e) und werden so zu den Kernen der neuen Furchungszellen (Abb. 40 f, h, i, l). Dieser Vorgang wiederholt sich dann, so daß aus jeder Blastomere durch Karyokinese immer wieder zwei neue Zellen entstehen (Abb. 40 g, k).

Die Untersuchung der im Inneren der Blastomeren sich abspielenden Vorgänge ergibt also, daß der Furchung eine mitotische Zellteilung zugrunde liegt. Zwischen der gewöhnlichen Zellteilung und der Furchung besteht jedoch insofern ein Unterschied, als bei den Furchungsteilungen die Tochterzellen nicht erst zur Größe ihrer Mutterzellen heranwachsen, bevor sie selbst sich zur Teilung anschicken. Die Zellen werden deshalb während der Furchung immer kleiner und kleiner. —

Naturgemäß wird auch die physikalisch-chemische Beschaffenheit der Furchungszellen eine besondere, von der Eizelle verschiedene. Darauf ist

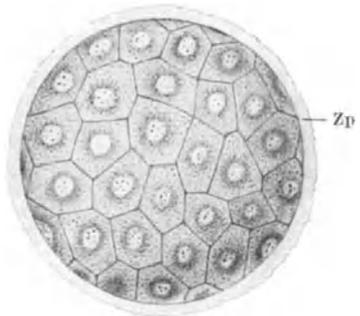


Abb. 41. Oberflächenbild einer Keimblase der Fledermaus, mit durch Silbernitrat hervorgehobenen Zellgrenzen. Zp Zona pellucida. Nach VAN BENEDEEN.

es u. a. zurückzuführen, daß es den Samenzellen nicht möglich ist, in Blastomeren einzudringen.

Das Endergebnis der Furchung ist bei den placentalen Säugetieren keine typische Blastula. Ist nämlich bei ihnen durch die Furchung eine größere Anzahl von Zellen, eine „Morula“ entstanden, so bildet sich bald ein Unterschied zwischen den im Inneren der Zellkugel befindlichen und den übrigen, äußeren Zellen aus. Diesem Unterschiede entspricht auch das spätere verschiedene Schicksal dieser Zellen: Die äußere einschichtige Lage polygonaler Zellen (Abb. 41) beteiligt sich bei vielen Eiarten, zu welchen auch das Ei des

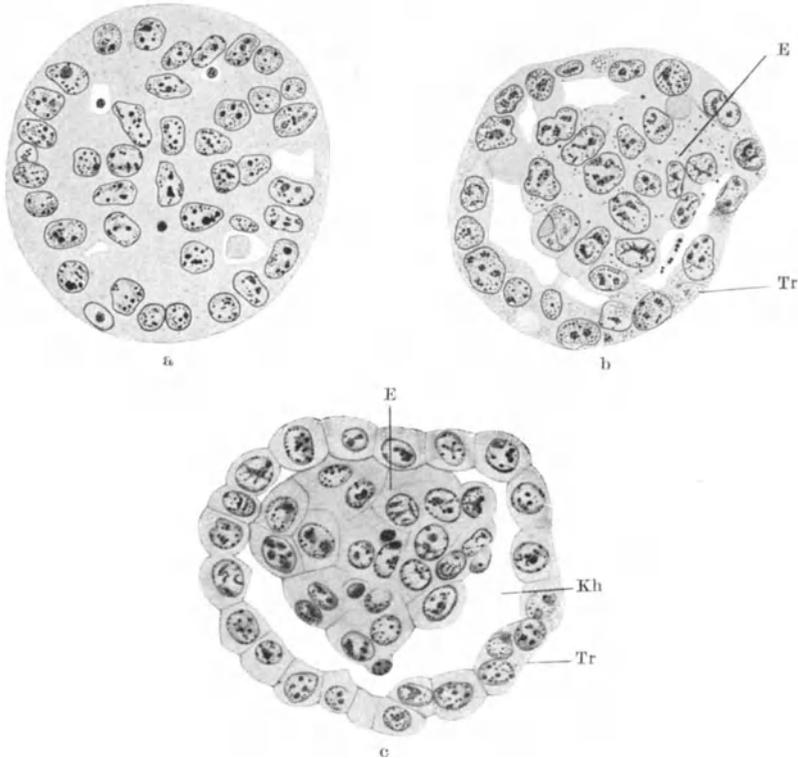


Abb. 42. Schnitte durch drei verschieden alte Keime der Fledermaus. E Embryonalknoten; Tr Trophoblast; Kh Keimblasenhöhle. Nach VAN BENEDEEN.

Menschen gehört, überhaupt nicht am Aufbau des embryonalen Körpers, sie liefert vielmehr nur das Epithel der äußeren fetalen Hülle, des Chorion. Sie wird, da dem aus ihr entstandenen Chorionepithel später die Resorption der Nahrung für den Embryo zukommt, als Trophoblast ( $\delta$  τροφός der Ernährer) bezeichnet (Abb. 43, 44). Die innere Zellmasse dagegen liefert später den embryonalen Körper und wird daher als Embryonalknoten oder Embryoblast (Abb. 42 c) bezeichnet. Zwischen dem Embryo- und dem Trophoblast treten an dem einen, wahrscheinlich dem vegetativen Pole des Keimes Lücken — Blastocölspalten — auf (Abb. 42), welche zu einer Keimblasenhöhle zusammenfließen (Abb. 42). In diese mit Flüssigkeit gefüllte Höhle ragt der Embryonalknoten hervor. Ob sich diese Höhle bei allen Säugetiereiern und besonders auch beim Menschen ausbildet, ist fraglich, für den Menschen sogar wenig wahrscheinlich.

Jener Teil des Trophoblasten, welcher sich bei vielen Säugereiern über dem Embryonalknoten befindet, die sog. RAUBERSche Deckschichte, geht entweder bald zugrunde oder er wird (bei den Nagern) zur Herstellung der Verbindung mit der Uterusschleimhaut verwendet. Ob der Embryonalknoten des

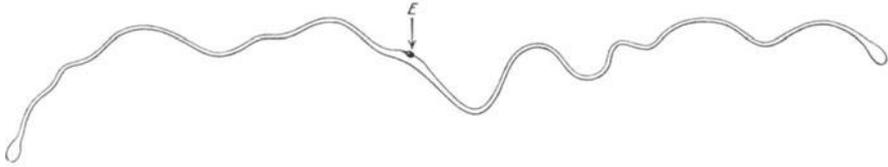


Abb. 43. Eischlauch des Schafes, 12 Tage  $2\frac{1}{4}$  Stunden nach der Begattung. E Embryonalknoten. Auf  $\frac{1}{2}$  verkleinert. Nach BONNET.

Menschen diese Deckschichte besitzt, ist fraglich, aber, nach gewissen Befunden an jungen menschlichen Eiern, nicht wahrscheinlich.

Von einer typischen Blastula unterscheidet sich demnach die Keimblase der Säugetiere nicht nur formal, sondern auch potentiell, da ihre Zellen nicht bloß den Embryo, sondern auch den Trophoblasten liefern. Sie wird daher auch speziell als Säugerkeimblase oder Säugerblastocyste bezeichnet. Durch Flüssigkeitsaufnahme vergrößert sie sich beträchtlich und nimmt gleichzeitig vermittels des Trophoblasten aus der Uterusschleimhaut Nahrungsstoffe (Eiweißkörper) auf. Während sie bei vielen Säugetieren, auch beim Menschen, kugelig bleibt, wächst sie bei anderen (z. B. beim Schweine) zu einem bis mehr als meterlangen gewundenen und gefalteten Schlauche — Eischlauch — aus (Abb. 43).

Der bei der Befruchtung in die Eizelle gelangte Schwanz der Spermie wird bei der ersten Furchungsteilung einer der beiden Furchungszellen zugeteilt (Abb. 44). Sein endgültiges Schicksal ist unbekannt. Die Ansicht, daß die eine von den beiden ersten Furchungszellen die Zellen des Trophoblasten liefere („Trophoblastzelle“), während die andere, den Schwanz der Spermie enthaltende, den Embryonalknoten aus sich entstehen lasse („Stammzelle“) ist völlig hypothetisch.

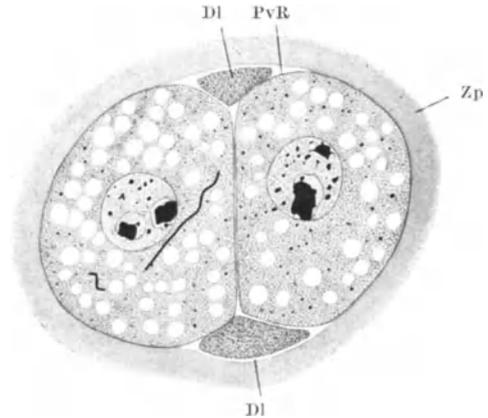


Abb. 44. Schnitt durch die beiden ersten Furchungszellen eines Meerschweincheneies. 28 Stunden nach der Begattung. DI Deutoplasmolyse; PvR perivitelliner Raum; Zp Zona pellucida. In der einen Furchungszelle Teile des Schwanzes der Samenzelle. Nach LAMS.

### Furchungsregeln und Furchungsursachen.

Vom cellularen Standpunkte aus ist die Furchung als karyokinetische Zellteilung aufzufassen. Diese Zellteilung erfolgt aber, besonders wenn die Furchung eine äquale ist, wenigstens zu Beginn der Furchung räumlich und zeitlich in derart regelmäßiger Weise, daß sie besonderen Gesetzen unterworfen zu sein scheint. Bereits PREVOST und DUMAS fiel diese Regelmäßigkeit auf und veranlaßte sie zur Aufstellung eines „Prinzipes der rechtwinkligen Schneidung der Teilfurchen“. Abgesehen davon, daß dieses Prinzip keinen erklärenden Wert besitzt, widerspricht ihm auch die Tatsache, daß sich die Furchen in den

späteren Furchungsstadien nicht nur in rechten Winkeln schneiden. Zur Erklärung des Furchungsvorganges wurde ferner das PLATEAUSche Gesetz herangezogen. Nach ihm sollten sich die Furchungszellen derart anordnen, daß sie ihre Gesamtmasse unter die kleinstmögliche Oberfläche — die einer Kugel — unterzubringen suchen. Allein die Blastomeren besitzen nicht die von diesem Gesetze geforderte homogene Beschaffenheit, sie ordnen sich ferner nicht immer in Kugelform an und außerdem könnte dieses Gesetz nur einen unwesentlichen Teil des ganzen Furchungsvorganges erklären.

Dagegen ist es richtig, daß der Teilungsrythmus und die Größe der Blastomeren vor allem durch die Menge und durch die Verteilungsart des Bildungs- und Nahrungsplasmas bestimmt werden (BALFOURsche Regel). Blastomeren, welche viel Dotter enthalten, teilen sich langsamer, bleiben daher noch groß, wenn die dotterarmen, sich daher rascher teilenden Blastomeren bereits in kleine

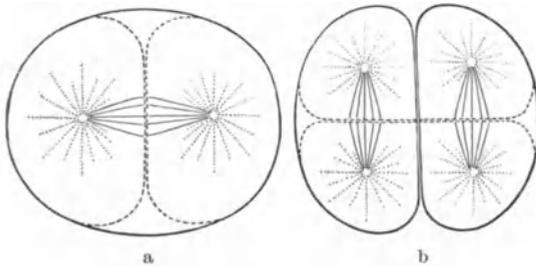


Abb. 45. Schematische Darstellung der Beziehung zwischen der Spindelachse und der Teilungsebene.  
a) Zweizellen-, b) Vierzellenstadium.

Zellen zerteilt wurden. Von den gleichen Umständen hängt es ja überhaupt ab, ob sich das Ei total oder partiell furcht.

Von der Zellteilung wissen wir, daß sich der Kern stets in die Mitte seiner Wirkungssphäre einstellt („erste O. HERTWIGsche Regel“), denn damit ist auch die für die Wirkung der dynamischen Zentren der Zelle — für die Centriolen der Kernspindel — günstigste Lage ge-

geben. Die Spindel stellt sich dann mit ihrer Längsachse in die Richtung der von der Teilung betroffenen größten Protoplasmamasse ein. Die Teilungsfurche schneidet ferner stets senkrecht auf die Längsachse der Kernspindel und in deren Mitte durch. Im befruchteten Ei und in den Furchungszellen stellt nun das Bildungsplasma die Wirkungssphäre des Kernes dar. Demgemäß kann man als Regel aufstellen, daß sich die Furchungsspindeln mit ihrer Längsachse in die Richtung des größten Durchmessers des Bildungsplasmas einstellen („zweite O. HERTWIGsche Regel“, Abb. 45). In einem kugeligen isolecithalen Ei kann sich daher die erste Furchungsspindel in jedem beliebigen Durchmesser einstellen, jede beliebige Meridianebene kann daher zur ersten Furchungsebene werden. Ist aber das Ei oder die Blastomere langgestreckt, so stellt sich auch die Spindel mit ihrer Längsachse in die Längsachse des Eies oder der Blastomere ein, die Teilungsfurche ist dann keine meridionale, sondern eine äquatoriale bzw. latitudinale. Dieses Verhalten der Durchmesser stellt sich auch bei äqualer Furchung zumeist im Vier-Zellen-Stadium ein, weshalb die dritte Teilungsfurche zumeist eine latitudinale ist.

So richtig es nun auch im allgemeinen ist, daß die Einstellung der Kernspindel und infolgedessen der Verlauf der Teilungsfurchen von der Anordnungsart des Bildungs- und Nahrungsplasmas abhängt, so genügt diese Regel doch nicht, um das Wesen des Furchungsvorganges zu erklären. Der Allgemeingültigkeit dieser Regel widersprechen vor allem die Reifungsteilungen bei der Cogenese: Es ist nach dieser Regel unerklärbar, warum sich die Spindel bei diesen Teilungen nicht zentral, sondern peripherisch einstellt und so eine inäquale Teilung verursacht. Wird dann die aus dieser inäqualen Teilung entstandene Eizelle befruchtet, so stellt sich die Spindel zentral ein, verursacht daher eine äquale Teilung, obzwar sich seit der Reifung keine Veränderung in der Verteilungsart des Bildungs- und Nahrungsplasmas vollzogen hat.

Da sich nun ferner beim Seeigeli nachweisen läßt, daß selbst die beiden ersten Furchungsspindeln in einer bestimmtem „karyokinetischen“ Ebene und nicht beliebig im Ei liegen, obzwar dessen Dimensionen alle gleich sind (Kugelform) und obzwar der Dotter gleichmäßig im Ei verteilt ist, so muß — neben dem mechanischen Faktor der Spindeleinstellung — ein anderer Faktor noch stärker wirksam sein, nämlich die Struktur des Eiprotoplasmas. Diese ist keine feste, sie macht vielmehr während der Furchung bestimmt gerichtete Veränderungen durch und diese bewirken die der Reihe nach verschiedene Einstellung der Spindel und damit auch die Einstellung der Teilungszentren und der Teilungsfurchen.

Die Furchung ist demnach eine gesetzmäßige Aufeinanderfolge von Zellteilungen, von welchen eine jede durch die Struktur der sich teilenden Zelle, durch die Anordnung und Wechselwirkung zwischen Plasma, Kern und Centrosom bestimmt wird.

Sind die Furchungszellen eines bestimmten Stadiums einander gleich, dann werden sich auch die die Teilung veranlassenden Ursachen zu gleicher Zeit in ihnen ausbilden, die Teilung wird daher synchron erfolgen, im Gegenfalle anachron (in dieser Bedeutung richtiger: asynchron).

Abgesehen von den innerhalb der Zellen sich abspielenden Vorgängen beeinflussen jedoch auch noch andere Umstände die Furchung. Löst man bei synchron sich furchenden Seeigeliern den Zusammenhalt der Blastomeren, ohne diese selbst irgendwie zu schädigen — was z. B. durch Versetzen der Eier in kalkfreies Meerwasser gelingt —, so furchen sich die Blastomeren nicht mehr synchron. Da sich bei diesem Versuche weder die Verhältnisse im Inneren der Zellen ändern, noch die Umwelt dieser Zellen eine verschiedene wird, unterbleibt die Synchronie der Teilungen wohl nur aus dem Grunde, weil jetzt Einflüsse fehlen, welche bei dem normalen Zusammenhalte der Blastomeren im Keime auf die Zellen einwirken. Diese Einflüsse können mechanische (Druck der Nachbarzellen) sein, sind aber wohl vorwiegend chemische, da wohl schon in diesen Stadien chemische Beziehungen zwischen den Zellen bestehen.

Durch die Furchung zerfällt demnach das Ei nicht in eine Vielzahl von selbständigen Zellen, voneinander unabhängiger Individualitäten, es bleibt vielmehr, trotz des Zerfalles in viele Zellen, die Einheit des Keimes in dynamischer Hinsicht erhalten.

### Beginn und Ende der Furchung.

Im allgemeinen beginnt die Furchung bald oder unmittelbar nach der Kopulation der beiden Vorkerne, also nach vollzogener Befruchtung. Genau läßt sich der Beginn der Furchung durch jenen Zeitpunkt festsetzen, in welchem sich das in die Eizelle eingeführte Centrosom geteilt hat und eine Kernspindel — die erste Furchungsspindel — sich auszubilden beginnt. Damit ist die Teilung der Eizelle vorbereitet und die Furchung kann beginnen.

Schwieriger gestaltet sich die Bestimmung des Endes der Furchung. Rein formal betrachtet man als das Ende der Furchung die Erreichung des Blastulastadiums. Gegenüber den vorangehenden Furchungsstadien besteht das wichtigste Merkmal der Blastula in dem Umstande, daß die Zellen nicht mehr in lockerem Verbands, fast wie Kugeln, nebeneinander liegen, sondern daß sie zu Epithelzellen geworden sind, welche, dicht nebeneinander liegend, zu einem einheitlichen Gebilde vereinigt sind und so die erste primäre Gewebsart, eine Epithellage, bilden. Allein dieser Zustand wird bereits vor der vollen Ausbildung der Blastula erreicht.

Einige Beobachtungen scheinen dafür zu sprechen, daß für den Abschluß der Furchung die Erreichung einer bestimmten Zellenzahl, bzw. einer bestimmten Zellgröße in Betracht kommt.

Das Verhältnis zwischen der Masse des Kernes und jener des Zelleibes bezeichnet man als Kernplasmaspannung, Kernplasmarelation. Sie ist für jede Zellart eine bestimmte. Diese Kernplasmaspannung muß nun in der befruchteten Eizelle eine andere als in den übrigen Körperzellen sein, da die Eizelle zwar ungefähr die gleiche Kernmasse wie eine andere Zelle, aber einen viel größeren Zelleib als alle übrigen Körperzellen besitzt. Bei der Furchung wird nun zwar, wie bei jeder mitotischen Zellteilung, in jeder der aus einer Blastomere entstandenen beiden Tochterzellen die dem Mutterkerne gleiche Kernmasse angebildet, der Zelleib der Tochterzellen aber wird, bevor er sich vergrößern kann, wieder halbiert. So werden mit fortschreitender Furchung die Zellen immer kleiner, ohne daß gleichzeitig eine entsprechende Verkleinerung der Kerne eintritt. Die Kernplasmaspannung ändert sich also während der Furchung ständig, und zwar zugunsten des Kernes. Die Anbildung des neuen Kernmaterials erfolgt hierbei durch Umwandlung von Zelleib- in Kernplasma. Diese fortschreitende Änderung der Kernplasmarelation führt endlich zu jenem Zustande der Zellen, in welchem sie eine gewisse, für die betreffende Tierart in diesem Entwicklungsstadium typische Kernplasmarelation besitzen. Man könnte nun annehmen, daß dieser Zustand im Blastulastadium erreicht ist, so daß also das Ende der Furchung mit der Erlangung einer gewissen Kernplasmaspannung bestimmt wäre. Allein dies ist nicht erwiesen und es ist überhaupt nicht wahrscheinlich, daß die Kernplasmarelation von allen Zellarten eines Keimes gleichzeitig erreicht wird. Bei den Seeigeln z. B. ist dieses Verhältnis bereits im 64-Zellen-Stadium fast schon erreicht.

Trotzdem kann angenommen werden, daß die Kernplasmaspannung bei der Bestimmung des Endes der Furchung eine wesentliche Rolle spielt. Die Furchungsteilungen unterscheiden sich von allen anderen Zellteilungen wesentlich dadurch, daß die Tochterzellen bei ihnen nicht zur Größe der Mutterzellen heranwachsen, so daß also wohl eine Vermehrung der Zellenzahl, nicht aber auch eine Vergrößerung der Gesamtmasse des Keimes erfolgt. Erst nach beendeter Furchung ändert sich das, die Zellteilungen vollziehen sich von da ab in der typischen Weise, d. h. mit nachfolgendem Wachstum der Tochterzellen und infolgedessen vermehrt jetzt der Keim nicht bloß seine Zellenzahl, sondern er beginnt auch zu wachsen. Diese Änderung der Teilungsart ist wohl nur durch die Erlangung der normalen Kernplasmarelation möglich.

Da zwischen der Größe des befruchteten Eies und der Größe der Zellen der Blastula bei jeder Tierart eine bestimmte Beziehung besteht, muß auch die Zahl der Furchungsteilungen und die Zahl der Zellen der Blastula eine bestimmte sein. Bei Seeigeleiern ist es in der Tat auch gelungen, diese Zahlen zu bestimmen.

Man kann das Ende der Furchung auch als dadurch bestimmt auffassen, daß der aus dem geplatzen Keimbläschen stammende Vorrat an kernbildenden Stoffen im Zelleib der Furchungszellen verbraucht ist. Damit die weitere Vermehrung der Kerne erfolgen kann, muß nunmehr das Plasma auf Kosten seiner Reservestoffe solche kernbildende Stoffe anbinden und hierbei wachsen, so daß nunmehr der ganze Keim größer wird. Diese Vorgänge spielen sich in den Furchungszellen nicht in gleicher Zeit ab, so daß also die Furchungsteilungen nicht in allen Zellen zu gleicher Zeit beendet werden.

Potentiell besteht die Furchung in der Verteilung der im befruchteten Ei enthaltenen, für die Entwicklung der späteren Organe wichtigen Bildungsbedingungen auf die Furchungszellen. Mit der Beendigung der Furchung ist jedoch diese Verteilung noch nicht beendet, sie setzt sich vielmehr noch weiterhin fort, so daß man also auch von dieser Seite aus das Ende der Furchung nicht bestimmen kann.

Man kann daher das Ende der Furchung nur formal bestimmen — durch die Erlangung des Blastulastadiums, d. h. einer Entwicklungsform, welche einen Grenzzustand zwischen der Furchung und der ihr folgenden Keimblätterbildung darstellt.

### Die Bestimmung und die Bedeutung der ersten Furchungsebenen.

Die Bestimmung der Richtung der Teilungsfurchen erfolgt, nach dem früher Gesagten, während der Furchung durch die in den betreffenden Blastomeren bestehenden intimen Strukturverhältnisse. Es erübrigt aber noch die Frage, durch welche Ursachen die Bestimmung der ersten Furchungsebene erfolgt. Bei vielen Eiarten entscheidet die durch die Gestalt der Eizelle, durch die Menge und Anordnung des Dotters sowie durch andere, noch nicht bekannte Umstände gegebene Intimstruktur schon des reifen unbefruchteten Eies über die Verlaufsrichtung der ersten Furche. Bei diesen Eiern sind nicht nur die beiden Pole genau bestimmt, sondern es besteht auch eine streng bilateral-symmetrische Anordnung der Eiteile. Diese Verhältnisse bestehen aber bei den dem menschlichen Ei ähnlichen Eiarten nicht oder nicht in gleichem Maße. Gegeben ist hier im wesentlichen nur die Eiachse, d. h. die Verbindungslinie des animalen und vegetativen Epoles. Durch sie können aber unendlich viele Ebenen in meridionaler Richtung gelegt werden, von welchen jede zur ersten Furchungsebene werden kann. Die Bestimmung darüber, welche von diesen Ebenen zur ersten Furchungsebene wird, soll bei dem holoblastischen Froschei durch die Befruchtung erfolgen: Jene Ebene soll zur ersten Furchungsebene werden, welche mit der Kopulationsebene der beiden Vorkerne zusammenfällt oder zu ihr parallel liegt. Außerdem soll jene Meridianhälfte, in welcher die Samenzelle in das Ei eindringt — die „Befruchtungsseite“ des Eies —, zur caudalen, die andere zur kranialen Hälfte des späteren Embryo werden. Die erste Furchungsebene soll ferner bei normaler Entwicklung zur späteren medianen Symmetrieebene (Sagittalebene) des Körpers werden. Und da die Befruchtungsseite des Eies dem caudalen Abschnitte des Körpers entsprechen soll, wäre mit der ersten Furchungsebene schon die Entscheidung über rechts und links, vorn und hinten des späteren Körpers gegeben. Die zweite Furche müßte dann einer Querebene (Transversalebene), der Grenze zwischen vorn und hinten, entsprechen. Die dritte Furche soll dorsal und ventral voneinander scheiden (Frontalebene), doch nach anderer Ansicht derart, daß sie in schiefer Richtung, von vorne dorsal nach hinten ventral verläuft.

Nun kommen aber in der Verlaufsrichtung der beiden ersten Furchen Verschiedenheiten bis zu  $90^\circ$  vor, so daß also die erste Furche eine quere wäre und die zweite der Medianebene entsprechen kann („Anachronismus“ der Furchung). Man kann dies allerdings auch damit erklären, daß diese Verschiebung erst nachträglich durch die während der Furchung erfolgende Verschiebung der Blastomeren zustande kommt.

Wie verschieden sich diese Verhältnisse bei nahe verwandten Eiarten verhalten, lehrt der Umstand, daß bei dem dem Froschei so nahestehenden Tritonei die erste Furche zumeist der Querebene entspricht und daß eine genauere Bestimmung der Körperebenen am Keime hier überhaupt erst in einem späteren Entwicklungsstadium (Gastrulation) möglich ist. Es scheint überhaupt bei den Amphibien eine feste Beziehung zwischen den ersten Furchungs- und den späteren Körperebenen nicht zu bestehen.

Wenn übrigens auch der Befruchtungsmeridian der späteren Symmetrieebene entspräche, so könnte dies auch dadurch verursacht sein, daß die Eintrittsstelle der Samenzelle in das Ei vorbestimmt ist. Die Symmetrieebene

wäre also nur deshalb durch die Befruchtung bestimmt, weil die Befruchtungsebene selbst schon durch die von vornherein gegebene bilateral-symmetrische Intimstruktur des Eies bestimmt wäre.

Gegen die Wirkung der Samenzelle in dem behaupteten Sinne spricht ferner ganz besonders der Umstand, daß die Eizelle auch ohne Hinzutritt einer Samenzelle zur Entwicklung veranlaßt werden kann (s. S. 61). Ferner können auch aus den ersten Furchungszellen, also aus Teilen des Eies, ganze Embryonen und andererseits aus einem Ei zwei oder mehrere Embryonen entstehen (siehe S. 88 und 150). In diesen Fällen ist die Annahme von Beziehungen zwischen den ersten Furchungs- und den späteren Symmetrieebenen des Körpers unzulässig.

Nach neueren Untersuchungen an urodelen Amphibien kann die erste Furchungsebene in den verschiedensten Winkeln zur Ei-Symmetrieebene stehen, stimmt jedoch in der Mehrzahl der Fälle mit dem Befruchtungsmeridian überein.

Ob bei den meroblastischen Eiern der Vögel eine Beziehung zwischen den ersten Furchungs- und den späteren Körperebenen besteht, ist nicht bekannt. Am abgefurchten Keime kann man aber genau bestimmen, welcher Teil des Keimes, der sog. Keimscheibe, der vorderen, hinteren, rechten und linken Körperhälfte entspricht. Legt man ein abgefurchtes Hühnerei so vor sich hin, daß der spitze Eipol der Kalkschale nach rechts sieht, so entspricht der vordere Teil der Keimscheibe dem Kopf-, der hintere dem Schwanzende, die rechte und linke Hälfte des Keimes den entsprechenden seitlichen Hälften des späteren Körpers.

Anders als bei den übrigen Wirbeltieren liegen aber die Verhältnisse bei dem Ei der placentalen Säugetiere, also wohl auch bei dem Ei des Menschen. Bei diesen Eiern wird ja ein Teil der Furchungszellen zur Bildung des Trophoblasten verwendet, er beteiligt sich daher überhaupt nicht an dem Aufbaue des embryonalen Körpers. Wäre die bereits erwähnte Ansicht (S. 75), daß die eine von den beiden ersten Blastomeren zur Bildung des Trophoblasten bestimmt ist, richtig, so bestände immerhin die Möglichkeit, daß betreffs der Furchung der anderen, den Embryoblasten liefernden Blastomere, ähnliche Verhältnisse wie bei dem Froschei bestehen. Allein wir wissen über die Beteiligung dieser beiden ersten Blastomeren am Aufbaue des Embryo- und des Trophoblasten nichts Sicheres. Bei der Maus soll die eine, und zwar die größere, hellere Blastomere, nicht nur fast den ganzen Embryo und seine Hüllen, sondern auch noch den Trophoblasten liefern, während die andere die entodermale Wand des Dottersackes und damit auch einen kleinen Teil des Entoderms des Embryo aus sich entstehen lassen soll. In diesem Falle bestände daher überhaupt keine feste Beziehung zwischen der ersten Furchungs- und den späteren Körperebenen. Die der späteren Medianebene entsprechende Furche könnte erst bei der Teilung jener Blastomere auftreten, aus welcher der embryonale Körper entsteht, also frühestens bei der zweiten und nicht, wie beim Froschei, bei der ersten Furchungsteilung.

Was die eventuelle Bedeutung einer Furchungs- als der späteren Querebene des Körpers betrifft, so ist zu bedenken, daß bei der Entwicklung Verschiebungen von Zellen in caudo-kranialer Richtung eintreten, wodurch die Grenzen zwischen dem aus der „hinteren“ und aus der „vorderen“ Blastomere stammenden Zellmaterial verwischt werden müssen. Ähnliches gilt von den dorsal und ventral von der Frontalebene liegenden Zellen des Keimes.

Es ist daher aus allen diesen Gründen nicht wahrscheinlich, daß überhaupt irgendeine feste Beziehung zwischen den ersten Furchungs- und den späteren Körperebenen besteht, daß also die Furchungsebenen die virtuelle Lage des Embryo im Ei bestimmen.

Im allgemeinen kann man feststellen, daß das Ergebnis der Furchung vor allem in der Zerlegung des Eies in viele Zellen besteht. Damit kann nun auch eine qualitative Zerteilung des Eimaterials verbunden sein. Doch bestehen gerade in dieser Hinsicht zwischen den verschiedenen Eiarten nicht unwesentliche Unterschiede. Wie aus der nachfolgenden Erörterung hervorgeht, gehört im besonderen das menschliche Ei zu jenen Eiarten, bei welchen die qualitative Zerteilung des Eimaterials weniger deutlich und erst im späteren Verlaufe der Entwicklung zutage tritt.

### Die Potenz der Furchungs- und Gewebszellen. Das Determinationsproblem.

Auch wenn sich durch die Beobachtung der normalen Entwicklung eine bestimmte Beziehung zwischen den ersten Furchungs- und den späteren Körpern feststellen ließe, wäre damit noch nicht sichergestellt, ob den betreffenden Furchungszellen nur die Fähigkeit zukommt, gewisse Körperbezirke aus sich heraus entstehen zu lassen oder ob ihnen nicht auch noch andere Fähigkeiten, Potenzen, zukommen, von welchen sie aber vielleicht bei ihrer Entwicklung im Verbande mit den übrigen Zellen des Keimes keinen Gebrauch machen können. Diese Frage nach den wirklichen Potenzen der Furchungszellen rührt an das Grundproblem der Entwicklung, an das der Determination, d. h. der Ursache der verschieden gerichteten Entwicklung der aus dem befruchteten Ei entstehenden Zellen.

Verfolgt man den formalen Entwicklungsgang rückläufig vom fertigen Organismus bis zur befruchteten Eizelle, so läßt sich jeder Teil, jedes Organ des fertigen Körpers auf bestimmte Furchungszellen und von diesen auf bestimmte Bezirke der Eizelle zurückverfolgen. Von dieser Tatsache ausgehend kann man zu der Vorstellung gelangen, daß jedes Organ schon in der Eizelle vorgebildet, präformiert, enthalten ist, daß also alle Körperorgane in Gestalt von „organbildenden Keimbezirken“ in der Eizelle vorhanden sind, allerdings nicht im Sinne der alten Präformationslehre als ausgebildete, wenn auch unendlich kleine Organe, sondern nur als Organanlagen, als besonders ausgebildete Teile („Determinanten“) des Protoplasmas („Idioplasmata“) der Eizelle. In diesem Sinne bestände also eine Präformation und die Entwicklung würde als Evolution in der Art erfolgen, daß die einzelnen organbildenden Bezirke des Eies durch die Eiteilung auf einzelne Zellen oder Zellgruppen des Keimes verteilt würden, von welchen eine jede die Bildungsbedingungen für ein bestimmtes Organ in sich enthielte. Das kompliziert gebaute Ei würde demnach bei seiner Teilung in qualitativ verschiedene Teilstücke zerfallen, von denen sich jedes seiner Sonderart entsprechend entwickeln und einen bestimmten Teil des späteren Körpers aufbauen würde, so daß also der Körper durch Mosaikarbeit entsteht. Jedes dieser verschiedenen Teilstücke des Eies enthielte die Bedingungen für seine Weiterentwicklung in sich selbst, es würde sich also unabhängig von den anderen Teilstücken durch „Selbstdifferenzierung“ oder „unabhängige Differenzierung“ entwickeln. Neues würde bei dieser Entwicklung nicht gebildet werden, sondern nur das bereits — wenn auch nur als für uns nicht erkennbare „Anlage“ — Vorhandene würde sich entfalten („evolviere“), wachsen und so zu sichtbarem Ausdrucke gelangen.

Als „Anlage“ bezeichnet man jeden Teil des Keimes (Eiteil, Furchungszelle, Zelle oder Zellgruppe des Embryo), welcher befähigt ist, einen bestimmten Teil des Körpers aus sich entstehen zu lassen.

Bezüglich der Ursache der Differenzierung der Zellen wurden verschiedene Annahmen aufgestellt. Nach der einen — nach der Keimplasmatheorie — soll der Kern der Eizelle in seinem „Keim“- oder „Idioplasmata“ die gesamte

Anlagenmasse in Gestalt zahlreicher, in bestimmter Weise gelagerter Teilchen — „Determinanten“ — enthalten. Die Verschiedenheit der aus dem Ei entstehenden Zellen soll nun dadurch zustande kommen, daß die verschiedenen im Kerne enthaltenen Anlagen durch „erbungleiche Teilung“ auf die Kerne der einzelnen Furchungszellen verteilt werden. Da nun vieles dafür spricht, daß der Kern die Differenzierungsart der Zellen bewirkt, so wird durch diese Verschiedenheit der Kerne auch eine Verschiedenheit der Differenzierung der Zellen bewirkt. Nach einer anderen Annahme sollen im Zelleib des Eies verschiedene Substanzen vorhanden sein, welche auf die einzelnen Furchungszellen verteilt werden und so deren verschiedene Differenzierung bewirken sollen — Theorie der organbildenden Substanzen.

HIS stellte dieses „Prinzip der organbildenden Keimbezirke“ zuerst auf, nahm jedoch an, daß zwischen diesen Bezirken Wechselbeziehungen verschiedener Art bestehen, welche das Schicksal dieser Bezirke wesentlich beeinflussen.

Zum Unterschiede von der alten Evolutionstheorie, nach welcher die Organe als solche, nicht als Anlagen, im Keime vorgebildet sein sollten, wird diese Anschauung als Neo-Evolution bezeichnet. Für sie schien u. a. auch der Umstand zu sprechen, daß bei manchen Eiarten von allem Anfange an eine sichtbare Verschiedenheit der Furchungszellen auftritt und daß sich gerade bei diesen Eiarten eine bestimmte Beziehung zwischen den einzelnen Furchungszellen und den einzelnen Teilen des späteren Körpers feststellen läßt — determinierte Furchung. In gleichem Sinne ließe sich das Vorhandensein einer „Keimbahn“ (siehe die Entwicklung der Keimdrüsen), d. h. der frühzeitig bestimmt gerichteten Entwicklung der Urgeschlechtszellen verwerten.

Dieser Anschauung steht eine andere gegenüber, derzufolge das Ei nicht aus ungleichwertigen Teilen besteht, vielmehr ein in allen seinen Teilen gleichartiges, „isotropes“ Gebilde darstellt, dessen einzelne Teile zum Aufbaue jedes der späteren Organe befähigt, also gleichwertig sind. Bei der Teilung der Eizelle wird daher auch gleichartiges Material auf die Furchungszellen verteilt, die Teilung ist eine „erbgleiche“. Da demnach die Blastomeren die gleichen Anlagenmassen zugewiesen erhalten, vermögen sie Gleichartiges aus sich entstehen zu lassen, sie sind äquipotent. Wenn sie später trotzdem immer mehr und mehr spezialisiert und zur Bildung bestimmter Organe oder Gewebe „determiniert“ werden, so geschieht dies nicht durch ihnen selbst zukommende Kräfte, nicht durch Selbstdifferenzierung, sondern durch äußere Einflüsse — Lagebeziehungen zu anderen Zellen, Stoffwechseleinflüsse: räumliche, chemische Determinierung — durch „abhängige Differenzierung“. Da also die Organe in der — einfach gebauten — Eizelle nicht vorgebildet enthalten sind, ist die Entwicklung keine einfache Entfaltung des bereits Vorhandenen, sondern eine ständige Neubildung, bei welcher die Organe durch „Differenzierung“, durch Differentwerden aus bis dahin gleichartigen Elementen allmählich und nacheinander entstehen. Die Entwicklung wäre also im Prinzip eine Epigenese, allerdings in anderem Sinne als in jenem von WOLFF, weshalb diese Anschauungsweise als Neo-Epigenese bezeichnet wird.

Statt der genaueren Ausdrücke Neo-Evolution und Neo-Epigenese werden im folgenden der Kürze halber die Namen Evolution und Epigenese verwendet werden.

Eine Entscheidung darüber, welche von diesen beiden möglichen Arten der Entwicklung tatsächlich statthat, ist nur mit Hilfe von entsprechenden Versuchen möglich. Denn die Berücksichtigung lediglich der formalen Entwicklungsvorgänge führt naturgemäß stets zu dem Ergebnis, daß sich jedes Organ, jede ältere Zellgruppe auf eine jüngere und schließlich auf bestimmte Furchungszellen und bestimmte Eiteile zurückverfolgen läßt. Man kann auf diese Weise nur das tatsächliche Schicksal der einzelnen Eiteile, Blastomeren oder

Zellen des Keimes bei der normalen Entwicklung — ihre „prospektive Bedeutung“ — feststellen, kann also jene Potenzen ermitteln, welche diese Zellen tatsächlich entfalten. Es bleibt aber fraglich, ob nicht auch noch andere Potenzen in den Zellen — „latent“ — enthalten sind, welche bei der normalen Entwicklung deshalb nicht entfaltet werden, weil äußere Einflüsse der früher erwähnten Art dies verhindern. Die Summe aller dieser Fähigkeiten der Eiteile oder Zellen des Keimes, die Gesamtzahl ihrer Entwicklungsmöglichkeiten, also

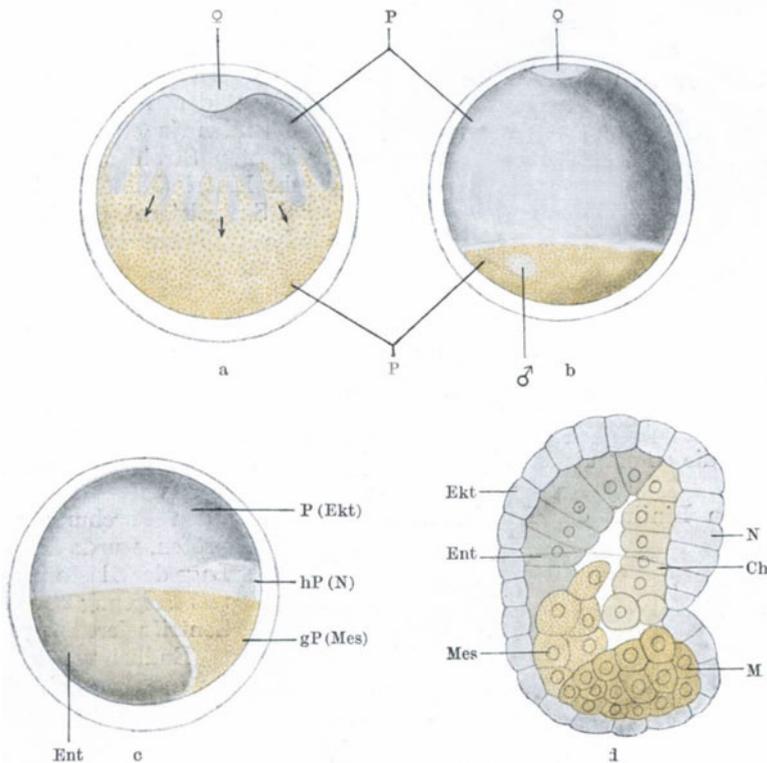


Abb. 46. Verhalten der organbildenden Substanzen im Ei von *Cynthia partita*. a Ei nach dem Eindringen der Samenzelle; das helle und das gelbe Plasma wandert zum unteren Pole des Eies; b das gelbe Plasma sammelt sich um die Samenzelle an; c das helle und das gelbe Plasma sind mit der Samenzelle zum hinteren Pole und zum Äquator gerückt, wo sich das gelbe Plasma halbmondförmig ansammelt; über ihm das helle Plasma; während dieser Bewegungen rückt graues Plasma vom oberen Pole zur vorderen unteren Hälfte des Eies, der Rest des Plasmas bleibt in der oberen Eihälfte; d Herkunft der Larvenorgane aus diesen Substanzen. M Fimembran; ♂, ♀ Ei- und Samenkern; Ch Chorda; Ekt Ektoderm; Ent Entoderm; M Muskulatur; Mes Mesenchym; N Nervenplatte; P graues Plasma; gP gelbes Plasma; hP helles Plasma. Nach CONKLIN.

ihr mögliches Schicksal — ihre „prospektive Potenz“, ihr „entwicklungsmechanisches Vermögen“ — bleibt bei der Erforschung des formalen Ablaufes der normalen Entwicklung unbekannt und muß erst durch besondere Methoden ermittelt werden. Ist die Präformationstheorie richtig, dann müssen sich prospektive Bedeutung und prospektive Potenz decken, im Gegenfalle muß die prospektive Potenz größer als die prospektive Bedeutung sein und in eine aktive, bei der normalen Entwicklung sichtbar werdende und in eine verborgen bleibende, latente, Potenz zerfallen.

Bei diesen Ausdrücken ist das Eigenschaftswort „prospektiv“ nicht in dem Sinne von etwas Vorhergesehenem, sondern bloß im Sinne des Zukünftigen zu verstehen.

Die Versuche, welche zur Klärung dieser Fragen angestellt wurden, lassen sich im wesentlichen in vier Gruppen einreihen.

Bei einer Versuchsgruppe wurde angestrebt, eine oder mehrere Blastomeren dem Einflusse der Nachbarzellen zu entziehen, da vermutet werden kann, daß

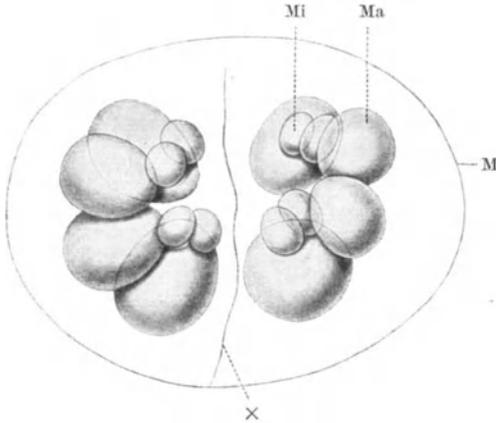


Abb. 47. In 16 Zellen, 8 Makro- (Ma) und 8 Mikroblastomeren (Mi), gefurchtes Ei der Rippenqualle *Beroe ovata*, durch Einschnürung der Eimembran (M) bei  $\times$  in zwei gleiche Teile geteilt.

prüfen, ob die entstandenen Keime dem Anschnitte entsprechende Defekte aufweisen.

Um den Einfluß der Lagebeziehungen zwischen den Furchungszellen zu

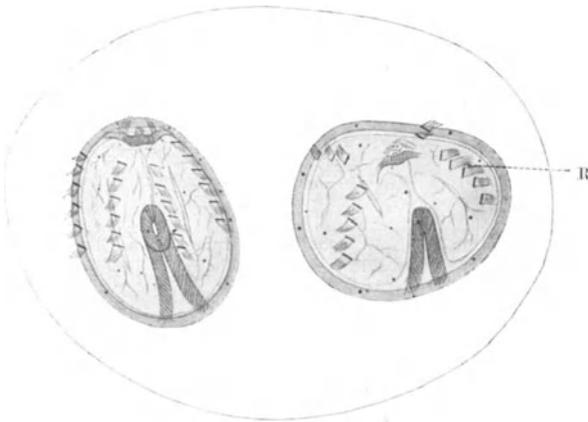


Abb. 48. Die aus den beiden Hälften des Eies der Abb. 47 entstandenen Larven. Statt der acht „Rippen“ (R) einer normalen Larve besitzt jede dieser Larven nur vier Rippen.

gegenüber zu ändern und ihrer Lage in diesem aus zwei Eiern entstehenden Keime anzupassen.

Das Gesamtergebnis dieser Versuche besteht darin, daß sich die verschiedenen Eiarten verschieden verhalten, und daß man danach im allgemeinen zwei Gruppen von Eiern unterscheiden kann: die Mosaik- und die Regulationseier.

Die Mosaikseier — die Eier der Ctenophoren, Mollusken, Anneliden, Nematoden und Tunicaten, also durchwegs Eier von Wirbellosen — sind dadurch

bei dieser „isolierten“ Entwicklung der Furchungszellen alle jene die Potenzenentfaltung eventuell hemmenden Einflüsse entfallen, welche die Nachbarzellen sonst auf die Blastomeren ausüben. Die Isolierung wurde durch Abtötung der Nachbarzellen mit glühenden Nadeln oder mit ultravioletten Strahlen, durch chemische Mittel (kalkfreies Seewasser bei Seeigeleiern), durch mechanische Abtrennung (mit dem Messer oder mit Haarschlingen) erzielt.

Bei einer anderen Versuchsgruppe wurden Teile der befruchteten, aber noch ungefurchten Eizelle oder Teilstücke von Keimblasen abgeschnitten, um zu

prüfen, wurde die normale Lage der Blastomeren mittels Pressung oder mittels Zentrifugierens geändert.

Endlich versuchte man festzustellen, ob sich bei künstlicher Verschmelzung zweier Keime die Zellen so entwickeln, als ob sie selbständig wären oder ob sie durch die Verschmelzung veranlaßt würden, sich mit den Zellen des anderen Keimes zur Bildung eines einheitlichen, wenn auch etwas größeren Keimes zu vereinigen, um auf diese Weise ihre Ausbildungsart der Norm

gekennzeichnet, daß sich alle oder viele ihrer Blastomeren auch bei isolierter Entwicklung nur zu jenen Organen differenzieren, welche sie auch bei normaler Entwicklung im Keimganzen zu bilden bestimmt sind. Die prospektive Potenz

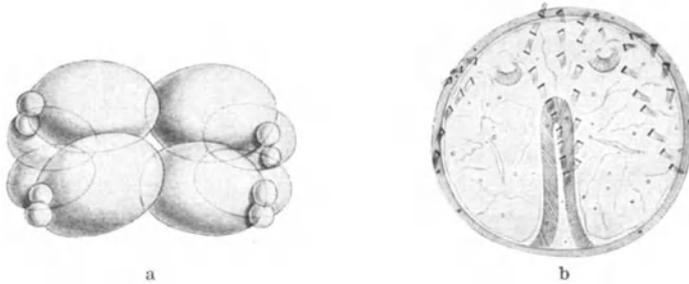


Abb. 49. Verlagerung der Mikromeren bei einem Beroeei. b die aus diesem Ei entstandene Larve. Der Anordnung der Mikromeren entsprechende Ausbildung der „Rippen“.

dieser Blastomeren ist daher dieselbe wie ihre prospektive Bedeutung und die normale Entwicklung besteht demnach bei diesen Eiern im wesentlichen in einer Mosaikarbeit der Zellen des Keimes. Damit steht es in Einklang, daß diese

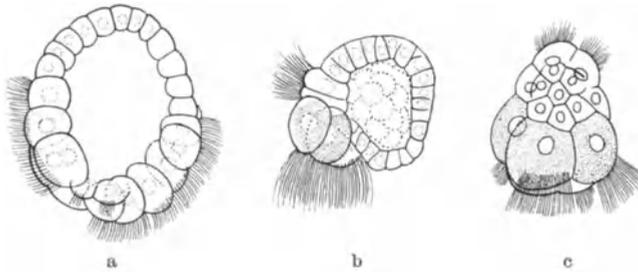


Abb. 50. Ergebnisse der Entwicklung von isolierten Blastomeren des Zwei- (a), Vier- (b) und Achtzellenstadiums (c) des Eies von Patella. Nach WILSON.

Eiarten eine determinierte Furchung besitzen, daß bei vielen von ihnen schon das ungefurchte Ei aus verschiedenen, aber in bestimmter Weise im Ei gelagerten Protoplasmaarten besteht und daß diese verschiedenen Plasmaarten in ganz bestimmter Weise auf die einzelnen Furchungszellen verteilt und von diesen zum Aufbaue bestimmter Organe verwendet werden. So z. B. besitzt das Ei der Ascidien (Abb. 46) drei, in verschiedenen Abschnitten des Eies angeordnete Plasmaarten, von welchen die eine für die Entwicklung des Ektoderms und des Nervensystems, die zweite dotterreiche für die Ausbildung des Entoderms und der Chorda, die dritte, an Mitochondrien reiche für die Bildung des Mesoderms und der Muskulatur verwendet wird. Diese Plasmaarten bewegen sich während der Eireifung und Befruchtung in bestimmter Weise, so daß sie sich im Ei an bestimmten Stellen anordnen. Nach der ersten Furchungsteilung sind verschiedene Plasmaarten, das Ekto-, Endo-, Chordaneuro-, Myo- und Chymoplasma vorhanden und in

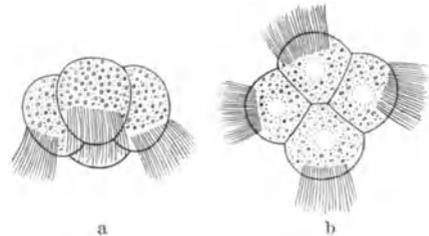


Abb. 51. Ergebnisse der Entwicklung von isolierten Trophoblastzellen des Eies von Patella. Nach WILSON.

verschiedenen Abschnitten der beiden ersten Blastomeren angehäuft. Sie werden dann bei der Furchung auf verschiedene Furchungszellen und schließlich auf verschiedene Organe verteilt. Andere Beispiele für diese Art der Entwicklung geben die Versuchsergebnisse der Abb. 47—51.

Da diese schon im ungefurchten Ei vorhandenen, nicht immer sichtbaren oder in den sichtbaren Plasmaarten des Eies enthaltenen Substanzen für die Bildung bestimmter Organe notwendig sind, werden sie als „organbildende Substanzen“ bezeichnet. Über ihre Natur ist noch nichts Sicheres bekannt. Auch wissen wir nicht, ob sie sich — unverändert oder erst nach chemischen Umwandlungen — am strukturellen Aufbau der Organe unmittelbar beteiligen oder ob sie nur als Fermente bei der Organentwicklung mitwirken. Wie immer sie auch wirken, jedenfalls dienen sie nur als Mittel für die Organausbildung — über die wirklichen Ursachen, welche die Organdifferenzierung hervorrufen und sich dabei der organbildenden Substanzen bedienen, ist noch nichts Sicheres bekannt.

Die Verteilung dieser Substanzen auf die einzelnen Blastomeren kann dadurch zustande kommen, daß die im ungefurchten Ei bestimmt gelagerten Substanzen durch das Einschneiden der Furchungsebenen zerteilt werden oder aber dadurch,

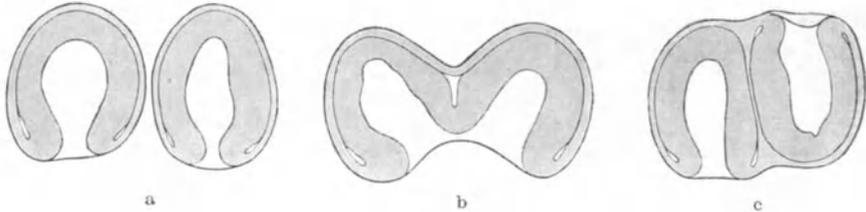


Abb. 52. Versuchsergebnisse bei *Amphioxus lanceolatus*. a aus den isolierten beiden ersten Furchungszellen entstandene Gastrulae; b und c Verwachsungsgastrulae, entstanden aus unvollkommener Isolierung der ersten Furchungszellen. Nach WILSON.

daß sie, wie z. B. beim Ascidienei, durch Protoplasmaströmungen im Ei vor und während der Furchung verschoben und auf diese Weise bestimmten Furchungszellen zugewiesen werden.

Bei den Mosaikieiern sind also tatsächlich planmäßig im Ei verteilte organbildende Substanzen und daher auch organbildende Keimbezirke vorhanden und bei der Entwicklung dieser Eier spielt die Selbstdifferenzierung die Hauptrolle. Doch nicht die alleinige: Denn in bezug auf einzelne Organe oder Gewebe wird auch bei diesen Eiern von den isoliert sich entwickelnden Blastomeren zum Teile mehr geleistet als bei der normalen Entwicklung (Abb. 47—49), woraus sich ergibt, daß normalerweise auch der abhängigen Differenzierung bei diesen Eiern eine Rolle zukommt.

Zu den Regulationseiern gehören außer den Eiern der Cölenteraten, der Echinodermen und des *Amphioxus* auch die Eier jener Wirbeltiere, bei welchen man die erwähnten Versuche bisher ausführen konnte (Cyclostomen, Teleosteer und Amphibien). Die isolierten ersten Blastomeren oder Teilstücke des befruchteten, aber sich noch nicht furchenden Eies liefern hier nicht Teil-, sondern Ganzbildungen, die allerdings entsprechend kleiner sind (Abb. 52). Es erfolgt also eine Regulation des Teil-Eies zu einem Ganz-Ei. Die prospektive Potenz der Zellen ist also bei diesen Eiern größer als die prospektive Bedeutung und wenn sie bei der normalen Entwicklung eingeschränkt wird, so beweist dies, daß bei den ersten Entwicklungsstadien dieser Eier die abhängige Differenzierung eine wichtige Rolle spielt. Diese Eier besitzen demgemäß auch einen einfachen Bau, besondere organbildende Substanzen sind nicht erkennbar, oder werden

erst im späteren Verlaufe der Entwicklung sichtbar, die Furchung ist nicht determiniert, so daß auch bei künstlich bewirkter Verlagerung der Blastomeren normale Keime entstehen können.

Trotz dieser Verschiedenheiten besteht jedoch zwischen den Mosaik- und den Regulationseiern kein wesentlicher, sondern nur ein gradueller Unterschied. Isolierte Blastomeren der Regulationseier furchen sich im Anfange zumeist so, als ob sie noch im Zusammenhange mit ihren früheren Genossen ständen, und erst später tritt an Stelle dieser „Teilfurchung“ eine dem Keime als Ganzes entsprechende „Ganzfurchung“, tritt also Regulation zum Keimganzen ein. Andererseits furcht sich die vegetative Hälfte des zu den Mosaikseiern gehörigen Eies der Schnecke *Dentalium* wie ein Ganz-Ei, wenn man sie zuerst isoliert und dann befruchtet; isoliert man sie jedoch nach der Befruchtung des Eies, so tritt Teilfurchung ein. Die Fähigkeit zur Lieferung ganzer, wenn auch entsprechend kleinerer Embryonen erfährt ferner mit der fortschreitenden Furchung eine Einschränkung: Während isolierte Blastomeren des ersten Furchungsstadiums Keime liefern, welche sich bis zur Erlangung der vollen Organisation eines fertigen Individuums entwickeln können, kommt die Entwicklung der Keime auf einem um so früheren Entwicklungsstadium zum Stillstande, einem je späteren Furchungsstadium die betreffenden isolierten Blastomeren entstammen. So kann z. B. bei den Hydromedusen aus jeder der ersten vier Blastomeren noch eine Meduse, aus einer der Blastomeren des 16-Zellenstadiums nur noch eine Larve entstehen. Frühzeitig bildet sich ferner ein Gegensatz zwischen den animalen und vegetativen Blastomeren aus, so daß sie bei isolierter Entwicklung voneinander verschiedene Bildungen aus sich entstehen lassen.

Da die erstentstehenden Blastomeren der Regulationseier bei isolierter Entwicklung ganze Keime zu bilden vermögen, kann man sie als totipotent bezeichnen. Allein diese Totipotenz wird bei den später entstehenden Blastomeren und bei den aus ihnen entstehenden Zellen des Keimes, deren fortschreitender Differenzierung entsprechend, immer mehr und mehr eingeschränkt, bis sie in manchen Zellen bis zur Unipotenz, d. h. zur Fähigkeit sich bloß nach einer einzigen bestimmten Richtung hin auszubilden, herabsinkt. Verlieren die Zellen, wie z. B. die Nervenzellen, auch noch die Fähigkeit sich zu teilen, so können sie zwar noch ihre Funktion ausüben, vermögen sich aber überhaupt nicht mehr formativ zu betätigen. In diesem Sinne sind sie nullipotent geworden. Da die Zellen bei den Regulationseiern ursprünglich totipotent sind, müssen daher äußere Einflüsse, d. h. Wechselbeziehungen zwischen den Zellen, darüber entscheiden, nach welcher Richtung hin diese Totipotenz bei der normalen Entwicklung eingeschränkt wird. Die Entwicklung der ersten Blastomeren erfolgt daher zum Teile — und vielfach wohl in höherem Maße — als abhängige Differenzierung. In demselben Maße aber, in welchem durch diese Differenzierung eine Spezialisierung dieser Zellen erfolgt, wird naturgemäß deren Entwicklung von den erwähnten äußeren Einflüssen immer weniger abhängig, d. h. sie wird immer mehr zur Selbstdifferenzierung. Was also bei den Mosaikseiern zum Teile von vornherein durch die Zusammensetzung des Eies aus verschiedenen Materialien gegeben ist: die morphologische und potentielle Verschiedenheit der Zellen entwickelt sich bei den Regulationseiern erst allmählich während deren späterer Entwicklung, es bildet sich aber auch bei ihnen aus. Die Differenzierung der Zellen des Keimes erfolgt demnach bei den Mosaikseiern früher als bei den Regulationseiern — nur in dieser Verschiedenheit des zeitlichen Verhaltens der Differenzierung beruht der wesentliche Unterschied zwischen den beiden Eiarten.

Die Determination beginnt bereits dann, wenn sich im Ei oder im Keime eine Anisotropie ausbildet, d. h. wenn sich organbildende Substanzen, organbildende physikalische Zustände oder polare Unterschiede im Ei oder im Keime entwickeln. Dies kann bei den Mosaik-eiern während der Entwicklung der jungen Eizellen, während oder nach der Reifung, bei den Regulationseiern dagegen erst während oder nach der Furchung erfolgen. Ob diese Determination vom Kerne, vom Zelleib oder von beiden ausgelöst, ob sie durch chemische oder physikalische Kräfte verursacht wird, ist unbekannt. In späteren Entwicklungsstadien erfolgt die Determination durch chemische und physikalische Einwirkung der Zellen aufeinander, durch Hormone, durch das Nervensystem u. a. m.

Schon auf Grund ihrer morphologischen Beschaffenheit kann nun gefolgert werden, daß die Eier der Säugetiere und daher auch die des Menschen zur Gruppe der Regulationseier gehören. Beweisend hierfür ist ferner, daß bei ihnen Bildungen vorkommen, welche sich bei Eiern mit determinierter Furchung nicht entwickeln können, nämlich die Doppel- und Mehrfachbildungen, sowie die eineiigen („identischen“) Zwillinge und Mehrlinge (Di-, Polyembryonie). Im Gegensatz zu den Einlingen, d. h. zu den allein aus einem Ei entstehenden Embryonen können nämlich bei manchen Eiarten aus einem Ei auch zwei oder mehr Embryonen entstehen. Sie werden als eineiige Zwillinge, Drillinge usw. bezeichnet zum Unterschiede von den aus zwei, drei usw. Eiern entstehenden zwei-, drei- usw., also mehreiigen Zwillingen, Drillingen usw. — die aber genau genommen nicht Zwillinge usw. sind, da dem Wortsinne nach ein „Zwilling“ im Gegensatz zu einem „Einling“ einen Zweiling darstellt, d. h. zwei Wesen, welche eine gemeinsame Herkunft besitzen, welche daher aus einem Ei entstanden sind. Zwillinge usw. sind die aus mehr als einem Ei entstandenen Embryonen nur insoferne, als die Befruchtung der Eier, welchen sie entstammen, gleichzeitig erfolgt und sie sich daher gleichzeitig entwickeln und gleichzeitig geboren werden. Bei der Geburt kann dann aus der Beschaffenheit der fetalen Hüllen (bei Säugetieren) erkannt werden, ob es sich um ein- oder mehreiige Zwillinge usw. handelt (s. S. 257).

Diese gleichzeitig oder mit geringen Zeitunterschieden aus den Eierstöcken abgestoßenen Eier können aus den beiden Ovarien, aus nur einem Ovarium, oder aber aus einem mehreiigen GRAAFschen Follikel stammen.

Die mit geringen Zeitunterschieden eventuell abgestoßenen Eier desselben ovarialen Zyklus können bei verschiedenen Begattungen, eventuell auch von verschiedenen Männern befruchtet werden, was als Überschwängerung, Superfecundation, bezeichnet wird. Dagegen ist eine Überfruchtung, Superfetation, d. h. die Befruchtung von Eiern verschiedener ovarialer Zyklen, kaum möglich, da eine eingetretene Schwangerschaft weitere Ovulationen hemmt.

Die Di- und Polyembryonie, also die Entstehung von mehr als einem Embryo aus einem Ei kommt nun auch bei den Säugetieren vor, ja sie stellt sogar bei einigen Gürteltieren die normale Art der Entwicklung dar. Auch für den Menschen ist sie nachgewiesen, da in gewissen Fällen aus dem Verhalten der fetalen Hüllen geschlossen werden kann, ob die betreffenden menschlichen Zwillinge, bzw. Mehrlinge, aus einem oder aus zwei, bzw. aus mehreren Eiern entstanden sind. Aus dem über die Furchung der Säugetiere Gesagten geht hervor, daß diese Di- und Polyembryonie bei der Furchung dann entstehen kann, wenn sich in der aus dem befruchteten Ei entstandenen Keimblase statt eines Embryonalknotens zwei (Abb. 120—122), bzw. mehrere Embryonalknoten entwickeln, von welchen dann jeder einen Embryo liefert. Aus dieser Tatsache folgt, daß das Ei, bzw. die aus ihm bei der Furchung entstehenden Zellen, die Potenz zur Bildung von mehr als einem Embryonalknoten und damit von mehr als einem Embryo besitzen. Die prospektive Potenz der Eizelle und

der Furchungszellen des Menschen ist demnach größer als die prospektive Bedeutung dieser Zellen.

Zu dem gleichen Schlusse zwingt das Vorkommen von Doppel- und Mehrfachbildungen bei Säugetieren und beim Menschen, d. h. die Tatsache, daß sich auch noch aus einem Embryonalknoten oder sogar aus der Anlage eines Organes statt, wie normalerweise, eines Embryo, bzw. statt eines Organes unter Umständen auch zwei oder mehr Embryonen, bzw. zwei oder mehrere Organe entwickeln können. Die Embryonen, welche auf diese Weise entstehen, können, da sie aus einem einzigen Embryonalknoten entstehen, zum Teile miteinander vereinigt, verschmolzen sein, sie können „Verwachsungszwillinge“, also Doppelbildungen sein. Diese Ausbildung von zwei Embryonalanlagen auf einem Embryonalknoten beweist, daß auch noch die Zellen des Embryonalknotens die Fähigkeit zur Bildung von mehr als einer Embryonalanlage besitzen, daß also auch noch bei diesen Zellen die prospektive Potenz größer als die prospektive Bedeutung ist. — Aus den vorkommenden Vervielfachungen der Organe folgt das gleiche für die Zellen der Organanlagen.

Näheres über die Entstehung der Mehrlings- und Mehrfachbildungen siehe S. 150.

Je älter das Entwicklungsstadium jedoch ist, welchem die Zellen angehören, desto geringer wird ihr Bildungsvermögen, so daß z. B. später aus einer bestimmten Organanlage nicht auch ein ganzer Embryo oder ein andersartiges Organ entstehen kann.

Aus allen diesen Tatsachen folgt, daß auch beim Ei und bei den Blastomeren des Menschen die prospektive Potenz größer als die prospektive Bedeutung ist und daß bei seiner Entwicklung eine allmähliche Beschränkung dieser Potenz eintritt.

Da sich, nach einer allgemein gültigen Regel, ein Organ um so früher entwickelt, je wichtiger es ist und je früher und je spezieller es funktioniert, muß diese Beschränkung der Potenz der Embryonalzellen — und damit die Spezialisierung dieser Zellen zur Organbildung — um so früher eintreten, je wichtiger das Organ ist, zu dessen Bildung diese Zellen bestimmt sind.

Bis zu welchem Grade diese Beschränkung der Potenzen bei den Zellen der verschiedenen Gewebe fortschreitet, ist nicht genau bekannt. Mancherlei Tatsachen aus dem Gebiete der Pathologie sprechen jedoch dafür, daß sie bei den meisten Gewebszellen nicht so weit geht, daß diese Zellen bloß noch unipotent bleiben.

Wie die Furchungszellen, so besitzen demnach auch die meisten Zellen der Gewebe des fertigen Organismus nicht bloß jene Potenzen, welche sie bei der normalen Entwicklung und unter normalen Lebensverhältnissen zutage treten lassen, sondern auch noch andere latent in ihnen enthaltene — latente Potenzen (s. auch S. 171). Unter dem Einflusse abnormer oder pathologischer Umstände können diese latenten Potenzen entfacht werden. Da sich dann aber ihre Entfaltung unter abnormen Umständen vollzieht, stellt auch das Ergebnis dieser Potenzentfaltung zumeist eine abnorme Bildung dar.

Auch bei den Regulationseiern kommt es also — wenn auch später als bei den Mosaikzellen — durch Potenzbeschränkung zur Spezialisierung der ursprünglich gleichwertigen Zellen. Selbst wenn man nun annimmt, daß diese Spezialisierung lediglich durch Wechselbeziehungen zwischen den Zellen, also durch abhängige Differenzierung erfolgt, so müssen sich diese Wechselbeziehungen bei der normalen Entwicklung physikalisch, chemisch, räumlich und zeitlich in ganz bestimmter Weise ausbilden. Die Ursachen

für diese bestimmte Ausbildung der Wechselbeziehungen zwischen den embryonalen Zellen können nun aber nicht — wie bei Experimenten — von außen her zu den Zellen gelangen, sie müssen vielmehr schon in der Eizelle selbst vorhanden gewesen und von ihr den Zellen des Keimes übermittelt worden sein. Was also bei den Mosaik-eiern als Differenzierungsursache von allem Anfange an vorhanden, zum Teile auch schon morphologisch ausgebildet und erkennbar ist, das ist bei den Regulationseiern zwar potentiell gleichfalls schon im Ei vorhanden, wird aber, wenn überhaupt, erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung für unsere Sinne erkennbar.

Bei den Mosaik-eiern tritt demnach die Evolution (Präformation) als das bestimmende Prinzip der Entwicklung deutlicher in den Vordergrund, bei den Regulationseiern die Epigenese, bei beiden Eiarten aber spielen sowohl Evolution als auch Epigenese eine — wenn auch verschieden große — Rolle. Da aber die Vorbedingungen für die epigenetischen Momente bei den Regulationseiern gleichfalls schon in der Eizelle potentiell gegeben sein müssen, ist die normale Entwicklung ganz allgemein als epigenetische Evolution aufzufassen, d. h. das Grundprinzip jeder normalen Entwicklung ist die Evolution (Präformation), zu welcher sich — bei den verschiedenen Eiarten in verschiedenem Grade und in verschieden frühen Entwicklungsphasen — epigenetische Momente hinzugesellen.

Wenn z. B. die Bildung der Medullarfalten durch außerhalb der Medullarplatte liegende Ursachen, also epigenetisch, bewirkt wird, so müssen diese Ursachen selbst in letzter Linie aus Entwicklungsvorgängen sich herausbilden, deren materielle und dynamische Vorbedingungen schon im Ei vorhanden gewesen sein müssen. Hinsichtlich dieser Ursachen — und sie sind der entscheidende Faktor — liegt also Präformation vor. Die gleiche Erwägung gilt für alle Entwicklungsvorgänge und führt so zu dem Schlusse, daß die Entwicklung in ihrem letzten Grunde Evolution ist, daß der Organismus schon im Ei dynamisch, zum Teile auch materiell präformiert enthalten ist.

## Die Entwicklung der Keimblätter.

Nach Ablauf der Furchung stellt der Keim bei den meroblastischen Eiern eine Scheibe — Keimscheibe —, bei den holoblastischen Eiern eine Blase — Keimblase — dar. Diese Gebilde sind nicht größer als es der Keim am Beginne der Furchung war. Die nach der Furchung beginnende Vergrößerung des Keimes besteht nun nicht bloß in der Neubildung von Zellen, sondern diese Zellen ordnen sich auch in besonderen Schichten an, welche man als Keimblätter bezeichnet. Innerhalb jedes dieser Keimblätter sind die Zellen nach Art eines Epithels miteinander verbunden. Aus diesen Zellschichten entstehen alle Gewebe und Organe des Körpers, weshalb K. E. v. BAER die Keimblätter als die „Fundamentalorgane“ bezeichnete. Ihrer Lage entsprechend unterscheidet man ein äußeres, mittleres und inneres Keimblatt, das Ekto-, Meso- und Entoderm.

C. F. WOLFF hat zuerst gefunden, daß die Anlage eines Organes, des Darmes, eine blattförmige ist. PANDER und BAER zeigten hierauf, daß der Keim in einem gewissen Stadium überhaupt nur aus „Blättern“ besteht, welche sich in die einzelnen Organe umwandeln. Der hohen Bedeutung dieser Keimblattlehre entsprechend galt ihr der größte Teil der embryologischen Forschungen des 19. Jahrhunderts, namentlich in dessen zweiter Hälfte. Obzwar hierdurch die Schicksale der Keimblätter, also ihre Sonderung in Gewebe und Organe, in ausreichendem Maße ermittelt wurden, ist es noch nicht gelungen, die Ent-

stehungsart der Keimblätter bei manchen Klassen — besonders bei den Säugetieren — und ferner die Beziehung zwischen der Entstehungsart der Keimblätter bei den verschiedenen Tiergruppen in allen Punkten sicherzustellen, so daß in der Lehre von der Entwicklung der Keimblätter noch manches hypothetisch ist und daher in verschiedener Art aufgefaßt wird. Es gibt daher auch verschiedene „Gastrulations“- oder „Cöloththeorien“.

Zum Verständnisse der Entwicklung der Keimblätter der Säugetiere und damit auch des Menschen ist aus mancherlei Gründen die Kenntnis der Keimblattentwicklung der Wirbeltiere — wenigstens in ihren Grundzügen — notwendig.

Die nachfolgende Darstellung der Gastrulation entspricht gewissen Anschauungen, zu welchen man durch die beschreibende Forschungsrichtung gelangte. Durch die experimentelle Forschungsrichtung ist man jedoch zu Anschauungen gelangt, welche den Gastrulationsvorgang — zum mindesten bei den Amphibien — in einem ganz anderen Lichte erscheinen lassen. Danach wären z. B. die Urmundlippen ausschließlich das Bildungsgebiet für das Ekto- und Mesoderm und die Chorda ein Teil des Mesoderms, der sich eine Zeitlang dem Urdarmdach einlagert. Da jedoch diese Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind und da sie sich ferner vorerst nur auf die Amphibien beziehen, wurde hier von ihrer Darstellung abgesehen und — auch aus didaktischen Gründen — jene Darstellungsart der Gastrulation gegeben, welche diesen Entwicklungsvorgang bei allen Wirbeltieren von einem gemeinsamen Standpunkte aus auffassen läßt. Es muß jedoch ausdrücklich darauf hingewiesen werden, daß diese Auffassungsart eine hypothetische und auch nicht die einzige ist und daß sie durch die Ergebnisse der experimentellen Forschung wahrscheinlich eine wesentliche Änderung erfahren wird.

## Die Entwicklung der Keimblätter bei dem Akranier *Amphioxus lanceolatus*. Die Archigastrula.

Bei dem von vielen Forschern als Vorfahr der Wirbeltiere betrachteten Lanzettfisch, *Amphioxus lanceolatus*, vollzieht sich die Entwicklung der Keimblätter in einer relativ einfachen und übersichtlichen Weise, deren Grundzüge sich bei allen Wirbeltieren nachweisen lassen, so daß es sich auch aus didaktischen Gründen empfiehlt, sie zur Grundlage der Darstellung zu wählen.

Bei der Entwicklung der Keimblätter des *Amphioxus* kann man — wie bei der Keimblattentwicklung überhaupt — zwei Phasen unterscheiden: die Bildung des inneren Keimblattes, welche als Gastrulation bezeichnet wird, da mit ihr beim *Amphioxus* die Bildung des Urdarmes (*ἡ γαστήρ* der Bauch) verbunden ist; ferner die Entwicklung des mittleren Keimblattes, welche als Cölomation bezeichnet werden kann, weil mit ihr die Bildung der Leibeshöhle, des Cöloms, verknüpft ist. Doch werden diese beiden Vorgänge zumeist unter dem Namen „Gastrulation“ zusammengefaßt.

Die nach Abschluß der Furchung entstandene Keimblase des *Amphioxus* besitzt an ihrem animalen Pole kleinere (Mikromeren), an ihrem vegetativen Pole größere, dotterreiche Zellen (Makromeren). Bei Beginn der Gastrulation erfolgt nun eine Abplattung des vegetativen Poles der Keimblase (Abb. 53a), hierauf eine ständig zunehmende Einbuchtung (Abb. 53b), so daß schließlich die ganze aus den größeren, dotterreichen Zellen bestehende Zone der Keimblase in das Innere der Blastula eingestülpt wird. Die eingestülpte Zellmasse verengert die Keimblasenhöhle immer mehr und mehr (Abb. 54a, b, c), bis diese schließlich schwindet, da sich die eingestülpten Zellen eng an die nicht eingestülpten anlegen (Abb. 54d). Der gleichzeitig größer werdende und sich in die Länge streckende Keim stellt nunmehr keine Blase, sondern einen Becher dar (Abb. 54b). Die Wand des Bechers besteht aus zwei Epithellamellen, einer äußeren und einer inneren. Die äußere, zuerst aus kubischen, später aus hohen zylindrischen Zellen bestehende Epithellamelle wird als äußeres Keimblatt, Hautsinnesblatt, Ektoderm (*ἐκτός* außen), die innere Epithellamelle als inneres

Keimblatt, Entoderm (*ἐντός* innen) bezeichnet. Die durch die Einstülpung der inneren Lamelle entstandene Höhle ist die Darmleibeshöhle, das Coelenteron, Archenteron (*ἡ ἀρχή* der Anfang, *τὸ ἐντέρον* der Darm) oder Gastrulahöhle, Gastrocöl; sie wird zumeist — wenn auch, da sie nicht bloß den Darm liefert, weniger genau — als Urmagen, Urdarm, primärer Darm, Progaster bezeichnet. Sie öffnet sich nach außen durch den Urmund, Archi- oder Prostoma, Blasto- oder Gastroporus (*ὁ πόρος* der

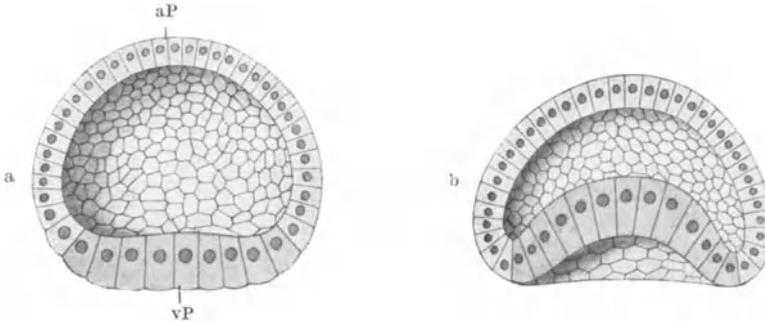


Abb. 53. Zwei frühe Gastrulationsstadien von *Amphioxus lanceolatus*. aP, vP animaler, vegetativer Pol. Nach HATSCHEK. Die späteren Ekto- und Entodermzellen sind durch verschiedene Farbentöne hervorgehoben.

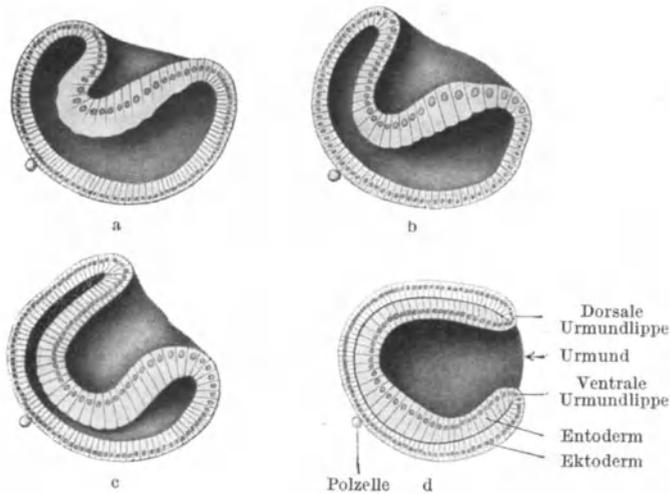


Abb. 54. Vier spätere Gastrulationsstadien von *Amphioxus lanceolatus*. Nach CERFONTAINE.

Ausgang), der selbst wieder von den Urmundlippen (dorsale, ventrale und seitliche Lippen) umsäumt wird. Der ganze Keim wird als Darm- oder Becherlarve oder als Gastrula, mit Rücksicht auf phylogenetische Hypothesen (s. S. 125) auch als Archigastrula bezeichnet.

Andere — unzweckmäßige — Bezeichnungen für die drei Keimblätter: Ekto- oder Epi-, Ento- oder Hypo- und Mesoblast.

Weder bei *Amphioxus* noch bei anderen Tieren steht der Urmund zum späteren Munde in irgendwelcher Beziehung, wohl aber bei manchen Tierarten zum After. Er wird daher auch als „Rückenmund“ bezeichnet.

Die Gastrulation besteht demnach bei *Amphioxus lanceolatus* in der Einstülpung — Invagination — eines Teiles des Blastoderms der Keimblase,

wodurch ein nunmehr aus zwei Zellschichten — aus den beiden primären Keimblättern, aus dem Ekto- und Entoderm — bestehender Keim entsteht. Diese beiden Keimblätter gehen am Urmunde ineinander über. Sie sind bereits funktionsfähig, wie ja diese *Gastrula* überhaupt schon ein lebensfähiges, frei bewegliches, sich selbst ernährendes Gebilde darstellt, welches die Nahrung durch den Urmund aufnimmt, sie vermittelt der Wand seiner Darmleibeshöhle — dem inneren Keimblatte — verdaut und die Abfallstoffe wiederum durch den Urmund ausstößt, so daß dieser gleichzeitig als Mund und als After dient. Das äußere Keimblatt dient als Hülle, als Schutz-, Empfindungs- und — durch seine Wimperhaare — als Bewegungsorgan. Die beiden primären Keimblätter sind hier also in der Tat die bereits funktionierenden Primitivorgane.

Da es nun Organismen — die *Gasträaden* — gibt, deren Bau im wesentlichen jenem dieser zweiblättrigen *Gastrula* entspricht, und da ferner bei der Entwicklung sämtlicher vielzelligen Tiere ein Stadium mit zwei Keimblättern durchlaufen wird, wurde die Hypothese ausgesprochen, daß diese Keimblätter bei allen Metazoen homolog sind, und daß diese zweiblättrige *Gastrula* nicht bloß in der Onto-, sondern auch in der Phylogenese eine Urform darstellt, daß also die vielzelligen Tiere sowohl bei ihrer individuellen, als auch bei ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung ein *Gastrula*-Stadium durchlaufen (*Gasträatheorie*).

Das Wesen der *Gastrulation* im allgemeinen besteht nun nicht in der Einstülpung eines Teiles der Keimblasenwand — denn der *Gastrulationsvorgang* kann auch in anderer Weise erfolgen — wohl aber in der Schaffung zweier Keimblätter, der beiden „primären“ Keimblätter, von welchen das eine — das äußere — die äußere Wand des Keimes bildet, während das andere — das innere — durch Einstülpung oder auf andere Weise in das Innere des Keimes verlagert wird. —

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wächst die *Gastrula* dadurch in die Länge, daß sich der Urmund in caudaler Richtung verschiebt, wobei gleichzeitig von seinen Lippen aus neues Zellmaterial angebildet wird. Dabei plattet sich die dem späteren Rücken entsprechende Fläche der *Gastrula* ab. Die in der Mitte dieser abgeplatteten Fläche befindlichen Zellen werden höher als die seitlich gelegenen und bilden so die Nerven-, Neural- oder Medullarplatte, die Anlage des zentralen Nervensystems. In diesem Stadium kann man daher die Larve als *Neurula* bezeichnen. Dieses Entwicklungsstadium läßt sich auch bei anderen Keimen unterscheiden. Die übrigen Ektodermzellen stellen nunmehr in ihrer Gesamtheit das Hautsinnes-, Horn- oder Epidermisblatt dar. Die Nervenplatte senkt sich hierauf als Rinne — Neuralrinne — auf die Decke des Urdarmes (Abb. 55a) und wird dann vom Hornblatte überwachsen, kommt also in das Innere der Larve zu liegen (Abb. 55b, c), wobei sich jedoch vorne noch längere Zeit eine Öffnung nach außen — *Neuroporus* — erhält (Abb. 57). Indem sich später die Seitenteile der Neuralrinne als Nerven-, Neural- oder Medullarwülste verdicken, einander zuneigen und dorsalwärts miteinander vereinigen, entsteht das Nerven-, Neural- oder Medullarrohr (Abb. 56). Da diese Bildung des Medullarrohres caudalwärts bis über den Urmund hinaus erfolgt, wird dieser von den Medullarwülsten umwachsen und so in das sich schließende Medullarrohr mit einbezogen. Infolgedessen besteht dann durch die Vermittlung des Urmundes eine unmittelbare Verbindung zwischen dem Hohlraume des Medullarrohres und jenem des Urdarmes, welche als *Canalis neurentericus* (*τὸ νεῦρον* das Nervenrohr, *τὸ ἔντερον* der Darm) bezeichnet wird (Abb. 57).

Während dieser Vorgänge sondert sich die gleich der Rückenfläche der *Gastrula* abgeplattete dorsale Wand des Urdarmes dadurch, daß sie in der

Mitte durch die Nervenplatte ein wenig nach abwärts gedrängt wird, in einen mittleren und zwei seitliche Bezirke. Diese seitlichen Bezirke falten sich dorsalwärts aus, so daß an der dorsalen Urdarmwand zwei Ausbuchtungen entstehen, die Mesodermfalten oder Cölomtaschen (Abb. 55a). Sie werden immer tiefer (Abb. 55b) und schnüren sich schließlich von der Urdarmwand

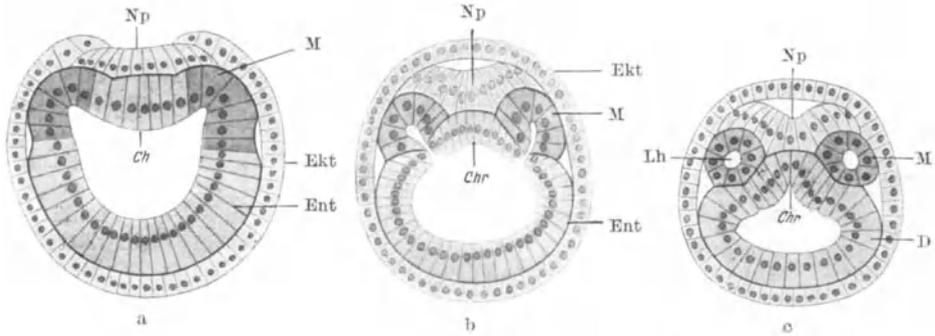


Abb. 55. Querschnitte durch Embryonen von *Amphioxus lanceolatus*. a Embryo mit einem Ursegment; b Embryo mit vier Ursegmenten; c Embryo mit fünf Ursegmenten. Ch Chorda; Chr Chordarinne; Ekt Ektoderm; Ent Entoderm; Lh Leibeshöhle; M Mesodermfalte bzw. Mesodermsegment; Np Nervenplatte. Nach HATSCHKEK.

vollständig ab, so daß jederseits zwischen Urdarm und Neuralplatte ein Hohl sack liegt (Abb. 54c), welcher das mittlere Keimblatt, das Mesoderm darstellt. Bezeichnet man das Ekto- und Entoderm als Grenzblätter, so kann man es das Mittelblatt nennen. Seine Höhle ist die primäre Leibeshöhle, das primäre Cölom. Der zwischen den beiden Mesodermanlagen befindliche mittlere Teil der dorsalen Darmwand, die Chordarinne (Abb. 55a), bildet eine Rinne (Abb. 55b, c) — Chordarinne —, welche sich zu einem Rohre abschließt und von der Darmwand abtrennt, um die Rücken- oder Wirbelsaite, Chorda dorsalis zu bilden (Abb. 56).

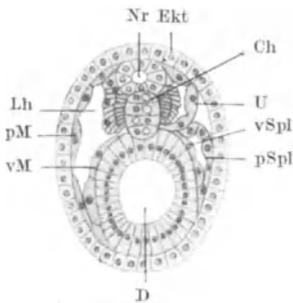


Abb. 56. Querschnitt durch eine Larve von *Amphioxus lanceolatus* mit 11 Ursegmenten. Ch Chorda dorsalis; D Darmrohr; Ekt Ektoderm; Lh Leibeshöhle; Nr Nervenrohr; U Urwirbel; pSpl parietale Seitenplatte; vSpl vM viscerale Mesoderm; vM viscerale Seitenplatte. Nach HATSCHKEK.

Die Wände des von der Chordarinne gebildeten Rohres verwachsen sofort miteinander, so daß die Lichtung schwindet und die Chorda ein solides Gebilde darstellt.

Nach Abgabe der Chorda und der Mesodermfalten schließt sich das primäre Entoderm wieder zu einem Rohre zusammen, dem sekundären, bleibenden Darm (Abb. 56). Das primäre Entoderm selbst ist jetzt zum sekundären Entoderm geworden. Da es das Epithel des Darmes und seiner Drüsen liefert, wird es auch als Darm-Drüsenblatt bezeichnet.

Noch bevor sich die mit dem fortschreitenden Wachstum der Larve immer länger werdenden Mesodermfalten von der Urdarmwand ablösen, treten an ihnen in regelmäßigen Abständen in kranio-caudaler

Richtung Querfalten auf, so daß jede der beiden Mesodermfalten in mehrere Abschnitte geteilt wird und so nach ihrer Abgliederung vom Urdarme eine Reihe kleiner, hintereinander liegender Säckchen bildet (Abb. 57). Sie werden als Ursegmente oder Mesodermsegmente und ihr Hohlraum als Ursegmenthöhle bezeichnet. Die mediale Wand der Ursegmente liegt den Seitenflächen des Medullarrohres, der Chorda und des Darmes, die laterale Wand dem Ektoderm

an. Die mediale Wand wird als *viscerales*, die laterale als *parietales* Mittelblatt bezeichnet (Abb. 56).

Die zarten Scheidewände, welche die Ursegmente voneinander abtrennen, reißen hierauf in der ventralen Körperhälfte ein, wodurch die Ursegmenthöhlen in diesem Körperabschnitte zu einer einheitlichen Leibeshöhle, zum Cölom (sekundäres Cölom) zusammenfließen. Während demnach die Segmentierung in der ventralen Körperhälfte verschwindet, bleibt sie in der dorsalen erhalten. Diese dorsalen Abschnitte der Ursegmente werden als sekundäre Ursegmente, als *Urwirbel* oder als *Somiten* (Körperstücke) bezeichnet. Die ventralen, die Leibeshöhle einschließenden Abschnitte der Ursegmente heißen *Seitenplatten* (Abb. 56). Die dem Ektoderm anliegende Seitenplatte, also die seitliche Wand der Leibeshöhle, ist die *Hautfaserplatte*, *Hautplatte*, *parietale Seitenplatte* oder *Somatopleura* (*τὸ σῶμα* der Körper, die Seite), die andere, die mediale Leibeshöhlenwand bildende und dem Darm anliegende, die *Darmfaserplatte*, *viscerale Seitenplatte* oder *Splanchnopleura* (*τὸ σπλάγγρον* das Eingeweide). Zum Unterschiede von den Seitenplatten werden

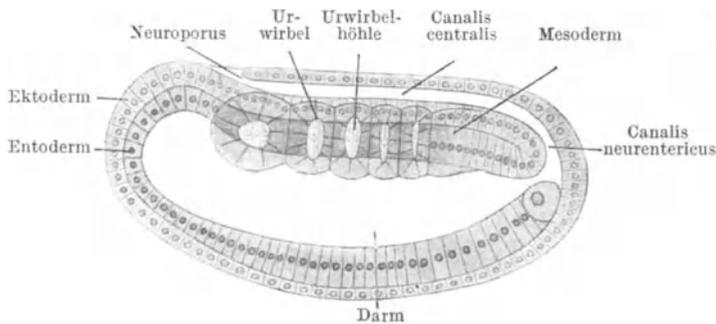


Abb. 57. Optischer Langsschnitt durch eine *Amphioxus*larve mit 5 Ursegmenten. Nach HATSCHKE.

die dorsal von ihnen befindlichen *Urwirbel* auch als *Rückenplatten* bezeichnet.

Die Namen *Somato-* und *Splanchnopleura* werden auch — ihrer ursprünglichen Bedeutung gemäß — in anderem Sinne gebraucht: Das Ektoderm samt der ihm anliegenden *Hautfaserplatte* des Mesoderms wird als *Somatopleura* oder *Rumpfflatte*, das Entoderm samt der ihm anliegenden *Darmfaserplatte* des Mesoderms als *Splanchnopleura* oder *Darmplatte* bezeichnet.

Da die Abgliederung der Mesodermfalten in Ursegmente im vorderen Abschnitte des Larvenkörpers beginnt, ist dort das Mesoderm bereits in Segmente geteilt, wenn im hinteren Körperabschnitte, in der Urmundregion, noch unzertheiltes Mesoderm vorhanden ist. Das am hinteren Körperende befindliche Mesoderm wird wegen seiner Lagebeziehung zum Urmunde als das *peristomale* oder *prostomale*, das weiter vorn aus der Darmwand, seitlich von der *Chorda dorsalis* entstehende als das *gastrale* oder *parachordale* Mesoderm bezeichnet. Während das *peristomale* Mesoderm zunächst unsegmentiert ist, besteht das *gastrale* Mesoderm aus den Ursegmenten.

Bei *Amphioxus lanceolatus* erfolgt demnach die *Gastrulation* und die *Cölomation* in sehr einfacher Weise. Bezeichnet man die Wand der *Amphioxusblastula* als *primäres Ektoderm*, so besteht die *Gastrulation* in der Einstülpung eines Teiles dieses Ektoderms zur Bildung des *primären Entoderms* der *Gastrula* und die *Cölomation* in einer Ausstülpung eines Teiles des *primären Entoderms* der *Gastrula* zur Bildung der *Chorda* und des *gastraln Mesoderms*.

In so einfacher Weise spielen sich diese Vorgänge bei keinem der übrigen — kranioten — Wirbeltiere ab. Dennoch lassen sie sich in ihrer Grundform auf die Verhältnisse bei *Amphioxus* zurückführen.

### Die Keimblätterbildung bei den kranioten Wirbeltieren.

Wie die Furchung so ist auch die Keimblätterbildung in ihrem formalen Ablaufe u. a. auch davon abhängig, ob das Ei ein holo- oder ein meroblastisches ist. Schon aus diesem Grunde muß sich die Bildung der Keimblätter bei den kranioten Wirbeltieren nach verschiedenen Typen vollziehen, da deren Eier teils holo-, teils meroblastisch sind. Von noch größerer Bedeutung als die Menge und die Anordnungsart des Dotters in der Eizelle ist für die Keimblätterbildung der Umstand, ob sich die Entwicklung innerhalb oder außerhalb des mütterlichen Körpers — richtiger: ohne und mit Herstellung einer Verbindung zwischen dem mütterlichen, d. h. dem Uterus — und dem fetalen Gewebe vollzieht. Auf diesen Umstand ist es z. B. ganz besonders zurückzuführen, daß die Bildung der Keimblätter bei den Amphibien und bei den Säugetieren in ganz verschiedener Weise erfolgt, obzwar es sich in beiden Fällen um holoblastische Eier handelt. Diese Abhängigkeit der Keimblätterbildung von durch die besondere Entwicklungsart des Keimes bedingten — also „cänogenetischen“ — Momenten führt zu einer Verwischung jener Merkmale, welche der Ontogenese des Keimes zufolge seiner hypothetischen phylogenetischen Entwicklung zugeschrieben werden. Die Ableitung der verschiedenen Arten der Keimblätterbildung im Sinne der Phylogenese stößt daher auf Schwierigkeiten. Diese Schwierigkeiten bilden die wichtigste Ursache der vielen Hypothesen, welche zur Erklärung der Keimblätterbildung aufgestellt wurden. Ohne auf diese Hypothesen näher einzugehen, soll hier nur ein Überblick über die Keimblätterbildung bei den Hauptgruppen der Wirbeltiere gegeben werden, insoweit sich aus ihm Hinweise zum Verständnisse der Vorgänge bei den Säugetieren ableiten lassen.

Trotz Verschiedenheiten im einzelnen lassen sich bei allen Typen der Keimblätterbildung der Wirbeltiere gewisse allen Typen gemeinsame Tatsachen nachweisen, welche sich bereits bei *Amphioxus* vorfinden. Sie bestehen darin, daß im Bereiche des Urmundes (bzw. der dem Urmunde entsprechenden Gebilde) äußeres und inneres Keimblatt ineinander übergehen; daß sich die dorsale Urmundlippe in die dorsale Wand des Urdarmes (bzw. des dem Urdarme entsprechenden „Kopffortsatzes“) fortsetzt; daß aus dieser dorsalen Wand in der Mitte die *Chorda dorsalis*, an den Seiten das Mesoderm entsteht; daß der vordere „gastrale“ Abschnitt des Mesoderms alsbald segmentiert wird, während der hintere, mit dem Urmunde zusammenhängende, „peristomale“ Abschnitt zunächst unsegmentiert ist und erst dann segmentiert wird, wenn sich der Urmund bei der Verlängerung des Keimes caudalwärts verschoben hat, so daß das ursprünglich peristomale Mesoderm zum gastralen geworden ist; endlich darin, daß, während im Bereiche des Urmundes alle drei Keimblätter ineinander übergehen, caudalwärts vom Urmunde — im Bereiche der Urmundlippen — nur das äußere und mittlere Keimblatt miteinander zusammenhängen.

Im übrigen aber ergeben sich allerdings mancherlei Unterschiede. Entsprechend den verschiedenen Arten der Furchung bei den einzelnen Wirbeltierklassen sind schon ihre Keimblasen, bzw. Keimscheiben, verschieden und es müssen daher auch ihre Gastrulae verschieden sein. Bezeichnet man die Gastrula

des Amphioxus, indem man sie im Sinne der Descendenztheorie als die Urform einer Gastrula auffaßt, als Archigastrula (*ἀρχί* ur-, anfangs-), so kann man bei den Wirbeltieren drei andere Gastrulaarten unterscheiden:

Den Amphibientypus der Gastrula, die Amphigastrula, bei den holoblastischen Eiern der Petromyzonten, einiger Ganoiden, der Dipneusten und der Amphibien (mit Ausnahme der Gymnophionen);

den Selachiertypus, die Discogastrula, bei den meroblastischen Eiern der Myxinoiden, Selachier, Teleosteer und gewisser Ganoiden (Lepidosteus);

den Amniotentypus, die Epigastrula, bei den meroblastischen Eiern der Reptilien und Vögel und bei den holoblastischen Eiern der Säugetiere.

### Die Amphigastrula, der Amphibientypus der Gastrulation.

Die Furchung der zu dieser Gruppe gehörenden Eiarten ist eine inäquale (Abb. 35). Demgemäß besteht auch ein Gegensatz zwischen den die Keimblase aufbauenden Zellen (Abb. 58): Die in dem oberen, „animalen“ Abschnitte der Keimblase, dem „animalen Felde“ befindlichen, also die Decke der Furchungshöhle bildenden Zellen sind kleiner, aber dotterärmer als die in dem unteren, „vegetativen“ Abschnitte der Keimblase, dem „vegetativen Felde“ befindlichen großen, in die Furchungshöhle vorspringenden Zellen, die „Dotterzellen“. Die Gastrulation erfolgt durch Einstülpung, jedoch, den besonderen Verhältnissen dieser Blastulae entsprechend, nicht wie bei Amphioxus vom vegetativen Pole der Keimblase aus. Sie ist an dieser Stelle unmöglich, weil hier die großen, dotterreichen, daher nicht oder nur schwer einstülpbaren Zellen, die „Dotterzellen“ liegen. Die Einstülpung beginnt daher in der hierfür besser geeigneten, ungefähr dem Äquator des Eies entsprechenden sog. Randzone, d. h. dort, wo die kleinen „animalen“ an die großen, „vegetativen“ Zellen angrenzen, und zwar bereits im Bereiche der vegetativen Zellzone (Abb. 58). Diese Einstülpung erfolgt auf jener Seite des Eies, welche dem späteren Hinterende des Embryo entspricht und welche nach der früher erwähnten Annahme die Befruchtungssseite (s. S. 79) des Eies ist. Die Zellen sind hier etwas kleiner als auf der anderen Seite des Eies. Im animalen Felde der Keimblase, besonders aber an der Einstülpungsstelle, setzt lebhafte Zellvermehrung ein und die neugebildeten Zellen werden in das Innere der Keimblase eingestülpt. Da die dotterreichen, daher schwer beweglichen vegetativen Zellen zunächst nicht und dann nur langsam und in geringem Maße eingestülpt werden, müssen sich die eingestülpten Zellen an den vegetativen vorbei, dicht unter den Zellen des animalen Feldes der Keimblase in der Richtung gegen den animalen Pol zu fortbewegen (Abb. 59, 60, 61), so daß zwischen ihnen und den nicht eingestülpten Zellen ein Spaltraum entsteht. Er stellt den Urdarm dar. Seine äußere Öffnung — die Einstülpungsstelle — entspricht dem Urmunde, ihre Ränder den Urmundlippen.

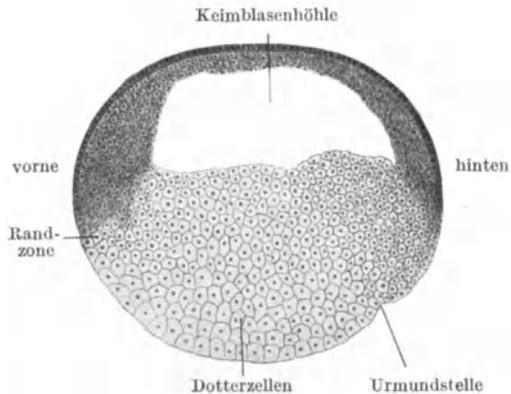


Abb. 58. Längsschnitt durch ein Ei von *Rana fusca* im Beginne der Gastrulation. Nach O. SCHULTZE.

Die Einstülpung beginnt daher in der hierfür besser geeigneten, ungefähr dem Äquator des Eies entsprechenden sog. Randzone, d. h. dort, wo die kleinen „animalen“ an die großen, „vegetativen“ Zellen angrenzen, und zwar bereits im Bereiche der vegetativen Zellzone (Abb. 58). Diese Einstülpung erfolgt auf jener Seite des Eies, welche dem späteren Hinterende des Embryo entspricht und welche nach der früher erwähnten Annahme die Befruchtungssseite (s. S. 79) des Eies ist. Die Zellen sind hier etwas kleiner als auf der anderen Seite des Eies. Im animalen Felde der Keimblase, besonders aber an der Einstülpungsstelle, setzt lebhafte Zellvermehrung ein und die neugebildeten Zellen werden in das Innere der Keimblase eingestülpt. Da die dotterreichen, daher schwer beweglichen vegetativen Zellen zunächst nicht und dann nur langsam und in geringem Maße eingestülpt werden, müssen sich die eingestülpten Zellen an den vegetativen vorbei, dicht unter den Zellen des animalen Feldes der Keimblase in der Richtung gegen den animalen Pol zu fortbewegen (Abb. 59, 60, 61), so daß zwischen ihnen und den nicht eingestülpten Zellen ein Spaltraum entsteht. Er stellt den Urdarm dar. Seine äußere Öffnung — die Einstülpungsstelle — entspricht dem Urmunde, ihre Ränder den Urmundlippen.

Allerdings werden zunächst nur die dorsale (obere) und die seitlichen Urmundlippen gebildet (Abb. 62). Die ventrale (untere) Urmundlippe ist nur virtuell in dem der Einstülpungsstelle des Urdarmes gegenüber liegenden Abschnitte der Randzone vorhanden. Erst der ringförmig gewordene Urmund besitzt auch eine ventrale Lippe.

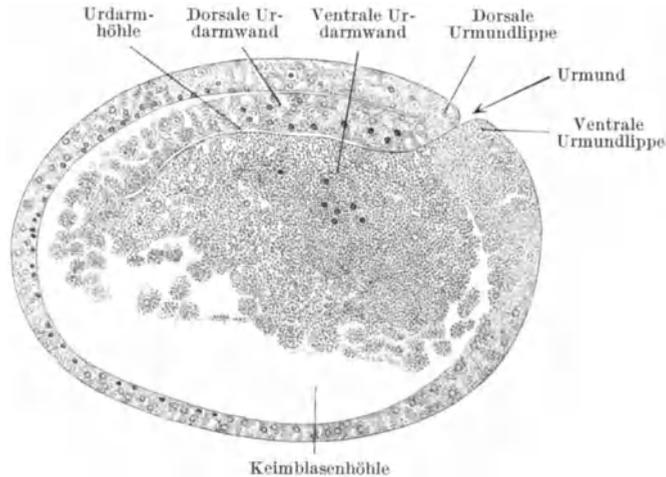


Abb. 59. Längsschnitt durch eine Gastrula von *Siredon pisciformis*. 38fache Vergrößerung.

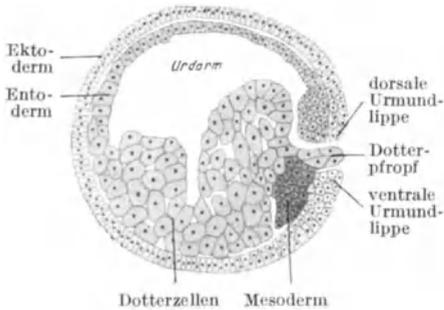


Abb. 60. Längsschnitt durch eine Gastrula von *Triton cristatus*. Ekto-, Ento- und Mesoderm sind an dieser, wie auch an den späteren Abbildungen durch verschiedene Farbtöne gekennzeichnet.  
Nach O. HERTWIG.

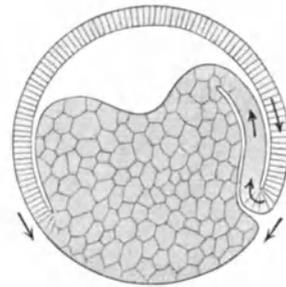


Abb. 61. Schematische Darstellung des Gastrulationsvorganges bei den Amphibien. Die Pfeile geben die Richtung der Bewegungen an.

Bei den verschiedenen Amphibienarten tritt der Urmund in verschiedener Form auf, als Querspalt, als sichelförmige Rinne u. a. m., er dehnt sich jedoch später nach beiden Seiten hin, das vegetative Zellmaterial umgreifend, in der Randzone aus, wodurch er die Form eines Hufeisens erhält. Indem sich die Enden des Hufeisens nähern (Abb. 62), gestaltet er sich zu einem Ringe — Urmundring — um, in welchen ein Teil der vegetativen Zellen als sog. Dotterpfropf hineinragt (Abb. 60).

Diese Art der Gastrulation besteht also nicht wie jene des Amphioxus in einer Einfaltung der gesamten vegetativen Zellen der Keimblase in die Keimblasenhöhle, sondern die Einstülpung erfolgt von den animalen Zellen aus und um die vegetativen Zellen herum — daher der Name: Amphigastrula (*ἀμφί* ringsherum).

Die Zellvermehrung im Bereiche des animalen Feldes der Keimblase und besonders im Bereiche der oberen oder dorsalen, d. h. dem animalen Pole

näheren Urmundlippe dauert nun weiter fort, so daß immer mehr Zellen eingestülpt werden, wodurch sich der spaltförmige Urdarm verlängert.

Dies erfolgt auch dadurch, daß sich die dorsale Urmundlippe verlängert und in caudaler Richtung über die vegetativen Zellen vorschiebt (Abb. 60). Später verschiebt sich auch die ventrale Lippe — in kranialer Richtung — über die vegetativen Zellen (Abb. 61).

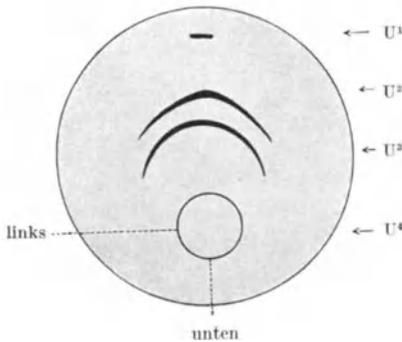


Abb. 62. Verschiedene Stadien der Urmundbildung ( $U^1-U^4$ ) bei einem Amphibienei. Nach MORGAN.

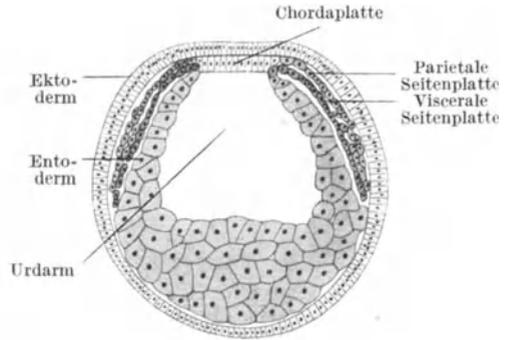


Abb. 63. Querschnitt durch einen Embryo von Triton mit schwach ausgebildeter Nervenrinne. Nach O. HERRWIG.

Das eingestülpte Zellmaterial, das gegen den animalen Pol der Keimblase und später darüber hinaus vordringt, übt auch einen Zug auf die mit ihm in Verbindung stehenden Dotterzellen aus, wodurch diese mit eingestülpt werden (Abb. 60, 61). Sie bilden die ventrale Wand des Urdarmes, während die dorsale Wand aus den von der dorsalen Urmundlippe aus eingestülpten „animalen“ Zellen entsteht. Bei manchen Amphibien reißt die ventrale Wand des Urdarmes gegen die Furchungshöhle ein, wodurch eine Erweiterung der Höhle des Urdarmes durch die Furchungshöhle erfolgt. Dieser erweiterte Hohlraum wird dann von den vegetativen Zellen umwachsen und so zum Darmrohre geschlossen.

In der Mitte der dorsalen Wand des Urdarmes bildet sich, wie bei Amphioxus, eine Chordaplatte (Abb. 63—65), später eine Chordarinne aus, von welcher durch Abschnürung die Chorda dorsalis entsteht; zu beiden Seiten von dieser Stelle tritt je eine Rinne auf, von deren Grunde aus Zellgruppen als Anlage des mittleren Keimblattes zwischen Ekto- und Entoderm vorwuchern (Abb. 63, 65). Diese Rinne kann daher als Mesodermbildungsrinne (oder als parachordale Rinne) bezeichnet werden. Das von ihr aus entstehende Mesoderm ist das gastrale (oder parachordale). Es wird bei den verschiedenen Amphibienarten — wie bei Amphioxus — entweder in Form zweier, durch einen Spalt — das

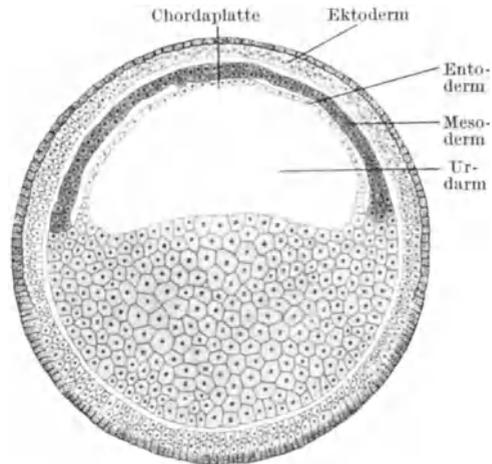


Abb. 64. Querschnitt durch eine Gastrula von *Rana fusca* mit weitem, kreisförmigem Urmunde. Nach SCHWINCK.

entweder in Form zweier, durch einen Spalt — das

Cölom — voneinander getrennter Epithellamellen (Abb. 63) oder — im Gegensatz zu Amphioxus — in Form einer soliden Zellmasse (Abb. 64, 65) angelegt, in welcher erst später — durch Auseinanderweichen der Epithellamellen — eine Höhle entsteht. In dieser soliden Form entwickelt sich das Mesoderm auch noch bei anderen Tierklassen. Zwischen diesen beiden verschiedenen Entwicklungs-

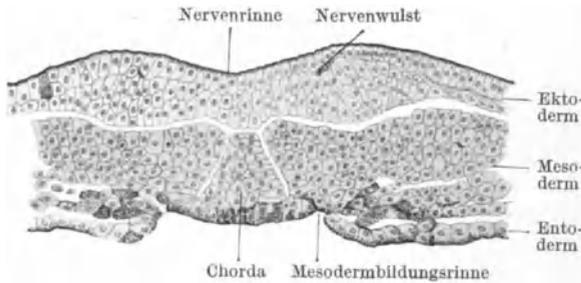


Abb. 65. Teil eines Querschnittes durch einen Embryo von *Rana fusca* zur Zeit der Bildung der Nervenwülste. Nach SCHWINCK.

arten besteht jedoch keine Wesensverschiedenheit, da die Organogenese lehrt, daß ein und dasselbe Organ bei verschiedenen Tierarten sowohl in Form einer von vornherein hohlen, als auch in Form einer soliden, sich erst später aushöhlenden Anlage entstehen kann. Es handelt sich also nur um einen formalen und zeitlichen Unterschied.

Bei dem auf diese Weise entstandenen Mesoderm kann man dann einen seitlich vom Urdarme gelegenen Abschnitt (Abb. 63) — das gastrale Mesoderm — und einen dem Urmunde anliegenden (Abb. 66) und mit ihm zusammenhängenden Abschnitt — das peristomale Mesoderm — unterscheiden. Das gastrale Mesoderm wird alsbald segmentiert, das peristomale ist zunächst unsegmentiert. Erst wenn durch das Längenwachstum des Keimes der Urmund caudalwärts rückt und infolgedessen das peristomale Mesoderm neben den Darm zu liegen

kommt, also zum „gastralen“ Mesoderm wird, tritt auch in ihm eine Segmentierung ein.

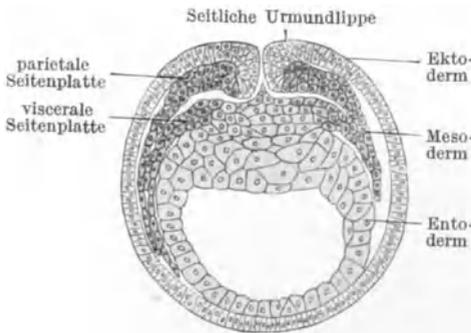


Abb. 66. Querschnitt durch den spaltförmigen Urmund eines Tritonembryo. Nach O. HERTWIG.

Das peristomale Mesoderm wird später auch von der ventralen Urmundlippe aus gebildet („ventrales Mesoderm“).

Gastrulation und Cölomation erfolgen demnach bei der Amphigastrula im wesentlichen in einer mit den Vorgängen bei der Archigastrula des Amphioxus übereinstimmenden Weise. Die vorhandenen Unterschiede lassen sich als Anpassung an die besonderen Verhältnisse der Keimblase, vor allem auf den Dotterreichtum ihrer vegetativen Zellen, zurückführen.

Von dieser im wesentlichen auf Grund des Studiums von Schnitten gewonnenen Darstellung der Gastrulation bei den Amphibien weichen die in jüngster Zeit ermittelten Ergebnisse der experimentellen Forschung in erheblichem Grade ab. Danach kann man bereits vor der Gastrulation präsumtive Organanlagen auf der Oberfläche des Keimes unterscheiden (Abb. 67 a, b). Auf der animalen Hälfte der Blastula befindet sich in zwei Zonen das Material für das Ektoderm und für die Medullaranlage (Ekt, Md). Diese Zonen reichen nicht bis zur Einstülpungsstelle (Urmund), vielmehr ist zwischen der Zone der Medullaranlage und dieser Einstülpungsstelle (I) das Material zur Bildung der Chorda und des Mesoderms enthalten. In dieser Materialzone können die für die Bildung der Urwirbel, der Seitenplatten, des Mesoderms der

Schwanzknospe, der Vorniere, der vorderen Extremität und der Kiemen bestimmten Gebiete unterschieden werden. Das Chordamaterial stellt hierbei einen das Mesodermmaterial umgreifenden Halbkreis dar (Abb. 67b). Diese Materialmasse wird nun um die dorsale Urmundlippe herum in das Keimesinnere verschoben, wobei eine Streckung und Zusammenschiebung gegen die dorsale Mitte (Konvergenz) stattfindet. Dagegen soll eine Invagination von Entodermmaterial nicht erfolgen. Diese Gestaltungsbewegung des Mesoderm- und des Chordamaterials setzt sich auch später, nach der Gastrulation, bei der Bildung des hinteren Körperendes fort, so daß dieses nicht aus einem örtlichen Wachstumszentrum, sondern aus einer Fortsetzung der während der Gastrulation begonnenen Mesoderminvagination entstehen soll.

Als Grundvorgänge der Gastrulation und Mesodermbildung wären nach diesen Ergebnissen drei Gestaltungsbewegungen anzunehmen: Invagination, Konvergenz und Streckung und diese Bewegungen sollen auch noch nach dem Blastoporuschluß fort-dauern, um das hintere Körperende zu bilden.

### Die Disco- und Epigastrula.

Formen wie die Amphigastrula können nur aus einer Keimblase, also aus holoblastischen Eiern entstehen. Bei den meroblastischen Eiern wird aber das Ergebnis der Furchung nicht durch eine Blase, sondern durch eine Scheibe, die Keimscheibe, dargestellt (Abb. 35), welche dem ungefurcht bleibenden Dotter aufruhet. Die Gastrulation kann daher hier nur vom Rande oder von der Oberfläche der Keimscheibe aus stattfinden. Im ersterwähnten Falle entsteht eine Discogastrula, im zweiterwähnten eine Epigastrula (*ἐπί* auf). Die Entwicklung des Embryo erfolgt daher bei der Discogastrula vom Rande, bei der Epigastrula von der

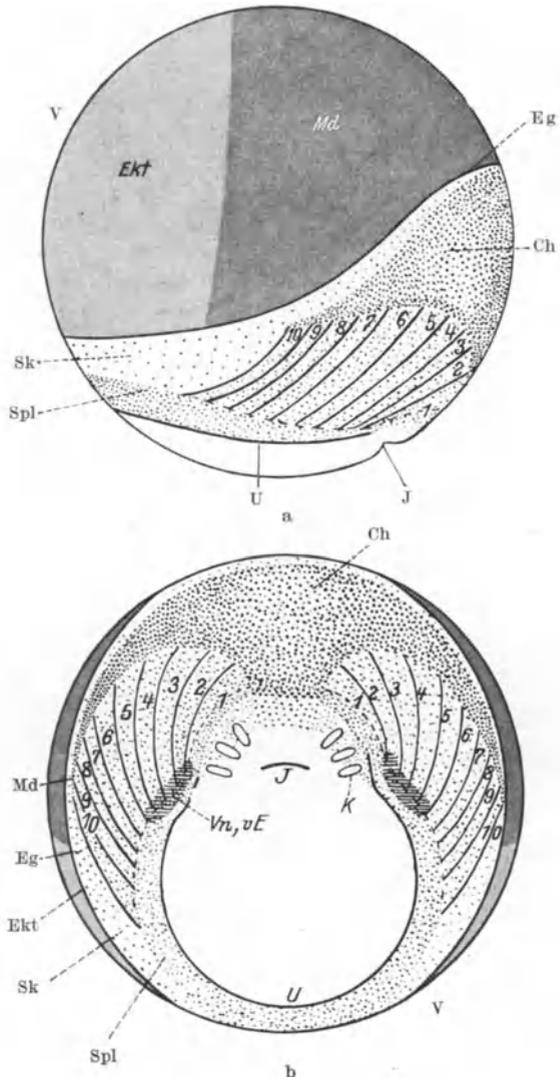


Abb. 67. Schema der Lagerung der präsumtiven Organanlagen bei urodele Amphibien bei Beginn der Gastrulation, nach Vogt. Ch Chorda; D dorsal; Eg Einstülpungsgrenze; Ekt Ektoderm; J Invaginationsrinne; K Kiemento- und -mesoderm; Md Medullaranlage; Sk Schwanzknospe; Spl Seitenplatten; U spätere Urmundrinne; V ventral; vE vordere Extremität; Vn Vorniere; 1-10 1.-10. Urmirbel; a Seitenansicht; b Ansicht von unten.

Mitte der Oberfläche der Keimscheibe aus: „Rand“- und „mittelständige Entwicklung“.

**Die Discogastrula. Der Selachiertypus der Gastrulation.**

Die Discogastrula entsteht dadurch, daß an dem dem späteren Hinterende des Embryo entsprechenden Keimscheibenrande eine kleine Einstülpung erfolgt, so daß ein kleiner Urdarm entsteht, dessen Urmund durch die Furche dargestellt wird, welche sich zwischen dem zum „Randwulste“ verdickten Keimscheibenrande und dem Dotter befindet (Abb. 68, 69). Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird die Einstülpung in der Mitte des hinteren Keimscheibenrandes — und damit auch der Urdarm — immer tiefer (Abb. 70), sie dehnt sich aber auch in seitlicher Richtung aus, so daß der Urmund einen halbkreisförmigen Spalt darstellt. Die eingestülpte Zellmasse stellt das innere Keimblatt, der Einstülpungsrand die dorsale Urmundlippe dar. Die ventrale Wand des so entstandenen Urdarmes

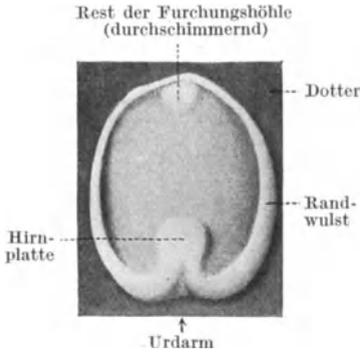


Abb. 68. Keimscheibe von *Torpedo ocellata* (Zitterrochen). 14fache Vergr. Nach ZIEGLER.

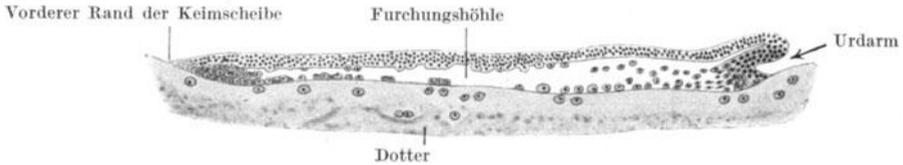


Abb. 69. Medianer Längsschnitt durch die Keimscheibe von *Torpedo ocellata* im Beginne der Gastrulation. Nach ZIEGLER.

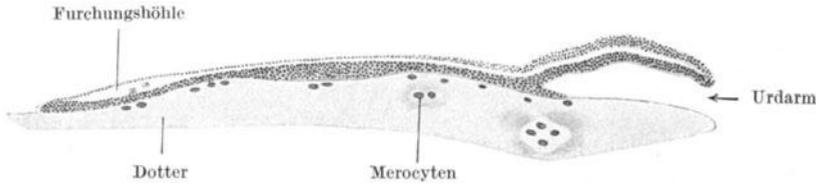


Abb. 70. Medianer Längsschnitt durch eine Keimscheibe von *Torpedo ocellata* im Stadium der Abb. 68.

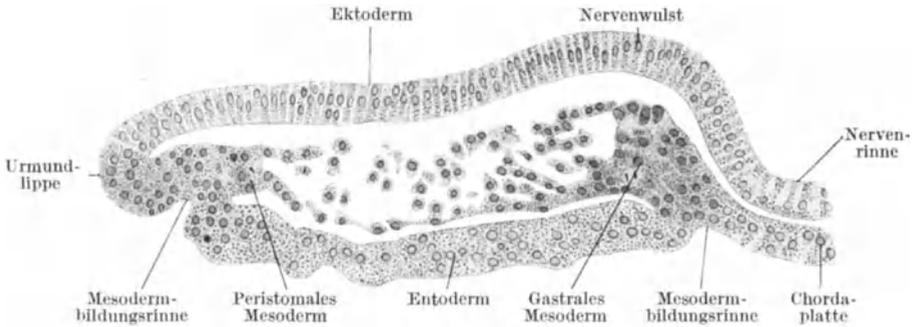


Abb. 71. Hälfte eines Querschnitts durch die Mitte der Embryonalanlage von *Pristiurus melanostomus*. Nach C. RABL. 140fache Vergrößerung.

wird nur zu einem kleinen Teile vom inneren Keimblatte zum größeren direkt vom Dotter gebildet.

Diese Discogastrula unterscheidet sich von der Archigastrula des Amphioxus dadurch, daß ihr Urdarm keinen Hohl sack, sondern einen nach hinten und nach den Seiten hin offenen Spalt darstellt, so daß der Urmund keine kreisrunde Öffnung bildet, sondern unterhalb des hinteren und seitlichen Keimscheibenrandes als Rinne halbkreisförmig verläuft. Das innere Keimblatt entspricht, da der Urdarm seitlich offen ist und ventral nur zu einem kleinen Teile von einer Zellwand, im übrigen aber vom Dotter begrenzt wird, fast ganz der dorsalen Wand des Urdarmes des Amphioxus.

Genau wie bei Amphioxus entsteht nun aus dem mittleren Abschnitte dieser dorsalen Urdarmwand (Abb. 71) eine Chorda dorsalis, während sich in ihren seitlichen Abschnitten eine Rinne — Mesodermbildungsrinne oder Cölombucht — ausbildet, von deren Grunde aus eine Zellmasse zwischen das äußere und innere Keimblatt einwächst. Diese alsbald segmentierte Zellmasse stellt das gastrale Mesoderm dar. Am Keimscheibenrande, also am Urmunde, bildet sich eine gleiche Rinne und eine — nicht segmentierte — Zellmasse aus — das peristomale Mesoderm. Da der Urmund bei der Discogastrula nicht wie bei der Archigastrula am hinteren Ende des Urdarmes, sondern am Keimscheibenrande, also seitlich vom Urdarme liegt, liegt auch das peristomale Mesoderm nicht hinter, sondern seitlich vom gastralen Mesoderm, so daß daher gastrales und peristomales Mesoderm in seitlicher Richtung ineinander übergehen (Abb. 71). Erst nach der Bildung des Mesoderms nähern sich die seitlichen Wände des Urdarmes, verschmelzen miteinander und veranlassen auf diese Weise die Entstehung eines Darmrohres.

Die Bildung des inneren Keimblattes erfolgt demnach bei der Discogastrula wie beim Amphioxus durch Einstülpung, und zwar, den Verhältnissen des Keimes entsprechend, durch Einstülpung eines Teiles des Keimscheibenrandes. Die Bildung des gastralen Mesoderms erfolgt zwar nicht wie bei Amphioxus durch Faltenbildung des inneren Keimblattes, aber doch von der gleichen Stelle des Entoderms aus, nämlich seitlich von der Chordaanlage, und zwar in Form einer Rinne. Die Bildung des peristomalen Mesoderms erfolgt wie bei Amphioxus vom Urmunde aus. Im Bereiche der Urdarmwand hängen nur inneres und

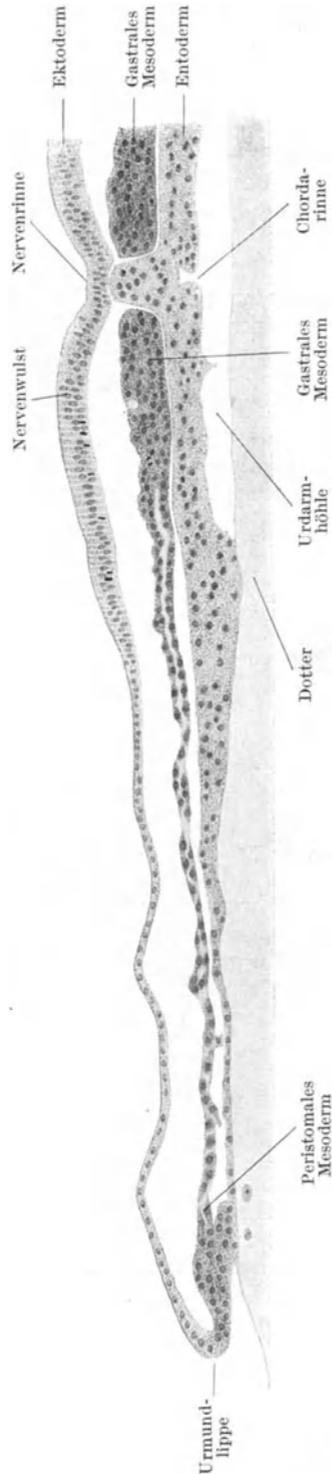


Abb. 72. Hälfte eines Querschnittes durch einen Embryo von Pristiurus melanostomus. 115fache Vergrößerung. Nach C. RABL.

mittleres, im Bereiche des Urmundes hängen alle drei Keimblätter miteinander zusammen — wie bei Amphioxus (Abb. 71, 72).

### Die Epigastrula. Der Amniotentypus der Gastrulation.

Die Epigastrula kommt bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren — also bei mero- und holoblastischen Eiern — vor. Schon aus dieser Verschiedenheit des Eibaues ergibt sich, daß Verschiedenheiten der Gastrulation bei diesen Tierklassen bestehen müssen, weshalb deren gesonderte Besprechung notwendig ist.

Der wichtigste Unterschied der Epigastrula gegenüber den bisher besprochenen Arten der Gastrulation besteht in der Art der Bildung jenes Entoderms, welches dem Darm-Drüsenblatte des Amphioxus entspricht. Diese Bildungsart ist freilich nicht ganz sichergestellt, sie erfolgt jedoch in keinem Falle in klarer Weise als Einstülpung. Einen Übergang bilden — in gewissem Sinne — die Reptilien, bei welchen eine Einstülpung zwar noch stattfindet, welche aber nicht zur Bildung des Darm-Drüsenblattes, also des bleibenden Entoderms führt. Dieses entsteht vielmehr bei allen Arten der Epigastrula dadurch, daß sich von einer bestimmten, in reger Zellteilung befindlichen Stelle des Keimes aus — also von einem „Wachstumszentrum“ — Zellen ablösen und zu einer Epithellamelle zusammenschließen. Die in dieser Lamelle enthaltenen Zellen vermehren sich dann selbst, wodurch sich die Lamelle vergrößert. Das Entoderm — wenigstens das „sekundäre“, das Epithel des Darmes und seiner Drüsen liefernde — entsteht also bei der Epigastrula nicht durch Einstülpung, sondern durch Ablösung von Zellen.

Der hierfür gebräuchliche Ausdruck *Delamination* wird hier deshalb nicht verwendet, weil er die Vorstellung erweckt, daß sich das Ektoderm sofort als Lamelle (*Lamina*) abspaltet.

#### a) Reptilien.

Einige Zeit nach der Ausbildung der Keimscheibe des Reptilieneies wandeln sich die mittelständigen kubischen Zellen dieser Scheibe in hohe, zylindrische um, während sich die randständigen Zellen abflachen. Infolgedessen hebt sich die Zone der hohen Zellen immer deutlicher von ihrer Nachbarschaft ab. Sie stellt ein gegen das spätere Hinterende des Embryo sich verschmälerndes Oval dar, das als Embryonalschild bezeichnet wird. Im hinteren Abschnitte dieses Schildes bildet sich hierauf (Abb. 73) infolge von Zellvermehrung eine rundliche Verdickung aus, der Primitivknoten, die Primitiv- oder Urmundplatte, *Area primitiva*. Unter ihr erscheinen dann abgeplattete Zellen, welche sich zu einer allseitig vorwuchernden Epithellamelle zusammenschließen. Der Keim ist infolgedessen nunmehr zweischichtig geworden, die obere Zelle stellt das Ekto-, die untere das Entoderm dar. Dieses Entoderm ist jedoch nicht durch Einstülpung, sondern dadurch entstanden, daß am hinteren Rande der Keimscheibe, also in der Primitivplatte, eine Zellwucherung einsetzt und daß sich die neugebildeten Zellen von dieser Stelle aus nach allen Seiten ausbreiten und dabei zu einer dünnen Lamelle zusammenschließen, welche sich unter der oberen Zelle des Embryonalschildes ausbreitet. Die Stelle, von welcher aus dieses Entoderm gebildet wird, stellt also ein Wachstumszentrum dar. Mit dieser Stelle hängt das neugebildete Entoderm zusammen, während es vorne und an den Seiten freie Ränder besitzt. Die Bildung dieses Entoderms erfolgt demnach als Ablösung von Zellen vom hinteren Keimscheibenrande. Das Gebiet, von welchem aus diese Ablösung erfolgt, kann mit dem Urmundgebiete (doch nicht direkt mit dem Urmunde selbst) verglichen

werden. Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht der Umstand, daß sich auf dieser Primitivplatte eine Grube — Primitiv- oder Urmundgrube — ausbildet (Abb. 73), die zu einem nach vorne zu immer länger werdenden Säckchen (Abb. 74, Es) auswächst, welches sich zwischen das Ektoderm und das durch Ablösung von Zellen vom hinteren Keimscheibenrande aus entstandene Entoderm einschleibt (Abb. 74, s. Ent). Entsprechend der Art und dem Orte seiner Entstehung kann dieses Säckchen mit einem Urdarm verglichen und als Urdarm- oder als Entoderm-säckchen bezeichnet werden, da die Wandung eines Urdarmes nur von Entoderm gebildet sein kann. Die auf der Primitivplatte befindliche Öffnung dieses Säckchens — die Primitivgrube — entspricht dem Urmunde dieses Urdarmes. Sie ist spaltförmig und wird von einer vorderen (dorsalen) und hinteren (ventralen) Lippe umsäumt, von welchen die vordere unverkennbar einer Urmundlippe ähnelt.

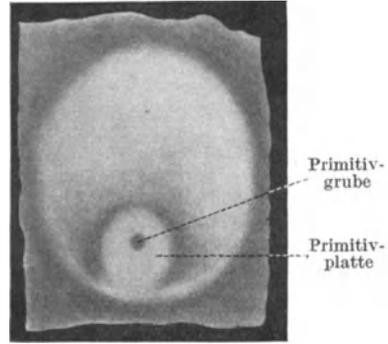


Abb. 73. Embryonalschild mit Primitivplatte und Primitivgrube von *Lacerta muralis*. Nach WILL.

Bei dieser Auffassung wären daher bei den Reptilien genetisch zwei Arten von Entoderm zu unterscheiden. Das durch Einstülpung von der Primitivgrube und das durch Zellablösung vom hinteren Rande der Primitivplatte aus entstehende Entoderm. Das Zellmaterial des Urdarmsäckchens kann, weil es auf die der Archigastrula entsprechende, also ursprüngliche Weise, durch Einstülpung, entsteht und weil es, wie wir sehen

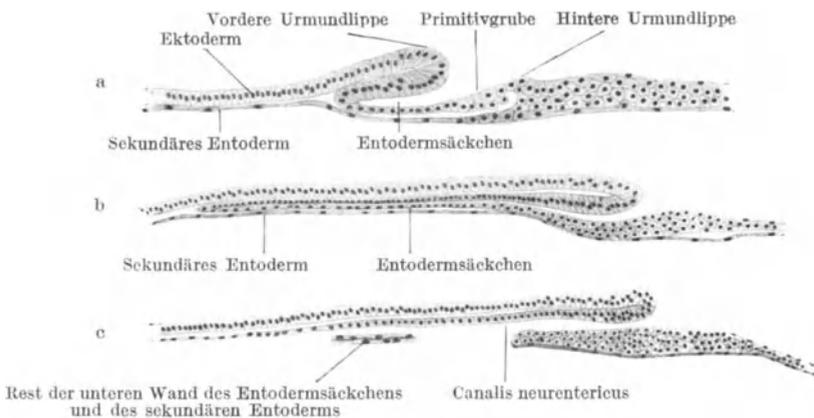


Abb. 74. Mediane Längsschnitte durch drei verschieden alte Embryonen vom Gecko (*Platydictylus maur.*), a im Stadium der Bildung des Entoderm-säckchens; b mit fertig gebildetem Entoderm-säckchen; c im Stadium des Durchbruches des Säckchens. Nach WILL.

werden, jene Gebilde liefert, welche bei der Archigastrula vom primären Entoderm entstehen, als primäres Entoderm oder als Ento-Mesoderm bezeichnet werden. Ihm wäre das durch Zellablösung entstehende und seinen späteren Leistungen nach dem sekundären Entoderm des Amphioxus entsprechende Entoderm als sekundäres, oder kurzweg als Entoderm gegenüberzustellen.

Diese Bezeichnung steht mit jener beim Amphioxus im Einklange, denn bei der Gastrula des Amphioxus wird das Entoderm nach Abgliederung der Chorda und der Mesodermfalten als sekundäres Entoderm bezeichnet. Es liefert das Epithel des bleibenden Darmes und

seiner Drüsen. Diesem sekundären Entoderm entspricht potentiell das hier gleichfalls als sekundäres bezeichnete Entoderm der Reptilien, Vögel und Säugetiere. Dagegen besteht zwischen dem als primär bezeichneten Entoderm des Amphioxus und jenem der Sauropsiden und Säugetiere ein Unterschied. Das primäre Entoderm des Amphioxus ist das Entoderm des Urdarmes vor Abgliederung der Chorda und der Mesodermfalten; das primäre Entoderm der Sauropsiden und Säugetiere ist dagegen jenes Entoderm, welches die Chorda, das Mesoderm und vielleicht auch einen — sehr kleinen — Teil der medianen dorsalen Darmwand liefert und welches gesondert vom sekundären Entoderm entsteht. Es entspricht also potentiell nur einem Teile des primären Entoderms der Archigastrula (nämlich der dorsalen Wand des Urdarmes), entsteht aber in prinzipiell gleicher Weise wie dieses. — Das sekundäre Entoderm wird, da es das Epithel des Darmes liefert, auch als Enteroderm bezeichnet. Auch der Name Deuteroentoderm (*δεύτερος* der zweite, also = sekundäres Entoderm) wird verwendet; ferner die Namen: Dotterblatt, Lecithophor, Paraderm und cänogenetisches Entoderm. Durch die zuletzt angeführte Bezeichnung soll die nicht unbegründete Annahme zum Ausdrucke gebracht werden, daß diese Art der Entodermbildung durch die besonderen Verhältnisse des Eies — Größe und Dotterreichtum — also durch cänogenetische Umstände verursacht wurde. Denn bei derartigen Eiern ist eine Archigastrula schon aus mechanischen Gründen unmöglich.

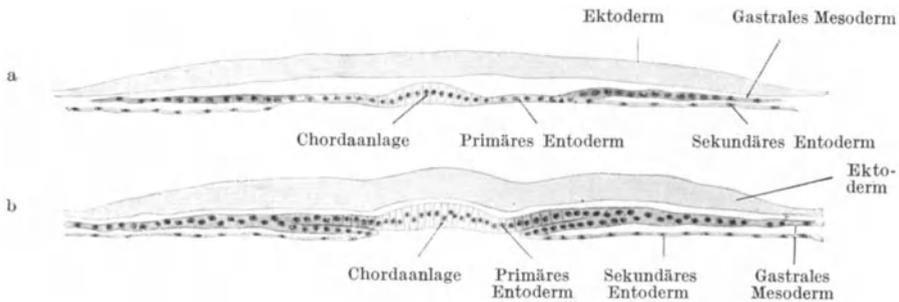


Abb. 75. Querschnitte durch den vorderen Urdarmbezirk zweier verschieden alter Embryonen vom Gecko. Nach WILL.

Mit dieser Auffassungsweise stehen die nun folgenden Entwicklungsvorgänge in Übereinstimmung. Die untere Wand des Entodermsäckchens legt sich nämlich an das unter ihr gelegene sekundäre Entoderm an und verwächst mit ihm (Abb. 74b). In der durch diese Verwachsung entstandenen Epithellamelle treten Lücken auf (Abb. 74c), welche diese Lamelle schließlich zum Schwunde bringen, so daß sich dann der Hohlraum des Entodermsäckchens in den unter ihm und über dem Dotter befindlichen der Furchungshöhle entsprechenden Raum — den subgerminalen Raum — öffnet. Die erhalten bleibende dorsale Wand des Entodermsäckchens, welche vorne mit dem sekundären Entoderm verwächst, entspricht, wenn das Entodermsäckchen einen Urdarm darstellt, der dorsalen Urdarmwand und sie muß daher — wenn diese Auffassungsart richtig ist — den gleichen Entwicklungsgang wie die dorsale Urdarmwand einschlagen. Dies ist nun auch in der Tat der Fall (Abb. 75a): Aus den in der Mitte dieser dorsalen Wand befindlichen Zellen entsteht die Chorda dorsalis, aus den seitlichen Abschnitten eine solide Zellmasse, welche zwischen Ekto- und Entoderm vorwuchert, später segmentiert wird und eine Höhlung erhält — das gastrale Mesoderm. Diese Zellmasse setzt sich nach rückwärts bis zur Primitivplatte fort, ist aber hier nicht segmentiert. Dieser hintere Abschnitt der Zellmasse stellt das peristomale Mesoderm dar — er liegt ja in dem dem Urmunde entsprechenden Keimbezirke. Unter dem sich vom primären Entoderm abgliedernden Mesoderm und der Chorda wuchert dann von beiden Seiten gegen die Mitte zu das sekundäre Entoderm vor (Abb. 75b) und schließt so den subgerminalen Raum dorsalwärts ab. Dieses sekundäre Entoderm liefert später im embryonalen Körper das Epithel des Darmes und seiner Drüsen.

Das sekundäre Entoderm ist an seiner Verwachungsstelle mit dem vorderen Rande des Urdarmsäckchens (bzw. des Kopffortsatzes der Vögel und Säugetiere) verdickt. Diese Verdickung wird als Entodermknötchen, Ergänzungs- oder Protochordalplatte oder als interepitheliale Zellmasse bezeichnet. Auch sie soll ein Wachstumszentrum darstellen. Doch ist ihre Deutung — ob Ento- oder Mesoderm — strittig.

Bei der Epigastrula der Reptilien wird demnach wie bei einem holoblastischen Ei auch ein Urdarm durch Einstülpung gebildet. Da es sich aber um ein meroblastisches Ei handelt, liegt dieser Urdarm nicht wie der eines holoblastischen Eies in einer Keimblasenhöhle, sondern zwischen zwei Epithellagen, zwischen dem Ekto- und dem bereits früher entstandenen sekundären Entoderm. Blicke dieser Urdarm erhalten, so wären zwei verschiedene Arten von Entoderm vorhanden, und das Mesoderm müßte sich zum Teile zwischen ihnen ausbreiten. Von der Grundform der Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren würde sich dann diese Art der Gastrulation und Cölomation wesentlich unterscheiden. Indem jedoch die teilweise Rückbildung des Entodernsäckchens und seine Verwachsung mit dem sekundären Entoderm in der geschilderten Weise erfolgt, werden Verhältnisse geschaffen, welche für die Cölomation günstiger sind und welche denen der Grundform der Wirbeltier-Cölomation entsprechen. Es kommt hierbei, wie sich im vorangegangenen stets gezeigt hat, vor allem darauf an, daß von einer Urmundlippe, und zwar von der dorsalen, eine Epithellamelle gebildet wird, welche sich in das Innere des Keimes einstülpt und dort die dorsale Darmwand darstellt. Von ihr aus erfolgt dann die Entwicklung der Chorda und des gastralen Mesoderms.

Von besonderem Belange für diese Auffassungsart sind die Entwicklungsvorgänge bei den Gymnophionen. Am hinteren Rande der Keimscheibe

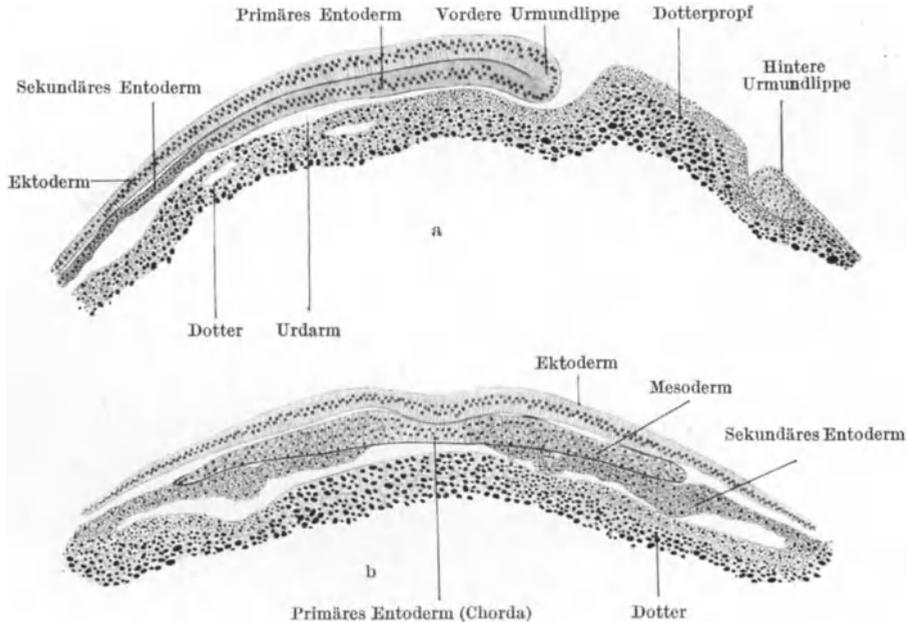


Abb. 76. Medianer Längsschnitt (a) und Querschnitt (b) durch Embryonen von *Hypogeophis alternans*. Nach BRAUER.

tritt hier eine Rinne auf, von deren oberer (vorderer) Umwallung aus eine Epithellamelle in das Innere des Keimes nach vorne wächst, wo sie sich mit einer Zellplatte vereinigt, welche durch Zellablösung vom hinteren Keimscheibenrande

aus entstanden ist (Abb. 76a). Die Rinne entspricht einem Urmunde, ihr oberer Umwallungsrand der dorsalen Urmundlippe, die eingestülpte Epithellamelle der dorsalen Wand des Entodermsäckchens der Reptilien, die durch Ablösung und Aneinanderfügung entstandene Zellplatte dem sekundären Entoderm. Für die Richtigkeit dieser Deutung der eingestülpten Epithellamelle — und damit aller übrigen Bildungen — spricht der Umstand, daß aus der Mitte dieser Lamelle die Chorda, aus ihren Seitenteilen das Mesoderm entsteht (Abb. 76b). Bei den Gymnophionen wird also von vornherein nur jener Teil des Entodermsäckchens der Reptilien gebildet, welcher nicht — wie die ventrale Wand dieses Säckchens — zum Untergange, sondern zur Bildung der Chorda und des Mesoderms bestimmt ist.

Nach einer anderen Auffassung soll das Urdarmsäckchen der Reptilien — und das ihm entsprechende Gebilde bei den Vögeln und Säugetieren, nämlich der Kopffortsatz — nicht entodermaler Natur sein, sondern ein Mesodermisäckchen darstellen. Chorda und gastrales Mesoderm wären also zwar eine Zeitlang im sekundären Entoderm eingeschaltet, wären aber selbst von vornherein mesodermaler Natur. Aus dieser Auffassung ergibt sich jedoch ein Gegensatz zwischen der Entstehungsquelle und damit zwischen der Art der Chorda und des Mesoderms bei den Amnioten einerseits und den übrigen Wirbeltieren andererseits, bei welchen die Chorda und das gastrale Mesoderm von der dorsalen Urdarmwand aus, also auf entodermaler Grundlage, entstehen.

#### b) Vögel.

Das meroblastische Ei der Vögel besitzt am Ende der Furchung eine dem Dotter (Gelbei) aufruhende, aus mehreren Zellagen bestehende Keimscheibe (Abb. 77). Unter ihrer Mitte befindet sich eine kleine Höhle, die Keimhöhle oder subgerminale Höhle. In dem unter der Keimscheibe befindlichen Dotter liegen einzelne Kerne verstreut. Da Zellgrenzen nicht wahrnehmbar sind faßt man diese Kerne als zu einem Syncytium gehörig auf und unterscheidet ein unterhalb der Mitte der Keimscheibe befindliches zentrales und ein unter dem Keimscheibenrande liegendes peripheres Dottersyncytium. Der Keimscheibenrand wird, da er aus einer mehrschichtigen Zellage besteht, also verdickt ist, als Randwulst oder Keimwulst bezeichnet. Er ist in seinem dem späteren hinteren Körperende des Embryo entsprechenden Abschnitte dicker als im vorderen. Der Dotter springt am Rande der Area pellucida als Dotterwall vor (Abb. 86).

Unter den festgefühten Zellen der Keimscheibe tritt hierauf eine zweite, zunächst locker gefügte Zellschicht auf, welche offenbar durch Ablösung von den tiefen Zellagen des Blastoderms entstanden ist. Sie stellt das innere (untere) Keimblatt dar, während die übrigen Zellen des Keimes das äußere Keimblatt bilden. Dieses innere Keimblatt tritt zuerst am hinteren Rande der Keim-

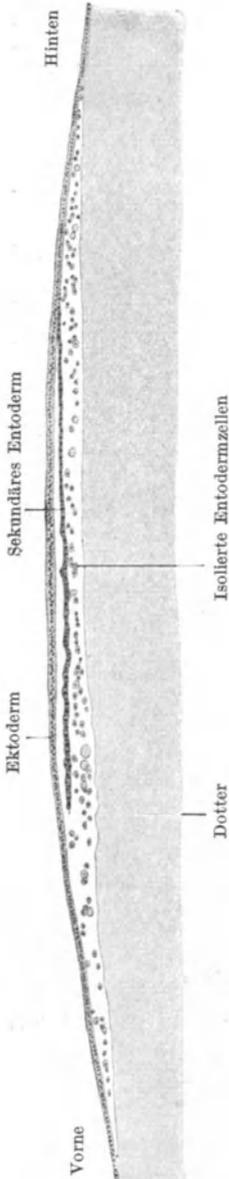


Abb. 77. Längsschnitt durch die Keimscheibe eines einige Stunden bebrüteten Hühnerreies. Nach O. HERTWIG.

scheibe in Form eines aus platten Zellen bestehenden dünnen Häutchens auf und hängt hier mit dem Randwulste zusammen, während es nach vorne und nach den Seiten zu einen freien Rand besitzt. Zwar treten in manchen Fällen in jenem Abschnitte der Keimscheibe, in welchem das innere Keimblatt mit dem Randwulste zusammenhängt, sichelförmige Vertiefungen — „Sichelrinnen“ — auf, doch ist dies noch kein Beweis dafür, daß das innere Keimblatt von diesen Stellen aus durch Einstülpung entsteht. Es handelt sich wohl nur um eine Ablösung von Zellen am hinteren Keimscheibenrande mit nachträglicher Zusammenfügung dieser Zellen zu einer Epithellamelle — also um denselben Vorgang wie bei den Reptilien. Ebenso wie bei diesen kann also auch dieses innere Keimblatt der Vögel als sekundäres Entoderm aufgefaßt werden. Die Stelle, von welcher aus es entsteht, entspricht der Primitivplatte der Reptilien, wie sich dies auch aus der weiteren Entwicklung ergibt.

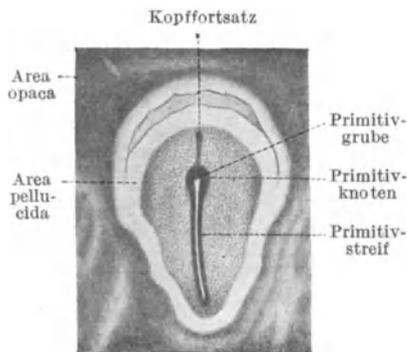


Abb. 78. Keimscheibe eines etwa 16 Stunden bebrüteten Hühnereies. 24fache Vergrößerung.

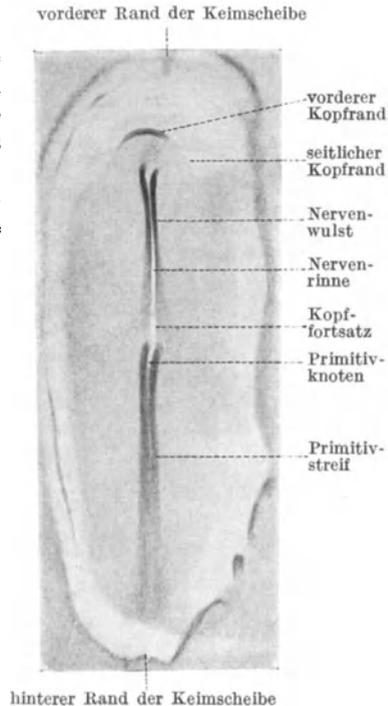


Abb. 79. Keimscheibe eines etwa 18 Stunden bebrüteten Hühnereies. 20fache Vergrößerung.

Indem sich hierauf die Keimscheibe durch Zellvermehrung vergrößert, nimmt sie die Form eines vorne breiteren Ovals an (Abb. 78). Der unter ihr befindliche Dotter wird verflüssigt, so daß dieser Teil des Eies heller erscheint als der übrige. Man nennt ihn daher den hellen Fruchthof, Area pellucida, zum Unterschiede von dem ihn umgebenden dunklen Fruchthof, Area opaca oder Area vitellina, Dotterhof. Bei der weiteren Entwicklung vergrößert sich die Area pellucida auf Kosten der Area opaca. Hierbei tritt in der Mittellinie des hinteren, schmäleren Abschnittes der Keimscheibe ein dunkler Streif auf, welcher die erste Anlage des embryonalen Körpers darstellt. Er wird als Primitivstreif bezeichnet (Abb. 78). Während er sich gleichzeitig mit der sich allseits vergrößernden Keimscheibe verlängert, tritt in ihm selbst eine feine Furche auf, die Primitivrinne. Ihre beiden Wände sind die Primitivwülste oder Primitivfalten. Das vordere Ende des Primitivstreifs verdickt sich zum Primitivknoten, Knoten des Primitivstreifs oder HENSENSchen Knoten (Abb. 78). In ihm kann sich die Primitivrinne verbreitern, um auf diese Weise die Primitivgrube zu bilden. Doch sind Knoten und Grube — besonders die letztere — bei den verschiedenen

Vogelarten verschieden gut ausgebildet und beim Huhn z. B. gewöhnlich nur angedeutet (Abb. 79–82). Diese Entwicklungsvorgänge spielen sich beim Huhne

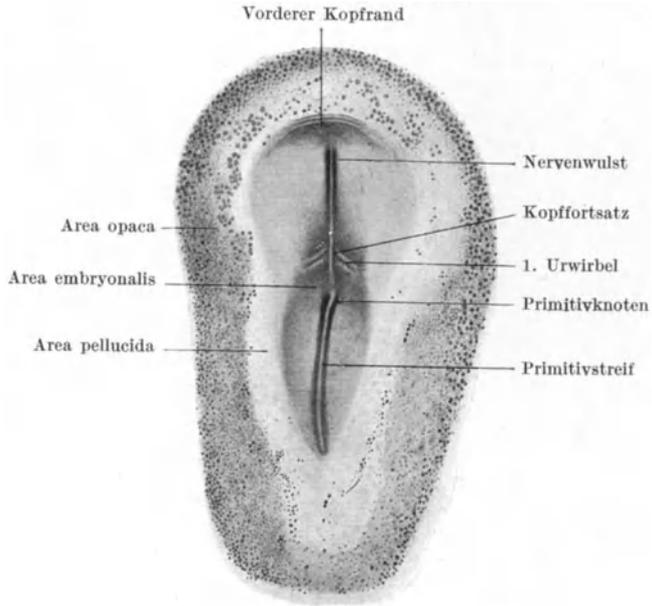


Abb. 80. Keimscheibe eines etwa 20 Stunden bebrüteten Enteneies. 20 fache Vergrößerung.

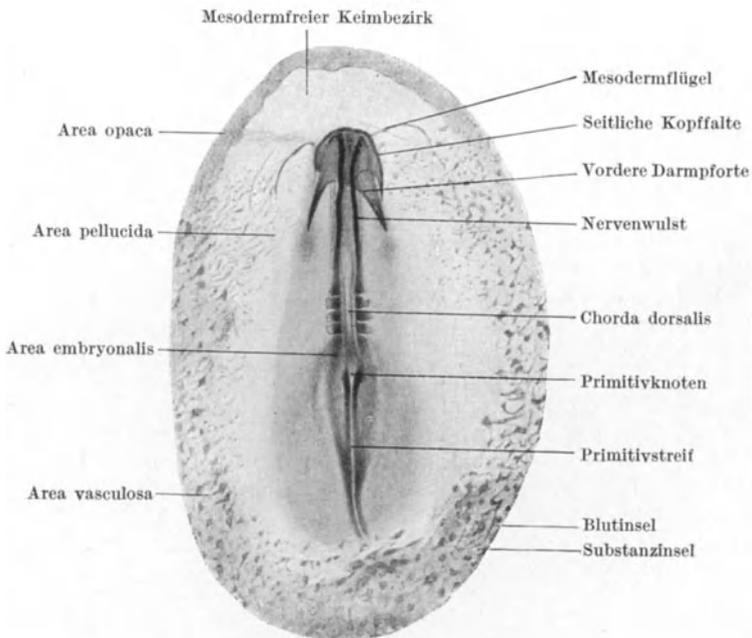


Abb. 81. Keimscheibe eines etwa 23 Stunden bebrüteten Hühnereies. 18 fache Vergrößerung.

im Laufe des ersten Tages der Bebrütung ab. Noch zu Ende dieses Tages erscheint vor dem Primitivknoten, als scheinbare Verlängerung des Primitiv-

streifens nach vorne, ein trüber Streifen, der als Kopffortsatz bezeichnet wird (Abb. 78). Er wächst in den vorderen Abschnitt des hellen Fruchthofes hinein, liegt in dessen Mitte und kann an seinem vorderen Ende verdickt sein. In der Mitte des vor dem Kopffortsatze gelegenen Abschnittes des hellen Fruchthofes sowie über dem Kopffortsatze selbst verdickt sich das äußere Keimblatt zu einer caudalwärts wachsenden Platte, welche die Anlage des Gehirnes und des Rückenmarkes darstellt und daher als Nerven-, Neural- oder Medullarplatte bezeichnet wird. Durch Erhebung ihrer seitlichen Abschnitte entsteht

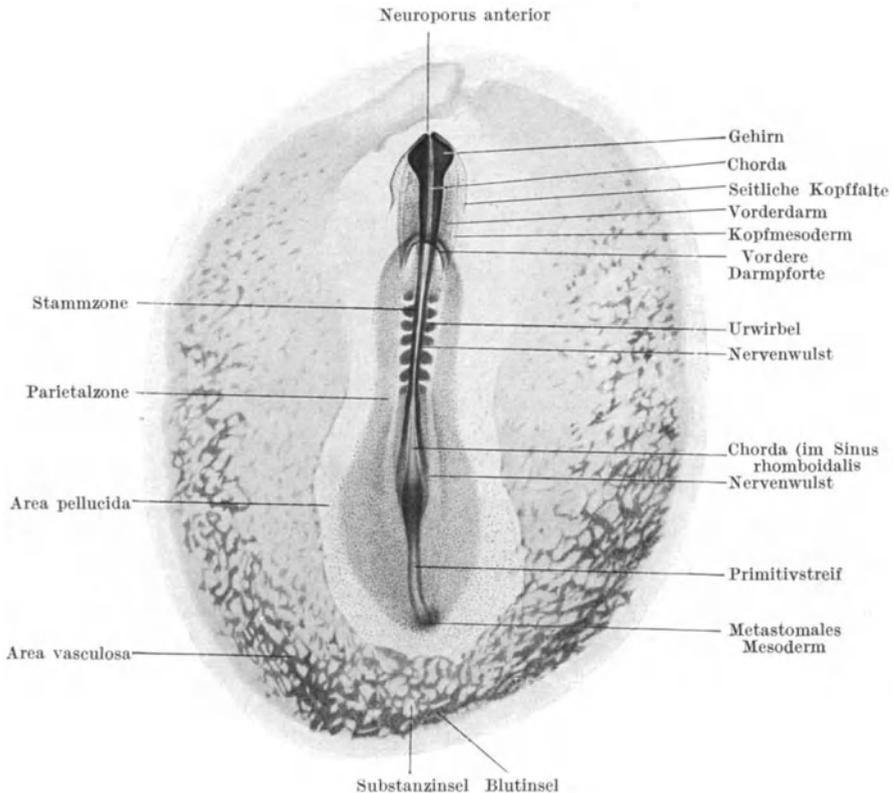


Abb. 82. Keimscheibe eines etwa 25 Stunden bebrüteten Hühnereies. 14fache Vergrößerung.

in der Mitte dieser Platte eine Rinne, die Rücken-, Neural- oder Medullarrinne (Abb. 79), deren Seitenwände Rücken-, Neural- oder Medullarwülste oder Medullarfalten heißen (Abb. 79–82). Die Rückenrinne reicht bis an den Kopffortsatz heran, liegt jedoch nicht in der Verlängerung der Primitivrinne, sondern ein wenig seitlich davon. Die Medullarwülste verlängern sich in caudaler Richtung, umwachsen also allmählich den Kopffortsatz und den sich gleichzeitig verkürzenden Primitivstreifen. Alle diese in der Mitte des hellen Fruchthofes auftretenden Gebilde stellen zusammen den jungen Embryo, die sog. Embryonalanlage, die Area embryonalis dar.

Die Bedeutung dieser an der Keimscheibe äußerlich wahrnehmbaren Bildungen erhellt aus dem Studium von Durchschnitten.

An einem den Primitivstreif treffenden Querschnitte durch die Keimscheibe eines etwa 22 Stunden bebrüteten Hühnereies erkennt man (Abb. 83), daß das

äußere Keimblatt zu beiden Seiten der Primitivrinne durch Zellvermehrung verdickt ist und so die beiden Primitivwülste bildet. Am Grunde der Primitivrinne hängt das Ektoderm mit einer in reger Vermehrung (Karyokinesen!) begriffenen Zellmasse zusammen, welche sich nach beiden Seiten von der Primitivrinne unter dem äußeren Keimblatte ausbreitet. Nur am Grunde der

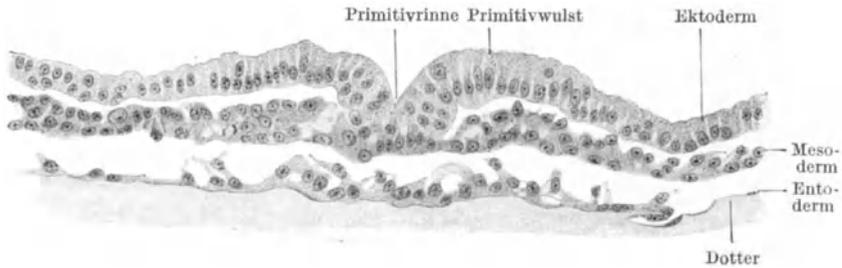


Abb. 83. Querschnitt durch den Primitivstreif des Hühnerembryo der Abb. 78. 200fache Vergrößerung.

Primitivrinne, nicht seitlich von ihr, steht diese Zellmasse mit dem äußeren Keimblatte in Verbindung. Unter ihr, jedoch nirgends mit ihr in Verbindung, befindet sich eine unmittelbar dem Dotter aufliegende einschichtige Lage platter Zellen, das (sekundäre) innere Keimblatt. Die vom Grunde der Primitivrinne aus seitlich vorwuchernde Zellmasse stellt demnach, da sie zwischen dem äußeren und dem inneren Keimblatte liegt, das mittlere Keimblatt dar.

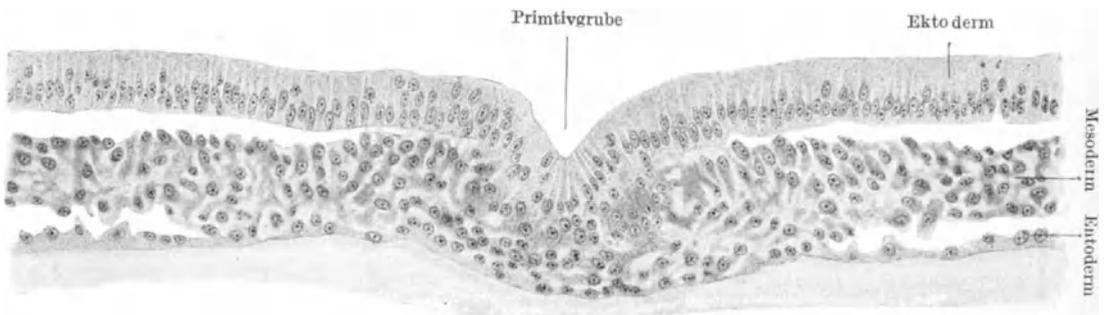


Abb. 84. Querschnitt durch den Primitivknoten des Embryo der Abb. 82. 266fache Vergrößerung.

Geht der Querschnitt durch den Primitivknoten hindurch (Abb. 84), so erkennt man, daß die Seitenwände der Primitivgrube, wie die Primitivwülste, deren Fortsetzung ja diese Seitenwände darstellen, durch eine Verdickung des äußeren Keimblattes gebildet werden. Vom Grunde der Primitivgrube geht dieselbe Zellmasse aus, welche auch von der Primitivrinne ausging, also das Mesoderm. Dieses Mesoderm hängt jedoch in der Mitte des Knotens, im Bereiche der Primitivgrube, nicht bloß mit dem Ekto-, sondern auch mit dem Entoderm zusammen, so daß also im Primitivknoten alle drei Keimblätter ineinander übergehen.

Ursprünglich, allerdings nur während eines kurzen Zeitraumes, hängt der Primitivknoten nicht mit dem Entoderm zusammen, sondern verwächst erst später mit ihm.

Wird der Querschnitt weiter vorne, durch den Kopffortsatz, hindurchgeführt (Abb. 85), so findet man, daß dem Kopffortsatze eine frei unter dem Ektoderm liegende Zellmasse entspricht, von welcher das Mesoderm in seitlicher

Richtung abgeht. Die den Kopffortsatz darstellende Zellmasse ist mit dem Entoderm verwachsen, so daß daher in diesem Teile der Keimscheibe im Bereiche eines schmalen medianen Streifens das Mesoderm durch Vermittlung des Kopffortsatzes mit dem inneren Keimblatte zusammenhängt. Dies ist auch im Bereiche des vordersten Endes des Primitivstreifens der Fall, das zunächst frei ist, später aber mit dem Entoderm verwächst.

Querschnitte durch das vor dem Kopffortsatze gelegene Gebiet etwas älterer Keimscheiben zeigen, daß das Mesoderm auch in dieses Gebiet vordringen ist. Da hier aber der Kopffortsatz fehlt, finden sich in der Mitte der Keimscheibe zwischen Ekto- und Entoderm keine Zellen vor. Seitlich von diesem mittleren zellfreien Abschnitte aber breitet sich das Mesoderm flügelartig — Mesodermflügel, Mesodermhörner — nach vorne zwischen den

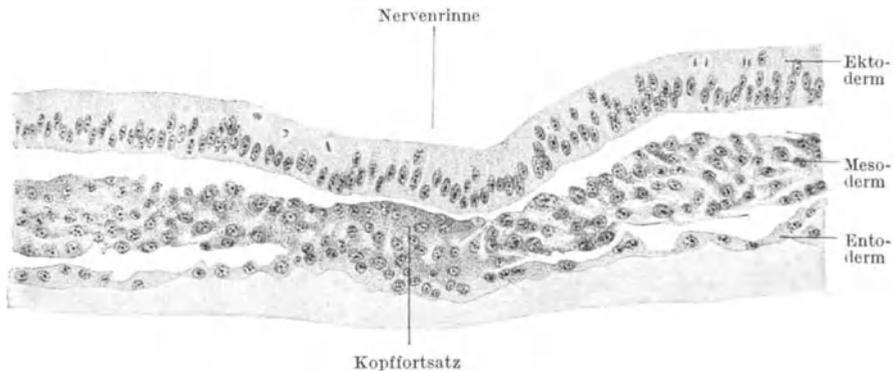


Abb. 85. Querschnitt durch den Kopffortsatz des Embryo der Abb. 82. 292fache Vergrößerung.

beiden Grenzblättern (dem Ekto- und Entoderm) aus (Abb. 81, 95a). Zwischen Ekto- und Entoderm befindet sich also in diesem vordersten Keimabschnitte in der Mittellinie ein mesodermfreier Bezirk, in welchem sich später die Mundbucht ausbildet (Abb. 81). Das Ekto- und Entoderm erhebt sich hier zu einer den Kopf des Embryo umhüllenden Falte, der vorderen Amnionfalte, welche im Gegensatze zu den anderen Amnionfalten, zunächst mesodermfrei ist und als Proamnion bezeichnet wird. Später wuchert das Mesoderm auch in diesen mittleren Abschnitt des vordersten Keimbezirkes und in das Proamnion ein, wobei sich das Entoderm wieder aus der vorderen Amnionfalte zurückzieht.

Im Gegensatze hierzu wuchert das Mesoderm in dem hinter dem Primitivstreif gelegenen Gebiete überall hin, also nicht bloß gegen die Seitenteile, sondern auch in der Mitte des Keimes vor (Abb. 86). Es hängt jedoch in diesem Gebiete weder mit dem äußeren, noch mit dem inneren Keimblatte zusammen.

Das jederseits vom Kopffortsatze gelegene Mesoderm weist sehr bald eine regelmäßige Gliederung in Ursegmente auf, während das im Bereiche des Primitivstreifens befindliche Mesoderm zunächst unsegmentiert ist. Mit dem Wachstum des Keimes verlängert sich die Medullarplatte caudalwärts in das Gebiet des Primitivstreifens. Dieser verkürzt sich immer mehr und mehr in caudaler Richtung und gleichzeitig damit wird das in dem früheren Primitivstreifengebiete befindliche Mesoderm segmentiert (Abb. 80—82 u. 95a).

Nach dem Oberflächenbilde der Vogelkeimscheibe zu urteilen, scheinen bei ihr Verhältnisse zu bestehen, welche sich mit denen einer typischen Gastrula nicht in Einklang bringen lassen. Beachtet man aber die zwischen dem Mesoderm

und den beiden anderen Keimblättern bestehenden, aus den Schnittbildern ermittelbaren Beziehungen, so kann man, wie aus dem Vorangegangenen hervorgeht, eine Übereinstimmung zwischen dem Vogelkeime und einer typischen

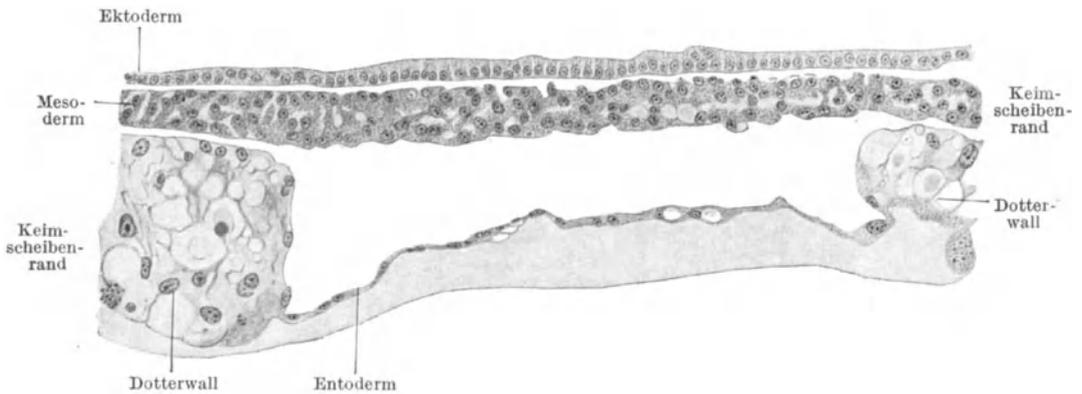


Abb. 86. Querschnitt hinter dem Primitivstreif des Embryo der Abb. 82. 263fache Vergrößerung.

Gastrula unschwer feststellen. Denn wie bei dieser läßt sich auch bei der Vogelkeimscheibe ein Gebiet nachweisen, in welchem das Mesoderm segmentiert ist und mit dem Entoderm zusammenhängt, also das Gebiet des gastralen Mesoderms. Es ist dies das Gebiet des Kopffortsatzes. Im Bereiche des Urmundes einer

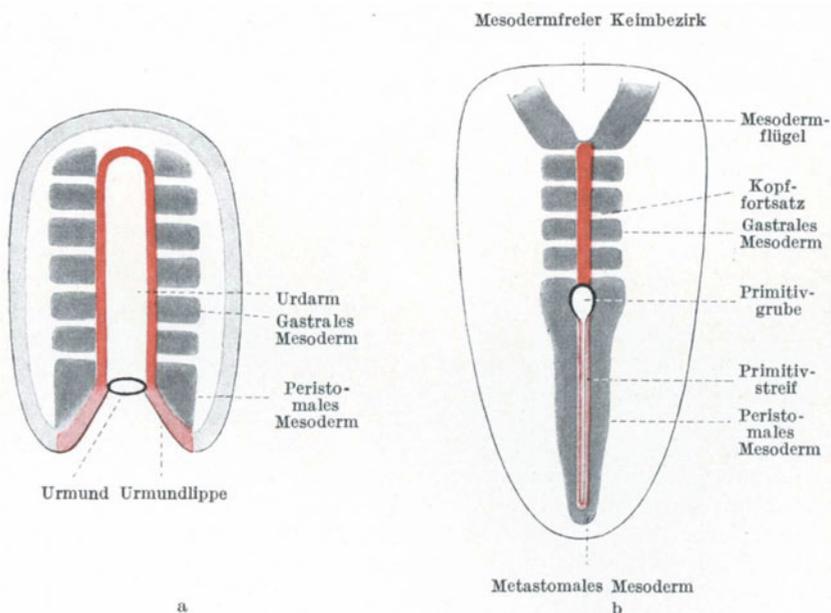


Abb. 87. Schema der Gastrulation bei Amphioxus (a) und bei den Vögeln (b). Die einander entsprechenden Teile sind gleich gefärbt.

typischen Gastrula hängt das — hier zunächst unsegmentierte — Mesoderm mit den beiden anderen Keimblättern zusammen — wie bei der Vogelkeimscheibe in der Gegend des Primitivknotts. Dieses unsegmentierte peristomale Mesoderm der Gastrula kann, wenn man es sich, wie in der schematischen Abb. 87 a,

auf die in die Länge gezogenen Urmundlippen fortsetzen läßt, nur noch mit dem Ektoderm zusammenhängen — ein Verhalten, das die Vogelkeimscheibe im Bereiche des Primitivstreifs tatsächlich aufweist. Die im Bereiche des Urmundes und der Urmundlippen einer typischen Gastrula bestehenden Verhältnisse lassen sich ohne weiteres auf die Vogelkeimscheibe übertragen, wenn man sich den Urmund in die Länge gezogen, daher als eine lange, enge Rinne vorstellt (Abb. 87 b). Das vordere Ende dieses in die Länge gezogenen Urmundes wird dann durch die Primitivgrube, der Rest durch die Primitivrinne dargestellt. Der dorsalen oder vorderen Urmundlippe entspricht dann der vordere Rand der Primitivgrube oder die vordere Abteilung des Primitivknotens, der ventralen oder hinteren Urmundlippe die hintere Begrenzung der Primitivrinne. Den seitlichen Urmundlippen entsprechen die Seitenwände dieser Rinne, also die Primitivwülste. Dem vom Urmunde ausgehenden Urdarme einer Gastrula — zumindest dessen dorsaler Wand — muß dann das von der Primitivgrube ausgehende Gebilde — der Kopffortsatz — entsprechen. Ist diese Auffassung richtig, so muß aus diesem Fortsatze, wie aus der dorsalen Urdarmwand einer Gastrula, in der Mitte die Chorda dorsalis, aus den Seitenteilen das segmentierte gastrale Mesoderm hervorgehen. In der Tat entsteht auch die Chorda aus den mittleren Zellen des Kopffortsatzes — weshalb er auch als Chordastrang bezeichnet wurde —, während aus seinen seitlichen Abschnitten das gastrale Mesoderm hervorsproßt (Abb. 85).

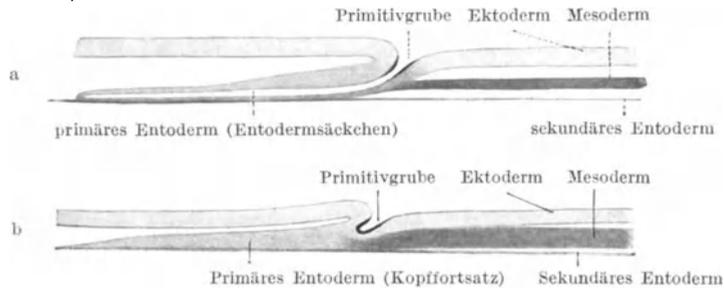


Abb. 88. Schematische Längsschnitte durch die Reptilien- (a) und Vogel- (b) Gastrula.

Bei Cölenteraten kommen Entwicklungsstadien vor, welche der Gesamtform dieses Schemas gleichen. Man bezeichnet bei ihnen den Raum zwischen den langen Urmundlippen als Stomodaeum, die Grenze zwischen Stomodaeum und Urdarm als Urmund, die ganze Larve als Stomodaeula.

Wie bei den Reptilien bildet sich demnach auch bei den Vögeln zunächst, wie früher (S. 108) erörtert wurde, von einer der Primitivplatte der Reptilien entsprechenden Stelle des hinteren Keimscheibenrandes aus, durch Zellablösung, das sekundäre Entoderm. Dann aber entsteht im Bereiche dieses der Primitivplatte entsprechenden Keimbezirkes nicht — wie bei den Reptilien — eine dem Urmunde entsprechende Grube, von welcher aus sich das primäre Entoderm in Form eines Säckchens bildet (Abb. 88a), sondern es tritt eine langgestreckte Furche — die Primitivrinne — auf, von deren vorderem verbreiterten Ende — Primitivgrube — statt eines Säckchens ein solider Zellstrang — der Kopffortsatz ausgeht, der hier also das primäre Entoderm darstellt (Abb. 88b). Er verwächst, wie die ventrale Wand des Entodermsäckchens der Reptilien, mit dem sekundären Entoderm. Die ventrale Wand des Entodermsäckchens der Reptilien samt dem mit ihr verwachsenen Abschnitte des sekundären Entoderms geht zugrunde und die erhalten bleibende dorsale Wand des Säckchens übernimmt die ihr als Analogon der dorsalen Urdarmwand einer Gastrula

zukommende Rolle der Chorda- und Mesodermbildung. Der Kopffortsatz der Vögel entspricht dem Entodermsäckchen der Reptilien, also vor allem dessen dorsaler Wand und er liefert daher auch die Chorda und das gastrale Mesoderm.

Bei manchen Reptilien (*Lacerta*) stellt der vordere Teil des Entodermsäckchens eine solide Zellmasse dar, entspricht also auch formal einem Kopffortsatze. Auch von ihm aus bildet sich, wie von der dorsalen Wand des hinter ihm befindlichen Teiles des Entodermsäckchens, in der Mitte die Chorda, an den Seiten durch solide Zellwucherung gastrales Mesoderm aus.

Eventuell erhalten bleibende Reste des Kopffortsatzes der Vögel und Säugetiere (wie auch des Entodermsäckchens der Reptilien) verschmelzen mit dem sekundären Entoderm und könnten dann — falls sie erhalten bleiben — einen, allerdings nur sehr kleinen Teil des Epithels der Mitte der dorsalen Darmwand bilden.

Auf Grund dieser Übereinstimmung der Entwicklungsvorgänge bei den Vögeln mit jenen bei den Reptilien und bei der Archigastrula kann man daher den Primitivstreif auch als Urmundleiste oder Urmundstreif, die Primitivrinne als Urmundrinne, die Primitivwülste als seitliche Urmundlippen, den Primitivknoten als Urmundknoten, die vordere Umrandung der Primitivgrube als vordere (dorsale) Urmundlippe und den Kopffortsatz als Urdarmstrang bezeichnen. Das mit dem Kopffortsatze zusammenhängende Mesoderm ist das gastrale, das vom Primitivstreif aus entstehende das peristomale. Auch von dem hinteren, zumeist verbreiterten Ende des Primitivstreifs wird, wie von der ihm entsprechenden ventralen oder hinteren Urmundlippe einer Gastrula, Mesoderm gebildet, welches in das hinter dem Primitivstreif befindliche Gebiet des Keimes vorwuchert und daher als metastomales Mesoderm (*meta* hinter) oder — da es sich nicht bloß an den beiden Seiten, also paarig, sondern auch in der Mitte vorfindet — als unpaares Mesoderm bezeichnet wird (Abb. 82, 86, 87b).

### c) Säugetiere.

Die an der Oberfläche der Säugetierkeime wahrnehmbaren Veränderungen stimmen mit denen an der Vogelkeimscheibe im wesentlichen überein. Dadurch, daß sich die Zellen vermehren, vergrößert sich die Oberfläche des Embryoblasten. Die in der Mittelzone dieser Oberfläche befindlichen Zellen werden höher als die im Randabschnitte gelegenen und bilden in ihrer Gesamtheit eine rundliche Scheibe — Keimscheibe, Fruchthof, Embryonalfleck, *Area germinativa*. Diese Scheibe vergrößert sich und nimmt dabei die Form eines vorne breiteren Ovals an — Embryonalschild, Schild, *Area embryonalis* (Abb. 89a). In der Mitte seines hinteren Randes kann sich eine kleine Einkerbung — die Randkerbe — ausbilden (Abb. 89a). In dem verschmälerten hinteren Abschnitte des Embryonalschildes bildet sich hierauf, wie beim Vogelkeime, in der Mitte ein Primitivstreif aus, welcher vorne mit einer Anschwellung, dem Primitivknoten endet (Abb. 89b, 90). Das hintere Ende des Primitivstreifs kann, wie übrigens auch bei den Vögeln, verbreitert und verdickt sein und bildet dann den Endwulst oder Caudalknoten (Abb. 90a). Die im Primitivstreif befindliche Primitivrinne kann sich an ihrem vorderen Ende, im Primitivknoten, zu einer kleinen Grube ausweiten — Primitivgrube (Abb. 90b, c). Doch fehlt diese bei manchen Säugetieren und der Primitivknoten ist dann solide. Vom Primitivknoten wächst hierauf ein Kopffortsatz aus (Abb. 90b, c) und das Ektoderm vor und seitlich von ihm bildet sich, wie bei den Keimen der übrigen bereits besprochenen Wirbeltierklassen, durch Erhöhung und Vermehrung seiner Zellen zur Anlage des zentralen Nervensystems aus, welche durch die beiden die Nerven-, Rücken-, Neural- oder Medullarrinne zwischen sich fassenden Nerven-, Neural-, Medullarwülste oder Medullarfalten gegeben ist (Abb. 91).

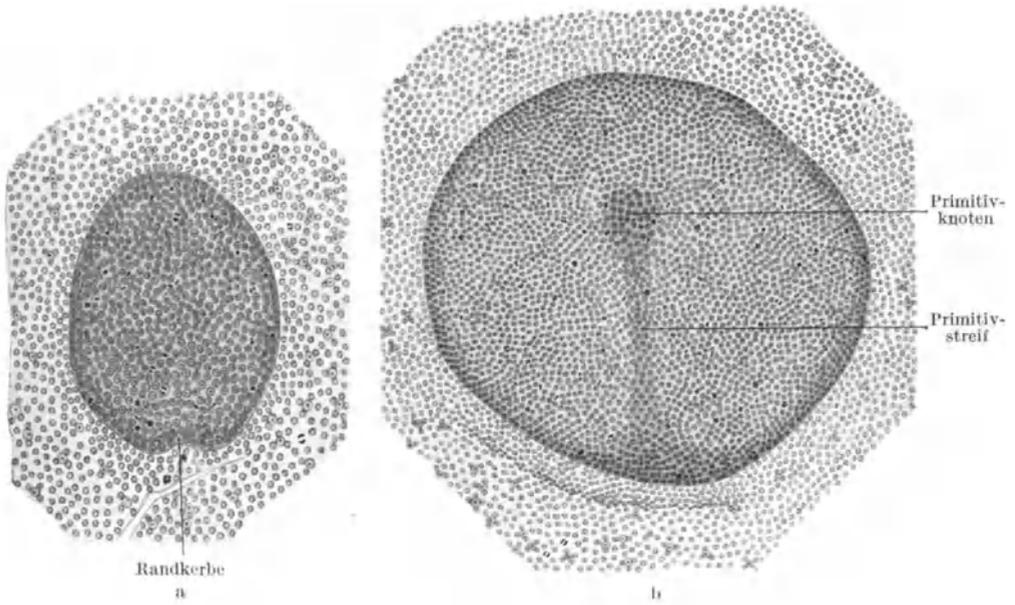


Abb. 89. Embryonalschilde vom Hunde. a Spitzhund, 18 Tage  $2\frac{1}{2}$  Stunden nach der letzten Begattung; b Pinscherhund, etwa 15 Tage nach der Begattung. 80fache Vergrößerung. Nach BONNET.

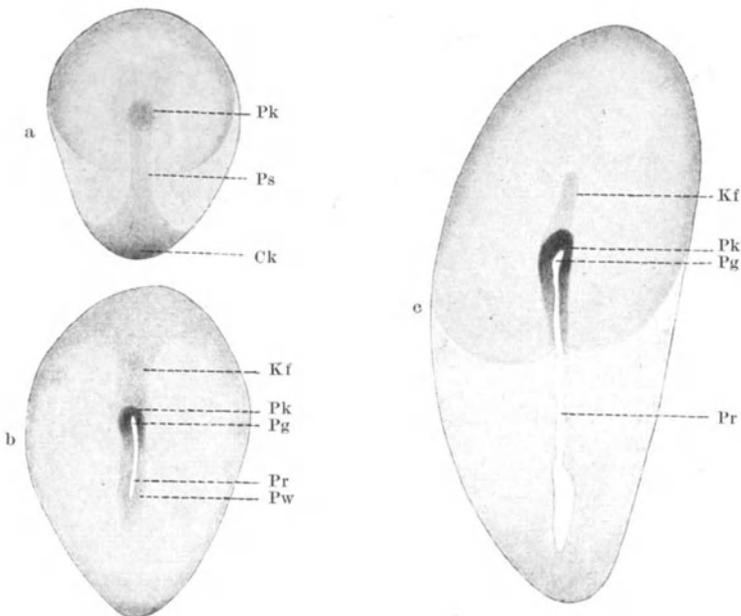


Abb. 90. Embryonalschilde vom Kaninchen. a 7 Tage 3 Stunden; b 7 Tage 7 Stunden; c 7 Tage 16 Stunden nach der Begattung. Kf Kopffortsatz; Ck Caudalknoten; Pg Primitivgrube; Pk Primitivknoten; Pr Primitivrinne; Ps Primitivstreif; Pw Primitivwulst. 23fache Vergrößerung. Nach C. RABL.

Schnittbilder lehren, daß die Grenze (Abb. 92) zwischen dem Embryonalschild und dem übrigen Abschnitte des Keimes eine scharfe ist, da sich die Zellen am Rande des Schildes plötzlich abflachen. Gleichzeitig mit dieser Sonderung der oberen Zellage des Embryonalknotens in eine mittlere Zone hoher und eine Randzone niedriger Zellen treten nun auch an der unteren Fläche flache Zellen besonderer Art auf, welche sich zu einem einschichtigen Epithel vereinigen, das allmählich vom Embryonalknoten aus gegen den Trophoblasten vorwächst und

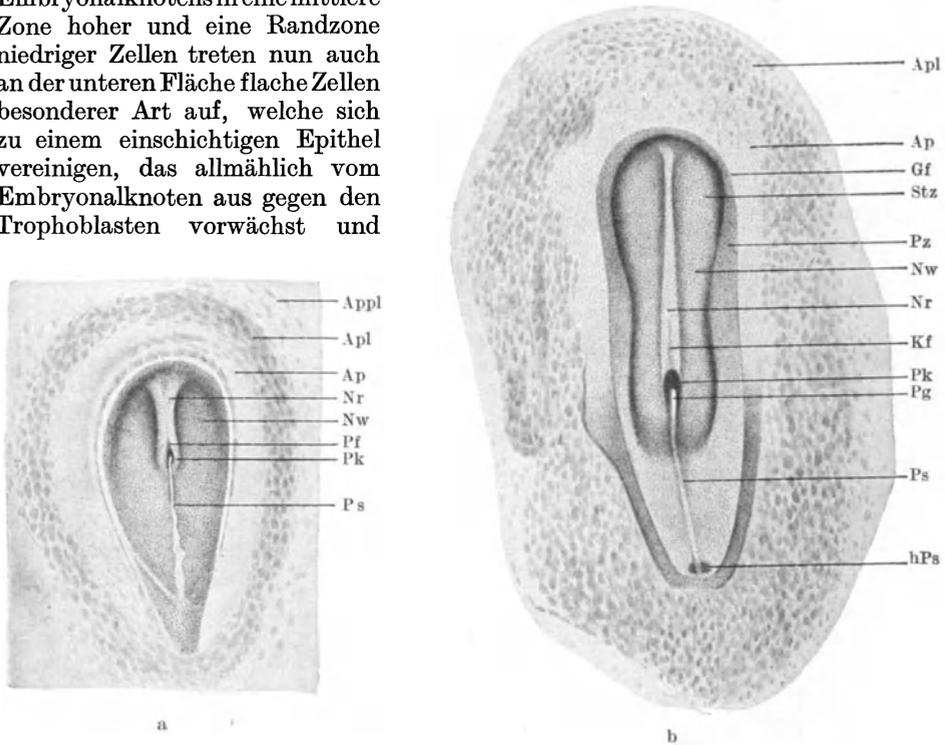


Abb. 91. Zwei Embryonalanlagen vom Hunde. 17 Tage  $7\frac{1}{2}$  Stunden nach der Begattung. Ap Area pellucida; Apl Area placentaris (Placentarwulst); Appl Area paraplacentaris; Gf Grenzfalte; Kf Kopffortsatz; Nr Neuralrinne; Nw Neuralwulst; Pg Primitivgrube; Pk Primitivknoten; hPs hinteres Ende des Primitivstreifs; Pz Parietalzone; Stz Stammzone. 15fache Vergrößerung. Nach BONNET.



Abb. 92. Querschnitt durch den Embryonalschild eines Hundes. 11 Tage nach der Begattung. x Grenze des Schildes. 170fache Vergrößerung. Nach BONNET.

dann entlang seiner inneren Fläche gegen den entgegengesetzten Pol der Keimblase vordringt (Abb. 93 a—c). Man kann demnach jetzt an dem Keime eine Schichte hoher, an der Oberfläche befindlicher und eine Schichte platter, an der unteren, der Keimblasenhöhle zugekehrten Fläche des Embryonalknotens unterscheiden. Die obere Zellage stellt das Ekto-, die untere das Entoderm dar.

Bei den Primaten und beim Menschen erfolgt die Bildung des Entoderms in anderer Weise. Siehe das Spätere.

Die Entstehungsart dieses Entoderms ist nicht sichergestellt, wenn es auch wahrscheinlich ist, daß es nicht durch Einstülpung, sondern durch Ablösung von Zellen des Embryoblasten entsteht. Es liefert später das Epithel des Darmes

und seiner Drüsen, sowie das des Dottersackes. Sowohl dieser Leistung als auch seiner wahrscheinlichen Entstehungsart nach ist demnach dieses Entoderm als dem sekundären Entoderm der Sauropsiden entsprechend aufzufassen.

Schnitte durch ältere Entwicklungsstadien (Abb. 94) lehren, daß der Primitivstreif, wie bei den Vögeln, durch eine Wucherung der Zellen des äußeren Keimblattes gebildet wird; daß von dem Grunde der Primitivrinne aus Zellen nach beiden Seiten hin zwischen Ekto- und Entoderm vorwuchern und so das hier nur mit dem Ektoderm zusammenhängende Mesoderm bilden (Abb. 94a); daß dagegen im Bereiche des Primitivknotens alle drei Keimblätter miteinander zusammenhängen (Abb. 94b), während auf den durch den Kopffortsatz gehenden Querschnitten (Abb. 94c—e) ein Zusammenhang des Mesoderms nur mit diesem

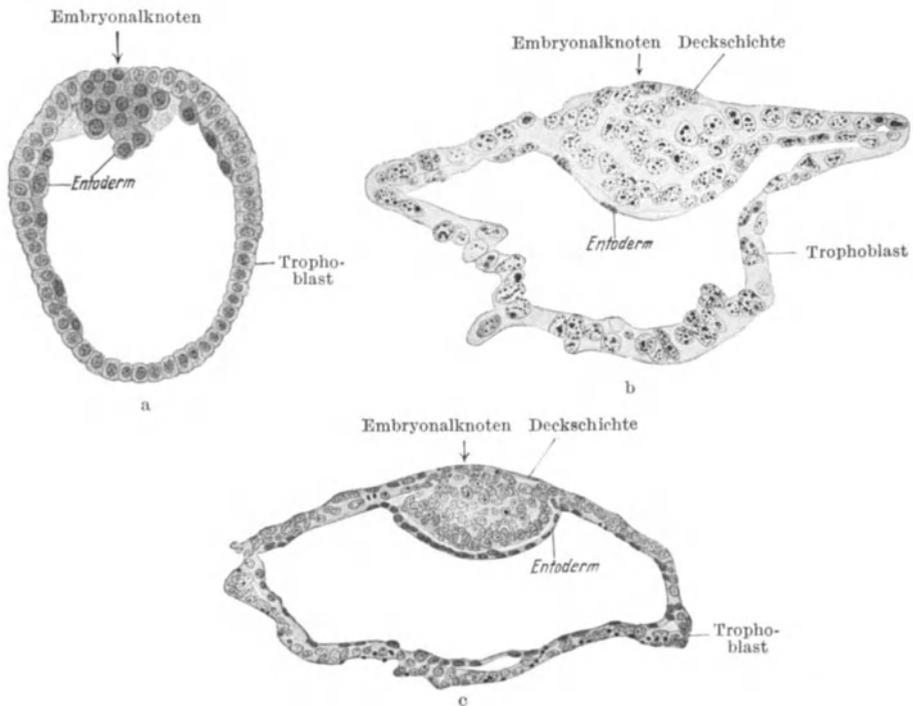


Abb. 93. Schnitte durch die Keimblase von *Didelphys virginiana*. (a) und von der Fledermaus (b, c). a nach SELENKA, b und c nach VAN BENEDEN.

Fortsätze besteht. Der Kopffortsatz selbst ist allerdings mit dem Entoderm verwachsen und vermittelt so die Verbindung des Meso- mit dem Entoderm. Während in allen diesen Punkten eine Übereinstimmung mit den bei den Vögeln vorhandenen Verhältnissen besteht, ist bei den Säugetieren diese Verbindung des Kopffortsatzes mit dem Entoderm nicht von allem Anfang an vorhanden, bildet sich vielmehr erst kurze Zeit nach der Entwicklung des Kopffortsatzes aus, so daß bei den Säugetieren ein — allerdings rasch vorübergehendes — Stadium eines „freien Kopffortsatzes“ besteht, währenddessen das Mesoderm im Bereiche dieses Fortsatzes weder mit dem Ekto- noch mit dem Entoderm, sondern nur mit dem Kopffortsatz in Verbindung steht. Die Verwachsung des Kopffortsatzes mit dem Entoderm beginnt im Bereiche des Primitivknotens und schreitet von dort aus sowohl nach vorne, also auf den Kopffortsatz, wie auch nach hinten, auf das Vorderende des Primitivstreifs, fort.

Hierin liegt eine gewisse Übereinstimmung mit den Entwicklungsvorgängen bei den Reptilien, insofern als auch bei diesen das dem Kopffortsatz entsprechende Entoderm-säckchen zunächst frei ist und dann erst mit dem sekundären Entoderm verwächst.

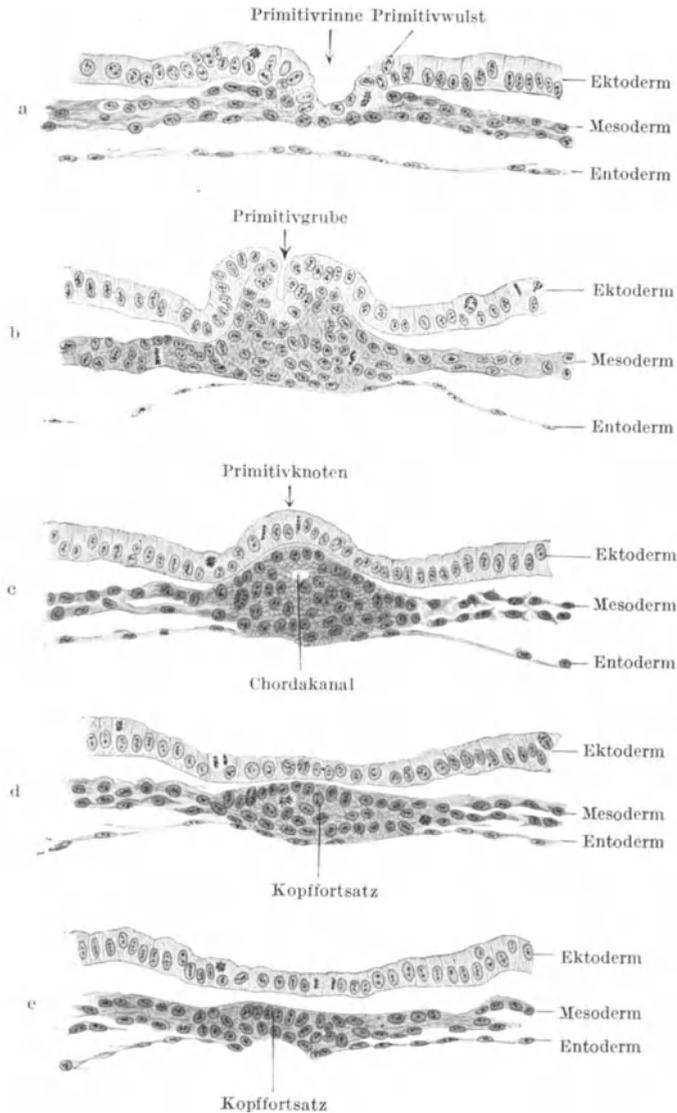


Abb. 94. Fünf Querschnitte durch eine Embryonalanlage vom Kaninchen, 7 Tage 12 Stunden nach der Begattung (vgl. Abb. 90). a durch den Primitivstreif; b durch den Primitivknoten; c 4 Schnitte vor b; d durch den Kopffortsatz; e 3 Schnitte vor d. 90fache Vergrößerung. Nach C. RABL.

Wie bei den Sauropsiden findet demnach auch bei den Säugetieren zunächst die Bildung eines sekundären Entoderms statt, während die übrigen Vorgänge der primären Art der Ento- und Mesodermbildung einer Gastrula entsprechen. Denkt man sich nämlich, wie bei den Vögeln, den Urmund als langgezogene, schmale Furche (Abb. 87 b), so entsprechen ihm beim Säugetiere wiederum Primitivgrube und Primitivrinne, während die Urmundlippen durch den

Primitivknoten und durch die Primitivwülste, der Urdarm durch den Kopf- fortsatz dargestellt werden. Man kann daher auch bei den Säugern den Primitivstreif als Urmundleiste, die Primitivwülste als Urmundlippen und den Kopf- fortsatz als Urdarmstrang auffassen. Der Einstülpungsstelle dieses Urdarmes entspricht die Primitivgrube.

Wenn der Kopf- fortsatz dem Urdarme, also dem primären Entoderm entspricht, so müssen aus ihm auch die gleichen Gebilde wie aus der dorsalen Urdarmwand hervorgehen: Chorda, gastrales Mesoderm und die Zellen in der Mitte der dorsalen Darmwand. In der Tat liefert auch ein Teil seiner Zellen, und zwar der mittlere, die Chorda dorsalis, seitlich davon sproßt das Mesoderm aus und der Rest der Zellen kann sich, falls er erhalten bleibt, indem er mit dem sekundären Entoderm verschmilzt, an der Bildung des Epithels der dorsalen Darmwand beteiligen (Abb. 94 d, e). Das im Bereiche des Primitivknotens und des Primitivstreifs gelegene unsegmentierte Mesoderm (Abb. 94 a—c) ist das peristomale, das neben dem Kopf- fortsatze gelegene, segmentierte, das gastrale (Abb. 94 d, e).

Die Anlage des Mesoderms bei den Säugetieren ist, wie bei den Sauropsiden, keine faltenförmige, sondern eine solide. Es ist daher auch zunächst kein Cölom vorhanden. Allein man kann erkennen (Abb. 94), daß das Mesoderm aus zwei, dicht aneinander liegenden Epithellamellen besteht, von welchen sich im Bereiche des Primitivknotens die eine mit dem äußeren, die andere mit dem inneren Keimblatte verbindet. Indem diese beiden Epithellamellen später auseinanderweichen, entsteht zwischen ihnen das Cölom. Die eine von diesen Lamellen, und zwar die dem Ektoderm nähere, stellt daher das parietale, die andere, dem Entoderm anliegende, das viscerele Mittelblatt dar.

Zur Stütze der Ansicht, daß der Kopf- fortsatz der Vögel und der Säugetiere dem Entodermsäckchen der Reptilien und damit auch einem Urdarme entspricht, läßt sich — außer seiner bereits erörterten Beziehung zum Primitiv- knoten, zum Ento- und zum Mesoderm — auch noch ein anderer Umstand an- führen. Der Kopf- fortsatz besitzt nämlich bei manchen Vogel- und Säugetier- arten (z. B. beim Meerschweinchen, bei Fledermäusen und auch beim Menschen) in seiner Mitte eine Lichtung, welche als Kopf- fortsatzkanal oder als Chorda- kanal (Abb. 94 c, 164, 167) bezeichnet wird, letzteres deshalb, weil aus den mittleren den Kanal umschließenden Zellen die Chorda entsteht. Die untere Wand dieses Kanales verwächst — wie jene des Entodermsäckchens der Reptilien — mit dem sekundären Entoderm. Die aus dieser Verwachsung entstandene Epithellamelle reißt aber — wie bei den Reptilien — ein, so daß sich der Chorda- kanal in den unter dem Kopf- fortsatze befindlichen, also subgerminalen Raum öffnet. Der Chordakanal entspricht demnach der Lichtung des Entoderm- säckchens und damit jener eines Urdarmes. Hierfür spricht auch noch der folgende Umstand: Das Entodermsäckchen öffnet sich an seinem hinteren Ende in der als Urmund aufzufassenden Grube der Primitivplatte. Bei manchen Säugetieren (z. B. den Fledermäusen) besitzt nun der Primitivknoten gleichfalls eine tiefe Grube und der Chordakanal setzt sich nach rückwärts bis in diese Grube fort und öffnet sich in ihr: Sie stellt somit seinen Urmund dar. Damit sind Verhältnisse gegeben, welche denen der Reptilien vollkommen entsprechen.

Wie bei der Erörterung der Keimblätterbildung des Amphioxus erwähnt wurde, schließt sich das Medullarrohr caudal über dem Urmunde, so daß dann der Canalis centralis des Rückenmarkes durch Vermittlung des Canalis neurentericus mit dem Urdarme communiciert. Auch bei den kranioten Wirbel- tieren wachsen, wie bei Amphioxus, die Medullarwülste caudalwärts über die Urmundregion und schließen sich über ihr zum Medullarrohre (Abb. 100).

Bei den Sauropsiden und Säugetieren erfolgt daher dieser Schluß um den Primitivknoten herum (Abb. 95) und der Canalis centralis des Rückenmarkes setzt sich daher in die Primitivgrube und durch deren Vermittlung speziell bei den Reptilien in das Entodermsäckchen, also in den Urdarm fort. In letzterer Hinsicht müssen naturgemäß bei den Vögeln und Säugetieren andere Verhältnisse bestehen: Wo die Primitivgrube nur schwach ausgebildet und statt eines hohlen Urdarmes nur ein solider Kopffortsatz vorhanden ist, kann naturgemäß ein derartiger Canalis neurentericus nicht zur Ausbildung gelangen,

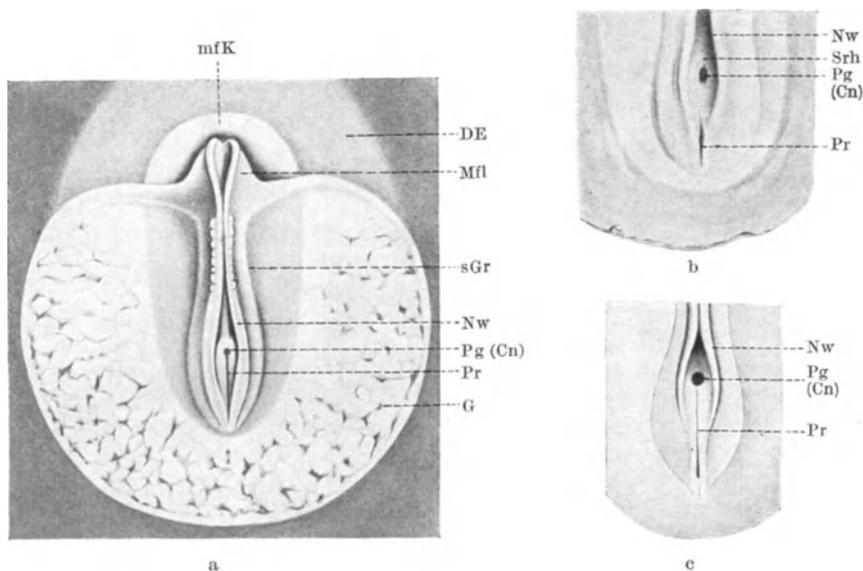


Abb. 95. Embryonalanlage vom Albatros (a) und hintere Enden eines Embryo von der Seeschwalbe (b) und vom Star (c). DE der vom Mesoderm noch nicht umwachsene Teil des Dotterentoderms; G Gefäßanlagen in der Area vasculosa; sGr seitliche Grenzrinne; Mfl Mesodermflügel; mfK mesodermfreier Keimbezirk (Proamnion); Nw Neuralwulst; Pg (Cn) Primitivgrube (sog. Canalis neurentericus); Pr Primitivrinne; Ps Primitivstreif; Srh Sinus rhomboidalis. Nach SCHAUINSLAND.

wie z. B. bei vielen Vögeln. Ist aber der Kopffortsatz von einem Chordakanal durchsetzt, so besteht nach Schluß des Medullarrohres über dem Primitivknoten eine offene Verbindung durch die Primitivgrube zwischen dem Canalis centralis des Rückenmarkes und dem Chordakanal, also ein Canalis neurentericus. Die Primitivgrube wird daher auch als Chordablastoporus bezeichnet.

Bei den urodelen Amphibien bildet sich gleichfalls kein Canalis neurentericus aus, und zwar deshalb, weil bei ihnen das Hinterende des Medullarrohres nicht hohl ist.

Der Canalis neurentericus verschwindet bald, und zwar dadurch, daß seine Seitenwände miteinander verwachsen und so den Canalis centralis des Rückenmarkes ventralwärts gegen den Urdarm abschließen.

#### d) Die Keimblätterbildung beim Menschen.

Die frühesten Stadien der Bildung der Keimblätter beim Menschen sind noch nicht bekannt. Wahrscheinlich erfolgt jedoch bei den Primaten und beim Menschen bereits während oder am Ende der Furchung eine Sonderung der vom Trophoblast umschlossenen Zellmasse in drei Zellgruppen, welche potentiell verschiedenwertig und zur Bildung der drei Keimblätter bestimmt sind. Auch bildet sich beim Menschen die Keimblasenhöhle erst später aus, so daß bereits

in dem der Abb. 42a entsprechenden Stadium die erwähnte Sonderung erfolgt sein dürfte. Dieses — hypothetische — Stadium gibt die Abb. 96a wieder: Die vom Trophoblast umschlossene Zellmasse besteht aus einem zur Bildung der ektodermalen Elemente bestimmten Anteile und einem darunter befindlichen kleineren entodermalen Anteile (Darmblatt, Lecithophor), während der Rest zur Bildung von mesodermalen Zellen bestimmt ist.

In der ektodermalen Zellgruppe bildet sich nun eine Höhle mit einer dünnen Decke aus: Die Amnionhöhle, deren Decke das Amnion, deren Boden die ektodermale Anlage des Nervenrohres darstellt (Abb. 96b).

Der Boden wird also zum Teile von der Anlage des Rückenmarkes gebildet. Daher auch der Name Mark-Amnionhöhle. — Das Amnion wird auch als Amnionsack bezeichnet.

Auch in der entodermalen Zellgruppe tritt eine Höhle auf, so daß die Entodermzellen eine kleine Blase bilden. Durch eiweißhaltige Flüssigkeit, welche aus der Umgebung in diese Blase diffundiert, wird sie größer. Da man sie mit dem Dotter der meroblastischen Eier vergleichen kann und da ihr Inhalt bei der ersten Ernährung des Embryo wohl auch eine Rolle spielt, bezeichnet man diese von den Entodermzellen gebildete Blase als Dottersack, *Saccus vitellinus*, oder da sie sich später am Nabel mit dem embryonalen Körper verbindet, als Nabelblase, *Vesica umbilicalis*, Nabeldarmsack, *Saccus omphaloentericus*.

Während der Bildung der Amnionhöhle und des Dottersackes wächst der Trophoblast nach allen Richtungen rasch weiter, entfernt sich daher vom Embryonalknoten, so daß nunmehr innerhalb des Trophoblast eine mit dessen Wachstum sich stetig vergrößernde Höhle, die Keimblasenhöhle, entsteht, in welche Flüssigkeit diffundiert und in welcher sich die aus dem Embryonalknoten entstandenen Gebilde befinden (Abb. 96b). Sie füllen nur einen kleinen Teil dieser Höhle aus. Der Keim besteht jetzt aus einer Trophoblastschale oder -hülle (Abb. 96b), innerhalb welcher sich ein größeres und ein kleineres epitheliales Bläschen — Amnionhöhle und Dottersack — und ein mit Flüssigkeit erfüllter Raum — die Keimblasenhöhle — befinden. Ein menschliches Ei dieses Stadiums ist in der Abb. 187 (bzw. 96b) wiedergegeben. Hier ist die Keimblasenhöhle gleichmäßig mit Zellen durchsetzt. Es sind dies wohl die Zellen des mesodermalen Anteiles des Embryonalknotens, welche sich gleichmäßig über die Keimblasenhöhle verstreut haben (Abb. 96b). Diese direkt aus dem

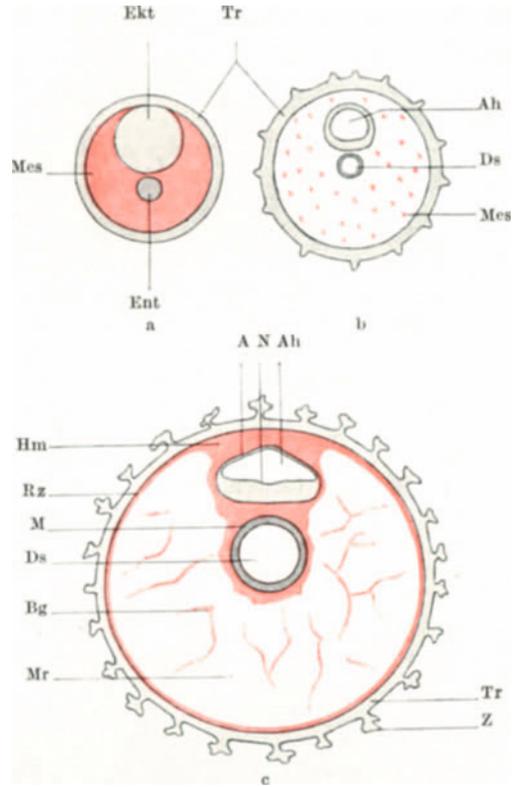


Abb. 96. Schematische Darstellung früher Embryonalanlagen des Menschen. Die drei Keimblätter sind mit verschiedenen Farben bezeichnet. A Amnion; Ah Amnionhöhle; Bg Bindegewebsstränge; Ds Dottersack; Ekt Ektoderm; Ent Entoderm; Hm Haftmesoderm; M Hullmesoderm; Mes primäres Mesoderm; Mr Magma reticulare; N Anlage des Neuralrohres; Rz Randzone des Mesoderms; Tr Trophoblast; Z Primärzotte.

Embryonalknoten stammenden Mesodermzellen bilden das primäre, extra- oder außerembryonale Mesoderm. Es ist aber nicht sicher, ob sich dieses primäre Mesoderm stets zuerst in dieser Form anordnet.

Mit den Bezeichnungen „primäres“ und „sekundäres“ Mesoderm sollen jedoch hier keine hypothetischen Anschauungen über den in phylogenetischem Sinne „primitiven“ Charakter des einen von ihnen verknüpft werden. Diese Bezeichnungen gelten nur der zeitlichen Aufeinanderfolge dieser beiden Mesodermgebiete. — Die Bezeichnung „außerembryonal“ ist schon deshalb ungenau, weil die Bildungszellen dieses Mesoderms dem Embryonalknoten entstammen. Sie kann also nur in eingeschränktem Sinne verwendet werden: Insoferne, als sich dieses Mesoderm zunächst außerhalb des erst in Bildung begriffenen embryonalen Körpers ausbreitet.

In späteren Entwicklungsstadien dagegen ist dieses Mesoderm in bestimmter Weise im Keime verteilt (Abb. 96c). Ein Teil seiner Zellen hat sich dicht unter der Trophoblastschale angesammelt: Randzone des primären Mesoderms, Randmesoderm (Abb. 96c, Rz). Besonders dicht ist diese Zellmasse zwischen dem Trophoblast und dem Amnion, das dadurch von dem Trophoblast abgedrängt, gleichzeitig aber an ihm, eben durch dieses Mesoderm, breit angeheftet wird: Es bildet hier das Haftmesoderm (Abb. 96c, 161, Hm). Das Mesoderm setzt sich als Hülle um das Amnion, um die Neuralanlage und um den Dottersack, also um die ganze Embryonalanlage fort — Hüllmesoderm (M). Der Rest des primären Mesoderms bildet ein weitmaschiges Gewebe aus, das mit einer gallertigen, in Fixierungsflüssigkeiten leicht gerinnenden Masse erfüllt ist. Die Maschen dieses Gewebes werden von Bindegewebssträngen (Bg) gebildet, welche frühzeitig, schon bei Embryonen von wenigen Millimetern Länge fibrillär differenziert sind und die Keimblasenhöhle durchziehen. Mit der zwischen ihnen befindlichen gallertigen Masse stellen sie das Magma reticulare (Mr) dar. Einen Schnitt durch ein menschliches Ei dieses Entwicklungsstadiums gibt die Abb. 159 wieder (vgl. auch Abb. 188).

Aus dem solid-zelligen, vom Trophoblast allseitig umschlossenen Embryonalknoten der Abb. 96a ist auf diese Weise die aus zwei Bläschen bestehende Embryonalanlage entstanden, wie sie — im Schnitte — in der Abb. 96c erscheint. Durch entsprechendes Wachstum gewinnt diese Anlage die Form eines Embryonalschildes. Noch bevor dieser etwa 1 mm lang geworden ist tritt an ihm ein Primitivstreif mit einer Primitivrinne (Abb. 163, 166), ein Primitivknoten mit einer ziemlich tiefen Primitivgrube und ein Kopffortsatz mit einem Chordakanal (Abb. 164, 165, 166, 230) auf. Vor dem Primitivknoten erscheinen dann die Neuralwülste, welche, caudalwärts sich verlängernd, mit ihren caudalen Endabschnitten den sich gleichzeitig verkürzenden Primitivstreif (mit dem Primitivknoten) zwischen sich fassen (Abb. 167, 169—171). Die Oberflächenbilder menschlicher Keime stimmen demnach im wesentlichen mit jenen der bereits besprochenen Keime überein.

Dies gilt nun auch von den Schnittbildern. Sie lehren, daß das Mesoderm innerhalb der Embryonalanlage des Menschen an denselben Stellen und in derselben Weise wie bei den Vögeln entsteht: Vom Boden der Primitivrinne, bzw. vom Primitivknoten und vom Kopffortsatze. Auch die Beziehungen dieses Mesoderms zu den beiden anderen Keimblättern sind die gleichen.

Dieses innerhalb der Embryonalanlage entstehende Mesoderm kann zum Unterschiede von dem primären als das sekundäre oder embryonale (intraembryonale) Mesoderm bezeichnet werden. Diese beiden Mesodermarten, das primäre und das sekundäre Mesoderm, verschmelzen wahrscheinlich alsbald miteinander.

Die ungewöhnlich frühzeitige Ausbildung des Mesoderms bei den Primaten und beim Menschen erscheint vom finalen Standpunkte aus wohl begrifflich:

Der Keim ist bei diesen Tieren frühzeitig auf die Ernährung vom mütterlichen Gewebe aus angewiesen und es wird daher dafür gesorgt, daß die Verbindung zwischen dem mütterlichen und fetalen Gewebe bald hergestellt wird. Hierzu ist besonders das Mesoderm als Träger der Blutgefäße und als Verbindungsgewebe zwischen dem Keime und dem mütterlichen Gewebe notwendig, weshalb es ganz besonders frühzeitig ausgebildet wird. (Näheres s. Placentation.)

Die Entwicklung der Keimblätter beim Menschen wird demnach, wie jede Entwicklung von cänogenetischen Umständen hochgradig beeinflusst.

#### e) Finale und phylogenetische Deutung der Keimblattbildung bei Säugetieren.

Obzwar die Eier der Säugetiere und des Menschen holoblastische sind, erfolgt demnach bei ihnen die Keimblätterbildung trotzdem nach Art jener der meroblastischen Eier der Sauropsiden. Zur Erklärung dieses Umstandes kann darauf verwiesen werden, daß die Keimblase der Säugetiere — im Gegensatz zu jener der holoblastischen Eier des Amphioxus und der Amphibien — nicht bloß aus Zellen besteht, welche zum Aufbaue des embryonalen Körpers dienen, sondern auch aus Zellen, welche zur Herstellung der Verbindung zwischen dem fetalen und dem mütterlichen Gewebe bestimmt sind (Trophoblast). Ferner bilden jene Zellen, aus welchen der embryonale Körper aufgebaut wird (Embryoblast), keine Blase, sondern eine solide Zellmasse. Die Verhältnisse für die Bildung der Keimblätter sind demnach ganz andere als bei den übrigen holoblastischen Eiern und die zum Aufbaue des Embryo bestimmte Zellmasse entspricht nicht einer Keimblase, sondern ihrer Bedeutung und ihrer Lage nach einer Keimscheibe: Ähnlich wie die Keimscheibe dem Dotter aufruht, so liegt der Embryonalknoten im und am Trophoblasten. Eine Einstülpung, die zur Bildung eines typischen Urdarmes führen könnte, ist in dieser soliden Zellmasse überhaupt nicht möglich, wohl aber eine Ablösung von Zellen, also eine Sonderung der Zellmasse in mehrere Lagen. Vom finalen Standpunkte aus erscheint es daher wohl begreiflich, daß die Säugetiereier, obzwar sie holoblastisch sind, nicht durch Einstülpung, sondern durch Zellablösung gastrulieren. Von diesem Standpunkte aus lassen sich in der gleichen Weise alle besonderen Arten der Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren von den jeweiligen besonderen Eigenschaften der betreffenden Eiart und ihrer Entwicklung, also durch cänogenetische Umstände, erklären — vor allem durch die Menge und Anordnungsart des Dotters, durch die freie Entwicklung, bzw. durch die Entwicklung im Zusammenhange mit dem Gewebe des Uterus.

Will man die Tatsache des Vorhandenseins einer Epigastrula bei den Säugetieren vom phylogenetischen Standpunkte aus zu erklären versuchen, so kann dies in der Weise geschehen, daß man für die Vorfahren der Wirbeltiere primär dotterarme, holoblastische Eier — wie bei Amphioxus — annimmt, welche bei den ältesten Wirbeltieren, so wie bei den heute lebenden Selachiern und Teleosteen, dotterreich und daher meroblastisch wurden. Leitet man von diesen ältesten Wirbeltieren die Amphibien ab, so muß auf dem Wege zu ihnen wieder eine Verringerung der Dottermenge eingetreten sein, wodurch die Eier der Amphibien wieder — sekundär — dotterarm und holoblastisch wurden. Im weiteren Verlaufe der Phylogenese — auf dem Wege zu den Reptilien und Vögeln — muß dann eine neuerliche Zunahme des Dotters angenommen werden, als deren Ergebnis sich die dotterreichen, daher meroblastischen Eier der Sauropsiden ausbildeten. In der letzten Phase der Stammesgeschichte der Säugetiere, also auf dem Wege von den Sauropsiden zu den Säugetieren, muß dann eine neuerliche Verringerung der Dottermenge angenommen werden, wodurch — also tertiär — die dotterarmen, holoblastischen Säugetiereier

entstanden. Einfacher gestaltet sich diese Ableitung, wenn man annimmt, daß die heute lebenden Selachier und Amphibien von gemeinsamen Vorfahren entstanden sind und daß diese — worauf die Verhältnisse bei *Amphioxus* und bei den Cyclostomen hinweisen — dotterarme Eier mit totaler Furchung besaßen. Von diesen Formen könnte man dann die Amphibien mit ihren relativ dotterarmen Eiern direkt ableiten. Auf dem Wege zu den Säugetieren muß dann allerdings, wie bei der früher erwähnten Hypothese, eine Zunahme des Dotters angenommen werden. Für die Anschauung, daß die unmittelbaren Vorfahren der Säugetiere dotterreiche Eier besaßen, kann der Umstand angeführt werden, daß auch heute noch die niedersten Säugetiere, die Monotremen, dotterreiche Eier besitzen. Da nun nach dieser Anschauung die holoblastischen Eier der Säugetiere aus meroblastischen Eiern entstanden, kann man das Vorhandensein einer *Epigastrula* bei ihnen als eine Vererbungserscheinung auffassen: Im Laufe der Phylogenese wurden die Eier der Säugetiere zwar dotterarm, aber sie erbten von ihren dotterreiche Eier besitzenden Vorfahren die bei diesen vorhandene Art der Keimblätterbildung.

Führt man in dieser Weise — hypothetisch — die Keimblätterbildung der Säugetiere auf die Vererbung zurück, so steht man dann allerdings noch vor der — unbeantwortbaren — Frage, durch welche Ursachen und in welcher Art die angenommene Verminderung, bzw. Vermehrung der Dottermenge der Eier im Laufe der Stammesgeschichte erfolgte und durch welche Umstände sich im besonderen die erst bei den Säugetieren bestehende, nicht auf Vererbung zurückführbare Verbindung zwischen dem mütterlichen und dem embryonalen Gewebe ausbildete. Diese Verbindung beeinflußt die Entwicklung des Säugetiereies außerdem schon zu einer Zeit, in welcher die die *Epigastrula* bewirkenden Erbfaktoren noch nicht unmittelbar wirksam sind, nämlich schon während der Furchung, da schon während der Furchung die Sonderung des Keimmaterials in die zur Embryobildung und in die zur Herstellung der erwähnten Verbindung mit dem mütterlichen Gewebe bestimmten Zellen erfolgt.

Mit Hilfe der Phylogenese läßt sich demnach keine befriedigende — wenn auch nur hypothetische — Aufklärung über die Entstehungsursache der Gastrulation und Colömation bei den Säugetieren erbringen. Ebenso wenig lassen sich aus der Art der Keimblattbildung bei den Säugetieren Folgerungen für die Phylogenese dieser Tiere ziehen. Die formalen Ähnlichkeiten im Entwicklungsgange der Sauropsiden und Mammalier müssen nicht auf Vererbung der Formen beruhen, können vielmehr dadurch zustande kommen, daß bei diesen Tierklassen ähnliche Entwicklungsbedingungen vorhanden sind, welche daher auch ähnliche Entwicklungsfunktionen erfordern. In Anpassung an diese einander ähnlichen Funktionen entstehen infolgedessen auch ähnliche Formen der Entwicklung.

Wenn die vergleichende Embryologie lehrt, daß bei verschiedenen Tierarten zwar verschiedene Gastrulationsarten vorhanden sind, daß aber diese verschiedenen Gastrulationsarten einem gemeinsamen Grundplane folgen, so steht dies nur in folgerichtiger Übereinstimmung damit, daß auch die Organisation dieser Tierarten in den Grundzügen dieselbe ist. So wenig man imstande ist sicherzustellen, wie diese Ähnlichkeit der Organisation phylogenetisch entstanden ist, so wenig vermag man auch anzugeben, wie sich die verschiedenen Gastrulationsarten historisch entwickelt haben.

Auf dieser in den Grundzügen übereinstimmenden Organisation der verschiedenen Tierarten, im besonderen der Wirbeltiere, beruht auch die Ähnlichkeit aller übrigen Entwicklungsvorgänge, weshalb auch für sie die gleiche Schlußfolgerung gilt. Aus dem Grade der Ähnlichkeit der formalen Entwicklung zweier Organismen oder zweier Organe läßt sich daher kein irgendwie sicherer

Schluß über die Abstammung und über den Verwandtschaftsgrad ziehen. Die Versuche, auf Grund formaler Ähnlichkeiten die Ahnen- oder gar die Zukunftsformen der Organismen oder ihrer Entwicklungsarten zu bestimmen, entbehren daher jeder sicheren Grundlage.

### Grundzüge der Gastrulation und Cölomation.

Überblicken wir die geschilderten Arten der Gastrulation und Cölomation, so ergibt sich, daß bei ihnen die Gastrulation, d. h. also die Bildung des inneren Keimblattes, entweder als Einstülpung oder als Ablösung von Zellen der Keimblase, bzw. der Keimscheibe erfolgt. Die Einstülpung findet sich bei der Archi-, Amphi- und Discogastrula, die Ablösung bei der Epigastrula vor.

Diese und die folgende Darstellung ist, wie bereits früher betont wurde, aus den Bildern erschlossen, welche man bei der Verfolgung des formalen Ablaufes der Gastrulation wahrnimmt. Ein derartiger Schluß bietet keine Sicherheit dafür, daß sich die Vorgänge bei der Gastrulation tatsächlich so abspielen, wie dies bei einem Vergleiche der Bilder der aufeinanderfolgenden Stadien zu sein scheint. Es ist möglich, daß die experimentelle Forschung, welche allein sichere Schlüsse über diese Vorgänge erbringen kann, zu Ergebnissen führen wird, die uns zu einer anderen Auffassung der Gastrulationsvorgänge zwingen werden (s. S. 100).

Das durch Einstülpung entstehende Entoderm ist die Bildungsquelle für die Chorda dorsalis, für das gastrale Mesoderm und für das Epithel des Darmes und seiner Drüsen. Vor der Ablösung der Chorda und des gastralen Mesoderms ist das Entoderm als primäres Entoderm zu bezeichnen, nach der Ablösung dieser Gebilde bleibt das sekundäre Entoderm, das Darm-Drüsenblatt, zurück. Als Bildungsstätte für die Chorda und für das gastrale Mesoderm dient stets die dorsale Wand (die Decke) des Urdarmes, bzw. das ihr entsprechende Gebilde des betreffenden Keimes (Kopffortsatz). Die Chordabildung kann in Form einer Rinne oder einer Platte — Chordarinne, Chordaplatte — erfolgen. Die Rinne schließt sich zum soliden Chordastab, die Platte bildet sich direkt zur Chorda um. Die Ablösung des Mesoderms erfolgt zumeist in Form einer Rinne — Mesodermbildungsrinne. Die Anlagen des Mesoderms können — wie bei der Archigastrula — mit einer Lichtung versehene Falten oder aus zwei dicht aneinander liegenden Epithellamellen bestehende Zellmassen darstellen, welche erst später eine Lichtung erhalten. In dem einen Falle handelt es sich also um eine offene, in dem anderen um eine geschlossene Falte.

Bei der Epigastrula erfolgt die Bildung jener Zellen, welche dem sekundären Entoderm der Archigastrula entsprechen, welche also das Epithel des Darmes und seiner Drüsen sowie des Dottersackes liefern, durch Ablösung, und zwar bei den Sauropsiden vom hinteren Rande der Keimscheibe, bei den Säugetieren von der unteren Fläche des Embryonalknotens aus. Als Bildungsquelle für die Chorda und für das gastrale Mesoderm entsteht von der Oberfläche des Keimes aus bei den Reptilien durch Einstülpung das Entodermsäckchen, bei den Vögeln und Säugetieren durch solide, aber von einer Einstülpung — der Primitivgrube — ausgehende und von dem Chordakanal durchsetzte Zellwucherung der Kopffortsatz (Abb. 88). Die dorsale, allein erhalten bleibende Wand des Entodermsäckchens der Reptilien, der Kopffortsatz der Vögel und Säugetiere entsprechen daher der dorsalen Wand des Urdarmes einer Archigastrula, also einem Teile des primären Entoderms. Die Abgliederung der Chorda erfolgt entweder in Form einer Platte oder einer Rinne (Abb. 55, 65, 71, 75, 94), die Abgliederung des gastralen Mesoderms durch seitliche Zellwucherung in Form einer geschlossenen Falte (Abb. 64, 85, 94).

Die Bildung der Chorda und des gastraln Mesoderms, also die Cölomation, erfolgt demnach beim Amphioxus und bei sämtlichen Wirbeltierklassen, wenn auch formal nicht gleich, nämlich entweder in Form einer hohlen oder einer geschlossenen Falte, doch stets von derselben Quelle aus, nämlich von der dorsalen Urdarmwand, bzw. von dem sie darstellenden Gebilde (Kopffortsatz). Diese Bildungsstätte der Chorda und des Mesoderms (also die dorsale Urdarmwand, bzw. der Kopffortsatz) entsteht ferner bei allen diesen Klassen von derselben Stelle aus, nämlich von der dorsalen, bzw. vorderen Urmundlippe (Abb. 61, 70, 74, 76, 87, 88). Schon beim Amphioxus ist dies der Fall (Abb. 54). Durch die Einstülpung der ventralen Wand der Keimblase wird hier zwar das primäre Entoderm angelegt, allein die durch das Wachstum der Larve notwendige Zunahme der Zellenzahl dieses Entoderms erfolgt nicht oder nicht wesentlich durch Vermehrung seiner eigenen Zellen, sondern dadurch, daß sich im Ektoderm und besonders am Urmunde immer neue Zellen bilden, welche in das Innere der Larve eingestülpt werden. Auf diese Weise verlängert sich mit der in die Länge wachsenden Larve auch ihr Urdarm (Abb. 54, 57). Der stets am Hinterende der Larve befindliche Urmund muß infolge dieses Längenwachstums der Larve ununterbrochen seine Stellung verändern, d. h. er wird, während die ihn bildenden Zellen in das Innere der Larve rücken, durch Zellvermehrung im Ektoderm immer wieder neu gebildet und er verschiebt sich so in caudaler Richtung. Die Stelle, welche er bei der eben gebildeten Gastrula einnimmt (Abb. 54a), entspricht dem späteren Vorderende der Larve, etwa der Gegend unmittelbar vor dem vorderen Ende der Chorda, während die Stelle, bis zu welcher er vorrückt, zum Hinterende des Tieres wird. In gleicher Weise wie der Urmund muß naturgemäß auch der *Canalis neurentericus* — da er ja den vom Medullarrohre umwachsenen Urmund darstellt — in caudaler Richtung vorrücken (Abb. 57, 100, 150, 151), auch die ihn bildenden Zellen werden daher ununterbrochen aufgebraucht (zur Darm- und Medullarrohrbildung), gleichzeitig aber durch neu entstehende Zellen immer wieder ersetzt.

Die an der dorsalen (vorderen) Urmundlippe nach innen wandernden Zellen werden zum Aufbau der dorsalen Wand des Urdarmes verwendet und diese verlängert sich daher mit dem Längenwachstum der Larve und dem Fortrücken des Urmundes in caudaler Richtung ständig.

Im wesentlichen gleiche Vorgänge spielen sich bei der Entwicklung der Amph- und Discogastrula, sowie der Epigastrula der Reptilien ab.

Bei den Vögeln und Säugetieren entsprechen Primitivgrube und Primitivrinne dem Urmunde und der Kopffortsatz dem Urdarme, im besonderen der dorsalen Wand des Urdarmes (Abb. 87, 88). Die vordere Umrandung der Primitivgrube, bzw. die vordere Hälfte des Primitivknotens entsprechen demgemäß der dorsalen (vorderen) Urmundlippe und von diesen Stellen aus entsteht daher auch der Kopffortsatz. Wie nun bei der Archi- und Amphigastrula die dorsale (vordere) Urmundlippe mit dem Urmunde caudalwärts wandert, so verschiebt sich auch der Primitivknoten bei den Vögeln und Säugetieren in caudaler Richtung (Abb. 78—82, 90, 91, 95), wobei wiederum ein ständiger Aufbrauch bei gleichzeitiger Neubildung von Zellen statthat: Die Zellen des Primitivknotens werden zur Ausbildung und zur Verlängerung des Kopffortsatzes verwendet, gleichzeitig aber wird der Primitivknoten von den hinter ihm gelegenen Zellen des Primitivstreifs immer wieder neu gebildet. Während sich also der Kopffortsatz entsprechend dem caudalwärts vorrückenden Primitivknoten verlängert, verkürzt sich gleichzeitig caudalwärts der Primitivstreif. Auch der *Canalis neurentericus* muß sich mit dem ihn bergenden Primitivknoten in

caudaler Richtung bewegen (Abb. 78—82, 90, 91, 95, 100, 150, 151), d. h. er muß immer wieder aufgebraucht und gleichzeitig neu gebildet werden.

Während die dorsale, bzw. vordere Urmundlippe bei allen Gastrulaarten in Gestalt der dorsalen Urdarmwand, bzw. des Kopffortsatzes, die Abgangsstellen des gastraln Mesoderms liefert, entsteht vom übrigen Urmunde (seitliche Lippen), bzw. vom Primitivstreif aus das peristomale Mesoderm (Abb. 87). Infolge der caudalen Wanderung des Urmundes, bzw. infolge der dieser Wanderung entsprechenden Verkürzung des Primitivstreifs in caudaler Richtung, muß das peristomale Mesoderm im Verlaufe der Entwicklung immer weiter kranialwärts vom Urmund, bzw. vom Primitivstreif, daher neben den Urdarm, bzw. neben den Kopffortsatz, zu liegen kommen, daher zum gastraln Mesoderm werden. Als solches wird es dann segmentiert, während das peristomale Mesoderm unsegmentiert ist. Zwischen dem peristomalen und dem gastraln Mesoderm besteht demnach kein wesentlicher Unterschied und diesen Bezeichnungen kommt im Grunde nur eine topographische Bedeutung zu. Peristomales und gastrales Mesoderm gehen ineinander über, sowie auch ihre Abgangsstellen — seitliche Urmundlippen und seitlicher Teil der Urdarmwand (bzw. die ihnen entsprechenden Gebilde) — ineinander übergehen.

Schließlich wuchern auch von der ventralen (hinteren) Urmundlippe, bzw. vom hinteren Rande des Primitivstreifs Zellen zwischen die beiden Grenzblätter ein und bilden so das bereits erwähnte metastomale oder — da es auch in der Mitte, nicht bloß an den Seiten des Keimes vorsproßt — unpaare Mesoderm (Abb. 86, 87, 82).

### Urmundschluß, Längenwachstum und Differenzierungsrichtung des Keimes.

Das Gebiet des Urmundes liegt ursprünglich in dem Gebiete des späteren Hinterkopfes, vor dem vorderen Ende der Chorda und hinter dem vorderen Ende des Medullarrohres (Abb. 79). Von da verschiebt sich der Urmund längs der späteren Rückenfläche bis zum Hinterende des Körpers. Bei den Vögeln und Säugetieren entspricht dieser Wanderung des Urmundes die allmähliche Verkürzung des Primitivstreifs. Das vordere Ende des Primitivstreifs liegt also ursprünglich in dem erwähnten Gebiete des späteren Hinterkopfes, das hintere Ende entspricht dem Hinterende des späteren Rumpfes. Man kann demnach fast den ganzen embryonalen Körper (ohne das Vorderende des Kopfes und ohne das Gebiet des „Schwanzhöckers“) seiner ursprünglichen Längenausdehnung nach, in den Primitivstreif verlegen. Vor dem Primitivstreif entsteht die Neuralanlage und unter ihm liegt das Entoderm. Die Längenentfaltung der Neuralanlage erfolgt in Übereinstimmung mit der Verkürzung des Primitivstreifs. — Diese Beziehung zwischen dem Primitivstreif und dem embryonalen Körper ist auch experimentell erwiesen worden. Verletzt man nämlich den Primitivstreif an bestimmten Stellen und stellt man auf diese Weise örtliche Marken an ihm her, so zeigt es sich bei der späteren Entwicklung, daß sich die am vorderen, bzw. mittleren oder hinteren Abschnitte des Primitivstreifs gesetzten Marken an den entsprechenden Stellen des embryonalen Körpers vorfinden (Abb. 97). Nach neueren Untersuchungen soll der ganze Kopf vor dem Primitivstreif entstehen und der ganze übrige Körper des Embryo von dem Primitivstreif gebildet werden, der sich bis auf die Dottersackwand fortsetzen soll.

Die Verkürzung des Primitivstreifs setzt erst ein, wenn er eine gewisse Länge erreicht hat und wenn die Zellabgabe größer wird als sein eigenes Wachstum. Aber auch noch nach dem Eintritte der Verkürzung findet, besonders anfangs,

eine Längenausdehnung durch Vermehrung der eigenen Zellen des Primitivstreifs statt. Die „Verkürzung“ ist ja nur die Wanderung des Primitivknotens in caudaler Richtung, sie kann daher mit gleichzeitiger Verlängerung des Primitivstreifs in der gleichen Richtung einhergehen.

Vor dem Primitivknoten findet die Verlängerung des ursprünglichen Gebietes des Primitivstreifs durch das Wachstum des Kopffortsatzes (und des ihm entsprechenden Gebietes des Embryonschildes) statt.

Diese Wanderung des Urmundes bzw. des Primitivknotens wird als Urmundschluß bezeichnet. Nach einer Annahme soll es sich dabei nämlich um einen wirklichen Schluß handeln, und zwar derart, daß sich die Seitenränder des Urmundes, bzw. der Primitivrinne, nähern und so allmählich in caudaler Richtung verwachsen (Verwachsungstheorie, Concrescenztheorie, Urmundtheorie). Da zu beiden Seiten des Urmundes, bzw. der Primitivrinne, das

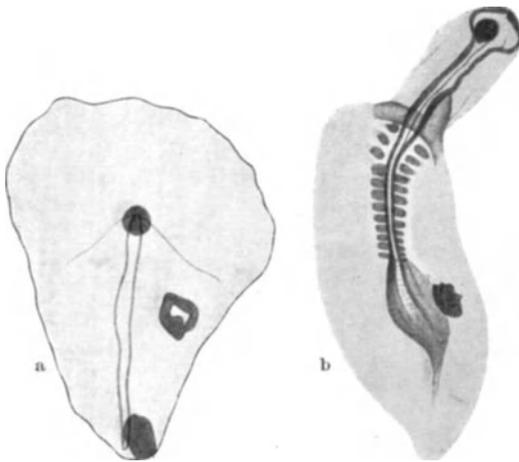


Abb. 97. Versuchsergebnisse von Verletzungen einer Hühnerkeimscheibe. a Umrisslinien der Area pellucida und des Primitivstreifs einer 24 Stunden alten Keimscheibe mit Angabe der Verletzungsstellen. b Lage dieser Stellen in der Embryonalanlage 24 Stunden später. 12fache Vergrößerung. Nach Kopsch.

Bildungsmaterial für je eine Hälfte der axialen Organe, also des Medullarrohres (jedoch ohne dessen vorderstem Abschnitte) und der Chorda, sowie auch das Bildungsmaterial für die Mesodermsegmente der beiden Körperhälften liegen, so würde nach dieser Hypothese fast der ganze embryonale Körper

durch Verwachsung der Anlagen der beiden Körperhälften in der dorsalen Mittellinie entstehen, und zwar bei der Discogastrula am hinteren Rande des Keimes, „randständig“, bei der Epigastrula in der Mitte ihrer Oberfläche, also „mittelständig“. Diese Annahme einer Verwachsung der seitlichen Urmundränder in der Mittellinie ist jedoch nicht genügend begründet. Die hierher gehörigen Tatsachen lassen sich vielmehr auch damit erklären, daß die vordere (dorsale) Urmundlippe, bzw. die vordere Umrandung der Primitivgrube, caudalwärts wandert

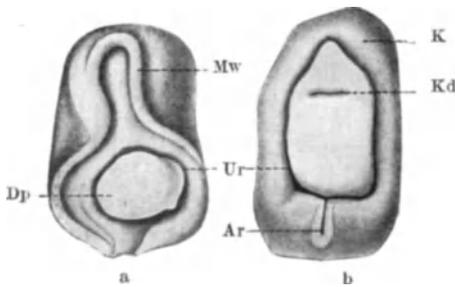


Abb. 98. Zwei Fehlbildungen von *Rana fusca*, veranlaßt durch den nicht erfolgten Urmundschluß. In a ragt aus dem weit geöffneten Urmunde der Dotterpfropf (Dp) hervor. Ar Afterrinne; K Kopf; Kd Eingang in den Kopfdarm; Mw Medullarwulst; Ur Urmundrand. Nach O. HERTWIG.

und so die Seitenteile des Urmundes, bzw. der Primitivrinne, miteinander durch eine Substanzbrücke verbindet. Die so entstandene Zellmasse wächst nun als einheitliche Bildung durch Zellneubildung in caudaler Richtung weiter und in ihr entstehen daher die axialen Organe nicht durch Verwachsung zweier seitlicher Anlagen, sondern aus einer einheitlichen Gewebsmasse, die sich caudalwärts streckt und dabei

diese Organe aus sich differenziert. Unterbleibt bei abnormer Entwicklung — im Naturzustande, oder im Experimente, z. B. infolge des Einflusses gewisser Chemikalien — diese Wanderung und damit die Verbindung der Seitenteile des Keimes durch die mediane Zellbrücke (Abb. 98), so entwickeln sich diese Teile, wenn auch voneinander getrennt, ihren Potenzen gemäß weiter, bilden also jeder je eine Körperhälfte aus und es entsteht so eine Spina bifida, d. h. eine Fehlbildung, bei welcher u. a. die Wirbelsäule (Columna spinalis)

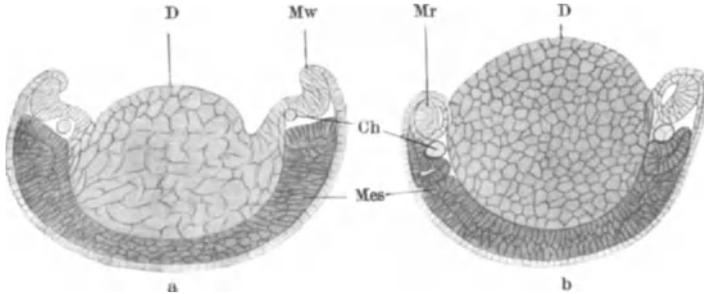


Abb. 99. Zwei Querschnitte durch Fehlbildungen von der Art der Abb. 98. a durch das hintere Drittel des Rumpfes der Fehlbildung Abb. 98a. b durch das vordere Drittel einer Fehlbildung. Ch Chorda dorsalis; D Dotterzellen; Mes Mesoderm; Mr Medullarrohr; Mw Medullarwulst. Nach O. HERTWIG.

entzwei geteilt ist (Abb. 99). Beim höchsten Grade dieser Fehlbildung findet sich der Beginn des Spaltes in der Gegend der Medulla oblongata vor, da die Stelle des Beginnes des Urmundschlusses dem Bereiche des späteren Hinterkopfes entspricht. Da das Vorderende der Hirnanlage vor dem Urmunde liegt, kann es von der Spaltung nicht betroffen werden.

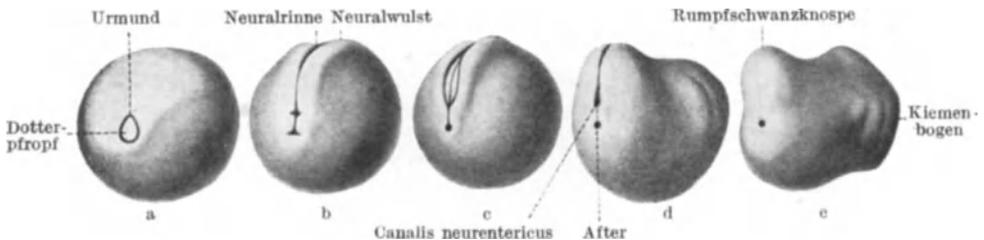


Abb. 100. Fünf Embryonen von *Rana fusca* in verschiedenen Stadien des Urmundschlusses, von hinten gesehen. a Stadium mit kleinem Urmunde und daraus hervorragendem Dotterpfropfe; b Stadium des spaltförmigen Urmundes; c Erhebung der Neuralwülste; d Verschluß der Neuralrinne; e Stadium des geschlossenen Neuralrohres und des Hervortretens der Rumpfschwanzknospe. Nach Modellen von F. ZIEGLER.

Der ganze Vorgang des sog. Urmundschlusses ist jedoch seinem wahren Wesen nach noch nicht klar gestellt. Hierzu sind neue experimentelle Untersuchungen notwendig.

Das Endsicksal des Urmundes ist ein verschiedenes, je nachdem ob es sich um rand- (Discogastrula) oder mittelständige (Epigastrula) Entwicklung des Embryo handelt, immer aber ist es mit der Entwicklung des Schwanzes und Afters verknüpft. Bei den anuren Amphibien verengert sich der ursprünglich weite Urmund immer mehr; sobald er einen engen Ring darstellt (Abb. 100a), wachsen seine Seitenränder, besonders in der Mitte, aufeinander zu, so daß aus dem Ringe eine enge Rinne entsteht, welche vorne und hinten in eine Öffnung übergeht (Abb. 100b). Die vordere Öffnung wird später von den Medullarwülsten umwachsen und so zum Canalis neurentericus geformt, die hintere

dagegen bildet den After (Abb. 100 c, d). Das diese beiden Öffnungen und die Rinne zwischen ihnen umgebende Zellmaterial ist — als Urmundzellmaterial — ein noch undifferenziertes und daher in reger Wucherung begriffenes. Durch die Anbildung neuen Zellmaterials an dieser Stelle entsteht eine Vorragung, an deren Wurzel der After zu liegen kommt (Abb. 100 e). Diese Vorragung wird als Schwanzknospe, Schwanzhöcker bezeichnet. In dem Mesoderm dieses Höckers bildet sich keine Leibeshöhle aus, es stellt daher eine solide Zellmasse dar.

Betreffs der Bezeichnungen Schwanzhöcker und Schwanzknospe siehe das Folgende.

Da bei der mittelständigen Entwicklung, also bei den Vögeln und Säugtieren, die Primitivrinne den Urmund darstellt, entspricht die Verkürzung dieser Rinne der Verengung eines kreisförmigen Urmundes. Eine Teilung in zwei Öffnungen wie bei dem Typus des Urmundschlusses der Anuren tritt hierbei nicht ein. Die Erweiterung des vorderen Endes der Primitivrinne, die Primitivgrube, wird zum *Canalis neurentericus*, sobald sie von den Medullarwülsten

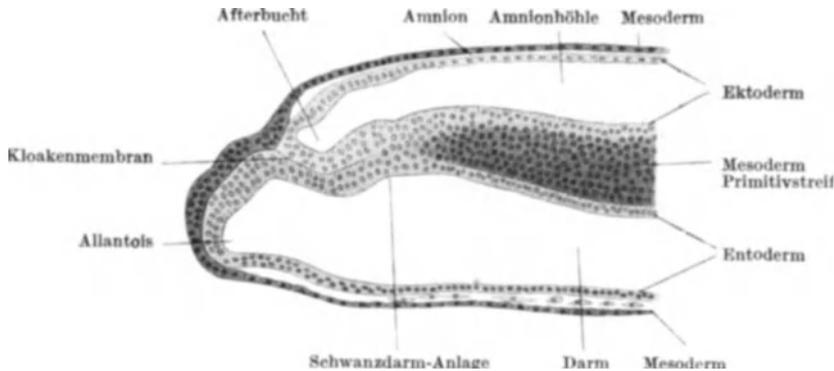


Abb. 101. Längsschnitt durch das Hinterende eines Schafembryos mit 5 Urwirbeln, 16 Tage nach der Begattung. Nach BONNET.

umwachsen ist (Abb. 95). Der After dagegen entsteht in anderer Weise als bei den Anuren. Hinter dem Primitivstreifen kommen Ekto- und Entoderm unmittelbar aufeinander zu liegen, da sich zwischen ihnen kein Mesoderm befindet (Abb. 101, 165). Sie verschmelzen zwar nicht miteinander, liegen aber dicht aneinander und bilden zusammen die sog. Kloaken- oder (weniger genau) Aftermembran. Da sie unmittelbar hinter dem Primitivstreif liegt, befindet sie sich — wie der Primitivstreif — auf der Rückenfläche des embryonalen Körpers und kann sich bei menschlichen Embryonen ohne Ursegmente bis auf den Anfangsteil der Allantois erstrecken. Nun wuchert das vor ihr gelegene, noch undifferenzierte Zellmaterial des Primitivstreifs — genau so wie das den *Canalis neurentericus* und den After umgebende Urmundzellmaterial bei den Amphibien — und bildet so einen caudalwärts und später auch dorsalwärts über die Kloakenmembran sich erhebenden Höcker, welcher als Schwanzknospe, richtiger als Rumpfschwanzknospe bezeichnet wird. Durch das caudal-dorsalwärts gerichtete Wachstum dieser Knospe wird die Kloakenmembran auf die ventrale Fläche des Körpers verschoben und mit ihr auch der hinterste Abschnitt des Primitivstreifs. Die Primitivrinne setzt sich daher über die Oberfläche der Rumpfschwanzknospe hinweg (Abb. 167) auf deren ventrale Fläche fort und teilt sie daher in zwei Hälften, welche als Schwanzhöcker bezeichnet werden können. — Das Zellmaterial, aus welchem die Rumpfschwanzknospe besteht, unterscheidet sich wesentlich von jenem des davor gelegenen Körperabschnittes: Es ist nicht wie dieses in die Elemente der einzelnen Keimblätter gegliedert, es

besitzt daher auch keine Leibeshöhle, stellt vielmehr eine einheitliche Zellmasse dar. Aus diesem zunächst undifferenzierten Zellmaterial bilden sich dann erst die dem hinteren Abschnitte des Rumpfes und des Schwanzes zukommenden Gebilde aus. Hierbei spielt nicht nur Wachstum — Zellvermehrung —, sondern auch Materialverschiebung (Gestaltungsbewegung) eine Rolle.

Bei den Vögeln und Säugetieren erscheint demnach der embryonale Körper in seiner Längsausdehnung zuerst in Form des Primitivstreifs. Doch entsteht noch vor dem Vorderende des Streifes der vordere Abschnitt des Gehirnes und Kopfes und hinter dem Hinterende des Streifes die Rumpfschwanzknospe, aus welcher ein großer Teil des Rumpfes und der Schwanz hervorgehen.

Das Längenwachstum findet in diesem Entwicklungsstadium sowohl intussusceptionell (interstitiell) durch Verlängerung der ganzen Embryonalanlage, als auch appositionell an den beiden Enden, ganz besonders am caudalen Ende statt. Dieses caudale Ende stellt also eine Wachstums- oder „Proliferationszone“, ein „Wachstumzentrum“ dar, an welchem durch rege Zellteilung immer wieder neues Zellmaterial angebildet wird.

Die Sonderung der Embryonalanlage in Gewebe und Organe, d. h. ihre „Differenzierung“, erfolgt, da ganz besonders und durch längere Zeit als vorne am caudalen Ende neues, also „undifferenziertes“ Zellmaterial ausgebildet wird, zuerst im vorderen Abschnitte der Anlage und schreitet von da in caudaler Richtung fort. Wenn am vorderen Ende der Embryonalanlage bereits Organe gebildet oder wenigstens in erkennbarer Form angelegt sind, wird am hinteren Ende der Anlage noch undifferenziertes Zellmaterial angebildet (Abb. 81, 82, 91, 95), das sich erst später, dann aber unmittelbar in Gewebe und Organe zu sondern beginnt. In der Längsachse der Embryonalanlage besteht demnach ein Differenzierungsgefälle in kranio-caudaler Richtung, so daß alles, was mehr kranialwärts gelegen ist, weiter differenziert ist als das, was mehr caudalwärts liegt.

Parallel diesem Differenzierungsgefälle nimmt auch die Lebhaftigkeit des Stoffwechsels (metabolisches Gefälle) und die Erregbarkeit, sowie infolge dessen die leichtere Verletzbarkeit in kranio-caudaler Richtung ab: Chemikalien, welche dem Medium, in welchem sich die Keime entwickeln, zugesetzt werden, beeinflussen vor allem oder ausschließlich das vordere Ende der Embryonalanlage.

### Ursachen der Gastrulation.

Aus dem formalen Ablaufe der Gastrulation läßt sich kein Grund ersehen, warum es an gewissen Stellen der Keimscheibe oder Keimblase plötzlich zu jenen Zellverschiebungen und Zellwanderungen kommt, welche die Gastrulation kennzeichnen. Man kann nur feststellen, daß diese Zellverschiebungen in jenem Abschnitte des Keimes erfolgen, in welchem die Zellvermehrung besonders lebhaft war und noch ist, weshalb die Zellen dieses Keimabschnittes zumeist (z. B. bei Amphibien und Vögeln) auch kleiner sind als die langsamer sich teilenden Zellen der anderen Keimabschnitte (Abb. 35, 36, 58). Diese Stellen sind daher als Wachstumszentren (S. 179) aufzufassen.

Den Einstülpungsvorgang bei der Invaginationsgastrula hat man speziell damit erklären wollen, daß die späteren Entodermzellen durch Flüssigkeitsaufnahme rascher an ihrer der Blastulhöhle zugekehrten Seite wachsen und so eine Keilform erhalten, welche mechanisch zur Invagination führt. Dieser Umstand mag eine Rolle spielen, allein als rein technisches Problem kann ein Formbildungsvorgang nicht betrachtet werden.

Die Ermittlung der Ursachen dieser Zellwanderungen ist naturgemäß nur auf experimentellem Wege möglich. Versuche dieser Art sind an Amphibienkeimen ausgeführt worden. Die aus ihnen gezogenen Schlußfolgerungen gelten daher zwar unmittelbar nur für Amphibien, besitzen aber gewiß auch bis zu einem bestimmten Grade allgemeine Bedeutung.

Aus diesen Versuchen folgt zunächst, daß sich die einzelnen Bezirke des Keimes bereits im Beginne der Gastrulation potentiell voneinander unterscheiden. Das animale Feld besitzt die Fähigkeit, seine Oberfläche durch Zellvermehrung zu vergrößern und auch sich zu strecken. Das vegetative Feld ist mehr passiv, besitzt aber doch, wenn auch in geringem Maße, die Fähigkeit sich in das Keiminnere einzustülpen. Die Randzone besitzt die Fähigkeit und das Bestreben sich einzustülpen, in den Keim einzuwuchern (Abb. 58, 61) und sich zu strecken. Dies gilt besonders von der oberen (dorsalen) Urmundlippe, weniger von den seitlichen Lippen.

Der Beweis für dieses Einstülpungsbestreben der oberen Urmundlippe wurde durch Verpflanzungsversuche erbracht. Wenn man ein Stück dieser Lippe in eine für sie fremde Umgebung, z. B. in die präsumtive Bauchhaut verpflanzt, so verhält es sich so, als ob es an seinem normalen Lageorte geblieben wäre, d. h. es stülpt sich ein und es beeinflußt ferner seine neue Umgebung so, daß sie sich gleichfalls einstülpt, so daß an der Einpflanzungsstelle eine neue, zweite Embryonalanlage entsteht. Wenn andererseits Ektoderm von einer z. B. zur Bildung der Rückenhaut bestimmten Gegend des Keimes in die obere Urmundlippe verpflanzt wurde, so erhielt dieses Ektoderm jene Fähigkeiten, welche den Zellen der Urmundlippe zukommen und es entwickelte sich daher so, wie wenn es von vornherein dieser Lippe zugehört hätte. Das Zellmaterial der oberen Urmundlippe wirkt somit anregend und bestimmend auf die Entwicklung anderer Zellen ein, es kann daher als Organisator bezeichnet werden. Die obere Lippe, als der Keimbezirk, welcher in seinen Zellen diese Organisatoren enthält, ist demnach als Organisationszentrum aufzufassen. Als Organisatoren oder Organisationszentren sind nämlich Zellgruppen zu bezeichnen, welche eine differenzierende Wirkung auf noch nicht differenzierte Zellen ausüben. Diese Eigenschaft besitzen sie neben der ihnen — wie allen embryonalen Zellen — zukommenden organbildenden Fähigkeit (Weiteres hierüber s. S. 173 und 177).

Wie aus den später (S. 173) geschilderten Versuchen hervorgeht, ist es zur Potenzentfaltung im Ektoderm nicht notwendig, daß das Ektoderm in die Randzone gerät und dort eingestülpt wird. Wenn man es direkt in das Keiminnere versetzt, entwickelt es sich gleich derart, als ob es gastruliert hätte.

Eine ähnliche Bedeutung wie die obere Urmundlippe der Amphibiengastrula haben offenbar bei den anderen Gastrulationsarten jene Stellen des Keimes, welche dem Urmunde, bzw. der dorsalen (oberen) Urmundlippe der Amphibiengastrula entsprechen, bei den Säugern also die Primitivrinne und die vordere Umwallung der Primitivgrube. Sie sind nicht bloß Wachstums-, sondern wahrscheinlich auch Organisationszentren.

Die organisatorische Fähigkeit dieser Keimbezirke kann als die Einstülpungs- oder Gastrulationspotenz aufgefaßt werden. Durch welche Ursachen sie gerade diesen Keimbezirken zugeteilt wird ist unbekannt. Vorbereitet wird ihre Entstehung wohl schon während der Furchung da ja in diesen Keimabschnitten die Furchung rascher als in den anderen abläuft und zur Bildung vieler, aber kleinerer Zellen führt. Es ist aber noch nicht festgestellt, ob diesen Zellen dadurch gewisse bereits im Ei vorhandene Materialien und damit bestimmte Potenzen zugewiesen werden, oder ob diese Potenzen allen Zellen des Keimes zukommen, aber nur im Bereiche des Urmundes

durch epigenetische Momente, z. B. durch Lagebeziehungen, in den Zellen zur Entfaltung veranlaßt werden.

Haben die Gastrulationspotenzen ihre Aufgabe erfüllt, d. h. einen dreiblättrigen Keim geschaffen, so verschwinden sie und an ihre Stelle treten nunmehr die die Organ-Determinierung bewirkenden Kräfte. Normalerweise werden die in das Keiminnere eingestülpten Zellen zuerst von den Gastrulationspotenzen und dann erst von den die Organ-Determinierung bewirkenden Kräften beeinflusst. Wie aber die Implantationsversuche (s. S. 173) beweisen, kann die Organ-Determinierung auch durch direkte Versetzung in das Keiminnere bewirkt werden, ohne daß auf die betreffenden Stellen die Gastrulationspotenzen eingewirkt hätten, ein Umstand, der für die Beurteilung abnormer Entwicklungsarten von Wichtigkeit ist.

### Die ersten Differenzierungsvorgänge am mittleren Keimblatte.

Die drei Keimblätter sind, ihrem histologischen Charakter nach, als Epithellamellen zu bezeichnen. Ekto- und Entoderm behalten den epithelialen Charakter auch später noch bei, während sich am Mesoderm bald eine gewebliche Sonderung bemerkbar macht.

Dem Entstehungsorte und der Lage im Keime entsprechend wurde im vorangegangenen ein peristomales und ein gastrales Mesoderm unterschieden und darauf hingewiesen, daß sich am gastralen Mesoderm sehr bald eine Gliederung in regelmäßig aufeinander folgende Abschnitte, Segmente oder Metameren ausbildet. Beim *Amphioxus* wird das Mesoderm jeder Körperhälfte seiner ganzen Länge nach in solche Metameren zerlegt. Sie werden als Ursegmente bezeichnet. Bei den kranioten Wirbeltieren wird dagegen nur der mediale, also den Achsenorganen — dem Medullarrohre und der Chorda — anliegende Abschnitt des Mesoderms jeder der beiden seitlichen Körperhälften segmentiert, während der laterale (ventrale) einheitlich bleibt. Vor der Segmentierung stellt der mediale Abschnitt des Mesoderms bei den Vögeln und Säugtieren eine aus dicht nebeneinander liegenden Zellen bestehende Zellmasse dar — die Rückenplatte. Von der medialen Seite her schneiden nun in diese Zellmasse in annähernd regelmäßigen Abständen Querschnitte (quer zur Längsachse des Körpers) ein, welche die Zellmasse in einzelne, regelmäßig aufeinander folgende Abschnitte zerteilen. Diese Querschnitte treten nicht gleichzeitig, sondern eine nach der anderen und zwar so auf, daß die erste etwa in der Mitte der Längsachse der Embryonalanlage, seitlich von der Primitivrinne, erscheint und alle folgenden hinter ihr allmählich und in annähernd gleichen Zeiträumen auftreten (Abb. 79—82).

Doch liegen Angaben beim Menschen vor, nach welchen sich kranial von dem zuerst entstandenen Urwirbel später noch einer ausbilden kann. Dies ist aber, wenn überhaupt, nur ausnahmsweise der Fall.

Beim Huhn beginnt diese Segmentierung am Anfange des 2. Tages, beim Kaninchen ungefähr am 8. Tage, beim Menschen in der 3. Woche.

Da die Furchen das Mesoderm nicht in seiner ganzen Breite durchsetzen, wird nur der mediale Abschnitt des Mesoderms zerteilt. Die einzelnen Teilstücke sind die Mesodermsegmente, Rückensegmente, Urwirbel, Protovertebrae oder Somite (Körperstücke). Der Name Urwirbel ist der zumeist gebrauchte, obzwar er, wie die Entwicklung der Wirbel lehrt, unrichtig ist, da aus dem „Urwirbel“ nicht nur das Material zur Bildung eines Wirbels entsteht und da ferner ein Wirbel nicht aus dem Zellmaterial eines einzigen Urwirbels hervorgeht. Diese Urwirbel gehen seitlich (Abb. 82) in das nicht gegliederte, aus zwei Epithellamellen bestehende Mesoderm, in die Seitenplatten über (Abb. 102). Der Übergang erfolgt durch das Zwischenstück,

einen Abschnitt des Mesodermsegmentes, welcher als Mittelplatte, Urwirbelkommunikation, Ursegmentstiel oder als Urogenitalplatte, Gononephrotom (wegen seiner Beziehung zur Entwicklung des Urogenitalapparates) bezeichnet wird (Abb. 102).

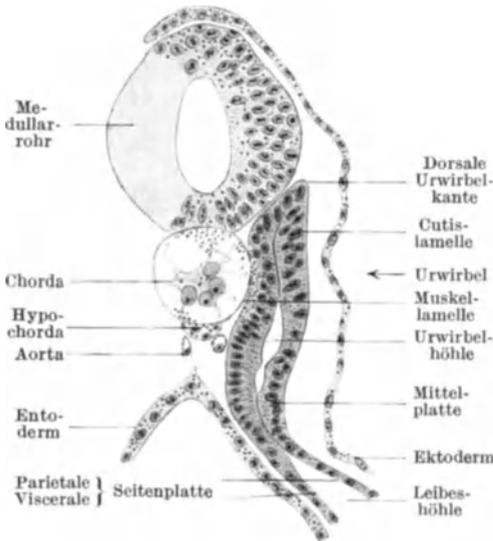


Abb. 102. Querschnitt durch das Vorderende eines Embryo von *Pristiurus melanostomus* mit 26–27 Urwirbeln. 184fache Vergrößerung. Nach C. RABL.

Die Segmentierung erstreckt sich in kranio-caudaler Richtung nicht über das ganze Mesoderm. Wie erwähnt wurde, bilden sich bei dieser Segmentierung vor der zuerst entstandenen Querrinne im Mesoderm zumeist keine weiteren aus, sondern alle anderen Rinnen treten hinter ihr auf. Faßt man die zuerst entstandene Rinne als die vordere Begrenzung des ersten Urwirbels auf, so bleibt daher dieser Urwirbel dauernd der erste. Das vor ihm befindliche Mesoderm weist infolgedessen keine oder keine klare Gliederung in Segmente auf (siehe die Entwicklung des Kopfes). Dieser erste Urwirbel liegt nun in der Gegend des späteren Hinterkopfes, unmittelbar hinter dem Gehörbläschen und er sowie die hinter ihm befindlichen 2–3 Urwirbel werden zur Bildung des Occiput verwendet. Das Mesoderm des Vorderkopfes dagegen besteht nicht aus Urwirbeln (Abb. 82, 87). Es ist übrigens auch die Abgliederung dieser ersten, zur Kopfbildung mit herangezogenen Urwirbel gegeneinander keine so scharfe wie jene der folgenden Urwirbel.

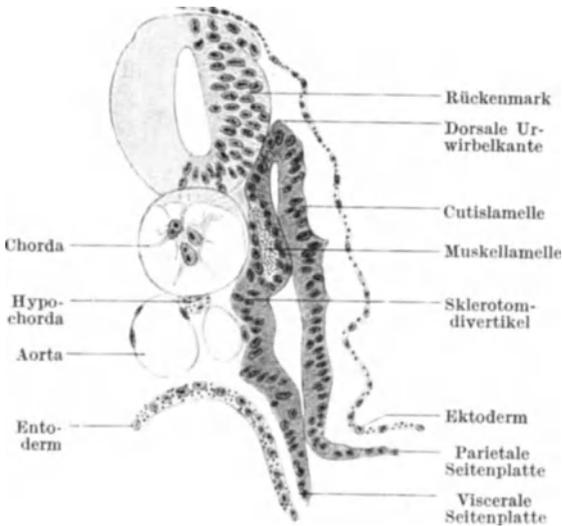


Abb. 103. Querschnitt durch das Vorderende eines Embryo von *Pristiurus melanostomus* mit 34–35 Urwirbeln. 186fache Vergrößerung. Nach C. RABL.

Hier bleibt vielmehr eine Zone unsegmentierten und zunächst auch undifferenzierten Mesoderms erhalten, welche in die Bildung der Rumpfschwanzknospe eingeht (Abb. 82, 101).

Auch der Name „Ursegment“ wird in gleichem Sinne wie das Wort Urwirbel gebraucht, sollte jedoch nur für die Mesodermsegmente des *Amphioxus* verwendet oder mit dem Zusatz „sekundär“ gebraucht werden.

Diese Segmentierung erstreckt sich in kranio-caudaler Richtung nicht über das ganze Mesoderm. Wie erwähnt wurde, bilden sich bei dieser Segmentierung vor der zuerst entstandenen Querrinne im Mesoderm zumeist keine weiteren aus, sondern alle anderen Rinnen treten hinter ihr auf. Faßt man die zuerst entstandene Rinne als die vordere Begrenzung des ersten Urwirbels auf, so bleibt daher dieser Urwirbel dauernd der erste. Das vor ihm befindliche Mesoderm weist infolgedessen keine oder keine klare Gliederung in Segmente auf (siehe die Entwicklung des Kopfes). Dieser erste Urwirbel liegt nun in der Gegend des späteren Hinterkopfes, unmittelbar hinter dem Gehörbläschen und er sowie die hinter ihm befindlichen 2–3 Urwirbel werden zur Bildung des Occiput verwendet. Das Mesoderm des Vorderkopfes dagegen besteht nicht aus Urwirbeln (Abb. 82, 87). Es ist übrigens auch die Abgliederung dieser ersten, zur Kopfbildung mit herangezogenen Urwirbel gegeneinander keine so scharfe wie jene der folgenden Urwirbel.

In demselben Maße als sich der Primitivstreifen verkürzt, schreitet die Segmentierung des gastralen Mesoderms in caudaler Richtung fort, sie reicht jedoch nicht bis zum hintersten Ende des Primitivstreifens und damit des embryonalen Körpers.

In demselben Maße als sich der Primitivstreifen verkürzt, schreitet die Segmentierung des gastralen Mesoderms in caudaler Richtung fort, sie reicht jedoch nicht bis zum hintersten Ende des Primitivstreifens und damit des embryonalen Körpers.

Man kann demnach drei Abschnitte am Mesoderm unterscheiden: Das nicht segmentierte Kopfmesoderm (richtiger: Mesoderm des Vorderkopfes), das segmentierte Rumpf- und das nicht segmentierte Schwanzmesoderm.

Die Urwirbel liegen zu beiden Seiten des Medullarrohres und der Chorda dorsalis und bilden mit diesen axialen Organen den mittleren Abschnitt der Embryonalanlage, welcher sich von dem seitlichen Abschnitte dadurch scharf abhebt, daß dieser keine Segmentierung aufweist. Der seitliche Abschnitt tritt ferner weniger scharf hervor, weil er außer den Epithellamellen des Ektoderms nur aus den beiden Seitenplatten — gleichfalls bloß zarten Epithellamellen — besteht. Auch in dem kranial und caudal von den Urwirbeln befindlichen Gebiete des embryonalen Körpers ist der mediale Abschnitt des Mesoderms zellreicher, daher massiger als der seitliche. Der mediale Abschnitt der Embryonalanlage tritt infolgedessen in seiner ganzen Länge stärker hervor als der seitliche. Man bezeichnet ihn als Stammzone, den seitlichen Abschnitt als Parietalzone (Abb. 82, 91b). Bezogen auf die späteren Verhältnisse des Körpers entspricht die Stammzone etwa dem Hinterkopfe, dem Nacken und Rücken, die Parietalzone den seitlichen und ventralen Abschnitten des Körpers.

Die Zahl der beim Menschen gebildeten Urwirbel beträgt 38—41, ist also größer als die Zahl der Wirbel (32—35). Von ihnen werden die ersten 3—4 in die Bildung des Hinterkopfes einbezogen; es folgen 7 Hals- oder Cervical-, 12 Brust-, Thorakal- oder Dorsal-, 5 Lenden- oder Lumbal-, 5 Kreuz- oder Sakral- und endlich 5—8 Mesodermsegmente, deren Urwirbel nicht alle zur Bildung der Steiß-Wirbel herangezogen werden, da sie vorher zugrunde gehen.

Die Differenzierungsart der Urwirbel und der Seitenplatten läßt sich am klarsten, weil in geradezu schematischer Weise, bei den Embryonen der Selachier feststellen. Die vorstehenden Abbildungen (Abb. 102—107) entstammen Querschnitten durch solche Embryonen. Man erkennt, daß das Medullarrohr in diesem Entwicklungsstadium bereits gebildet und vom Ektoderm abgelöst ist; unter ihm liegt die Chorda dorsalis und die bei Selachiern vorkommende Hypochorda, unter dieser die noch paarige Aorta und das Entoderm. Seitlich zwischen dem Ektoderm und den genannten Organen liegt das Mesoderm. Es besteht in der Abb. 102 aus zwei epithelialen Lamellen, welche dorsalwärts in einer scharf vortretenden Kante, der dorsalen Urwirbelkante, ineinander übergehen. Die laterale Epithellamelle liegt dem Ektoderm, die mediale den Achsenorganen (Medullarrohr, Chorda, Aorta) und dem Entoderm an. An beiden Lamellen lassen sich deutlich zwei Abschnitte

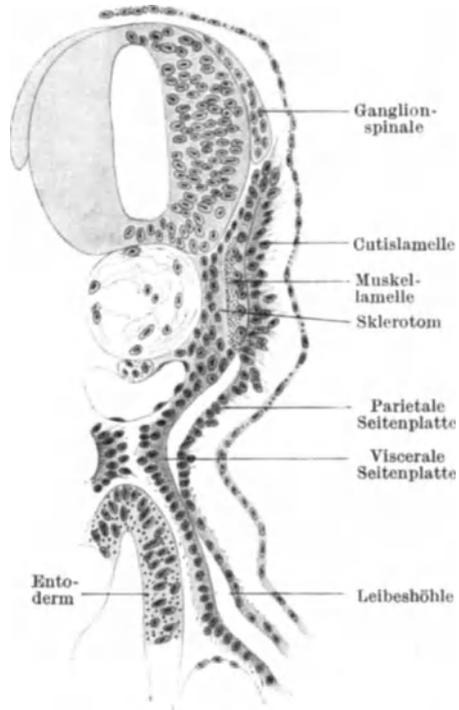


Abb. 104. Querschnitt durch das Vorderende eines Pristurusembryo mit 45—46 Urwirbeln. 184fache Vergrößerung. Nach C. RAHL.

unterscheiden: ein in der Mitte des Embryonalkörpers seitlich von den Achsenorganen liegender und ein weiter lateral gelegener, von dem anderen abgelenkter Abschnitt. Der neben den Achsenorganen liegende Abschnitt besitzt hohe, der laterale flache Zellen. Der ersterwähnte Abschnitt stellt den Urwirbel (Abb. 102), der laterale die Seitenplatten, die Übergangszone zwischen beiden die Mittelplatte oder das Zwischenstück dar. Der im Urwirbel befindliche Hohlraum, die Urwirbelhöhle, Myocöl, verengert sich im Zwischenstücke, um sich dann wieder zwischen den beiden Seitenplatten zur Leibeshöhle, Splanchnocöl, zu erweitern.

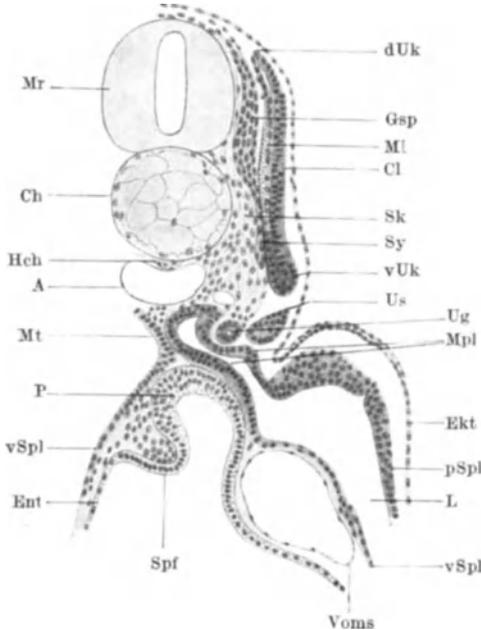


Abb. 105. Querschnitt durch einen Pristiurus-Embryo mit 74 Urwirbeln in der Gegend der Pankreasanlage. A Aorta; Ch Chorda; Cl Cutislamelle; Ekt Ektoderm; Ent Entoderm; Gsp Ganglion spinale; Hch Hypochorda; L Leibeshöhle; MI Muskellamelle; Mpl Mittelplatte; Mr Medullarrohr; Mt Mesenterium; P dorsale Pankreasanlage; Sk Sklerotom; Spf Spiralfalte oder -klappe; p, vSpl parietale viscerele Seitenplatte; Sy Sympathicus; Ug Urnierengang; d, vUk dorsale, ventrale Urwirbelkante; Ua angeschnittener Urwirbel; Voms Vena omphalo mesenterica. 120fache Vergrößerung. Nach C. RABL.

Die Differenzierung beginnt in der medialen Lamelle des Urwirbels und zwar etwa in ihrer Mitte, dort wo sie der Chorda anliegt. In dem der Chorda zugewandten Abschnitt des Plasmas der hohen Zellen dieser Lamelle treten feinste Fibrillen auf, welche parallel zur Längsachse des Embryo verlaufen, daher im Querschnitte punktförmig erscheinen (Abb. 102). Es sind Muskelfibrillen. Die Zellen dieses Abschnittes der medialen Lamelle des Urwirbels wandeln sich, indem sie immer mehr Fibrillen in ihrem Plasma ausbilden, zu Myoblasten, Muskelbildungszellen um, welche mit ihren Nachbarn zusammen ein Muskelsegment, ein Myotom oder Myomer darstellen. Die mediale Lamelle des Urwirbels wird daher auch als Muskellamelle oder als Muskelplatte bezeichnet. Von den Organsystemen des späteren Körpers tritt demnach das Muskelsystem zuerst in segmentaler Anordnung auf, denn jedem Urwirbel entspricht ein solches Myomer oder Myotom. Aus diesen Muskelsegmenten entsteht

später u. a. auch der zum Teil metamer bleibende Teil der dorsalen Seitenrumpfmuskulatur, nämlich die tiefen Rückenmuskeln.

Auch der Urwirbel selbst wird manchmal in unzutreffender Weise als Myotom, seine Höhle daher als Myocöl bezeichnet.

Bald nachdem die Differenzierung der Muskelfibrillen begonnen hat, faltet sich der ventral von dieser Muskelbildungszone befindliche Abschnitt der medialen Lamelle des Urwirbels medialwärts, also gegen die Chorda zu aus, so daß ein kleines Divertikel entsteht, welches als Sklerotomdivertikel bezeichnet wird (Abb. 103). Wie sein Name sagt, steht es zur Skelettbildung und zwar zur Entwicklung der Wirbel, in Beziehung. Seine Zellen vermehren sich und schieben sich entlang der Chorda sowohl dorsalwärts an die Seitenfläche des Medullarrohres wie auch ventralwärts gegen das Entoderm zu vor (Abb. 104). Hierbei löst sich der epitheliale Verband der Zellen und sie wandeln sich in spindel-

oder sternförmige Gebilde um, welche zahlreiche Fortsätze aussenden, mit welchen sie untereinander in Verbindung treten (Abb. 105, 107). In dem auf diese Weise gebildeten Netzwerke sammelt sich eine halbflüssige, gallertige Masse an. Damit ist jene Gewebsart entstanden, welche für die Differenzierung des Mesoderms überhaupt kennzeichnend ist und welche als embryonales Bindegewebe, embryonales Füll- oder Stützgewebe, als Mesenchym (*τὸ ἔγγυμα* der Saft, Mesenchym: das dazwischen Ergossene) bezeichnet werden kann. Es ist dem Gallertgewebe des Nabelstranges sehr ähnlich und wird daher auch als embryonales Gallertgewebe bezeichnet. Im besonderen kann das aus den Sklerotomdivertikeln entstandene, um die Achsenorgane sich ausbreitende embryonale Bindegewebe (Abb. 107, 232) als das axiale Mesoderm bezeichnet werden. Da aus jedem Urwirbel ein solches Divertikel entsteht, ist die Anlage dieses axialen Bindegewebes eine metamere und man kann diese segmentalen Anlagen als Sklerotome oder Skleromere bezeichnen, kann also am Urwirbel außer einem Myomer auch ein Skleromer unterscheiden (Abb. 493, 656). Dieses metamere Stadium des axialen Bindegewebes dauert allerdings nur ganz kurze Zeit, denn sobald sich die epithelialen Sklerotomdivertikel in embryonales Bindegewebe aufgelöst haben, verschmilzt dieses mit dem davor und dahinter befindlichen embryonalen Bindegewebe zu einer einheitlichen Masse. Dieser Vorgang schreitet entsprechend der Differenzierung der Urwirbel in caudaler Richtung fort, so daß schließlich durch die ganze Länge des embryonalen Körpers hindurch eine einheitliche Masse embryonalen Bindegewebes die Achsenorgane als „axiales Mesoderm“ umhüllt.

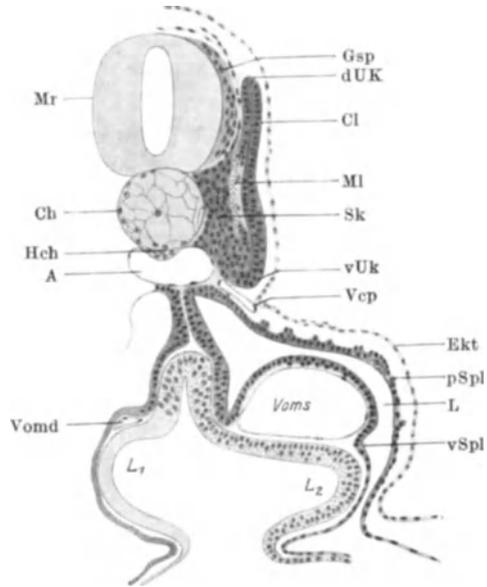


Abb. 106. Querschnitt durch den 5. Urwirbel eines Pristiurus-Embryo, bei welchem die 6. Kiemenfurche in Bildung begriffen ist. L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub> Leberdivertikel; Vcp Vena cardinalis posterior; Vomd Vena omphalo-mesenterica dextra. Die übrigen Bezeichnungen wie bei der früheren Abbildung. 107fache Vergrößerung. Nach C. RABL.

Während sich in dieser Weise die ventrale Hälfte der medialen Lamelle des Urwirbels auflöst, schnürt sich seine laterale Lamelle vom Zwischenstücke ab, so daß dieses samt den seine Fortsetzung bildenden Seitenplatten selbständig wird. Die laterale Lamelle des Urwirbels biegt medialwärts und nach oben (dorsalwärts) um und bildet auf diese Weise an der Umbiegungsstelle die ventrale Urwirbelkante (Abb. 105, 106). Gegen sie schiebt sich in demselben Maße als die Auflösung des Sklerotomdivertikels fort, die Muskellamelle vor, indem sie sich ventralwärts verlängert (Abb. 105—107). Dabei legt sich die Muskellamelle dicht an die laterale Lamelle des Urwirbels, so daß die Urwirbelhöhle verschwindet. Der Urwirbel besteht nunmehr aus einer medialen, aus Myoblasten aufgebauten und aus einer lateralen, epithelialen Lamelle; diese Lamellen gehen an der dorsalen und ventralen Urwirbelkante, die beide gleichfalls epithelial sind, ineinander über.

Diese epithelialen Bestandteile des Urwirbels sind zur Auflösung in embryonales Bindegewebe bestimmt. Diese Auflösung beginnt etwa in der Mitte

der lateralen Lamelle (Abb. 104). Die hier befindlichen Zellen verlängern und verschmälern sich, senden zarte Fortsätze gegen das über sie hinwegziehende Ektoderm hin aus, lösen sich dann von ihren Nachbarn ab und wandern in den Raum zwischen dem Urwirbel und dem Ektoderm, wo sie sich in embryonale Bindegewebszellen umwandeln. In dem dieser Vorgang sowohl dorsal- als auch ventralwärts an der lateralen Urwirbellamelle fortschreitet, löst sich diese Lamelle allmählich in embryonales Bindegewebe auf. Nur die beiden Urwirbelkanten bleiben noch epithelial. Da der Embryo während dieser Vorgänge wächst, muß auch der Urwirbel sich vergrößern und die Auflösung bzw. Umbildung der epithelialen Bestandteile des Urwirbels muß daher zunächst mit gleichzeitiger Anbildung neuer, umwandlungsfähiger Epithelzellen einhergehen. Die beiden Lamellen des Urwirbels verlängern sich daher, während sie sich in Muskel- bzw. in Bindegewebszellen umbilden, gleichzeitig auch durch Erzeugung neuer Epithelzellen in dorsoventraler Richtung, so daß die beiden Urwirbelkanten in dem wachsenden Embryonalkörper dorsalwärts und ventralwärts vorrücken. Diese Anbildung von Epithelzellen hört aber in einem gewissen Stadium auf und nunmehr verfallen auch die beiden epithelial gebliebenen Urwirbelkanten der Auflösung in embryonales Bindegewebe. Die dorsalen Urwirbelkanten sind in dieser Zeit bis in die Nähe der dorsalen Mittellinie vorgerückt, so daß also das aus ihnen entstehende embryonale Bindegewebe die dorsale Umhüllung des Medullarrohres bildet (Abb. 107). Die ventralen Urwirbelkanten verlängern sich, so daß sie bis zur späteren ventralen Fläche des Körpers herabreichen. Bei manchen Klassen (Selachier, Teleosteer, Ganoiden, Reptilien) verlängern sie sich im Bereiche der Gliedmaßenanlagen bis in diese selbst und enden dort mit einer kolbigen Anschwellung. Sie wird als Muskelknospe bezeichnet, da sich ihre Zellen in Myoblasten umwandeln und die Muskulatur der Gliedmaßen liefern (Abb. 107, Mk).

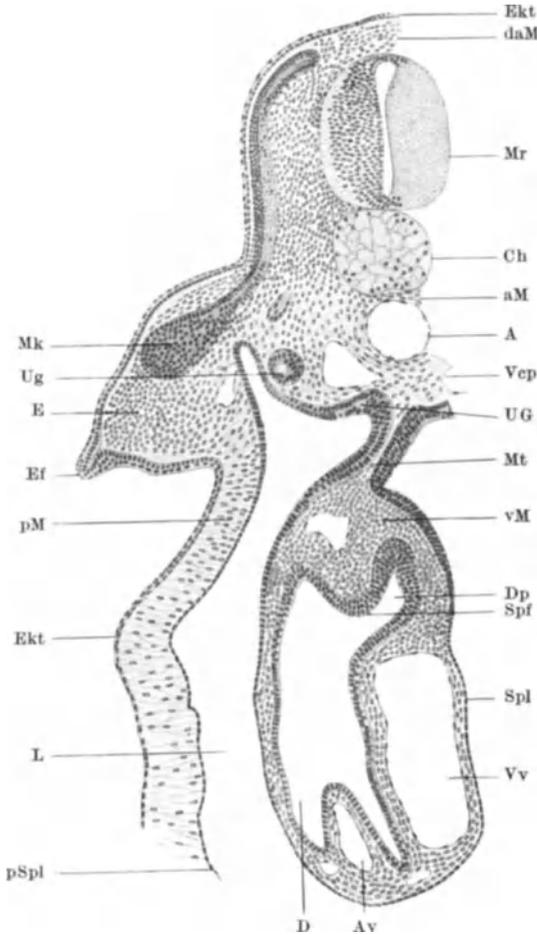


Abb. 107. Querschnitt durch einen Pristiurusembryo mit mindestens 100 Urwirbeln in der Gegend der vorderen Extremitätenanlage. Av Arteria vitellina; D Darm; Dp Ductus pankreaticus; E Extremitätenstummel; Ef Epithelfalte am Rande des Extremitätenstummels; aM axiales Mesoderm; daM dorsaler Abschnitt des axialen Mesoderms; pM parietales Mesoderm; vM viscerales Mesoderm; Mk Muskelknospe; UG Urogenitalzelle; Vep Vena cardinalis posterior; Vv Stamm der vereinigten Vena vitellina und Vena subintestinalis. Die übrigen Bezeichnungen wie früher. 104fache Vergrößerung. Nach C. RABL.

bildet (Abb. 107). Die ventralen Urwirbelkanten verlängern sich, so daß sie bis zur späteren ventralen Fläche des Körpers herabreichen. Bei manchen Klassen (Selachier, Teleosteer, Ganoiden, Reptilien) verlängern sie sich im Bereiche der Gliedmaßenanlagen bis in diese selbst und enden dort mit einer kolbigen Anschwellung. Sie wird als Muskelknospe bezeichnet, da sich ihre Zellen in Myoblasten umwandeln und die Muskulatur der Gliedmaßen liefern (Abb. 107, Mk).

Das embryonale Bindegewebe, welches aus der Auflösung der lateralen Urwirbellamelle und aus den Urwirbelkanten entsteht, breitet sich unter dem Ektoderm aus und liefert vor allem die Cutis der Haut an der Hinterfläche des Kopfes und Rumpfes. Man hat daher die laterale Lamelle des Urwirbels als Haut- oder Cutislamelle, als Haut-, Cutisplatte oder als dermale Lamelle und das von ihr gelieferte embryonale Bindegewebe als das dermale Bindegewebe bezeichnet. Da aber dieses Bindegewebe nicht allein Cutis liefert, sind diese Bezeichnungen ungenau.

Ebenso ungenau ist die Bezeichnung des Urwirbels in diesem Stadium als Haut-Muskelplatte.

Da die Anbildung dieses Bindegewebes von den lateralen Lamellen der aufeinander folgenden Urwirbel aus stattfindet, erfolgt sie in metamerer Weise. Mit Rücksicht darauf, daß sich dieses Bindegewebe u. a. am Aufbaue der Haut beteiligt, kann man diese Metamere als *Dermatome* bezeichnen. Die Grenzen zwischen ihnen bestehen allerdings nur ganz kurze Zeit, da sich die von den benachbarten Urwirbeln gebildeten embryonalen Bindegewebszellen alsbald miteinander verbinden.

Da somit jeder Urwirbel je ein Dermato-, Myo- und Skleromer ausbildet (Abb. 493, 656), ist die Anlage eines Teiles des Hautbindegewebes, der dorsalen Rumpfmuskulatur und die Anlage des Achsenskeletes eine metamere.

Die Differenzierung des Zwischenstückes erfolgt in besonderer Weise und kann erst bei der Besprechung der Entwicklung des Urogenitalapparates erörtert werden.

Im Bereiche der beiden Seitenplatten erfolgt die Differenzierung in gleicher Weise, und zwar so, wie an der lateralen Urwirbellamelle: die Zellen verlängern sich, senden Fortsätze gegen das Ektoderm (parietale Seitenplatte), bzw. gegen das Entoderm (viscerale Seitenplatte) aus (Abb. 106), lösen sich dann von den Seitenplatten ab und werden zu embryonalen Bindegewebszellen. Die von der parietalen Seitenplatte abgelösten Zellen liefern das unter dem Ektoderm befindliche embryonale Bindegewebe der Seiten- und Ventralfläche des Körpers. Da es ohne Grenze in das von der lateralen Urwirbellamelle aus entstandene embryonale Bindegewebe übergeht, bildet es mit ihm eine Einheit. Diese ganze unter dem Ektoderm befindliche Lage embryonalen Bindegewebes kann, da es mit dem Ektoderm zusammen die Körperwand bildet, als parietales Mesoderm bezeichnet werden. Von ihm aus wird auch das embryonale Bindegewebe der Gliedmaßen gebildet (Abb. 107, 232).

Die von der visceralen Seitenplatte abgelösten Zellen sammeln sich um das Entoderm an. Das aus ihnen entstehende embryonale Bindegewebe kann daher als das viscerale Mesoderm bezeichnet werden (Abb. 107, 232). Aus ihm gehen alle jene Gewebelemente — außer den aus dem Entoderm stammenden epithelialen Zellen — hervor, welche sich später in den entodermalen Organen vorfinden.

Die Umbildung der Zellen der Seitenplatten geht mit einer dem Wachstum des ganzen Embryo entsprechenden regen Zellvermehrung einher, bei welcher zwar die Hauptmasse der neugebildeten Zellen in embryonale Bindegewebszellen umgewandelt wird, bei welcher sich jedoch stets an den Seitenplatten selbst Zellen als Wandbekleidung der Leibeshöhle erhalten. Da aus der Leibeshöhle die späteren serösen Höhlen — Perikardial-, Pleural- und Peritonealhöhle — entstehen, werden diese Zellen zu den den Innenbelag der Wände dieser Höhlen bildenden Epithelzellen.

Das ursprünglich wie die beiden anderen Keimblätter epitheliale Mesoderm sondert sich demnach geweblich in folgender Weise: Epithelial bleibt zunächst das Zwischenstück und der nicht in embryonales Bindegewebe umgewandelte

Zellrest der Seitenplatten; in Muskelgewebe wandelt sich ein Teil der medialen Lamelle des Urwirbels und eventuell die ventrale Urwirbelkante, falls sie eine Muskelknospe liefert; alles übrige wird zu embryonalem Bindegewebe. Dieses ist in drei Massen angeordnet, als axiales, parietales und viscerales Mesoderm. Diese drei Massen gehen ohne Grenzen ineinander über und sind morphologisch vollkommen gleich beschaffen. Dieses ursprünglich überall gleichartige embryonale Bindegewebe stellt ein den ganzen embryonalen Körper durchsetzendes Füllgewebe dar, in welches die übrigen, außer der Muskellamelle des Urwirbels rein epithelialen Elemente der drei Keimblätter eingebettet sind.

Die Chorda ist in diesem Entwicklungsstadium noch als epitheliales Gebilde zu betrachten.

Die Differenzierung des Mesoderms vollzieht sich bei allen Wirbeltierklassen im wesentlichen in der gleichen Weise wie bei den Selachiern. Nur formal bestehen gewisse Unterschiede, welche im wesentlichen auf die Gesamtform des Keimes und auf die daraus sich ergebenden topographischen Verhältnisse innerhalb des Embryonalkörpers zurückgeführt werden können. So ist die Embryonalanlage bei den Amnioten, also auch bei den Säugetieren und beim Menschen (Abb. 228), flach auf dem Dotter oder auf der Keimblase ausgebreitet, so daß also die Achsenorgane in derselben Ebene wie die seitlichen Teile des Embryo liegen. Die Urwirbel haben daher auch eine andere Gestalt als jene der Selachier (Abb. 228). Sie sind im Querschnitte dreieckig und kehren ihre mediale Seite den Achsenorganen, ihre laterale — dorsale — Seite dem Ektoderm, ihre ventrale Seite dem Entoderm zu, welchem sie flach aufliegen. Zwischen diesen epithelialen Wänden des Urwirbels ist ferner kein Hohlraum, vielmehr eine mesodermale Zellmasse, der Urwirbelkern, vorhanden. Auch zwischen den Seitenplatten besteht zunächst kein Hohlraum, beide liegen vielmehr einander dicht an. Sie heben sich dann stellenweise voneinander ab, die auf diese Weise entstandenen Hohlräume fließen miteinander zu einem einheitlichen Hohlraum zusammen, welcher die Leibeshöhle darstellt.

Fast die ganze mediale Lamelle des Urwirbels, sowie die Übergangszone zwischen ihr und der unteren Lamelle bildet sich nun zum Sklerotom aus. Dieses stellt eine medianwärts gegen die Chorda stark vortretende Zellmasse dar, welche sich bald auflöst und in embryonales Bindegewebe umwandelt, das als axiales Mesoderm die Achsenorgane umwächst. Gleichzeitig wächst von der dorsalen Urwirbelkante die Muskellamelle nach abwärts, welche wie bei den Selachiern, aus den in Myoblasten sich umwandelnden Zellen der medialen Lamelle entsteht. Der Urwirbel löst sich hierauf von der Mittelplatte ab und besteht nunmehr aus einer epithelialen lateralen Cutis- und aus einer medialen Muskellamelle, welche in den beiden epithelialen Urwirbelkanten, in der dorsalen und ventralen Urwirbelkante, ineinander übergehen. Da sich die beiden Urwirbellamellen eng aneinander legen, ist die Urwirbelhöhle nur als Spalt zwischen ihnen vorhanden.

Mit dem Wachstum des Embryo wächst auch der Urwirbel, so daß seine dorsale Kante dorsal-, seine ventrale Kante ventralwärts wächst, die beiden Lamellen daher entsprechend länger werden. Die laterale Lamelle löst sich in embryonales Bindegewebe auf, und zwar zuerst in ihrer Mitte. Dieses Bindegewebe bildet mit dem aus der parietalen Seitenplatte entstandenen embryonalen Bindegewebe das parietale Mesoderm, während die viscerales Seitenplatte das viscerales Mesoderm liefert. Die nicht in embryonales Bindegewebe umgewandelten Zellen der Seitenplatten liefern den Epithelbelag der Leibeshöhlenwand, d. h. der Wand der späteren Perikardial-, Pleural- und Peritonealhöhle. Diese Differenzierungen erfolgen wiederum in caudaler Richtung,

so daß in gewissen Stadien die Urwirbel im vorderen Abschnitte der Embryonalanlage bereits weit differenziert sind, während sie im hinteren Abschnitte noch ihre ursprüngliche Form aufweisen.

## Die Leistungen der Keimblätter.

Die prospektive Bedeutung der Keimblätter, d. h. ihre Leistungen bei der normalen Entwicklung sind ganz bestimmte.

Das äußere Keimblatt liefert das Epithel der Haut, also die Epidermis, sowie deren Abkömmlinge: Haare, Nägel, die Epithelzellen der Schweiß-, Talg- und Milchdrüsen (bei Tieren: Federn, Krallen, Hufe, Klauen, Hornscheiden u. dgl.); das Epithel der Schleimhaut und ihrer Drüsen im Vestibulum und im vorderen Teile des Cavum oris; das Epithel der Nasenhöhle; das Epithel des Afters bis zur Linea sinuosa ani, der Begrenzungslinie der Sinus rectales; das Epithel der von den Geschlechtsfalten gebildeten Seitenwände des Vestibulum vaginae des Weibes und eines Teiles der Pars cavernosa urethrae des Mannes; den Zahnschmelz; die Adenohypophyse; alle nicht bindegewebigen Bestandteile des Nervensystems, also alle Arten der Nervenzellen, die Nervenfasern, die Gliazellen; die Epithelien des Geruchs-, des Gehör-, des statischen, des Seh-Organes und eines Teiles der Geschmacksorgane; im Auge auch noch das Tapetum nigrum, die Linse, den Glaskörper und die Muskeln der Iris; im Bereiche der fetalen Hüllen das Epithel des Amnion und des Chorion.

Das innere Keimblatt bildet die Chorda dorsalis; das Epithel des Darmkanales — mit Ausnahme der oben erwähnten Teile des Mundes und des Afters — und seiner Drüsen; die epithelialen Bestandteile der Leber, des Pankreas, der Thyreoidea, der Parathyreoideae, der Thymus, der Ohrtrumpete, des Mittelohres, des Kehlkopfes, der Luftröhre, der Bronchien, der Lungen; das Sinnesepithel des größten Teiles der Geschmacksorgane; das Epithel der Harnblase; das Epithel der Harnröhre des Weibes, der Pars prostatica, der Pars membranacea und eines Teiles der Pars cavernosa urethrae des Mannes; beim Weibe das Epithel im Grunde des Vestibulum vaginae; ferner das Epithel des Nabelbläschens und der Allantois.

Nach anderer Anschauung ist die Chorda mesodermaler Abkunft.

Im Vestibulum vaginae kommt es später zu einer Epithelverschiebung, durch welche ein Teil des entodermalen Epithels von dem ektodermalen Hautepithel verdrängt wird.

Das innere Keimblatt liefert demnach durchwegs epitheliale Elemente. Denn auch die Chorda, welche histologisch zu den Stützsubstanzen zählt, ist histogenetisch ein epitheliales Gebilde. Das äußere Keimblatt dagegen liefert nicht bloß epitheliale, sondern auch andersartige Elemente, wie die Glia und die Muskeln der Iris, welche sowohl glatte (wie beim Menschen) als auch quergestreifte (bei Vögeln) sein können.

Betreffs der myoiden Elemente in der Thymus siehe S. 333.

Auch die Muskeln der Knäueldrüsen der Haut sollen ektodermaler Herkunft sein. Doch ist dies nicht sicher erwiesen.

Das mittlere Keimblatt ist in seinen Leistungen besonders vielseitig. Es sondert sich histologisch frühzeitig in epithelial bleibende Zellen — in das mesodermale Epithel — und in Bindegewebszellen — embryonales Bindegewebe, Mesenchym.

Das embryonale Bindegewebe liefert als Stütz- und Füllgewebe, als „Mesenchym“ (das dazwischen Ergossene) zwischen den beiden anderen Keimblättern: Alle Arten des Bindegewebes, die Knorpel und Knochen, das Zahnbein; ferner das Herz, die Blutgefäße und Blutzellen, die Lymphknoten, Lymphgefäße und Lymphzellen; die Milz; die Blutlymphdrüsen; die quergestreiften

und die glatten Muskeln (mit Ausnahme der Irismuskeln); die bindegewebigen Anteile der Muskel- und Sehnenwinden, der Nervenendkörper (Tast-, Lamellen-, Gelenk-, Genitalnervkörper); durch Spaltbildung die Gelenkhöhlen, Schleimbeutel, Subarachnoideal- und Subduralräume und deren Wandung.

Das mesodermale Epithel liefert das Epithel der Vor-, Ur- und der bleibenden Nieren; das Epithel der Harnleiter; die Rindenschicht der Nebenniere; das Keimepithel (ohne die Urgeschlechtszellen) und das Epithel der MÜLLERSchen Gänge (Tube, Uterus, Vagina); endlich das Epithel des Perikards, der Pleura und des Peritoneums.

Was nun den Anteil der drei Keimblätter an der Bildung der Organe betrifft, so ist zu beachten, daß am Aufbaue sämtlicher Organe — mit Ausnahme der rein epithelial bleibenden Augenlinse und des eine Sonderstruktur darstellenden Glaskörpers — das Bindegewebe teilnimmt. Daraus folgt, daß das Mesoderm, als die Bildungsquelle des Bindegewebes, am Aufbaue sämtlicher Organe, außer der Linse und des Glaskörpers, beteiligt ist. Die anderen, nicht bindegewebigen Organbestandteile können gleichfalls vom Meso-, oder aber vom Ekto- oder Entoderm stammen. Stammen sie vom Mesoderm, so können sie, nach dem früher Gesagten, entweder aus dem mesodermalen Epithel oder aus dem embryonalen Bindegewebe entstanden sein. So entstammt das Epithel des Harnleiters dem mesodermalen Epithel, die übrigen Bestandteile seiner Wand dem embryonalen Bindegewebe; andererseits entstammen z. B. in den Lymphknoten alle Bestandteile dem embryonalen Bindegewebe.

In den meisten fertigen Organen stellen die Abkömmlinge des embryonalen Bindegewebes sogar die Hauptmasse des Organes dar, neben welcher die epithelialen Bestandteile der Organe ganz zurücktreten. Man hat daher auch das Bindegewebe als den „formbildenden Grundstock“ des Körpers bezeichnet. Für den fertigen Körper und für die Kennzeichnung des in ihm bestehenden Massenverhältnisses zwischen Epithel und Bindegewebe trifft dieser Satz im allgemeinen zu, er darf jedoch nicht, wie dies früher geschah, in dem Sinne aufgefaßt werden, daß das Bindegewebe, also das Mesoderm, auch die Formentwicklung der Organe bestimmt (s. S. 175).

Das Ekto- und Entoderm stellen den Organen, an deren Aufbau sie beteiligt sind, nur den epithelialen Anteil bei. Für sich allein können daher Ekto- und Entoderm kein Organ aufbauen — mit Ausnahme der vom Ektoderm gebildeten Linse und des Glaskörpers. Wohl aber kann ein Organ zur Gänze mesodermaler Herkunft sein, da das Mesoderm sowohl bindegewebige, als auch epitheliale Elemente zu liefern vermag.

Obzwar das in den einzelnen Organen enthaltene Bindegewebe nicht gleichartig ist, besteht die Verschiedenheit der Organe doch nicht in diesen morphologisch nicht immer scharf hervortretenden Verschiedenheiten des Bindegewebes. Kennzeichnend und bestimmend für die Formentwicklung und im wesentlichen auch für die Funktion der Organe sind vielmehr seine nicht-bindegewebigen, seine epithelialen Bestandteile, also z. B. bei der Entwicklung der Zähne die epithelialen Zellen des Schmelzorgans, in der Leber die Leberzellen, bei der Entwicklung der Muskeln die Muskelzellen. Die Organe erhalten demnach ihre Bestimmung von jenem Keimblatte, welchem ihre epithelialen Bestandteile entstammen, so daß man in diesem Sinne Organe des äußeren, inneren und mittleren Keimblattes unterscheiden kann.

Wäre nun die Bildung der verschiedenen Zellen, Gewebe und Organe des Körpers in bestimmter Weise an die Keimblätter geknüpft, könnte also jedes von ihnen nur gewisse Zellen, Gewebe und Organe liefern, so käme den Keimblättern in cyto-, histo- und organogenetischer Hinsicht eine bestimmte Eigenart (Spezifität) zu und demgemäß wären sie auch hinsichtlich ihrer Potenzen voneinander verschieden. Nun stellen die Keimblätter ursprünglich sämtlich

Epithelien dar, welche sich morphologisch nicht voneinander unterscheiden. Die Keimblätter sind also ursprünglich histologisch gleichartig und das Epithel bildet die gemeinsame Urform aller späteren Gewebe. Ferner kann später ein und dasselbe Keimblatt verschiedene Zell- und Gewebsarten liefern, während andererseits aus verschiedenen Keimblättern gleiche Gewebe und Organe entstehen können. So kann geschichtetes Pflasterepithel sowohl aus dem Ekto- als auch aus dem Entoderm, glatte und quergestreifte Muskulatur sowohl aus dem Meso- als auch aus dem Ektoderm (Iris- und Muskulatur) stammen. Blut und Blutgefäße entstehen bei verschiedenen Tierarten teils aus dem Meso-, teils aus dem Entoderm; die Thymus entwickelt sich beim Menschen und bei vielen Säugetieren aus dem Entoderm, beim Maulwurf aus dem Ektoderm, beim Schweine und Meerschweinchen aus dem Ekto- und Entoderm; ja, das Mesenchym entsteht bei verschiedenen Tierarten (Wirbellosen) aus verschiedenen Keimblättern. In ein und demselben Organe können gleiche Zellarten von verschiedenen Keimblättern gebildet werden, wie z. B. das Epithel der Zunge und die Epithelzellen der Geschmacksknospen vom Ekto- und Entoderm, das Epithel der Harnblase vom Ento- und Mesoderm. Aus dem Gebiete der Regeneration liegen endlich Tatsachen vor, aus welchen hervorgeht, daß die Neubildung von Organen beim fertigen Tiere von einem anderen Keimblattabkömmlinge erfolgen kann, als es der normalen Entwicklung des betreffenden Organes entspricht.

Die ursprünglich histologisch gleichartigen Keimblätter besitzen demnach späterhin weder in cyto-, noch in histo-, noch in organogenetischer — daher auch nicht in funktioneller — Hinsicht strenge Eigenart. Dies gilt sowohl für die vergleichende Embryologie, wie auch für die individuelle Entwicklung. Für diese letztere allerdings in organogenetischer Hinsicht mit einer gewissen Einschränkung: Sieht man von jenen wenigen Fällen ab, in welchen, wie bei der Thymusentwicklung beim Schweine und Meerschweinchen, ein Organ aus zwei Keimblättern entsteht, so kann man sagen, daß im allgemeinen die Organe stets aus demselben Keimblatte entstehen. Dies gilt auch für die normale Entwicklung des Menschen. In diesem Sinne kann man daher von einer Eigenart der Keimblätter sprechen. Ob nun aber die Keimblätter außer den organogenetischen Potenzen, welche sie bei der normalen Entwicklung entfalten, nicht auch noch andere Potenzen besitzen, bleibt hierbei fraglich und muß erst durch besondere Untersuchungen festgestellt werden.

## Die Potenzen der Keimblätter.

Wenn auch die Keimblätter nach dem im vorigen Abschnitte Gesagten keine Eigenart in histologischem Sinne besitzen, so entstehen doch bei der normalen Entwicklung aus jedem Keimblatte ganz bestimmte Organe, so daß es den Anschein hat, als ob die Keimblätter hinsichtlich ihrer Potenzen verschieden wären, als ob also jedes der drei Keimblätter potentiell seine Eigenart besäße. Wäre dies der Fall, so müßten sich prospektive Bedeutung und prospektive Potenz der Keimblätter decken, d. h. die Potenzen, welche ein Keimblatt bei der normalen Entwicklung entfaltet, wären die einzigen, welche diesem Keimblatte überhaupt innewohnen. Da diese Potenzen virtuell schon im Ei vorhanden sein müssen, bestände das Wesen der Gastrulation in der Aufteilung dieser Potenzen auf die drei Keimblätter.

Zur Prüfung dieser Frage eignen sich besonders die Versuche, welche von Spemann und seiner Schule an Amphibienkeimen angestellt wurden. Wenn man bei diesen Tieren ein Stück des Ektoderms einer Gastrula, welches bei seiner

normalen Weiterentwicklung Epidermiszellen oder Zellen der Medullarplatte geliefert hätte, direkt in das Innere des Keimes, also in das Ento- oder Mesoderm, bzw. wenn man es auf die dorsale Urmundlippe verpflanzt, damit es sich mit dieser in das Keiminnere einstülpt, so kann es, je nach den verschiedenen Stellen im Keiminneren, an welche es durch diese Verpflanzung gelangt, alle jene verschiedenen Zellarten liefern, welche sich normalerweise an diesen Stellen vorfinden sollen. Aus derartig verpflanzten Ektoderm- oder präsumtiven Epidermis- bzw. Nervenzellen können Zellen der Chorda, der Urwirbel, der Seiten-

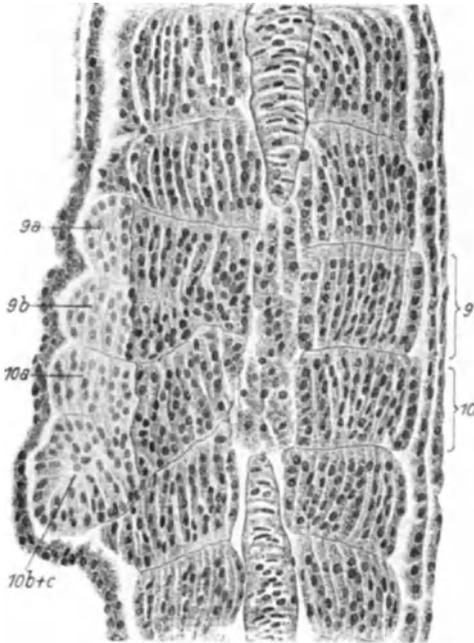


Abb. 108. Ergebnis der Einpflanzung von präsumtivem Ektoderm einer Gastrula von *Triton cristatus* (unpigmentiert) in Mesoderm einer Gastrula von *Triton taeniatus* (pigmentiert). Aus dem Ektoderm sind die überzähligen (unpigmentierten) Segmente 9a bis 10b + c entstanden, welche den normalen (pigmentierten) aufsitzen. Frontalschnitt. 115fache Vergrößerung. Nach O. MANGOLD.



Abb. 109. Eingepflanztes präsumtives Ektoderm von *Triton cristatus* (unpigmentiert) in *Triton alpestris* (pigmentiert) in Triton alpestris bildend. I Implantat. 80fache Vergrößerung. Nach O. MANGOLD.

platten, der Vor- und Urnierenkanälchen, Muskelzellen oder Epithelzellen der Leibeshöhlenwand werden. Der Ausfall dieser Versuche wird besonders deutlich, wenn das zur Verpflanzung gelangte Zellmaterial von einer anderen Tierart stammt, deren Zellen sich morphologisch von jenen des Wirttieres unterscheiden. Werden z. B. die pigmentfreien Ektodermzellen einer Gastrula von *Triton cristatus* in eine Gastrula von *Triton taeniatus* oder *alpestris* verpflanzt, so heben sich die pigmentfreien Zellen des Implantates scharf von den pigmentierten Zellen der *Triton taeniatus*- oder *alpestris*-Gastrula ab und man kann daher ihr Schicksal in dem Wirttiere sehr gut verfolgen. So hat bei dem in der Abb. 108 wiedergegebenen Falle das verpflanzte Ektoderm von *Triton cristatus* an seinem neuen Orte Urwirbel, im Falle der Abb. 109 Seitenplatten, in den Fällen der Abb. 110—112 Vornierenkanälchen bzw. Chorda und Subchordazellen und Zellen der Darmwand geliefert. Überall heben sich die pigmentfreien Zellen des Implantates durch ihre Helligkeit von den dunklen,

pigmentierten Zellen des Wirttieres scharf ab. Von diesem — für die hier erörterte Frage unwesentlichen — Unterschiede abgesehen, besitzen sie in allem übrigen alle jene Merkmale, welche den Zellen der Keimregion, in welche sie verpflanzt wurden, zukommen, d. h. also Merkmale, welche diese Zellen, falls sie nicht verlagert worden wären, bei ihrer normalen Entwicklung niemals aufgewiesen hätten.

Aus diesen Versuchsergebnissen folgt, daß die präsumtiven Ektodermzellen nicht schon von vornherein als Ektodermzellen spezifiziert sind, daß sie vielmehr nicht bloß die dem Ektoderm zukommenden, sondern auch Potenzen des Ento- und Mesoderms enthalten und daß es nur von dem Orte, welchen sie im Keime einnehmen, abhängt, welche von diesen Potenzen sie entfalten.

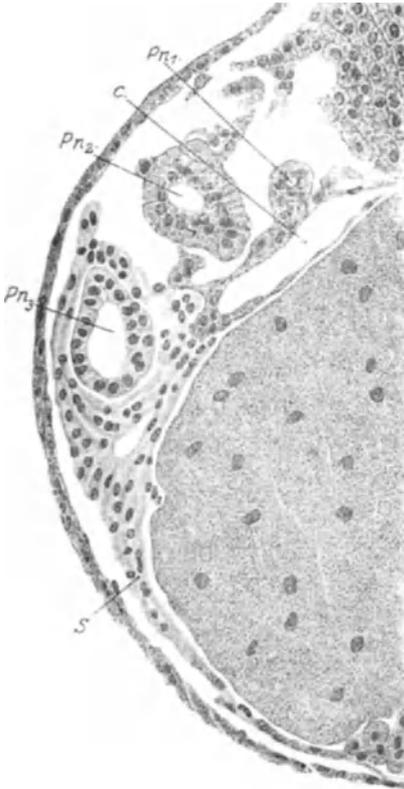


Abb. 110. Eingepflanztes präsumtives Ektoderm von Triton cristatus, in Triton alpestris Vorrienenkanälchen (Pn<sup>3</sup>) und Seitenplatten (S) bildend. Pn<sup>1</sup> Vorrienenkanälchen und Pn<sup>2</sup> Vorrienenkanälchen aus dem Mesoderm von Triton alpestris entstanden. 127fache Vergrößerung. Nach O. MANGOLD.

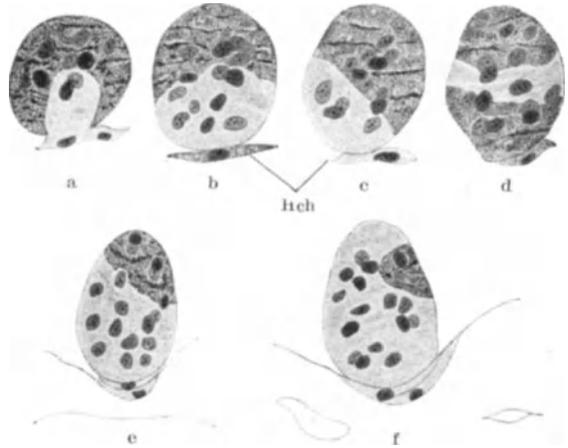


Abb. 111. Sechs Querschnitte durch Chordae, welche in Triton alpestris-Larven entstanden, denen präsumtives Ektoderm von Triton cristatus eingepflanzt worden war. Die Chordae bestehen teils aus Triton cristatus (unpigmentiert), teils aus Triton alpestris (pigmentiert) -Material. Hch Hypochorda. 160fache Vergrößerung. Nach O. MANGOLD.

Am Verpflanzungsorte bildet das Ektoderm mesodermale Elemente, also Urwirbel oder Vorrienenkanälchen, welche auch hinsichtlich ihrer Größe und Form, sowie in bezug auf ihre Zellstruktur und betreffs der Geschwindigkeit der Zellteilungen den normalen Mesodermabkömmlingen vollkommen entsprechen. Unter dem Einflusse der formbildenden Kraft des Mesoderms wird demnach das verpflanzte Ektoderm nach jeder Richtung hin dem Mesoderm angepaßt. — Da an der Verpflanzungsstelle durch das eingesetzte Implantat mehr Bildungsmaterial als normalerweise vorhanden ist, müssen an dieser Stelle mehr Urwirbel bzw. Vorrienenkanälchen usw. entstehen als normalerweise. Bei der Umwandlung des Implantates in Chorda erstreckt sich diese Anpassung auch auf die Zahl des Gebildeten, d. h. es wird nur eine Chorda gebildet, obzwar die in dem Implantate zur Verfügung stehende Zellzahl zur Bildung von mehr als einer Chorda hinreichen würde.

Ähnliche Versuche ergaben, daß das Mesoderm durch seine Verpflanzung Ektodermzellen liefern kann. Verpflanzte Entodermzellen dagegen heilten zwar im Ektoderm ein, wurden aber von dem benachbarten Ektoderm

überwachsen. Dies ist aber wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß sich die Entodermzellen infolge ihrer Belastung mit Dotterplättchen nicht schnell genug an ihre neue Umgebung anpassen können und infolgedessen von den rasch sich vermehrenden Ektodermzellen überwachsen werden. Hierin liegt daher kein Beweis für eine bereits erfolgte Spezifizierung der Entodermzellen. Diese Zellen können vielmehr sehr wohl auch noch andere als entodermale Potenzen besitzen, können sie aber wahrscheinlich infolge ihres Gehaltes an Dotterplättchen nicht zur Entfaltung bringen.

In einer jungen Gastrula besitzen demnach zwar die einzelnen Keimbezirke hinsichtlich des Ablaufes der Gastrula verschiedene Fähigkeiten — Gastrulationspotenzen (s. S. 134) —, allein es besteht noch keine endgültige Bestimmung — Determination — der Potenzen der einzelnen Keimblätter hinsichtlich der Bildung bestimmter Gewebe und Organe. Die Keimblätter stellen daher

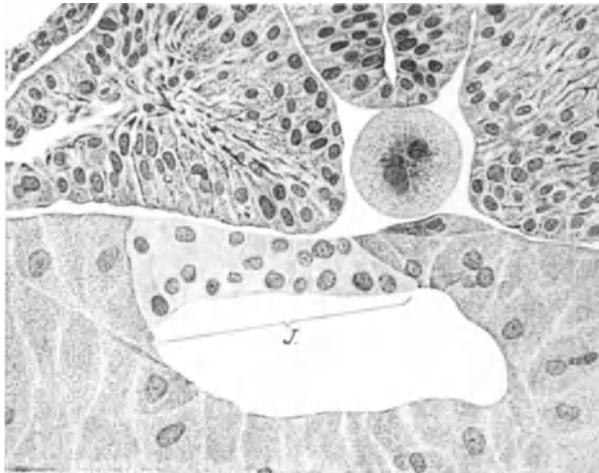


Abb. 112. Eingepflanztes präsumtives Ektoderm von *Triton cristatus*, (I) einen Teil des Darmdaches von *Triton alpestris* bildend. 215fache Vergrößerung. Nach O. MANGOLD.

ursprünglich nicht potentiell verschiedenwertige, sondern lediglich durch ihre Lage im Keime voneinander verschiedene morphologische Keimbezirke dar. Werden Teile dieser Keimblätter an andere Stellen des Keimes verpflanzt, so entwickeln sie sich nicht herkunfts-, sondern ortsgemäß weiter, liefern daher Gewebe oder Organe, welche sie an ihrem normalen Orte niemals gebildet hätten. Ihre Entwicklung bei der Verpflanzung erfolgt daher unter dem bestimmenden Einflusse ihrer neuen Lagebeziehungen, sie ist also keine Selbst-, sondern abhängige Differenzierung.

Wenn nun im Experimente das z. B. in das Mesoderm verpflanzte Entoderm mesodermale Gebilde, wie Urwirbel und Seitenplatten liefert, so läßt sich dies damit erklären, daß es durch die am Orte seiner Einpflanzung wirksamen physikalisch-chemischen Einflüsse zu Mesoderm umgewandelt wurde. Warum aber bei der normalen Entwicklung das bei der Gastrulation sich einstülpende Zellmaterial zu Ento- und Mesoderm wird, entzieht sich unserer Erkenntnis. Potentiell muß die Fähigkeit zur Ento-Mesodermbildung schon in den Zellen der Blastula enthalten sein. Wäre die Annahme zulässig, daß diese Potenzen

nur in jenen Zellen enthalten sind, welche sich später einstülpen, dann ließe sich die Ento-Mesodermentwicklung damit erklären, daß die bereits im Ei vorhandenen Potenzen zur Ento-Mesodermbildung während der Furchung auf bestimmte Zellen — nämlich jene, welche sich später einstülpen — verteilt werden. Nun lehren aber die erwähnten Versuche, daß auch solche Zellen, welche normalerweise nicht eingestülpt werden, die Potenz zur Ento-Mesodermbildung latent enthalten. Die Zellen der Randzone unterscheiden sich, wie erwähnt wurde, von den übrigen Zellen durch ihre Einstülpungsfähigkeit. Vielleicht muß sich diese Fähigkeit zu der Ento-Mesodermbildungs-Potenz hinzugesellen, damit es auch zur Entfaltung dieser Potenz kommt. Den Zellen der Randzone würde also normalerweise während der Furchung die Einstülpungsfähigkeit und die Potenz zur Ento-Mesodermbildung zugeteilt und sie so zur normalen Bildung des Ento-Mesoderms befähigt und bestimmt werden.

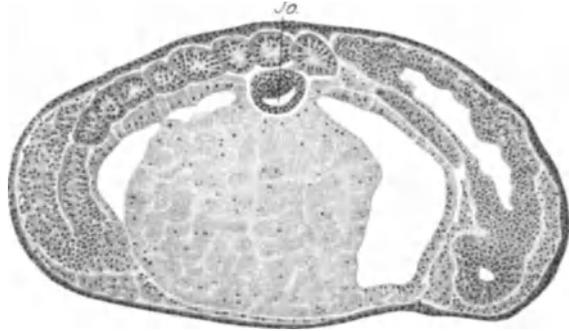


Abb. 113. Material aus dem vorderen Seitenbezirke einer Nervenplatte von Triton alpestris bildet, in das Meso- und Entoderm einer anderen Alpestris-Larve verpflanzt, eine Neural- und Augenblase (Jo). 30fache Vergrößerung.  
Nach O. MANGOLD.

Nach der Ansicht mancher Forscher soll aber diese Potenzentfaltung durch einen, seinem Wesen nach uns völlig unbekanntem, die Entwicklung überhaupt beherrschenden Faktor — „Ganzheitsfaktor“ — bewirkt werden: Durch den Einfluß, welchen der Keim als Ganzes, als dynamisch präformierte Einheit auf die Entwicklungsart seiner einzelnen Teile ausüben soll, ein Einfluß, welcher es bewirken soll, daß sich diese Einzelteile ihrer Lage im Keime entsprechend so entwickeln, wie es zur Bildung eines neuen Ganzen notwendig ist. Das Schicksal jedes Teiles des Keimes würde danach durch seine Lage im Keime, durch seine Lagebeziehung zum Keimganzen bestimmt werden. Der Keim wäre als Entelechie aufzufassen, d. h. als etwas, das sein Endziel in sich selbst enthält. Alle Entwicklungsvorgänge wären durch das Streben nach der Erlangung dieses Endzieles, also durch eine Causa finalis, verursacht.

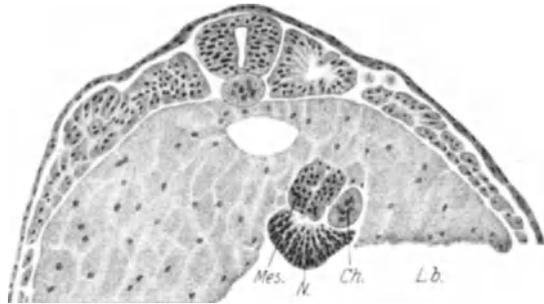


Abb. 114. Aus der Nähe der Mittellinie einer Neurula von Triton alpestris entnommenes und in das Entoderm einer anderen Larve eingepflanztes Implantat. Mes mesodermaler, N neuraler, Ch Chordateil des Implantates; Lb Leberbucht. 40fache Vergrößerung. Nach O. MANGOLD.

Damit würde aber das Wirken eines Faktors anerkannt werden, der sich physikalisch-chemisch nicht erfassen läßt und für die Lebewesen müßten Kräfte als wirksam angenommen werden, welche nur ihnen, nicht auch der anorganischen Welt zukommen (Neovitalismus).

Bereits im Stadium der Neurula (s. S. 93) ändern sich jedoch diese Verhältnisse innerhalb der Keimblätter. Verpflanzt man in diesem Stadium das Ektoderm, so entwickelt es sich, gleichgültig wohin es im Keiminneren gerät, in derselben Weise, als ob es an seinem früheren Orte belassen worden wäre, also herkunfts-, nicht ortsgemäß. So hat im Falle der Abb. 113 das aus dem vorderen seitlichen Bezirke der Nervenplatte stammende Implantat mitten zwischen Meso- und Entoderm Gehirn- und Augenblase, im Falle der Abb. 114 das aus der Medullarplatte und aus dem Urdarmdache stammende Implantat im Entoderm Chorda, Mesoderm und einen Gehirnabschnitt ausgebildet.

Am Ende der Gastrulation sind demnach die organbildenden Potenzen jedes der Keimblätter ganz bestimmte und voneinander verschiedene. Es ist — infolge von uns derzeit unbekanntem Ursachen — eine Einschränkung der Potenzen der Keimblätter eingetreten. Die ursprüngliche Fähigkeit der Keimblattzellen, sich je nach ihrer Lage im Keime zu differenzieren, ist infolgedessen verloren gegangen; an Stelle der abhängigen, dem Orte angepaßten, also verschiedenartigen Differenzierung tritt die Selbstdifferenzierung der einzelnen Teile der Keimblätter. Sie können sich nunmehr nur nach einer Richtung hin, dieses aber unabhängig von ihrer Lage, differenzieren (s. auch S. 167).

Wenn auch diese durch Potenzverlust bewirkte „Spezialisierung“ oder „Determinierung“ der Keimblätter nach dem früher Gesagten nicht histogenetischer Natur ist, ist sie es doch in organogenetischer Hinsicht. Die Keimblätter sind jetzt Keimbezirke, von welchen jeder die Anlagen zur Entstehung bestimmter Organe enthält, welche nur von ihm aus gebildet werden können.

Man kann daher auch die Entwicklung der einzelnen Organe an Hand der Differenzierung der einzelnen Keimblätter schildern. Da dies auch in didaktischer Hinsicht manche Vorteile bietet, wird hier die Entwicklung der Organe in dieser Weise besprochen werden.

## **Eineiige Zwillinge und Mehrlinge. Doppel- und Mehrfachbildungen.**

Die geschilderte, während der Keimblätterbildung einsetzende Beschränkung der ursprünglichen Potenzen der Zellen des Keimes ist für die Beurteilung der Entstehungsart und der Entstehungszeit auch der abnormen Entwicklungsweisen von großer Wichtigkeit. Von den vielen Arten der Fehl- oder Mißbildungen sollen hier nur die bereits (S. 88) erwähnten eineiigen oder identischen Zwillinge bzw. die Mehrlinge und die Doppel- bzw. Mehrfachbildungen näher besprochen werden, da ihnen eine besondere Bedeutung zukommt, insofern als sich aus ihrer Entstehungsart auch Schlüsse für die normale Ontogenese ableiten lassen.

Statt der hier gewählten Unterscheidung zwischen Mehrlingen und Mehrfachbildungen wird auch zwischen „freien“ und „zusammenhängenden (verwachsenen) Doppelbildungen“ einerseits und „Einfachbildungen mit überzähligen Körperteilen“ unterschieden. Dadurch wird aber teils seinem Wesen nach Zusammengehöriges (zusammenhängende Doppelbildung und überzählige Körperteile) getrennt, teils wesentlich Verschiedenes (freie und zusammenhängende Doppelbildungen) mit dem gleichen Namen belegt. Die hier gewählte Bezeichnung „Mehrling“ besagt, daß aus einem Ei statt eines „Einlings“, d. h. statt eines selbständigen, „freien“ Organismus deren zwei (Zwilling, Zweiling) oder mehr (Mehrling) entstanden sind, während der Ausdruck „Mehrfachbildung“ besagt, daß es sich um die Vervielfachung einer ganzen Embryonalanlage oder eines ihrer Organe oder Teile handelt — d. h. also um Verwachsungszwillinge, -drillinge usw., bzw. um mehrfache Ausbildung eines Organes oder Körperteiles bei einem Einling.

Was die Häufigkeit des Vorkommens von Mehrlingen beim Menschen betrifft, so sind nach einer Zusammenstellung im Laufe von 74 Jahren (1825—1899) in Berlin bei 1971 759 Geburten 21 909 mal Zwillinge (etwa 1 $\frac{1}{2}$ ‰), 223 mal Drillinge (0,01 $\frac{1}{2}$ ‰) und dreimal Vierlinge (0,0001 $\frac{1}{2}$ ‰) gezählt worden. Auch Fünf- und Sechslinge sind bereits, wenn auch sehr selten, beim Menschen festgestellt worden. Über eine Geburt von Siebenlingen (im Jahre 1600 n. Chr.) berichtet ein Denkstein in Hameln a. d. Weser. Von den Zwillingen sind die meisten — etwa 85 von 100 — zweieiig. Bei den Mehrlingen handelt es sich teils

um aus mehreren Eiern stammende Feten, teils um Kombinationen von ein- und mehrreigen Zwillingen und Mehrlingen. Eineiige Zwillinge sind zumeist schlechter entwickelt als zweieiige und weisen oft Anomalien auf. — Das mehrfache Auftreten von Zwillingen (Mehrlingen) in einer Familie beruht auf einer geschlechtsbegrenzt und recessiv vererbaren Eigenschaft, welche für die Frau sicher erwiesen, für den Mann noch strittig und unwahrscheinlich ist. Bei der Frau besteht diese Eigenschaft in der Neigung zur gleichzeitigen Bildung von mehr als einem Ei (Follikel) im Ovarium, demnach in der Neigung zur Bildung von mehrreigen Zwillingen und Mehrlingen. Ein Beispiel für diese Vererbung bildet der folgende Fall: Ein Ehepaar, bei welchem die Frau von einer Vierlings-, der Mann von einer Zwillingengeburt stammte, erhielt 32 Kinder, und zwar zweimal Vierlinge, sechsmal Drillinge und dreimal Zwillinge.

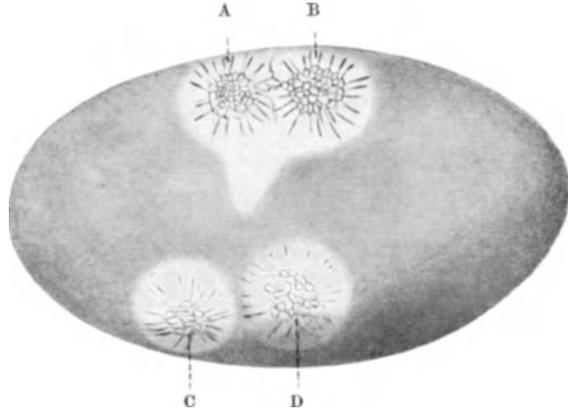


Abb. 115. Ei einer Ringelnatter mit 4 Keimscheiben (A—D). Etwa 4fache Vergrößerung. Nach WERTZEL.

### a) Formale Genese.

Eineiige Zwillinge und Mehrlinge können sowohl aus ein-, wie auch aus zwei- und mehrkernigen Eizellen hervorgehen. Erfolgt ihre Entstehung von einer mehr als einkernigen Eizelle, so müssen in diese Zelle zwei oder mehr Samenzellen eindringen, um sich dann mit je einem der Kerne der Eizelle zu je einem Befruchtungskern zu verbinden. Derartige mehrkernige Eizellen kommen auch bei den Säugtieren und beim Menschen (Abb. 3) vor.

Beim Opossum können mehrkernige Eizellen bis 8 Keimbläschen, mehrreife Follikel mehr als 100 Eier und erhalten gebliebene PFLÜGERsche Schläuche bis etwa 120 Primordialeier enthalten.

Normalerweise dringt allerdings in das Säugetier- und Menschenei nur eine Samenzelle ein. Die Möglichkeit, daß auch mehrere Samenzellen eindringen, muß jedoch zugegeben werden, insbesondere dann, wenn es sich um zwei- und mehrkernige — also nicht ganz normale — Eier handelt. Bei denjenigen Eiern, bei welchen die Polyspermie normal ist (s. S. 57), wird diese Art der Entstehung

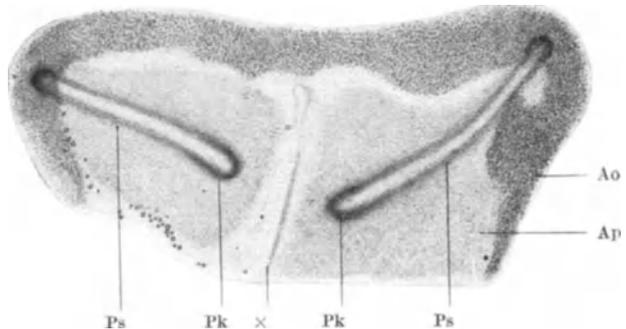


Abb. 116. Entoei mit zwei Embryonalanlagen. Ao Area opaca; Ap Area pellucida; Ps Primitivstreif; Pk Primitivknoten; X Trennungszone zwischen den beiden Embryonalanlagen. 22,5fache Vergrößerung.

von Zwillingen und Mehrlingen leicht möglich sein. Die notwendige Folge einer derartigen Befruchtung eines mehrkernigen Eies muß jedoch stets in der mehrfachen, und zwar der Zahl der Eikerne entsprechenden Ausbildung von Keimscheiben bestehen. In der Abb. 115 erblickt man auf dem Ei einer Ringel-

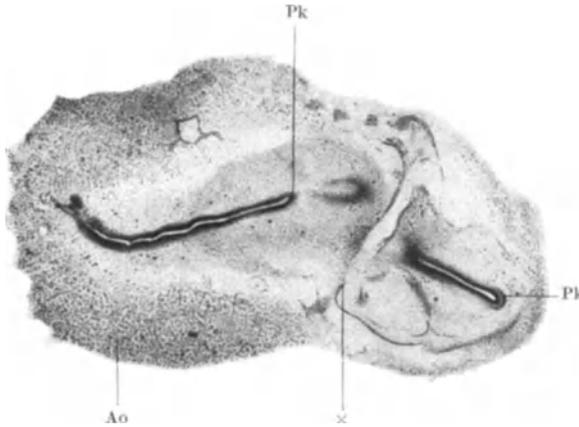


Abb. 117. Entenei mit zwei Embryonalanlagen.  
17fache Vergrößerung.

natter vier Keimscheiben. Schon aus den räumlichen Verhältnissen kann gefolgert werden, daß sich hier vier Keimbläschen mit vier Samenzellen vereinigt und so die Bildung von vier selbständigen Keimscheiben veranlaßt haben. In der von einem Entenei stammenden Abb. 116 sind zwei Embryonalanlagen vorhanden, welche gleichfalls selbständig, also von zwei Befruchtungskernen aus entstanden sein müssen. Das gleiche gilt von den beiden Keimscheiben des Enteneies der Abb. 117. Die Primitiv-

streifen sind bei diesen beiden Eiern verschieden zueinander gestellt, da sie bei dem ersterwähnten Ei mit ihren vorderen Enden einander zugekehrt sind, bei dem zweiten Ei dagegen sich nach der gleichen Seite hin, allerdings in verschiedener Richtung wenden. In beiden Abbildungen bemerkt man bei ×

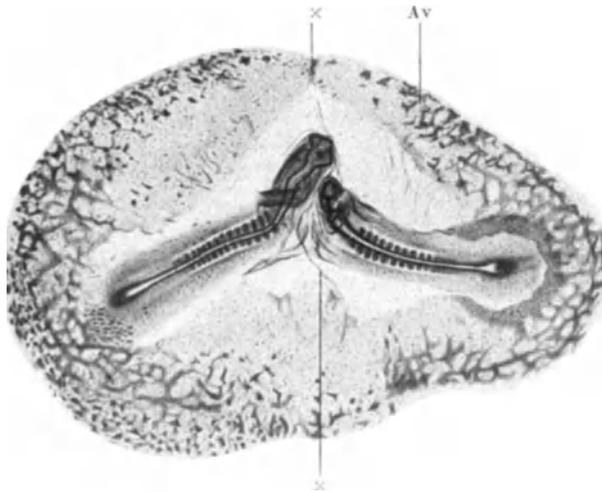


Abb. 118. Entenei mit zwei Embryonalanlagen. Av Area vasculosa. 8fache Vergrößerung.

eine Zone, durch welche die beiden Keimscheiben voneinander getrennt werden. Bei weiterer Entwicklung bilden sich auf solchen Eiern zwei Embryonen aus, wie in den Fällen der Abb. 118 und 119. Bei diesen beiden Objekten ist noch die Trennungszone (×) zwischen den beiden Keimscheiben zu erkennen und sie ist auch die Ursache, warum sich die Area vasculosa nicht, wie in der Norm,

allseitig um jeden der beiden Embryonen ausgebildet hat, sondern im Bereiche der Trennungszone fehlt. In beiden Fällen sind die beiden Primitivstreifen mit ihren vorderen Enden aufeinander zugewachsen, im Falle der Abb. 119 jedoch in verschiedenen Richtungen, so daß sich die Embryonen unbehindert voneinander entwickeln konnten, im Falle der Abb. 118 derart, daß die Primitivknoten dicht aneinander gerieten, weshalb die vorderen Hälften der Embryonen in ihrer Wachstumsrichtung und in ihrer Ausbildung behindert wurden. Doch ist wohl zu beachten, daß sie trotz inniger Anlagerung nicht miteinander verwachsen, vielmehr durch die erwähnte Trennungszone voneinander geschieden sind.

Wenn nun auch beim Menschen mehrkernige Eizellen vorkommen und die Möglichkeit des Eindringens von mehr als einer Samenzelle in das Ei zugegeben

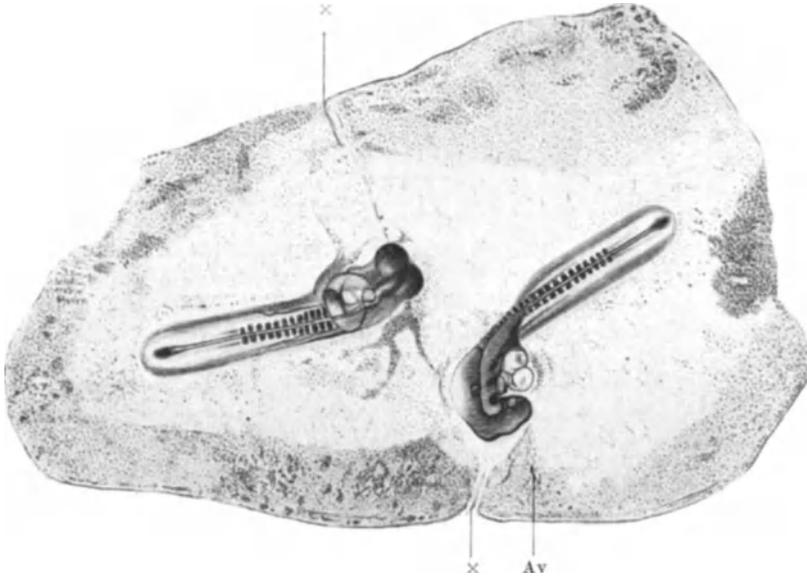


Abb. 119. Entenei mit zwei Embryonen. 7fache Vergrößerung.

werden kann, sprechen doch andere Gründe dagegen, daß sich bei ihm aus mehrkernigen Eizellen Mehrlinge entwickeln. Denn beim Menschen entsteht durch die Furchung des Eies eine Keimblase, welche nur zum Teile zur Bildung des Embryo bestimmt ist, während der Rest den Trophoblast liefert. Würde ein mehrkerniges Ei des Menschen durch mehrere Samenzellen befruchtet werden, so müßten mehrere Keimblasen aus dem Ei entstehen — was nicht möglich ist und was gewisse nicht beobachtete Folgen in bezug auf die Ausbildung der fetalen Hüllen nach sich zöge — oder es müßte die normale Furchungsart in formaler und potentieller Hinsicht eine wesentliche Veränderung erfahren — was wohl auch nicht möglich ist. Gegen diese Entstehungsart spricht auch der Umstand, daß eineiige Zwillinge und Mehrlinge eine hochgradige Übereinstimmung ihrer ganzen Organisation aufweisen: Sie sind stets gleichen Geschlechtes und sehen einander zumeist „zum Verwechseln“ ähnlich, während zweieiige Zwillinge verschiedenen Geschlechtes sein können und ihrer sonstigen Beschaffenheit nach voneinander stets verschieden sind. Würden nun die eineiigen Zwillinge oder Mehrlinge aus der Befruchtung zwei- oder mehrkerniger Eizellen mit verschiedenen Samenzellen entstehen, so wäre eine derartige Übereinstimmung

ihrer Organisation nicht möglich, da sie ja aus verschiedenem Kernmaterial entstanden. Gerade diese Übereinstimmung spricht, gemeinsam mit den anderen erwähnten Umständen, dafür, daß beim Menschen die

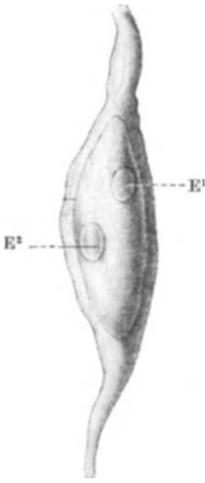


Abb. 120. Keimblase eines Schweines mit zwei Embryonalknoten. (E¹, E²). 9fache Vergrößerung. Nach STREETER.

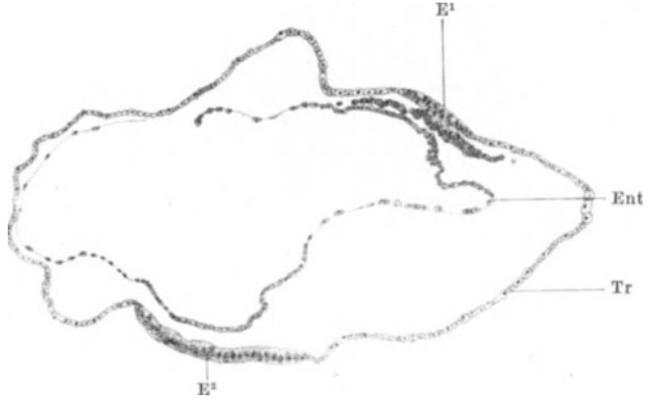


Abb. 121. Durchschnitt durch die Keimblase der Abb. 120. E¹, E² die beiden Embryonalknoten; Ent Entoderm; Tr Trophoblast. 100fache Vergrößerung.

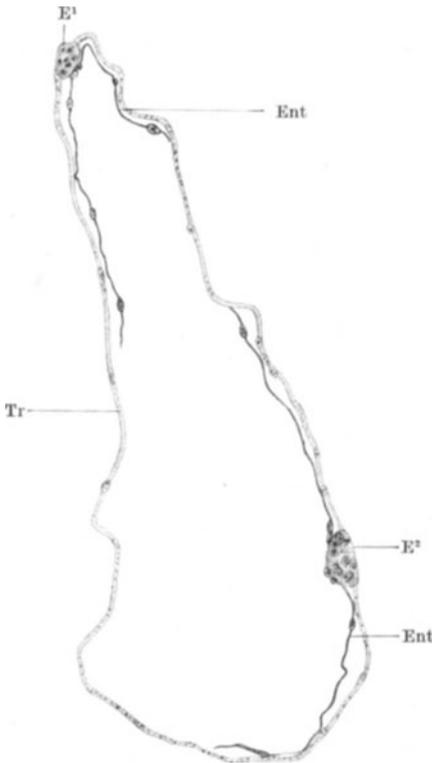


Abb. 122. Durchschnitt durch die Keimblase eines Schafes (7 Tage nach der Begattung) mit zwei Embryonalknoten. Bezeichnungen wie bei Abb. 121. Nach ASSHETON.

eineiigen Zwillinge und Mehrlinge aus einkernigen und durch eine Samenzelle befruchteten Eizellen entstehen. Dies kann, wie bereits erörtert wurde (S. 88), in der Weise erfolgen, daß diese Eizellen innerhalb der aus ihnen entstandenen Keimblase statt wie normalerweise eines Knotens, zwei oder mehrere Embryonalknoten aus sich entstehen lassen.

Wenn auch nicht beim Menschen, so sind doch bei anderen Säugetieren, beim Marder, beim Schafe sowie beim Schweine, frühe Entwicklungsstadien einer derartigen Zwillingbildung beobachtet worden. In der Abb. 120 sieht man die Keimblase eines Schweines mit zwei Embryonalschilden. In der Abb. 121 sind sie im Schnittbilde dargestellt. Die Abb. 122 zeigt das Schnittbild einer Keimblase vom Schafe mit zwei Embryonalknoten. In dieser Weise muß auch das entsprechende Entwicklungsstadium beim Menschen aussehen. Die beiden Embryonalknoten müssen voneinander durch einen Zwischenraum getrennt sein, wenn keine Verwachsung zwischen ihnen eintreten soll.

Auch bei den großen, dotterreichen, meroblastischen Eiern können Zwillinge

und Mehrlinge aus einkernigen Eiern entstehen. Statt zweier oder mehrerer Keimscheiben wie in den Fällen der Abb. 116—119 bildet sich dann nur eine Keimscheibe, in dieser aber zwei oder mehrere Embryonalanlagen aus, welche

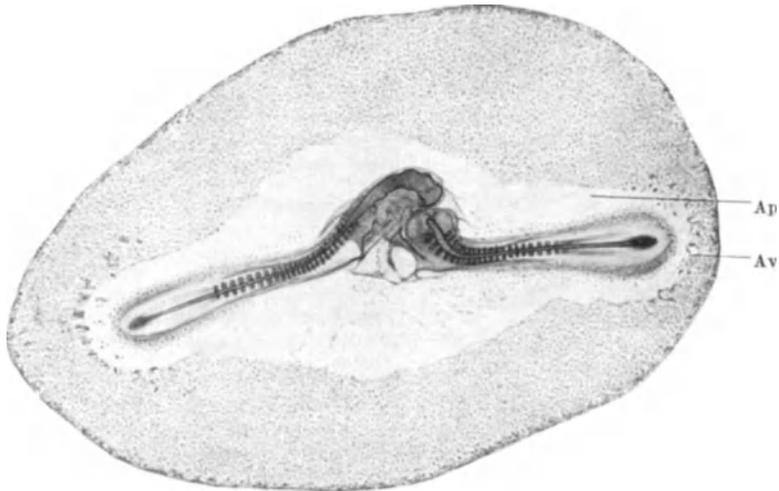


Abb. 123. Keimscheibe der Ente mit zwei Embryonen. 7fache Vergrößerung.

jedoch so weit voneinander abstehen müssen, daß sie nicht — bei ihrer ersten Entstehung — miteinander verschmelzen können.

Ein älteres Entwicklungsstadium einer Zwillingsbildung von einem meroblastischen Ei (Huhn) ist in der Abb. 123 wiedergegeben. Im Gegensatz zu den von zweikernigen Eiern stammenden Abb. 118 und 119 gibt sich hier die Area pellucida und die Area vasculosa als einheitliche, nicht durch eine Trennungszone in zwei Hälften geschiedene Bildung zu erkennen, die zweifellos nur einem Embryonalschilde entspricht. Es liegt daher Entwicklung aus einem einkernigen Eie vor. In dem Embryonalschilde liegen aber zwei mit den Köpfen aufeinander zu wachsende Embryonen, die nur derart entstanden sein können, daß die Gastrulation an zwei entgegengesetzten Punkten der Keimscheibe erfolgte, so daß zwei mit ihren vorderen Enden nahe beieinander stehende

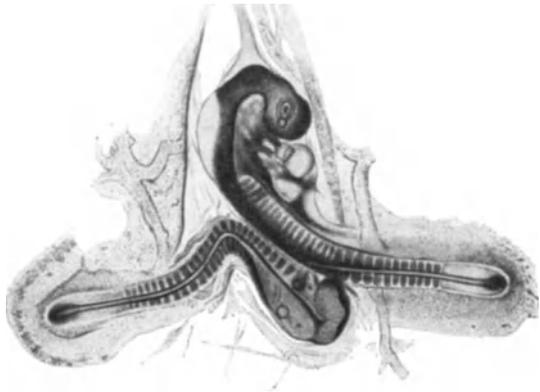


Abb. 124. Keimscheibe der Ente mit zwei Embryonen. 7,5fache Vergrößerung.

Primitivstreifen entstanden, welche dann in entgegengesetzter Richtung weiter wuchsen. Bei der weiteren Entwicklung mußten sich infolge der Näherung der Vorderenden der Primitivstreifen die Köpfe gegenseitig in ihrem Wachstum behindern. Dies ist besonders bei dem im Bilde rechts gelegenen Embryo der Fall, offenbar deshalb, weil der andere sich rascher entwickelte und daher auch

mehr Urwirbel besitzt (26, gegenüber 20 beim linken Embryo). Auch im Falle der Abb. 124 trat die Gastrulation an zwei einander gegenüberliegenden Punkten der Keimscheibe ein, jedoch nicht genau in derselben Ebene und außerdem näher beieinander, so daß die beiden Primitivstreifen mit ihren Vorderenden nebeneinander lagen. Der eine der beiden aus diesen Primitivstreifen entstandenen Embryonen entwickelte sich nun rascher als der andere (29, gegenüber 26 Urwirbel des anderen Embryo) und behinderte dadurch die Wachstumsrichtung und Differenzierung des zweiten Embryo. Zu beachten ist wiederum, daß weder im Falle der Abb. 123, noch in jenem der Abb. 124 eine Verwachsung der einander dicht anliegenden Teile der beiden Embryonen erfolgte.

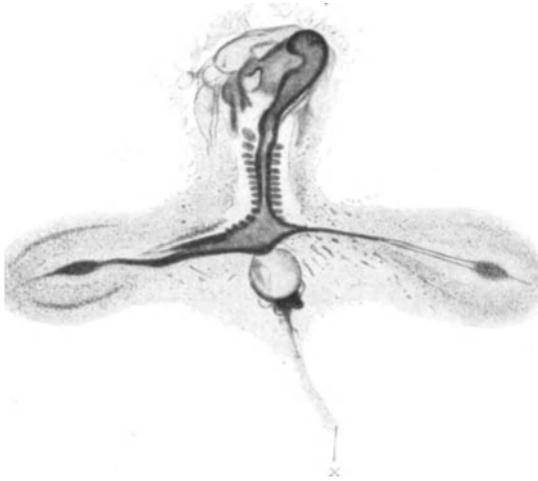


Abb. 125. Fehlbildung einer Ente mit doppeltem Hinterende.  
15fache Vergrößerung.



Abb. 126. *Dicephalus tetrabrachius* von *Triton taeniatus*, durch Einschnürung längs einer der beiden ersten Furchungsebenen künstlich erzeugt. Nach H. SPEMANN.

Eine gegenseitige Beeinflussung des Wachstums von eineiigen Zwilling- und Mehrlingsbildungen ist auch bei den Säugetieren und beim Menschen möglich, wenn die Embryonalknoten nahe beieinander liegen und ferner, wenn einer der Embryonen sich rascher entwickelt, daher rascher wächst als seine Genossen. Auch wenn jedoch die Embryonen bei weiterem Wachstum dicht aneinander geraten, verwachsen sie nicht miteinander. Die fetale Hülle (das Amnion), welches diese Verwachsung bei Vogelembryonen erst später verhindert, entwickelt sich nämlich beim Menschen gleich im Anfange der Differenzierung des Embryonalknotens.

Bei Annäherung in frühen Entwicklungsstadien, also vor Bildung des Amnion, ist bei Sauropsidenembryonen wohl eine Verlötung der einander berührenden Körperteile möglich, aber es kann sich hierbei nur um eine in unregelmäßiger und oberflächlicher Weise erfolgte Vereinigung handeln.

Voneinander getrennte, selbständige und trotzdem nur aus einem Ei stammende Embryonen, d. h. eineiige Zwilling- bzw. Mehrbildungen, können demnach aus einer mehrkernigen, von mehreren Samenzellen befruchteten Eizelle entstehen. Bei Säugetieren ist dies wohl, falls es überhaupt bei ihnen vorkommt, ein Ausnahmefall, bei den meroblastischen polyspermen Eiern dagegen ein öfteres Vorkommnis. Sowohl bei diesen Eiern, wie auch — und ganz besonders — bei den Säugetiereiern entstehen eineiige Zwilling- und Mehrbildungen auch aus einkernigen Eiern dadurch, daß sich auf der Keimscheibe der meroblastischen Eier zwei oder mehr

Primitivstreifen, bzw. in der Keimblase der holoblastischen Säugtiereier zwei oder mehr Embryonalknoten oder auf einem Embryonalknoten zwei oder mehr Embryonalanlagen ausbilden. Jede von diesen Embryonalanlagen liefert je einen Embryo, welcher zwar mit den anderen Embryonalanlagen in enge Nachbarschaftsbeziehung treten und in seinem Wachstum dadurch beeinflußt werden kann, ohne jedoch mit ihnen in regelmäßiger Weise, d. h. mit den einander entsprechenden Körperteilen zu einer Doppel- oder Mehrfachbildung verwachsen zu können.

Aus der Entstehung von Zwillingen und Mehrlingen aus einkernigen Eizellen des Menschen ergibt sich, wie bereits früher (S. 88) erörtert wurde, der Schluß, daß die prospektive Potenz der Furchungszellen des menschlichen Eies größer



Abb. 127. Dicephalus dibrachius, weiblich.  
Nach BROMAN.



Abb. 128. Diprosopus. Nach SÖMMERING.

ist als ihre prospektive Bedeutung. Dies gilt sowohl bezüglich des Kernes, wie auch bezüglich des Plasmas (Zelleibes) der Furchungszellen. Aus der zumindest bei den Sauropsiden bestehenden Möglichkeit der Entstehung von Mehrlingen aus mehrkernigen Eiern folgt, daß sich das Plasma des Eies unter dem Einflusse zweier oder mehrerer Befruchtungskerne an der Bildung von mehr als einer Embryonalanlage zu beteiligen vermag, daß es also pluripotent ist. Die aus mehrkernigen Eiern entstehenden Mehrlinge bringen also diese Pluripotenz des Plasmas der Eizelle gesondert von jener des Eikernes zur Anschauung.

Was den Zeitpunkt betrifft, in welchem formalgenetisch darüber entschieden wird, ob aus einem Ei Zwillinge oder Mehrlinge entstehen sollen, so muß er bei den aus einer mehrkernigen Eizelle entstandenen Mehrlingen mit der Befruchtung zusammenfallen. Bei den aus einer einkernigen Eizelle entstandenen Mehrlingen läßt er sich dagegen nicht sicher angeben. Bei den meroblastischen Eiern wird wahrscheinlich — entsprechend den Versuchsergebnissen bei Isolierung der ersten Furchungszellen (S. 86) — schon durch die ersten Furchungsteilungen eine Sonderung des Keimmateriales in zwei oder mehrere

Zellgruppen bewirkt, von welchen aus dann zwei oder mehr Embryonalanlagen entstehen. Jedenfalls aber muß die Bestimmung zur Mehrbildung spätestens zur Zeit der Gastrulation bzw. zur Zeit der Bildung des Primitivstreifs erfolgen. Man nennt den Zeitpunkt der Entwicklung, welcher den spätest möglichen für die formale Genese einer Fehlbildung darstellt, die teratogenetische Terminationsperiode. Für die Mehrlinge der meroblastischen Eier ist dies der Zeitpunkt der Gastrulation.

Betreffs des Zeitpunktes der kausalen Genese s. S. 165.

Bei den Säugetieren und beim Menschen kann aus den bereits früher erwähnten Gründen (S. 80) keinesfalls schon durch die erste Furchungsteilung

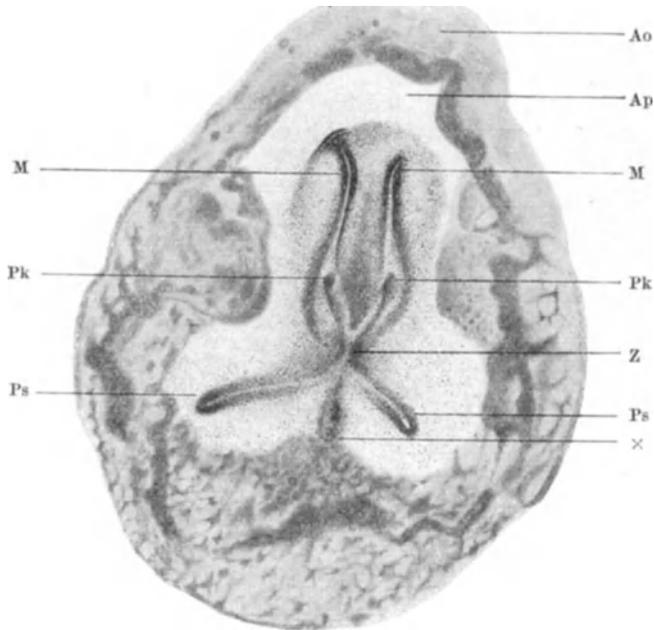


Abb. 129. Doppelbildung vom Huhn. Ao Area opaca; Ap Area pellucida; M Anlage des Medullarrohres; Pk Primitivknoten; Ps Primitivstreif; Z Verwachsungsstelle zwischen den beiden Primitivstreifen. 14fache Vergrößerung.

über die Entstehung von Zwillingen oder Mehrlingen entschieden werden. Dies ist frühestens erst bei den Teilungen der zur Bildung des Embryonal-knotens bestimmten Furchungszellen möglich, muß aber, wenn die betreffenden Zwillinge bzw. Mehrlinge aus zwei bzw. mehreren Embryonal-knoten entstehen sollen, spätestens vor dem Ende der Furchung erfolgen, weil in diesem Zeitpunkte darüber entschieden werden muß, ob ein oder mehrere Embryonal-knoten aus dem Ei entstehen sollen. Die teratogenetische Terminationsperiode fällt daher bei dieser Art von Zwillingen und Mehrlingen genau vor das Ende der Furchung. Der formale Ablauf der Furchung kann bis dahin ein normaler sein.

Eineiige Zwillinge und Mehrlinge können nun, wie erwähnt wurde, bei den holoblastischen Säugetieren auch dadurch entstehen, daß sich auf einem Embryonal-knoten zwei oder mehrere weit auseinander liegende, daher nicht miteinander zu einer Doppel- oder Mehrfachbildung verschmelzende Primitivstreifen ausbilden, das heißt also dadurch, daß es an zwei oder mehreren

nicht nahe beieinander liegenden Stellen zur Gastrulation kommt. Bei den Gürteltieren, bei welchen die Polyembryonie normal ist (4 und mehr Embryonen), entstehen die Mehrlinge auf diese Weise und es ist möglich, daß auch beim Menschen diese Entstehungsart von Zwillingen und Mehrlingen vorkommt. Die formale Genese dieser Mehrlinge würde demnach erst nach der Furchung, erst nach der Bildung des Embryonalknotens beginnen und die teratogenetische Terminationsperiode wäre dann nicht vor, sondern hinter das Ende der Furchung zu verlegen.

Der höchste Grad der normalen Polyembryonie kommt bei den parasitischen Schlupfwespen vor, bei welchen 185 Embryonen aus einem Ei entstehen.

Im Gegensatz zu den Mehrlingsbildungen, welche ihre gesonderte Individualität stets wahren, besteht das Kennzeichen der Doppel- und Mehrfachbildungen darin, daß sie — wenn es sich um zwei oder mehrere ganze Körper handelt — zum Teile miteinander verwachsen sind, bzw. — bei einfachem Gesamtkörper — Vervielfachungen eines Organes oder Organteiles darstellen.

Man vergleiche hierüber auch die auf S. 185 erwähnten Anschauungen über die Teilung der Organanlagen.

Das Vorkommen von Vervielfachungen von Organen und von Organteilen beweist, daß noch die Anlagen der Organe und Organteile pluripotent in dem Sinne sind, daß sie die Bildungsmasse von mehr als einem Organe oder Organteile liefern können. Das gilt z. B. von den Anlagen der ganzen Gliedmaßen, von den Finger- und Zehenanlagen. Die Vervielfachung der Gliedmaßen kann aus ihrer Anlage experimentell bewirkt werden, die Vervielfachung der Finger und Zehen kann ein erbliches Merkmal darstellen.

Daß auch die Anlage des ganzen Embryo eine teilweise Vervielfachung (Verdopplung) erfahren kann, ist denkbar. So besteht die Embryonalanlage des Entenkeimes der Abb. 125 aus einem einfachen, wenn auch nicht ganz normal gebildeten Vorderteile, gabelt sich aber dann, um zwei Hinterteile zu bilden. Man muß sich vorstellen, daß sich in diesem Falle, da das Vorderende einfach und normal breit ist, nur ein Primitivstreifen bildete, der aber bei seinem caudalwärts gerichteten Wachstum auf ein Hindernis (Zellmasse  $\times$ ) stieß und sich infolgedessen teilte und dann die beiden Hinterenden bildete. Im Falle der Abb. 126 ist tatsächlich eine Verdopplung der Vorderenden experimentell durch Einschnürung der ursprünglich einfachen Anlage in einem frühen Stadium bewirkt



Abb. 130. Thorakopagus monosymmetros (ventrolateraler Zusammenhang). Der rechte Kopf besitzt eine „Hasenscharte“. Präparat des Wiener pathol.-anatom. Instituts.

worden. Dieser experimentell erzeugten, auch in der Natur vorkommenden Verdopplung entsprechen beim Menschen die Fälle von Dicephalie und Diprosopie (Abb. 127, 128).

Im Falle der Abb. 125 sind aus einer ursprünglich einfachen Anlage durch Teilung zwei Hinterenden, in den zuletzt besprochenen Fällen je zwei Vorderenden entstanden. Dabei muß eine Umwandlung der Teile von Halb- zu Ganzbildungen erfolgt sein, denn nur so ist es z. B. möglich, daß im Falle der Abb. 125 aus jeder der beiden Hälften des Hinterendes der Embryonalanlage je ein ganzes Hinterende entstehen konnte. Wie durch Versuche erwiesen wurde, besitzen die einzelnen Teile der Embryonalanlage in der Tat im Stadium der Gastrulation noch die Fähigkeit, sich zum Ganzen umzubilden, wenn sie voneinander getrennt werden, wenn sie sich also unabhängig von den normalen Nachbarschaftseinflüssen entwickeln. Diese Fähigkeit kann zum Unterschiede von



Abb. 131. Die Sternopagen Maria Rosalina.  
Nach BAUDOIN.

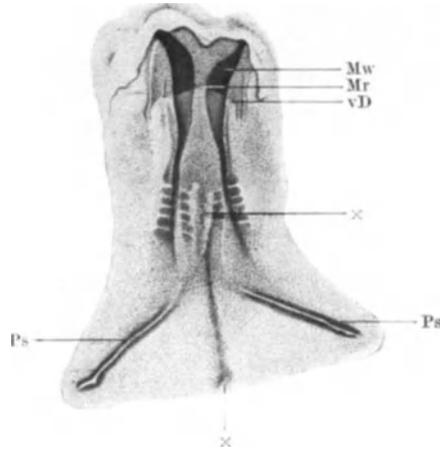


Abb. 132. Doppelbildung von der Ente (Mesokata-  
didymus). vD vordere Darmforte; Mr Medullar-  
rinne; Mw Medullarwulst; Ps Primitivstreif.  
14fache Vergrößerung.

der Regeneration, d. h. der Neubildung von bereits entwickelten Gebilden, als Postgeneration bezeichnet werden. Dabei müssen sich die Zellen naturgemäß zum Teile ganz anders als in der Norm, und zwar im Hinblick auf das zu schaffende Ganze differenzieren.

Doppel- und Mehrfachbildungen ganzer Embryonalanlagen entstehen jedoch wohl selten in dieser Weise, also durch die Teilung einer einfachen Anlage, sondern häufiger — vielleicht stets — durch die Verschmelzung zweier Anlagen, welche aber gleichzeitig entstehen und von vornherein entsprechend der späteren Verwachsungsstelle dicht nebeneinander liegen müssen. Dann fließen die noch nicht zu bestimmten Organen differenzierten Zellmassen der einander dicht anliegenden Embryonalanlagen in eine einzige Masse zusammen, aus welcher dann die spätere Verwachsungszone von vornherein in regelmäßiger Weise als einheitliche Bildung entsteht. Nur in diesem frühen Entwicklungsstadium ist eine Verschmelzung oder „Verwachsung“ zweier Embryonalanlagen

möglich. So sind bei dem Hühnerkeime der Abb. 129 zwei Primitivstreifen gleichzeitig entstanden, welche caudalwärts konvergierten, daher in eine einheitliche Zellmasse (Z) zusammenflossen. Ihr weiteres Wachstum wurde dann durch eine Zellmasse (X) behindert, so daß sie sich wieder trennten und in entgegengesetzten Richtungen caudalwärts weiterwuchsen. Vor jedem ihrer Vorderenden hat sich eine Medullaranlage (M) entwickelt. Bei weiterer Entwicklung wären zwei miteinander verwachsene Vorderenden, ein breites, einfaches Mittelstück und zwei Hinterenden entstanden. Entsprechende Fälle vom Menschen zeigen die Abb. 130 und 131.

Ist der beiden miteinander „verwachsenen“ Körpern gemeinsame Abschnitt ganz regelmäßig gebaut, d. h. sind die gleichartigen Teile derart miteinander verschmolzen, daß sie zwar ein Doppelindividuum, aber von ganz regelmäßiger Form darstellen, so liegt keine Verwachsung in dem Sinne vor, daß die beiden Teile in einem späteren Entwicklungsstadium aufeinander zu gewachsen sind und sich dann erst miteinander vereinigen, sondern hier sind schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium die noch nicht zu Organen differenzierten Embryonalanlagen in eine einzige Masse zusammengefloßen, aus welcher sich dann erst die einzelnen Teile wie aus einer Anlage ausbilden. Sind dagegen die beiden Körper in unregelmäßiger und oberflächlicher Weise miteinander vereinigt, dann ist ihre Anlagerung erst in einem späteren Entwicklungsstadium erfolgt, die beiden Körper sind infolge ihres Größerwerdens aufeinander zu gewachsen und haben sich dort vereinigt, wo sie einander gerade berührten. Es ist denkbar, daß hierbei auch die unterdessen gebildete Amnionhülle infolge des Druckes an der Berührungsstelle der Embryonen schwindet und so eine Verlötung ermöglicht.

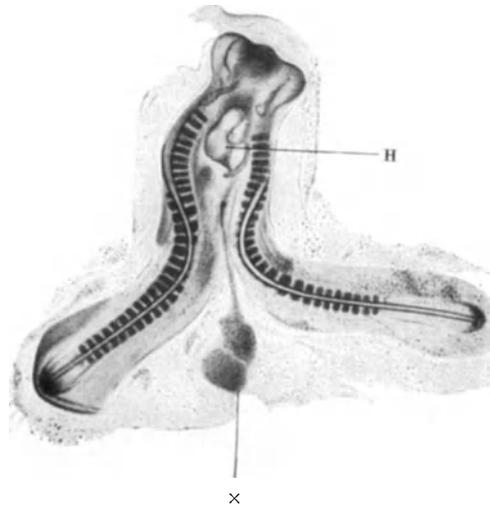


Abb. 133. Doppelbildung von der Ente (Cephalothoracopagus). H Herz. 8fache Vergrößerung.

Die von einer Ente stammende Doppelbildung der Abb. 132 besitzt zwar, wie jene der Abb. 125, ein einfaches, aber abnorm breites Vorderende mit einer breiten Medullarrinne, dann folgen aber zwei voneinander durch eine Zellmasse (X) getrennte Rumpfabschnitte mit Urwirbeln. Sie fließen in eine Zellmasse zusammen, von welcher aus nach entgegengesetzten Richtungen zwei Primitivstreifen ausgehen. Hier sind offenbar zwei Primitivstreifen dicht nebeneinander entstanden, welche zunächst parallel zueinander caudalwärts wuchsen und miteinander zu einer einheitlichen Zellmasse verschmolzen, vor welcher sich, wie in der Norm, die Medullarwülste entwickelten. Da die aus den verschmolzenen Vorderenden der beiden Primitivstreifen entstandene Zellmasse doppelt so breit war als ein einfacher Primitivstreif, mußte auch ein ungewöhnlich breites Vorderende der Embryonalanlage mit einer abnorm breiten Medullarrinne entstehen. Bei weiterer Entwicklung hätte sich ein zwar einfacher, aber — im Gegensatz zu jenem der Abb. 125 — sehr breiter Kopf ausgebildet. Bei ihrem weiteren caudalwärts gerichteten Wachstum stießen die beiden Primitivstreifen auf das durch die Zellmasse (X) gebildete Hindernis, wichen daher auseinander und differenzierten sich nun selbständig zu den beiden Rumpfabschnitten, um weiter caudalwärts, wo die trennende Zellmasse fehlt, zusammenzuströmen. Dann aber gingen sie wieder — offenbar durch die wieder auftretende hindernde Zellmasse (X) hierzu veranlaßt — nach verschiedenen Richtungen auseinander.



Abb. 134. Cephalothorakopagus monosymmetrus synotus. Präparat des Wiener pathol.-anatom. Instituts.



Abb. 135. Ischiopagus. Nach BAUDOIN.



Abb. 136. Craniopagus occipitalis. Der eine Individualteil besitzt eine schiefe Gesichtsspalte. Nach BAUDOIN.

Von besonderer Bedeutung ist in diesem Falle die Ausbildung des Kopfes der Doppelbildung: Trotz seiner Entstehung aus einer doppelten Anlage ist er zwar doppelt so breit als normal, aber seiner Organisation nach einfach. Die beiden Anlagen sind daher nicht zu einer Doppelbildung miteinander verwachsen, sie sind vielmehr miteinander verschmolzen, um einen einfachen Kopf aus sich entstehen zu lassen. Es ist klar, daß bei dieser Zusammenarbeit der beiden Anlagen von ihren Zellen anderes als bei normaler Entwicklung geleistet werden mußte, bei welcher diese Zellen nicht einen, sondern zwei Köpfe gebildet hätten. Die Differenzierung dieser Anlagen vollzog sich zielstrebig zur Bildung eines einfachen Kopfes, der aber, der Menge des Bildungsmateriales

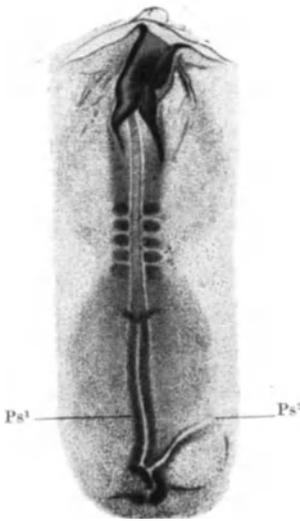


Abb. 137. Embryonalanlage der Ente mit zwei Primitivstreifen (Ps¹, Ps²) am Hinterende. 16fache Vergrößerung.

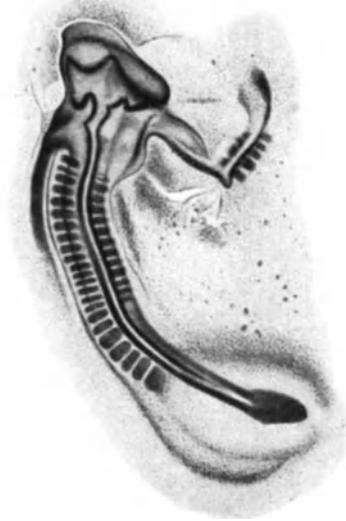


Abb. 138. Embryonalanlage der Ente mit einem Embryonalanlagenbruchstück am Vorderende. 12fache Vergrößerung.

entsprechend, doppelt so breit werden mußte wie ein normaler. Dieses Verhalten stimmt mit den Ergebnissen gewisser Versuche überein: Durch die Verschmelzung von Eiern und Blastulae ist es gelungen Einfachbildungen, wenn auch naturgemäß von größerer Masse, zu erzeugen. Derartige Tatsachen bilden eine Stütze für die Annahme, daß sich die Differenzierung der Keimteile unter dem bestimmenden Einflusse eines höheren Faktors vollzieht, dessen Wesen auf der Lagebeziehung der Teile zum Keimganzen beruht und dessen Endwirkung in der Schaffung eines normalen Ganzen besteht (s. S. 149).

Auch im Falle der Abb. 133 mußten zwei Primitivstreifen entstanden sein, welche aber mit ihren Vorderenden keine so frühe und so innige Verschmelzung eingingen wie bei dem vorigen Falle und welche ferner — offenbar wiederum durch eine sie trennende Zellmasse (×) hierzu gezwungen — bald nach verschiedenen Richtungen weiterwuchsen. Als Doppelbildung erscheint daher nur das Vorderende, wobei der Kopf seine Zusammensetzung aus zwei Anlagen deutlich erkennen läßt, das Herz jedoch ist einfach, dafür aber sehr groß. Die übrigen Körperabschnitte haben sich selbständig und voll entwickelt.

Da die Verschmelzung derartiger Embryonalanlagen an verschiedenen Stellen und in verschiedenem Ausmaße erfolgen kann, ergeben sich viele Arten dieser

Doppelbildungen. Einige Beispiele von den beim Menschen vorkommenden geben die Abb. 134—136 wieder.

Endlich können auch außer einer ganz oder annähernd normalen Embryonalanlage auch noch rudimentäre entstehen, welche sich, ihrer Organisation entsprechend, verschieden weit entwickeln und dann als „Parasiten“ dem normal gebildeten Körper, dem „Autositen“, anhaften. So ist im Falle der Abb. 137 am Hinterende des Primitivstreifs (Ps 1) einer nur in ihrem Vorderende



Abb. 139. Der Genuese Colloredo. Der „parasitische“ Körper hing mit dem Processus xiphoideus und mit der Oberbauchgegend des „Autositen“ zusammen. Die beiden Hände des „Parasiten“ tragen nur drei Finger. Das linke Bein hängt mit dem Bauche des Autositen zusammen. Arme, Lippen, Ohren des Parasiten waren beweglich, der Herzschlag wahrnehmbar. Die Ernährung erfolgte vom „Autositen“ aus. Aus Licetus, nach BARTHOLINI.



Abb. 140. Craniopagus parasiticus. Nach HOME.

mißbildeten Embryonalanlage mit vier Urwirbeln ein zweiter rudimentärer Primitivstreif (Ps 2) sichtbar, der caudal mit dem der

Hauptanlage vereinigt ist und sich zu einem Anhang des Schwanzendes entwickelt hätte. Im Falle der Abb. 138 wiederum befindet sich die rudimentäre Embryonalanlage vorne, wo sie mit dem Kopfe zusammenhängt. Hier haben sich zwei Primitivstreifen entwickelt, welche mit ihren vorderen Enden zusammenfließen, dann aber auseinandergingen, wobei sich nur der eine gut, wenn auch nicht völlig normal, weiter entwickelte, während der andere ein rudimentäres Gebilde lieferte, das bei weiterer Entwicklung einen Anhang des übrigens gleichfalls mißbildeten Kopfes des Embryo dargestellt hätte. Derartige Anhänge können sich auch an anderen Körperstellen ausbilden. Beispiele von solchen Anhängen beim Menschen zeigen die Abb. 139—141.

Doppel- und Mehrfachbildungen beim Menschen entstehen nach dem Gesagten dadurch, daß sich auf einem Embryonalschilde zwei bzw. mehrere Primitivstreifen so nahe beieinander entwickeln, daß sie teilweise und frühzeitig miteinander verschmelzen. Im Gegensatz zu den eineiigen Zwillingen und Mehrlingen entstehen sie daher aus nur einem Embryonalknoten, daher stets aus einem einkernigen Ei. Wie aus der Erörterung der Entwicklung der fetalen Hüllen hervorgehen wird, bildet jeder Embryonalknoten ein Amnion aus, es müssen daher bei der Entwicklung der aus mehr als einem Embryonalknoten entstandenen Mehrlinge so viele Amnien angelegt werden als Embryonen vorhanden sind, während sich bei den aus einem Embryonalknoten entstandenen Zwillingen, Mehrlingen, Doppel- und Mehrfachbildungen nur ein Amnion entwickelt.

Doch ist später eine Verschmelzung zweier Amnien an der Berührungsstelle mit nachfolgendem Schwunde möglich, so daß aus zwei Amnionhöhlen eine einfache Amnionhöhle entstehen kann. Auf etwa 20 Fälle von eineiigen Zwillingen mit zwei Amnien entfällt ein Fall mit nur einem Amnion.

Der genaue Zeitpunkt der formalen Entstehung der Mehrfachbildungen läßt sich nicht feststellen. Wie bei den Mehrlingen ist es auch bei den Mehrfachbildungen möglich, daß schon während der Entwicklung des Embryonalknotens, also noch während der Furchung, die Bestimmung zur Entstehung einer Mehrfachbildung erfolgt, aber es ist auch möglich, daß dies später eintritt. Der späteste Zeitpunkt, also die teratogenetische Terminationsperiode, fällt jedoch in die Zeit der Bildung des Primitivstreifs, demnach in einen etwas späteren Zeitpunkt als bei den Zwillingen und Mehrlingen.

#### b) Kausale Genese.

Hinsichtlich der kausalen Genese der Mehrlinge und der Mehrfachbildungen, wie der Fehlbildungen überhaupt, lassen sich derzeit nur Vermutungen äußern. Sicherlich handelt es sich hierbei oft um Anomalien des Keimes selbst und diese wiederum beruhen wahrscheinlich auf Anomalien der Chromosomen der Geschlechtszellen. Die typischen, d. h. einzelne Organe oder Körperteile in regelmäßiger Weise betreffenden Fehlbildungen entstehen wahrscheinlich in dieser Weise. Bei Eiern von verschiedenen Arten der Wirbellosen, von Fischen, Amphibien und Vögeln hat man mit den verschiedensten Mitteln — mechanisch, thermisch, aktinisch, chemisch — die Entwicklung beeinflussen und Fehl- und Doppelbildungen der verschiedensten Art, sowie auch Mehrlinge künstlich erzeugen können. Von diesen Mitteln kommen bei der natürlichen Entstehung von Entwicklungsanomalien der Säugetiere wohl nur die chemischen in Betracht. Es ist sehr wahrscheinlich, daß Erkrankungen des Uterus oder Erkrankungen anderer Art, welche auf irgendeine Weise den Chemismus des Stoffwechsels des Keimes in ungünstiger Art beeinflussen, die Entwicklungsursache der atypischen, d. h. mehrere Organsysteme in regelloser Weise betreffenden Entwicklungsanomalien darstellen. Vielleicht spielen auch Entwicklungshemmungen vor dem Beginne der Gastrulation eine Rolle: Wahrscheinlich besitzt der Embryonalknoten außer einer bilateralen Symmetrie auch eine Polarität, zufolge welcher sich von einem bestimmten Punkte des Knotens aus der Primitivstreif entwickelt. Diese Polarität wird vielleicht durch Keimesanomalien oder durch eine Hemmung der Entwicklung — deren Ursache freilich erst zu ermitteln wäre — geschwächt, so daß nunmehr auch von anderen



Abb. 141. Pygomelus.  
Nach BRAUNE.

Punkten des Knotens aus die Bildung eines Primitivstreifs erfolgt und so eine Mehrfachbildung veranlaßt wird.

Bei den Gürteltieren, für deren normale Polyembryonie man die letzterwähnte Entstehungsart annimmt, besteht diese Ursache vielleicht in einer zu langsamen Ausbildung des Corpus luteum. Dadurch wird die Entwicklung des Eies gerade in jener Zeit verlangsamt, in welcher sich der Primitivstreif ausbildet. Diese Hemmung der Entwicklung soll die Bildung mehrerer Primitivstreifen veranlassen.

In manchen Fällen ist die Fähigkeit zur Erzeugung von Fehlbildungen sowie von Zwillingen oder Mehrlingen aus zwei oder mehr Eiern eine vererbare Eigenschaft (s. S. 151). Vielleicht gilt dies zum Teile auch für die Erzeugung eineiiger Zwillinge. Die kausale Genese für diese vererbaren Fälle besteht in einer Anomalie des Keimes, also in einer Besonderheit der Geschlechtszellen. Der für die Entstehung dieser Mehrlinge und Fehlbildungen in Betracht kommende Zeitpunkt fällt daher mit dem Momente der Befruchtung zusammen.

### Die Organ-Determinierung innerhalb der Keimblätter.

Die Entstehung der Keimblätter ist mit einem Potenzverluste verbunden, durch welchen die ursprünglich omnipotenten Zellen des Keimes in Zellgruppen — die Keimblätter — gesondert werden, deren Potenzen beschränkt und voneinander verschieden sind. Dieser Vorgang der Potenzeinschränkung setzt sich nun innerhalb der einzelnen Keimblätter selbst fort und führt in ihnen zur Bildung von potentiell verschiedenartigen Zellgruppen, welche die Anlagen der einzelnen, aus dem betreffenden Keimblatte entstehenden Organe darstellen.

Ursprünglich besitzen wahrscheinlich alle Zellen eines Keimblattes alle jene Potenzen, welche diesem Keimblatte überhaupt zukommen. Sie sind also in bezug auf dieses — aber kein anderes — Keimblatt omnipotent. Jede Zelle des Ektoderms z. B. kann also zu einer Epidermis- oder einer Nerven- oder sonst einer Zelle werden, welche aus dem Ektoderm überhaupt entstehen kann. Jedes Keimblatt stellt daher in diesem Entwicklungsstadium ein äquipotentielles System dar, d. h. jeder Teil kann den anderen vertreten, weil er ihm gleichwertig ist, jede Zelle oder Zellgruppe enthält alle jene Entwicklungsmöglichkeiten in sich, welche dem betreffenden Keimblatte überhaupt zukommen. Sehr bald aber tritt durch den Verlust einzelner Potenzen eine Verschiedenheit zwischen den das betreffende Keimblatt zusammensetzenden Zellgruppen auf, so daß nunmehr das Keimblatt aus einer Reihe von Zellgruppen verschiedener Potenz — wenn auch noch morphologischer Gleichheit — besteht.

Zur Stütze dieser Behauptungen seien folgende Versuchsergebnisse hier angeführt:

Verpflanzt man in einem frühen Stadium der Gastrulation ein Stück Ektoderm, welches bei normaler Entwicklung zu Epidermis geworden wäre, in die Medullarplatte, so entsteht aus ihm nicht Epidermis, sondern ein Teil der Medullarplatte. Im Falle der Abb. 142a wurde ein solches Stück des unpigmentierten Ektoderms einer Gastrula von Triton cristatus in die Medullarplatte einer Triton taeniatus-Gastrula verpflanzt. Das Schicksal dieser Ektodermzellen ist durch das Schnittbild (Abb. 142b) wiedergegeben: Zwischen den pigmentierten, von Triton taeniatus stammenden Zellen der Hirnwand erblickt man einen Zellbezirk, welcher seine Herkunft von dem verpflanzten Triton cristatus-Ektoderm durch seine Pigmentlosigkeit deutlich erkennen läßt. Verpflanzt man umgekehrt Zellen der Medullarplatte in die präsumtive Epidermis, so entstehen Epidermiszellen aus ihnen, sie entwickeln sich also nicht herkunfts-, sondern ortsgemäß (Abb. 143).

Aus diesen Versuchsergebnissen folgt, daß die später so Verschiedenartiges liefernden Ektodermzellen ursprünglich voneinander potentiell nicht verschieden sind, daß sie vielmehr alle die gleichen, wenn auch nur die dem Ektoderm zukommenden Potenzen besitzen, welche sie dann je nach den Einflüssen des Ortes, den sie im Keime einnehmen,

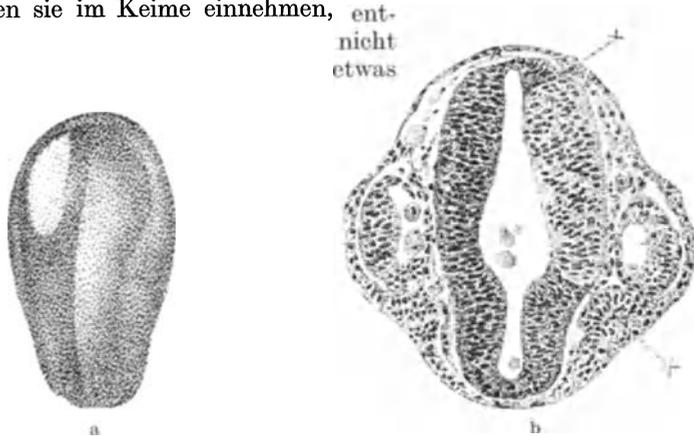


Abb. 142. Einpflanzungsergebnis von präsumtiver Epidermis. a) Neurula von *Triton taeniatus* (pigmentiert); links vorne in der Medullarplatte das im Gastrulastadium eingepflanzte Stück präsumtiver Epidermis von *Triton cristatus* (unpigmentiert). b) Querschnitt durch den Kopf von a); das eingepflanzte Stück Epidermis hat sich zu einem Stück Gehirn entwickelt, dessen Grenzen durch  $\times$  angegeben sind. Nach H. SPEMANN.

späteren Entwicklungsstadium liefern das Ergebnis, daß sich die verpflanzten Zellen nicht mehr orts-, sondern herkunftsgemäß entwickeln.

Bezüglich des Entoderms kann in dieser Hinsicht auf Versuchsergebnisse bei Echinodermen verwiesen werden, welche lehren, daß der Urdarm ein äquipotentielles System darstellt, welches normalerweise den Mitteldarm liefert, das aber durch experimentelle Beeinflussung veranlaßt werden kann, auch den Vorder- oder Enddarm oder die Cölomsäcke aus sich entstehen zu lassen. Diese Potenzen gehen später verloren.

Innerhalb der ursprünglich je ein äquipotentielles System darstellenden Keimblätter vollzieht sich demnach durch Potenzverlust eine Sonderung in Zellgruppen, welche sich voneinander durch die verschiedene Zahl und Art der in ihnen enthaltenen Potenzen unterscheiden. Es tritt also eine Spezialisierung dieser Zellgruppen auf. Sie ist die Hauptursache für die Deter-

mination, d. h. für die Bestimmung dieser Zellgruppen zur Bildung der einzelnen von dem betreffenden Keimblatte entstehenden Organe. Die Determination vollzieht sich derart, daß sie zunächst eine größere Zellgruppe betrifft. Innerhalb dieser Zellgruppe erfolgt dann eine Einengung auf ein immer kleiner werdendes Gebiet von Zellen, von welchem schließlich die Organbildung ausgeht. Die Fähigkeit zur Bildung eines bestimmten Organes besitzen ursprünglich alle oder viele, später nur noch wenige Zellen eines



Abb. 143. Keim von *Triton cristatus* (unpigmentiert), auf dessen rechte Körperseite zu Beginn der Gastrulation ein Stück der präsumtiven Medullarplatte von *Triton taeniatus* (pigmentiert) eingepflanzt worden war; es hat sich, wie man sieht, an der Einpflanzungsstelle zu Epidermis entwickelt. Nach H. SPEMANN.

Keimblattes oder Keimblattbezirkes. Die Organbildungszonen stellen demnach zunächst große, dann immer kleiner werdende Zerstreungskreise dar. Innerhalb dieser Kreise ist die Potenz zur Bildung des betreffenden Organes im Zentrum am kräftigsten und hier erhält sie sich auch, während sie gegen die Peripherie zu schwächer wird, bzw. später ganz verschwindet. So ist bei manchen Amphibien die Potenz zur Bildung der Linse oder des Gehörbläschens ursprünglich in weitem Umkreise um die Linsen- und Ohrgrube vorhanden, schwindet aber später in diesem Umkreise. Beim Menschen sei in dieser Hinsicht auf die Entwicklung der Milchdrüsen verwiesen (S. 573). Diese Zerstreungskreise sind jedoch nicht voneinander geschieden, sondern sie überdecken sich in verschiedener Weise.

Die in diesen spezialisierten Zellgruppen enthaltenen Potenzen entfalten sich nicht in allen Fällen durch Selbstdifferenzierung. Vielmehr sind hierfür oft auch äußere, epigenetische Momente notwendig, so daß also die Determination nicht allein durch den die Spezialisierung bewirkenden Potenzverlust erfolgt.

Die Einschränkung der ursprünglichen Potenzen muß hierbei nicht so weit gehen, daß diese Zellgruppen nur noch jene Potenz behalten, welche zur Bildung des aus ihnen normalerweise entstehenden Organes notwendig ist, daß sie also unipotent werden. Sie können vielmehr neben der einen bei der normalen Entwicklung zur Entfaltung gelangenden Potenz auch noch andere, latent bleibende, behalten, also trotz ihrer Spezialisierung pluri- oder multipotent sein. Diese bei der normalen Entwicklung verborgen bleibende, also latente Potenz kann aber dann zutage treten, wenn auf die betreffenden Zellen Reize einwirken, welche von den bei der normalen Entwicklung wirkenden Reizen verschieden sind. Dies ist der Fall, wenn die Entwicklung selbst abnorm ist — Varietäten und Fehlbildungen enthüllen daher oft latente Potenzen — oder wenn bereits Gebildetes, aber verloren Gegangenes wieder ersetzt werden soll: der Vorgang der Neubildung, der Regeneration eines Organes vollzieht sich, weil am fertigen Organismus sich abspielend, naturgemäß unter ganz anderen Reizwirkungen als die Entwicklung dieses Organes beim Embryo und diese Reizwirkungen können dann latente Potenzen entfachen. Beispiele hierfür liefern z. B. die Regenerationsvorgänge am Auge. So ist durch entsprechende Versuche festgestellt worden, daß die Zellen der Iris bei den urodelen Amphibien die Fähigkeit besitzen, die aus dem Auge entfernte Linse wieder neu zu bilden, eine Fähigkeit, von welcher normalerweise niemals Gebrauch gemacht wird und von deren Vorhandensein man ohne diese Versuche niemals Kenntnis erlangt hätte. Normalerweise entsteht die Linse unmittelbar vom Ektoderm. Auch die Epithelzellen der Iris sind ektodermaler Herkunft und daraus leitet sich nun ihre Fähigkeit zur Linsenbildung ab. Ursprünglich besaßen alle Ektodermzellen die Fähigkeit sich in Linsenfasern umzubilden. Dies wird u. a. dadurch bewiesen, daß es bei manchen Tieren gelingt, auch aus Ektodermzellen des Rumpfes eine Linse entstehen zu lassen und daß sich in Fällen von abnormer Entwicklung bei urodelen Amphibien auch aus den Zellen des ektodermalen Mundhöhlenepithels linsenfaserartige Gebilde entwickeln können. Normalerweise wird diese Potenz zur Linsenbildung nur in gewissen Ektodermzellen des Kopfes (siehe Entwicklung des Auges) ausgelöst, in den übrigen bleibt sie latent enthalten. So auch in den Iriszellen. Das gleiche gilt von den dem Ektoderm entstammenden Zellen der Retina und daher kann man auch sie, indem man sie der Einwirkung von der normalen Entwicklung fremden Reizen aussetzt, veranlassen, sich in linsenfaserartige Bildungen — Lentoide — umzuwandeln. Die gleichfalls dem Ektoderm entstammenden Zellen der Pigmentschichte der Retina enthalten latent die Potenz zur Bildung der Linse und sie entfalten sie daher auch im Regenerationsversuche. — In derselben Weise läßt sich das Vorkommen

überzähliger Brustwarzen an Körperstellen auffassen, an welchen sich normalerweise keine Brustwarzen entwickeln: Allen Ektodermzellen oder zumindest nicht bloß den Ektodermzellen eines bestimmten Gebietes kommt ursprünglich die Fähigkeit zur Bildung von Milchdrüsen und Brustwarzen zu und diese Fähigkeit kann sich daher auch unter gewissen Umständen in der Bildung von Brustwarzen an hierfür abnormen Körperstellen äußern (Abb. 485). — In bezug auf das Entoderm kann darauf hingewiesen werden, daß sich überall in der Magen- und Dünndarmwand kleine Inseln von Leber- oder Pankreaszellen vorfinden können. Leber und Pankreas sind entodermaler Herkunft. Nimmt man nun, gestützt auf die früher angeführten Tatsachen an, daß die Fähigkeit zur Bildung von Leber und Pankreas ursprünglich allen Entodermzellen zukam, so läßt sich das Vorhandensein dieser Inseln an abnormer Stelle leicht erklären: An den betreffenden Stellen kam es infolge der Einwirkung irgendwelcher, der normalen Entwicklung fremder Reize zur Entfaltung dieser Fähigkeit, welche sonst nur an jenen Stellen offenbar wird, an welchen die Leber und das Pankreas entstehen. Für die Richtigkeit dieser Erklärung spricht auch der Umstand, daß sich diese Inseln, besonders die aus Pankreasgewebe bestehenden, besonders oft in der Wand eines Diverticulum ilei (Meckeli) vorfinden. Das Vorhandensein dieses normalerweise nicht entstehenden Diverticulum beweist, daß sich die Entwicklung in diesem Falle nicht ganz normal vollzog, daß also abnorme Reize die Entwicklung des Entoderms beeinflußten. Ohne die Einwirkung dieser Reize wäre die Potenz der betreffenden Entodermzellen zur Leber- und Pankreasbildung latent geblieben. — Bei der Vielgestaltigkeit der Abkömmlinge des Mesoderms ist von vornherein zu erwarten, daß gerade die Zellen dieses Keimblattes besonders pluripotent sind. In der Tat lassen sich denn auch gerade im Gebiete der mesodermalen Organe besonders mannigfache abnorme Differenzierungen nachweisen, welche sich leicht in der angegebenen Weise erklären lassen. Auf ein Beispiel sei hingewiesen: Die Milz kann außer an ihrer normalen Stätte auch noch an anderen Stellen, z. B. im Ligamentum gastrocolicum, gastrolienale, also mehrfach vorhanden sein und es ist beim Menschen ein Fall beobachtet worden, bei welchem sich sogar mehr als hundert kleine Milzen über das Peritoneum verteilt vorfanden. Die Fähigkeit zur Milzbildung kommt offenbar ursprünglich allen Zellen des peritonealen Mesoderms zu. Normalerweise entfaltet sich diese Potenz nur an einer Stelle, kann aber — besonders unter dem Einflusse abnormer Reize — auch an anderen, normalerweise niemals Milz liefernden Stellen entfacht und so die Bildung vieler Milzen verursacht werden.

Je spezieller ein Organ für seine Tätigkeit differenziert ist, desto größer muß die Einschränkung der ursprünglichen Multipotenz seiner Zellen sein. Je höher ein Tier organisiert ist, desto spezieller sind seine Organe ausgebildet, desto mehr ist daher die Potenz ihrer Zellen eingeengt. Bei niederen Tieren dagegen ist dies nicht der Fall, ihre Zellen bleiben daher multipotent, so daß diese Tiere sich zeitlebens in einem dem embryonalen nahen Zustande befinden.

Die Multipotenz kann auch darin bestehen, daß aus einer embryonalen Anlage zwar nicht etwas Andersartiges als bei der normalen Entwicklung, aber das Normale doppelt oder mehrfach entsteht, wie die Mehrfachbildungen (s. S. 159) beweisen. Hier besitzt also die betreffende Anlage neben den ihr normal zukommenden nicht auch noch Potenzen zur Bildung andersartiger Gebilde, wohl aber die Fähigkeit unter Umständen so viel Zellmaterial zu entwickeln, daß sie ein Vielfaches von dem, was sie normalerweise liefert, aus sich entstehen lassen kann. Die Pluri- oder Multipotenz embryonaler Zellen kann sich demnach sowohl auf die Art, als auch auf die Menge des von diesen Zellen Gebildeten erstrecken.

Man hat das Vorkommen überzähliger Milzen, Brustwarzen u. dgl. durch „Atavismus“ erklären wollen, hat daher diese Fälle als Rückschläge auf Verhältnisse, welche bei unseren hypothetischen Vorfahren bestanden haben sollen, aufgefaßt. Diese Annahme ist schon deshalb hinfällig, weil es niemals Lebewesen gegeben hat, welche normalerweise so viele und auf so viele Körperstellen verstreute Brustwarzen, Lebern, Bauchspeicheldrüsen, Milzen usw. besessen haben, als es diese Erklärungsart voraussetzt. Besonders klar

zeigt sich dies bei den überzähligen Milchdrüsen und Brustwarzen. Sie können beim Menschen an Körperstellen vorkommen, an welchen sie sich normalerweise sicherlich bei keinem Lebewesen jemals entwickelt haben, z. B. an dem Rücken, auf der Außenfläche des Oberschenkels.

Wie groß die Pluripotenz der Mesodermzellen ist und wie lange sie sich erhalten kann, dafür liefern gewisse Versuche über die Regeneration der Gliedmaßen bei erwachsenen Amphibien den besten Beweis, indem sie lehren, daß auch nach vollendeter Ausbildung in den Zellen der Gliedmaßen die Potenzen zur Schaffung einer neuen Gliedmaße vorhanden sind. Die Neubildung der Gliedmaßenknochen wird hierbei auch dann besorgt, wenn keine Knochen angeschnitten, sondern die Knochen durch Enucleation in den Gelenken entfernt wurden. — Versuchsergebnisse dieser Art lehren, daß auch die Zellen des fertigen Organismus vielfach pluripotent sind und daß man daher die Zellen des erwachsenen — auch des menschlichen — Organismus nicht einfach als unipotent auffassen darf.

In besonders augenfälliger Weise treten die latenten Potenzen bei den Geschlechtsmerkmalen hervor: Versuche an Tieren sowie Beobachtungen an Fehlbildungen und bei pathologischen Vorgängen bringen die Tatsache zur unmittelbaren Anschauung, daß in den betreffenden Zellen auch die Anlagen der Merkmale des entgegengesetzten Geschlechtes latent enthalten sind und sich unter besonderen Umständen entfalten.

Auch in den Anlagebezirken der Gliedmaßen sind mehr Potenzen enthalten als zur Bildung der betreffenden Gliedmaße nötig ist (siehe S. 789).

Auf diese Pluripotenz der embryonalen und auch der Zellen des fertigen Organismus lassen sich viele Tatsachen aus dem Gebiete der Varietäten, der abnormen und der pathologischen Entwicklung, der Regeneration und besonders vieles von dem zurückführen, was man in der pathologischen Histologie als Metaplasie und als Heteroplasie bezeichnet. Hierbei handelt es sich also nach der hier vertretenen Auffassung überhaupt nicht um eine „Metaplasie“, um eine Umbildung, sondern um das Sichtbarwerden einer bereits in den betreffenden Zellen vorhanden gewesenen Potenz. In derselben Weise sind die Heteromorphosen aufzufassen, d. h. jene Fälle, bei welchen statt eines entfernten Organes ein Organ regeneriert wird, welches normalerweise an der betreffenden Körperstelle nicht entsteht oder das bei der betreffenden Tierart überhaupt nicht vorkommt. So kann bei Dekapoden an Stelle des abgeschnittenen Auges eine Antenne, bei Kaulquappen eine Schwanzspitze an der kranialen Schnittfläche des abgetrennten Schwanzes entstehen u. a. m.

Aus diesen auf Grund der ursprünglichen Multipotenz der Keimblattzellen entstandenen Bildungen können sich später pathologische Gebilde, bösartige Geschwülste, entwickeln. Bedenkt man, daß sich die betreffenden Keimblattzellen an abnormen Stellen entwickeln, so erscheint es sehr wahrscheinlich, daß sie an diesen Stellen für sie abnormen Reizen ausgesetzt sind, wodurch sie zu abnormer Wucherung, d. h. zur Geschwulstbildung, veranlaßt werden.

Die irrige Vorstellung, daß sämtliche Zellen des fertigen Organismus nur noch unipotent seien, ließ sich mit ihren Leistungen bei der Regeneration, bei der „Metaplasie“ und bei pathologischen Vorgängen nicht vereinbaren. Man hat daher angenommen, daß die Zellen unter Umständen fähig seien in den embryonalen Zustand zurückzukehren und damit Potenzen wieder zu gewinnen, welche sie in den Stand setzen, jene mit der Unipotenz unvereinbaren Leistungen zu vollziehen. Es ist richtig, daß bei diesen Vorgängen die in den Zellen enthaltenen Plasmadifferenzierungen schwinden können. Allein die Annahme einer rückläufigen Entwicklung, rückläufigen Differenzierung, Entdifferenzierung oder Verjüngung in dem obigen Sinne ist nicht bewiesen und bei Anerkennung der Multipotenz auch nicht notwendig, da sich alle hier in Betracht kommenden Tatsachen durch diese Pluripotenz ungezwungen erklären lassen.

Bis zu welchem Grade die ursprüngliche Omni- bzw. Multipotenz der embryonalen Zellen später eingeschränkt wird, ist noch nicht genügend bekannt. Doch sprechen gewisse Tatsachen der abnormen Entwicklung, vor allem aber die Regenerationsfähigkeit der Gewebe und Organe des fertigen Organismus dafür, daß in vielen Zellen des fertigen Organismus außer den sichtbar hervortretenden auch noch andere Potenzen latent enthalten sind, welche sich nur unter besonderen abnormen Umständen entfalten und welche daher für die Erkenntnis pathologischer Vorgänge besonders wichtig sind. Im allgemeinen kann man sagen, daß die Zellen um so mehr Potenzen enthalten, je jünger, d. h. je weniger differenziert sie sind. Mit der bei der Entwicklung fortschreitenden Arbeitsteilung zwischen den Zellen, d. h. mit der fortschreitenden Spezialisierung der Zellen wird deren ursprüngliche Multipotenz immer mehr und mehr eingeengt, um bei manchen bis zur Unipotenz herabzusinken.

Ähnlich verhält es sich mit der Teilungsfähigkeit der Zellen. Embryonale Zellen sind in hohem Maße teilungsfähig, werden es aber immer weniger, je mehr sie sich differenzieren und können dann sogar die Teilungsfähigkeit ganz verlieren, wie dies z. B. bei den Nervenzellen schon gegen Ende des Fetallebens der Fall ist. Solche Zellen können dann zwar ihre Funktionen im Organismus ausüben, vermögen aber keine formative Tätigkeit mehr zu entfalten und das Wachstum des von ihnen gebildeten Organes kann dann, falls es überhaupt noch erfolgt, nicht mehr durch Zellvermehrung, sondern nur noch durch Zellwachstum vor sich gehen.

Während die Zahl der Zellen in jenen Organen, welche sich durch ständige Neubildung ihrer Zellen stetig neu bilden, eine sehr große und wechselnde ist, ist sie in einem Organe, dessen Zellen später die Teilungsfähigkeit verlieren, von diesem Zeitpunkte ab eine bestimmte. Solche Organe kann man als Dauerorgane bezeichnen. Die Zellenzahl im Nervensystem des Menschen z. B. ist nach Aufhören der Teilungsfähigkeit der Nervenzellen eine konstante und fest bestimmte oder mindestens zwischen engen Grenzen schwankende. Jede Nervenzelle hat ja auch ganz bestimmte Funktionen auszuüben und dementsprechend müssen auch die hierfür notwendigen Zellen in einer bestimmten Zahl vorhanden sein. Ebenso ist die Zahl der Linsenfasern in der fertigen Linse eine bestimmte. Schon in der Anlage dieser Dauerorgane müssen die Bedingungen für die Entwicklung der diesen Organen zukommenden Zellenzahlen enthalten sein.

Es gibt nun Tiere, bei welchen eine derartige feste Bestimmung der Zellenzahl in hohem Grade ausgebildet ist und teils einzelne Organe, teils sogar den ganzen Körper betrifft. Hierher gehören die Acanthocephalen, Anneliden, Gastropoden, Tunicaten, ganz besonders aber die Nematoden, Rotatorien (Rädertierchen) und Tardigraden (Bärtierchen). Der ganze Körper dieser Tiere oder einzelne seiner Organe besitzen nach Abschluß der Entwicklung eine ganz bestimmte Zellenzahl, allein diese Zellen sind nicht mehr teilungsfähig und ihre Zahl bleibt daher auch während des ganzen späteren Lebens die gleiche. Es besteht Zellkonstanz, Eutelie. So beträgt die Zahl der Körperzellen bei dem Rädertier *Hydatina* 959; auch bei den Bärtierchen und bei gewissen Acanthocephalen ist die Gesamtzahl der Zellen eine konstante. Bei anderen Organismen wiederum sind nur einzelne Organe konstantzellig. So finden sich bei der Tunicate *Fritillaria pellucida* 87 Nerven-, 20 Muskel-, 6 Herz-, 65 Oesophagus-, 65 Darmepithel-, 16 Chordazellen vor; das Nervenzentrum bei *Ascaris* besteht aus 162 Nervenzellen, das Excretionssystem verschiedener *Ascaris*-arten aus 3 Zellen, die Muskulatur der Körperwand verschiedener *Oxyuris*-arten aus 65 Zellen. Beim Menschen ist (außer der vermutlichen Zellkonstanz im

Nervensystem) eine derartige Zahlenkonstanz bei der Linse festgestellt worden: Die Zahl der radiären Lamellen der Linse, von welchen eine jede wiederum aus ungefähr 1000 Linsenfasern besteht, beträgt etwa 2250. Die Schwankungen um diese Ziffer erheben sich nicht über die Zahl 50.

Wo Zellkonstanz besteht, da ist nicht bloß die Zahl, sondern auch die Lage, die Anordnung und vor allem die Struktur, also die Art der betreffenden Zellen die gleiche. Mit dem Verluste der Teilungsfähigkeit geht eben bei diesen Zellen auch eine Spezialisierung und damit eine Potenzeinschränkung einher, die bis zur Unipotenz führt. Die Körper dieser Tiere bzw. diese Organe, stellen ein Mosaik von Zellen verschiedener, fest begrenzter Potenz dar und demgemäß ist auch die Entwicklung eine determinierte, eine Mosaikentwicklung.

Bei denjenigen Organismen, bei welchen, wie bei den Säugetieren, eine derart determinierte Entwicklung nicht statthat und bei welchen sich keine Zellkonstanz ausbildet, erhält sich die Teilungsfähigkeit — wenn auch in eingeschränktem und bei den verschiedenen Organen verschiedenem Maße — bei den meisten Zellen während des ganzen Lebens oder noch lange nach der Differenzierung der Organe; nur bei jenen Zellen, welche unausgesetzt tätig sind oder welche zur Tätigkeit stets bereit sein müssen, wie bei den Herzmuskel-, Drüsen- und Nervenzellen, schwindet sie nach vollendeter Ausbildung dieser Zellen, also vor oder bald nach der Geburt. Denn eine in Teilung begriffene Zelle kann nicht auch gleichzeitig die ihr im Organismus zukommende Funktion ausüben, also arbeiten: Die „Teilungszelle“ kann nicht auch gleichzeitig „Arbeitszelle“ sein. Bei jenen Zellen, bei welchen keine Arbeitspausen bestehen (z. B. Herzmuskelzellen) oder bei welchen die Funktion jederzeit aufgenommen werden muß (z. B. Nervenzellen, quergestreifte Muskelfasern), darf daher auch keine Teilung erfolgen.

In Organen, deren Zellen durch die Funktion des Organes zugrunde gehen, muß die Teilungsfähigkeit der Zellen erhalten bleiben, damit die verloren gegangenen Zellen immer wieder durch neu entstehende ersetzt werden können. Das Organ verjüngt sich also ständig und seine Zellen besitzen daher nur eine beschränkte Lebensdauer. Verletzungen oder Schädigungen des Organes können durch die sich neu bildenden Zellen wieder gut gemacht werden. Bei Organen, deren Zellen nicht mehr teilungsfähig sind, ist dies nicht möglich, jeder Zellverlust ist daher mit einem bleibenden Funktionsausfalle verbunden, der je nach der Bedeutung des Organes für den Gesamtkörper verschiedene Folgen nach sich zieht. Da ferner die Zellen dieser Organe vom Abschlusse der Entwicklung an bis zum Tode des Individuums dieselben bleiben, sind sie ebenso alt wie das Individuum selbst, während sich in den anderen Organen immer wieder junge Zellen bilden.

### Ursachen der Entstehung der Organanlagen.

Aus den Ergebnissen der Transplantationsversuche an Keimblättern ergibt sich, daß die innerhalb der einzelnen Keimblätter sich vollziehende Sonderung in potentiell verschiedenwertige, die Anlagen für die späteren Organe darstellende Bezirke frühzeitig, noch während der Gastrulation und daher rasch erfolgt. In dieser Entwicklungsperiode sind noch keine morphologischen Unterschiede zwischen den einzelnen Keimblattbezirken wahrnehmbar, die Organanlagen lassen sich daher morphologisch nicht voneinander unterscheiden.

Den Vorgang, welcher zu dieser Sonderung der Keimblätter in Organbezirke führt, kann man als Determinierung, sein Endergebnis, also die erfolgte Abgliederung der Organanlage, als Bestimmung, Determination bezeichnen. Der Vorgang der Determinierung kann bei seinem Beginne eventuell noch

rückgängig gemacht werden, er ist also umstimmbare. In den Endstadien des Vorganges ist dies nicht mehr möglich.

So kann die auf die Gegenseite verpflanzte junge Gliedmaßenanlage durch den Einfluß ihrer neuen Umgebung bestimmt werden, sich zur andersseitigen Gliedmaße umzubilden, die alte Anlage dagegen nicht mehr. Innerhalb der Gliedmaßenanlage selbst erfolgt die Bestimmung in den drei Dimensionen zu verschiedenen Zeiten, zuerst in der Vorn-hinten-Achse, dann in der dorso-ventralen und schließlich in der proximo-distalen Richtung.

Auf die Determination haben im allgemeinen wie auf alle Entwicklungsvorgänge Einfluß: Zeit und Ort der Entwicklung, sowie die Herkunft des Zellmaterials, also die besonderen Eigenschaften der betreffenden Zellen. — Am Orte der Entwicklung eines Organes machen sich die Einflüsse der Nachbarschaft geltend. Sie stellen in ihrer räumlichen Gesamtheit das Determinationsfeld dar. Durch die Einflüsse, welchen die Zellen in diesem Determinationsfelde ausgesetzt sind, werden gewisse in ihnen enthaltene Potenzen aktiviert und so die Differenzierung dieser Zellen bestimmt.

Ist die Determination eines bestimmten Keimbezirkes erfolgt, so ist seine Entwicklungsfähigkeit eine beschränkte. Durch die Beschränkung seiner Potenzen verliert der betreffende Bezirk auch die Fähigkeit, sich unter veränderten Umständen den neuen Verhältnissen anzupassen und sich ortsgemäß, d. h. durch abhängige Differenzierung zu entwickeln. Seine Entwicklungsart wird daher zur Selbstdifferenzierung. Innerhalb der Keimblätter bildet sich auf diese Weise allmählich ein Mosaik verschiedenwertiger Bezirke aus.

Über die besonderen Ursachen, welche die Determination bestimmter Bezirke der Keimblätter bewirken, ist noch wenig bekannt. So kann beim Experimente die Bestimmung darüber, welche von den Ektodermzellen der Amphibien-gastrula zu Zellen der Medullarplatte werden, durch die bei der Gastrulation eingestülpten Zellen der dorsalen Urdarmwand erfolgen: Jene Ektodermzellen, welche diesen Urdarmzellen aufliegen, werden Medullarplattenzellen. Ebenso vermag ein Stück der — sogar artfremden — Medullarplatte oder präsumtives Mesoderm, unter die epidermisliefernden Ektodermzellen der Gastrula gebracht, diese Zellen zur Bildung einer Medullarplatte anzuregen. Wie allerdings die eine Zellplatte auf die andere einwirkt, ist unbekannt. Ähnliches gilt von der Entwicklung der Linse des Auges bei jenen Tieren, bei welchen sich die Linse durch abhängige Differenzierung entwickelt: Jene Zellen des Ektoderms, an welche sich die Augenblase anlegt, werden zur Linsenbildung veranlaßt. Ebenso entsteht das Hornhautepithel aus jenen Ektodermzellen, welchen der Augenbecher und die Linse anliegen. Derartige Zellgruppen, welche andere Zellen formativ beeinflussen, werden, wie bereits erwähnt wurde (S. 134), als Organisatoren bezeichnet.

Embryonale Zellen sind demnach nicht bloß Organbildner, sondern sie können auch noch als Organisatoren die organbildenden Potenzen in anderen Zellen entfachen (induzieren: Induktion). Die Entwicklung spielt sich daher zum Teile in der Art ab, daß Zellen, welche selbst im Begriffe sind, ein bestimmtes Organ auszubilden, gleichzeitig auch die ihnen benachbarten Zellen veranlassen können, ein anderes Organ zu bilden. Doch kann es sich hierbei naturgemäß stets nur um ein Organ handeln, dessen Bildungspotenzen in diesen Zellen schon enthalten sind.

Der formative Einfluß, welchen zwei einander anliegende Zellgruppen aufeinander ausüben, spielt besonders bei der Entwicklung des Mesoderms eine große Rolle. Das aus diesem entstehende embryonale Bindegewebe bildet teils selbständig Organe aus, teils beteiligt es sich an der Ausbildung auch jener Organe, welche vom Epithel der Keimblätter aus entstehen. Mit

Ausnahme der rein epithelialen Linse ist es daher am Aufbau sämtlicher Organe beteiligt. Man kann daher zwei Gruppen von Organen unterscheiden:

1. Organe (z. B. die Knochen), welche nur aus dem embryonalen Bindegewebe, und zwar wahrscheinlich durch Selbstdifferenzierung entstehen.

2. Organe, welche aus einem epithelialen und aus einem embryonal-bindegewebigen Bestandteile entstehen (z. B. das zentrale Nervensystem, die Sinnesorgane, die Eingeweideorgane). Der epitheliale Bestandteil kann hierbei von jedem der drei Keimblätter stammen, der bindegewebige stammt stets vom Mesoderm. Für die Determination des epithelialen Bestandteiles gilt das von der Determination innerhalb der Keimblätter Gesagte. Hinsichtlich der Determination des bindegewebigen Bestandteiles dieser Organe kann auf folgendes verwiesen werden.

Das embryonale Bindegewebe ist ursprünglich überall im embryonalen Körper morphologisch gleich, besitzt aber später in jedem Organe seine Besonderheiten. Nach dem früher erörterten allgemeinen Entwicklungsgange der Keimblätter ist die Annahme zulässig, daß das embryonale Bindegewebe ursprünglich ein äquipotentiell System darstellt und daß es ursprünglich überall im Körper alle jene Potenzen besitzt, welche dem embryonalen Bindegewebe überhaupt zukommen. Jede Zellgruppe dieses Bindegewebes vermag also ursprünglich alle Arten des Bindegewebes, Knorpel, Knochen, glatte und quergestreifte Muskulatur u. a. m. zu liefern. Nimmt man nun an, daß die Entscheidung darüber, welche von diesen in den embryonalen Bindegewebszellen enthaltenen Potenzen in einem auch aus epithelialen Elementen zusammengesetzten Organe zur Entfaltung gelangen, von den dem betreffenden embryonalen Bindegewebe in der Organanlage aufliegenden Epithelzellen getroffen wird, daß sich also das embryonale Bindegewebe durch abhängige Differenzierung weiter entwickelt, so lassen sich zahlreiche Tatsachen aus dem Gebiete der normalen und der abnormen Entwicklung von einem einheitlichen Standpunkte aus auffassen und begreifen.

Auf diese Beziehung zwischen dem Epithel und dem ihm anlagernden embryonalen Bindegewebe weist schon die Tatsache hin, daß die Differenzierung der epithelialen Organteile fast stets jener der embryonal-bindegewebigen vorangeht und daß ferner die Bildung der Gesamtform eines Organes im wesentlichen durch seine epithelialen Bauelemente zustande kommt. Allerdings sind dies noch keine zwingenden Beweise, denn aus der zeitlichen Aufeinanderfolge zweier Entwicklungsvorgänge läßt sich noch kein sicherer Schluß auf ihren ursächlichen Zusammenhang ziehen und dem die Organform bestimmenden Einflüsse des epithelialen Anteiles einer Organanlage muß nicht auch ein die Gewebsdifferenzierung beherrschender Faktor entsprechen.

Das beste Beispiel für die entscheidende Rolle, welche das Epithel bei der Ausbildung der Organform spielt, liefert die Entwicklung der Zähne. Das epitheliale Schmelzorgan allein bestimmt die Form des Zahnes und modelliert für sich selbst aus dem ihm anliegenden Mesoderm das für die Bildung des Zahnes notwendige mesodermale Zellmaterial, das es gleichzeitig zur Entfaltung seiner Potenzen anregt. — Ein Beispiel anderer Art liefert die Entwicklung der Nasenmuscheln (s. diese).

Beweisend sind jedoch Versuchsergebnisse, bei welchen es gelang, das embryonale Bindegewebe zu einer von der normalen abweichenden Entwicklungsart dadurch zu veranlassen, daß man es dem formativen Einflüsse von Epithelzellen aussetzte, welchen es normalerweise nicht angelagert ist. Verpflanzt man z. B. das epitheliale Ohrbläschen in das embryonale Bindegewebe einer anderen Körpergegend, so unterbleibt die Bildung der knöchernen Ohrkapsel

an der normalen Stelle, dagegen bildet das Bindegewebe, das ohne die Verpflanzung des Ohrbläschens niemals eine Ohrkapsel geliefert hätte, an der Verpflanzungsstelle eine Kapsel um das Ohrbläschen aus, leistet also dasselbe wie jenes embryonale Bindegewebe, in welchem das Ohrbläschen normalerweise liegt. Andererseits bleibt bei diesem Versuche die Bildung der Ohrkapsel an der normalen Stelle aus — offenbar deshalb, weil durch die Entfernung des Ohrbläschens der für die Ausbildung der Ohrkapsel notwendige formative Reiz entfernt wurde. Dieser Versuch beweist, in Bestätigung des früher erörterten allgemeinen Satzes über die Potenz der Keimblätter, daß die Potenzen zur Bildung einer Ohrkapsel nicht bloß in jenem Abschnitte des embryonalen Bindegewebes vorhanden sind, welcher normalerweise diese Kapsel bildet, sondern überall in diesem Bindegewebe; er beweist ferner, daß die Ausbildungsart des embryonalen Bindegewebes durch das verpflanzte epitheliale Ohrbläschen, also durch den formativen Einfluß eines Epithels bestimmt wird.

Zu den gleichen Folgerungen führt die Analyse gewisser Fälle von abnormer und pathologischer Entwicklung.

Für die Entwicklung der aus einem epithelialen und aus einem embryonal-bindegewebigen Anteile entstehenden Organe gilt daher der Satz, daß bei ihr die epithelialen Anteile der Organanlagen die leitende und beherrschende, also die Form und die Art des Organes bestimmende, die embryonal-bindegewebigen Anteile dagegen die abhängige Rolle spielen.

Man kann daher diese Organe als epithelogene und die ohne Beteiligung von Epithel aus dem embryonalen Bindegewebe entstehenden als desmogene Organe (*ὁ δεσμός* das Band, die Binde) bezeichnen.

Die epithelialen Anteile der Organanlagen bilden sich schon in frühen Entwicklungsstadien innerhalb der drei Keimblätter in typischer, für jedes Organ bestimmter Weise aus; die embryonal-bindegewebigen Anteile dagegen werden erst später, und zwar durch den formativen Einfluß der epithelialen Organanteile, ausgebildet.

Bei der Entwicklung der epithelogenen Organe sind demnach zwei potentiell verschiedene Anteile zu unterscheiden: Ein frühzeitig spezialisierter epithelialer und ein zunächst undifferenzierter embryonal-bindegewebiger Anteil, dessen Ausbildungsart durch den epithelialen Anteil bestimmt wird, der sich also durch abhängige Differenzierung weiter entwickelt.

Die desmogenen Organe wie: Knochen, Milz, Lymphknoten, Herz, Blut- und Lymphgefäße, Muskeln, entstehen durch frühzeitig erfolgende Determination bestimmter Zellgruppen des embryonalen Bindegewebes, welche sich hierauf — wie die epithelialen Anteile der epithelogenen Organe — durch Selbstdifferenzierung weiter entwickeln.

Im embryonalen Bindegewebe sind daher zweierlei verschiedene Anteile zu unterscheiden: Mit besonderen Potenzen ausgestattete, frühzeitig spezialisierte, daher bestimmte Organe durch Selbstdifferenzierung liefernde und ferner zunächst nicht spezialisierte, „indifferente“, „undifferenzierte“ Anteile, deren Ausbildungsart von dem ihnen anliegenden Epithel (oder anderen Nachbarschaftsbeziehungen) abhängt (abhängige Differenzierung).

Auch in den Epithellamellen der Keimblätter sind solche Anteile zu unterscheiden. Denn nicht alle Epithelzellen werden zur Bildung der Organanlagen herangezogen, vielmehr bleiben zwischen diesen Anlagen Zellgruppen bestehen, welche zunächst nicht spezialisiert werden, sondern sich erst später unter dem Einflusse der Nachbarschaft in besonderer Weise ausbilden. Versprengt im Mosaik der potentiell verschiedenwertigen

Bezirke der Keimblätter finden sich demnach nicht spezialisierte, pluripotente, „indifferente“ Zellen vor, welche sich erst später spezialisieren, sich aber auch undifferenziert erhalten können, um dann unter Umständen den Ausgangspunkt für abnorme Wucherungen zu bilden.

Endlich können sich, wie bereits erwähnt wurde, auch in spezialisierten Zellen gewisse Potenzen latent erhalten. Dies gilt sowohl für die epithelialen, als auch — und ganz besonders — für die bindegewebigen Elemente der Gewebe. So verbleiben normalerweise die blutbildenden Gewebe, das lymphoide und das myelogene, auch im erwachsenen menschlichen Körper im „indifferenten“, „undifferenzierten“ Zustande. Das Bindegewebe vermag daher unter gewissen Umständen z. B. auch neue Lymphknoten zu bilden.

Wenn nun auch das Epithel einen bestimmenden Einfluß auf die Differenzierungsart des ihm anliegenden embryonalen Bindegewebes ausübt, so ist es selbst doch nicht vom Bindegewebe unabhängig. Ist einmal die bleibende Verbindung zwischen dem Epithel und dem Bindegewebe ausgebildet, so kann sich, wie durch Explantationsversuche nachgewiesen wurde, das Epithel nur dann normal weiter entwickeln, wenn es im Zusammenhange mit dem Bindegewebe bleibt. Wahrscheinlich werden dem Epithel von den Bindegewebszellen Stoffe (Hormone) zugeführt, welche es für seine Tätigkeit braucht. Zwischen Epithel und Bindegewebe besteht demnach später ein gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis.

Wenn auch das Wesen des erörterten formativen Einflusses des Epithels auf das Bindegewebe oder einer Epithellage auf die andere (z. B. bei der Linsenentwicklung: der Augenblase auf das Ektoderm) unbekannt ist und man nur annehmen kann, daß es sich hierbei vor allem um chemische Einflüsse handeln dürfte, um Stoffe, welche in die Umgebung diffundieren und so ihre determinierende Wirkung ausüben, so ist durch die Ermittlung dieser formativen Einflüsse immerhin eine der Ursachen der Organentwicklung aufgedeckt. Man kann mit ROUX bei der Entwicklung der Organe — wie bei der Entwicklung überhaupt — zwei Hauptfaktoren unterscheiden: Die Bestimmungs- oder Determinations- und die Ausführungs- oder Realisationsfaktoren. Die Bestimmungsfaktoren sind die Potenzen, welche in den Zellen selbst enthalten sind. Nur nach Maßgabe dieser Potenzen können sich die Zellen entwickeln. Da aber die Zellen pluripotent sind, muß eine Entscheidung darüber getroffen werden, welche von diesen Potenzen sich entfalten sollen und daher bedarf es wohl auch stets eines Anreizes zur Entfaltung der Potenzen. Fehlt dieser Anreiz, so unterbleibt die Ausbildung des Organes. Diese Entscheidung und dieser Anreiz erfolgt durch die Ausführungsfaktoren. Sie liegen innerhalb oder außerhalb der betreffenden Zellgruppen, sind zwar für die Ausführung des durch die Determinationsfaktoren in seiner Art Bestimmten notwendig, sie bestimmen aber diese Ausführung nur insoweit, als es die in den Zellen enthaltenen Potenzen zulassen und wirken daher nur als Auslösungs-, als Reiz- oder als Betriebsfaktoren. Für die Entwicklung des ganzen Keimes sind solche Realisationsfaktoren — insoweit sie außerhalb des Keimes liegen — gegeben in der Temperatur, im Sauerstoff der Luft oder des Wassers, in der zugeführten Nahrung und ähnlichen Momenten. Für die Entwicklung der Organe dienen u. a. die erwähnten formativen Einflüsse als Realisationsfaktoren. Jede Formbildung, jeder Entwicklungsvorgang wird demnach durch das Wechselspiel dieser Determinations- und Realisationsfaktoren verursacht und geleitet.

Nun sondern sich aber sowohl in den Epithelblättern des Ekto-, Ento- und Mesoderms, als auch im embryonalen Bindegewebe zahlreiche Zellgruppen zu

Organanlagen, ohne daß bisher außerhalb dieser Zellgruppen gelegene Realisationsfaktoren für diese Sonderung hätten ermittelt werden können und ohne daß es überhaupt möglich erscheint, daß hierbei derartige äußere Realisationsfaktoren mitwirken. Durch welche Ursachen die Determination dieser Keimblattbezirke erfolgt, ist daher unbekannt. Sie erfolgt jedoch für die einzelnen Organe stets an ganz bestimmten Stellen des betreffenden Keimblattes, z. B. für die Leber oder das Pankreas an einer bestimmten Stelle des Entoderms. Warum nun gerade diese Stellen normalerweise das betreffende Organ bilden, obzwar in diesem Entwicklungsstadium auch noch die anderen Zellen des betreffenden Keimblattes die Potenzen zur Bildung des betreffenden Organes in sich bergen und obzwar die äußeren Bedingungen für die Entwicklung dieser Zellen dieselben sind wie für die das betreffende Organ bildenden Zellen, ist heute ebenso unerklärlich wie die Frage, warum und auf welche Weise die ursprünglich in den Zellen enthaltenen Potenzen zum Teile schwinden. Die vergleichende Embryologie lehrt, daß die Stellen, von welchen die Organbildung ausgeht, im allgemeinen bei den verschiedenen Tierklassen die gleichen sind und sie bezeichnet die Organe gleicher Herkunft als homologe. Im Sinne der Descendenztheorie wird diese Homologie auf die Verwandtschaftsbeziehungen, auf die phylogenetische Entwicklung der Organismen, also auf die Vererbung zurückgeführt. Damit ist aber die Frage nach der Ursache des Entstehens einer Organanlage an einer ganz bestimmten Stelle des Keimes für die individuelle Entwicklung nicht nur nicht beantwortet, sondern es erhebt sich die weitere Frage, warum sich das betreffende Organ im Laufe der Phylogenese gerade an dieser Stelle entwickelt hat und es erhebt sich ferner die Frage, wie die Vererbung wirkt, um diese Homologie herbeizuführen. Aus der Tatsache, daß die Organe gleicher Art bei den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere aus demselben Mutterboden und auf die gleiche Art entstehen, folgt nur, daß sich die Entwicklung dieser Klassen nach einem gemeinsamen Grundplane vollzieht, eine Tatsache, welche nicht überraschen kann, vielmehr von vornherein zu erwarten ist, da ja auch die Organisation der fertig ausgebildeten Individuen bei diesen Klassen einem gemeinsamen Grundplane entspricht.

Daß die Determination dieser Keimblattbezirke nur durch Zuweisung von aus dem Ei stammenden besonderen Potenzen zustande kommt, kann nach dem früher über die Potenzen der Keimblätter Gesagten nicht angenommen werden.

Bei dem Mangel jedes anderen Erklärungsgrundes für diese Determination ist daher von manchen Forschern auch hier auf das Wirken von Nachbarschaftseinflüssen und von Lagebeziehungen im Keime (S. 149) verwiesen worden. Nach dieser Auffassung wäre die Determination der einzelnen Keimblattbezirke als eine Folge ihrer Lage im Keimganzen aufzufassen.

Mag auch ein derartiger übergeordneter Faktor bestehen, die Mittel, mittels welcher er wirkt, sind wohl zweifellos physikalisch-chemische. Dies sind in erster Linie Substanzen, welche formative Reize ausüben. Im allgemeinen gilt wohl der Satz, daß jede Determinierung durch determinierende Stoffe verursacht wird. Da sich nun die Determination noch während der Gastrulation zu vollziehen beginnt, ist mit dem Beginne der Gastrulation eine Steigerung der chemischen Vorgänge zu erwarten, durch welche derartige Stoffe gebildet werden. In der Tat haben entsprechende Versuche gelehrt, daß die chemischen Umsetzungen innerhalb des Keimes nach Abschluß der Furchung ungleich lebhafter sind als vorher. Im Hinblick darauf kann man bei der Entwicklung zunächst zwei Perioden unterscheiden: Die erste ist gekennzeichnet durch die Zerteilung und Materialscheidung der Eimasse, welche vorwiegend durch mechanische Momente bewirkt wird; die zweite dagegen wird — wenn auch noch weiterhin Materialverschiebungen stattfinden

können — hauptsächlich durch chemische Vorgänge gekennzeichnet, welche sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung immer mehr steigern. Hierbei spielen jene chemische Stoffe eine Rolle, welche von den embryonalen Zellen selbst gebildet werden und welche nach Art der Hormone auf die übrigen Zellen einwirken. Diese hormonalen Wechselwirkungen setzen bereits in frühen Entwicklungsstadien — noch vor der Ausbildung eines Blutkreislaufes — ein und erhalten später eine immer größer werdende Bedeutung. Hierzu kommt dann eine Beeinflussung der Organentwicklung durch die mütterlichen Säfte, ferner durch das Blut, durch das Nervensystem und durch die Funktion des Organes selbst.

Der Zeitpunkt des Erscheinens sowie die Schnelligkeit der Ausbildung einer Organanlage ist von der funktionellen Bedeutung dieses Organes abhängig. Je früher ein Organ funktionieren muß und je wichtiger seine Funktion für den Embryo oder für den späteren Körper ist, desto früher und desto rascher entwickelt es sich (Prinzip der funktionellen Anpassung der Ontogenese). Besonders auffällig tritt dies bei der Entwicklung der für den Säugetierembryo frühzeitig wichtigen Anhangsorgane hervor: Amnion, Chorion und Allantois treten bereits vor, bzw. gleichzeitig mit den ersten Organanlagen auf. In gleichem Sinne ist die mächtige Ausbildung des embryonalen Herzens, der Leber u. a. m. aufzufassen.

Die Determination der Organanlagen erfolgt bereits in einem Entwicklungsstadium, in welchem morphologische Unterschiede zwischen den einzelnen Keimblattbezirken für unsere Sinne noch nicht wahrnehmbar sind, sie ist also lediglich eine potentielle. Als bald nach erfolgter Determination beginnen sich auch morphologische Unterschiede auszubilden und die Umwandlung dieser Keimbezirke in besondere Organe wird nunmehr auch wahrnehmbar. Dieser Vorgang der Umwandlung kann als Ausbildung oder Differenzierung der Organanlage bezeichnet werden. Zur normalen Entwicklung ist es notwendig, daß die Bestimmung (Determination) und die Ausbildung (Differenzierung) der Organanlage in einer bestimmten Reihenfolge auftreten. Die Ausbildung selbst vollzieht sich zumeist als Selbstdifferenzierung, während die Bestimmung auch durch abhängige Differenzierung verursacht oder beeinflußt sein kann.

### Mittel und Arten der Ausbildung der Organe.

Eine Organanlage stellt einen mit bestimmten formbildenden Kräften ausgestatteten Bezirk dar, welcher zwar hinsichtlich seiner Entstehung und auch hinsichtlich seiner Differenzierung bis zu einem gewissen Grade von dem Keimganzen, also besonders von seiner Lage im Keime abhängig ist, innerhalb dessen jedoch alle Zustände und Veränderungen die Folgen der in diesem Bezirke selbst enthaltenen Kräfte darstellen. Man kann daher einen solchen Bezirk mit einem physikalischen „Kraftfeld“ vergleichen und kann ihn in diesem Sinne ein morphogenetisches oder embryologisches Feld nennen. Den Keim kann man dann als eine Vereinigung zahlreicher und in bestimmter Weise angeordneter embryologischer Felder auffassen, von welchen jedes eine Organanlage darstellt.

Bei der weiteren Ausbildung einer Organanlage sind zwei Gruppen von Vorgängen zu unterscheiden: Die Morphogenese, d. h. die Gesamtheit aller jener Vorgänge, welche die Entstehung der Organform bewirken und die Histogenese, d. h. alle jene Vorgänge, welche die gewebliche Ausbildung innerhalb der Organform zum Zwecke haben. Die Histogenese folgt zumeist der Morphogenese, setzt aber gewöhnlich so frühzeitig ein, daß beide Vorgänge als gleichzeitig erfolgend aufgefaßt werden können.

Da sich die fertigen Organe morphologisch und chemisch voneinander unterscheiden, müssen sich bei ihrer Ausbildung entweder von vornherein morphologische und chemische Unterschiede vorfinden oder allmählich entwickeln. Als Mittel hierzu dienen die bei manchen Eiarten von Anfang an vorhandenen, zum Teile sichtbaren und daher ihre Rolle als Organbildner deutlich zur Schau tragenden „organbildenden Substanzen“. Auch von jenen Eiarten, bei welchen solche Substanzen optisch nicht wahrgenommen werden können, muß angenommen werden, daß sie entweder in für uns unsichtbarer Form im Ei enthalten sind oder daß sie erst im Verlaufe der Entwicklung durch die chemischen Vorgänge im Embryo entstehen. Für die uns ihrem Wesen nach unbekanntem formbildenden Kräfte einer Organanlage dienen diese Substanzen (bzw. Strukturen) jedoch lediglich als materielle Mittel der Wirkung dieser Kräfte.

Auf die Zellen selbst wirken diese Kräfte in verschiedener Weise ein.

Die erste formale Veränderung im Bereiche einer epithelialen Organanlage besteht zumeist in einer Änderung des Aussehens, außerdem oft in einer Streckung, in einem Höherwerden der Zellen. In dem niedrigen einschichtigen Epithel, das die Epithellamellen der Keimblätter in frühen Entwicklungsstadien darstellen, heben sich daher diese mit höheren Zellen ausgestatteten Bezirke von ihrer Nachbarschaft ab.

An diesen Zellen machen sich ferner morphologische Unterschiede zwischen ihren beiden Polen bemerkbar. Man kann an den Zellen einer Keimblase einen Pol, einen Abschnitt unterscheiden, welcher nach außen und einen zweiten, welcher nach innen, gegen die Keimblasenhöhle zu gekehrt ist. Der eine Pol wird als der freie, der andere als der basale Pol bezeichnet. Werden die Blastulazellen bei der Gastrulation in das Innere der Keimblase eingestülpt, so muß an den Zellen des Urdarmes jener Pol der freie sein, welcher der Urdarmhöhle zugekehrt ist, während der dem Ektoderm zugekehrte der basale ist (Abb. 53, 54). Ebenso muß bei den Zellen eines Urwirbels jener Pol der freie sein, welcher der Urwirbelhöhle zugekehrt ist (Abb. 55). Es handelt sich hierbei nicht bloß um einen Unterschied der Lage, sondern auch um einen potentiellen Unterschied, wie noch bei der Besprechung der Histogenese erörtert werden wird. Diese Unterschiede kommen naturgemäß auch den einschichtigen Keimblatt-Epithellamellen zu und man kann daher an ihnen eine freie und eine basale Fläche unterscheiden. Werden diese Epithellamellen mehrschichtig, so tritt der Unterschied zwischen diesen beiden Flächen schon morphologisch deutlich dadurch zutage, daß die oberen Zellen anders aussehen als die tiefer liegenden und daß sie sich ferner ihrem Teilungsvermögen nach verschieden verhalten.

Daß die der Urwirbelhöhle zugekehrte Seite der Zellen des Urwirbels die freie ist folgt aus der früher gegebenen Darstellung der Entwicklung des Mesoderms. Nun zeigt es sich, daß sich die der Urwirbelhöhle zugekehrten Zellen tatsächlich so verhalten, wie dies Zellen einer freien Fläche entspricht (Wachstumszentrum, s. das Folgende). Dieser Umstand spricht gleichfalls für die Richtigkeit der hier gegebenen Darstellung der Mesoderm-entwicklung.

Die Fähigkeit zu reger Teilung ist nun eine der wichtigsten Eigenschaften der embryonalen Zellen (s. S. 171). Denn die Entwicklung als Wachstum beruht im wesentlichen auf Zellneubildung und man kann daher diese Art des Wachstums als Teilungswachstum bezeichnen. Auch zur Organbildung ist Zellvermehrung notwendig und die Bezirke der Organanlagen sind daher auch die Stätten reger Zellteilung. Ist aber das Organ in seiner Ausbildung bereits weiter fortgeschritten, so erfolgt sein weiteres Wachstum zumeist von bestimmten Stellen der Organanlage, von den „Wachstumszentren“ aus, während die übrigen Stellen die gewebliche Ausgestaltung und eventuell auch schon die Funktion des Organes besorgen. An diesen Stellen

teilen sich also die Zellen nicht mehr, oder nur noch selten, offenbar deshalb, weil sie bereits hoch differenziert, später auch schon funktionsfähig sind. Im Gegensatz hierzu sind die Zellen im Bereiche der Wachstumszentren noch nicht oder noch nicht so weit differenziert, sie besitzen aber gerade deshalb die den embryonalen Zellen zukommende Teilungsfähigkeit. Man kann daher diese Stellen auch als Indifferenzonen bezeichnen. Was sie kennzeichnet ist jedoch nicht bloß die Wachstumsfähigkeit, sondern auch das Vermögen zur Formbildung. Ein solches Wachstumszentrum ist die der Lichtung des

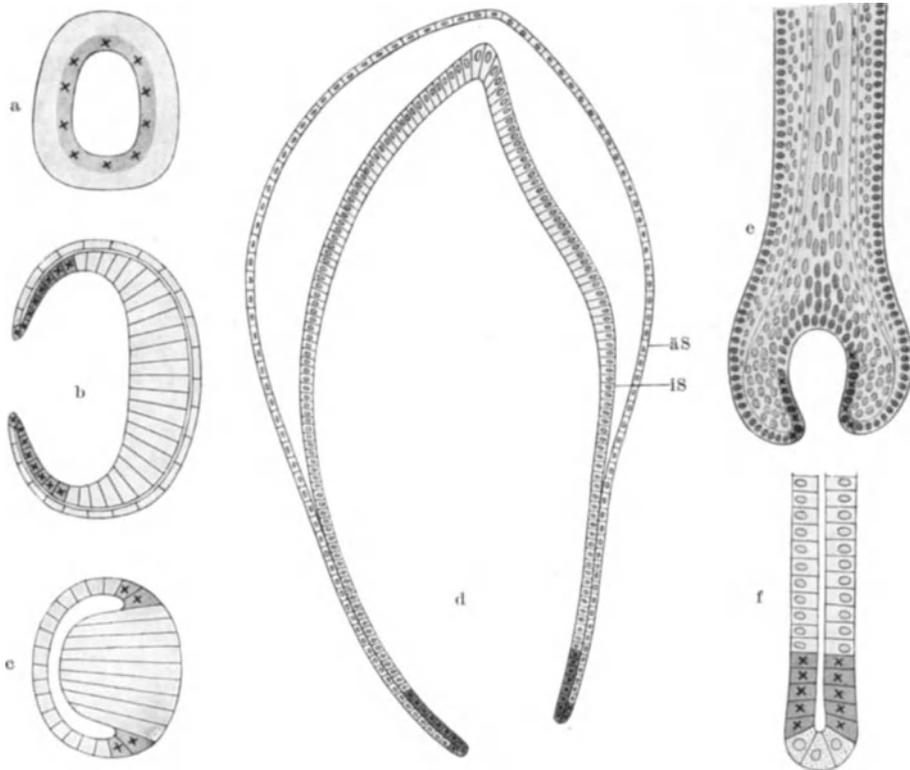


Abb. 144. Zellteilungs-, Wachstums- oder Indifferenzonen. a im Rückenmark; b im Augenbecher; c in der Linse; d in einer Zahnanlage; e in einer Haarwurzel; f in einer LIEBERKUHNschen Krypte des Dünndarmes. aS, iS äußeres, inneres Schmelzepithel. Die Zellteilungszone ist durch dunklere Färbung und durch × gekennzeichnet. Zum Teile nach SCHAPER und COHEN.

Medullarrohres zugekehrte, also die freie Fläche der Medullarwand einnehmende Zelle (Abb. 144 a, 338, 339, 385, 414); im Augenbecher das Epithel der fetalen Augenspalte und die Zellen der inneren Wand in der Nähe des Umschlagrandes des Bechers (Abb. 144 b); in der Linse (Abb. 144 c, 399) die im Äquator liegende, die Linsenfaser umgebende Zellgruppe (Kernzone); in den Schmelzorganen das innere Schmelzepithel in der Nähe des Umschlagrandes in das äußere Schmelzepithel (Abb. 144 d, 248, 250); in den Haaren (Abb. 144 e, 475) die über der Papille liegenden Zellen der Haarwurzel (Matrixplatte); in den schlauchförmigen Drüsen des Dünndarmes die über den PANETHschen Zellen liegenden Zellen (Abb. 144 f) u. a. m. Dort wo die Organbildung zur Entstehung eines Hohlraumes führt, ist demnach das Wachstumszentrum der Lichtung des Hohlraumes zugekehrt und diese Fläche der betreffenden

Epithelplatte ist die „freie“. Bei der Epidermis liegt dagegen das Wachstumszentrum an der basalen Fläche, wie dies bei dem Aufbau und bei der Funktion der Epidermis auch so sein muß.

Die Zellteilungen erfolgen dabei nicht immer ständig, sondern zumeist schubweise und bei paarigen Organen synchron. Dies spricht dafür, daß das Auftreten der Zellteilungen zum Teile vom Gesamtorganismus, also von außerhalb der Organanlagen gelegenen Umständen abhängig ist. Es scheint, daß sich im Organismus periodisch Wachstumsanregungen ausbilden, welche sich vermittels der Zwischenzellbrücken fortpflanzen. Die Zellbildungen erfolgen daher vielfach in rhythmischer Weise.

Durch die Schaffung dieser Indifferenzzonen kommt es zu einer Arbeitsteilung innerhalb der Organanlagen: Während die Zellen dieser Zonen durch ihre Teilungen für das Wachstum des Organes sorgen, also eine produktive Funktion entfalten, differenzieren sich die übrigen Zellen in der für die spätere Morphologie und Funktion des Organes notwendigen Weise, sie entfalten also eine formative Funktion. Auf diese Weise können Differenzierung und Wachstum innerhalb der Organanlage gleichzeitig vor sich gehen.

Für die Art des Wachstums kommt außer der Zahl der Zellteilungen auch ihre Verteilung und die Stellung ihrer Teilungsebenen in Betracht.

Was die Verteilung der Mitosen betrifft, so können sie in einer Zellplatte gleichmäßig verstreut oder nur an gewissen Stellen, den Wachstumszentren, angehäuft sein. Im erst-erwähnten Falle erfolgt das Wachstum „multilokulär“, „intussusceptionell“ oder „interstitiell“, im zweiterwähnten „unilokulär“.

In bezug auf die Stellung der Teilungsebene gelten — jedoch nur im allgemeinen — folgende Regeln

(Abb. 145): Teilen sich in einem einschichtigen Epithel die Zellen derart, daß die Kernspindeln mit ihrer Längsachse parallel, die Teilungsebenen daher senkrecht zur Oberfläche des Epithels stehen, so bleibt das Epithel einschichtig, vergrößert aber seine Fläche: es tritt Flächen- oder expansives Wachstum ein. — Stehen dagegen die Längsachsen der Kernspindeln senkrecht, die Teilungsebenen also parallel zur Epitheloberfläche, so wird das Epithel in ein mehrschichtiges umgewandelt, es besteht Dicken- oder appositionelles Wachstum. Da hierbei die Teilungen in der das Wachstumszentrum darstellenden Epithellage stattfinden, wird bei jeder Teilung die eine von den beiden Tochterzellen von dieser Epithellage abgedrängt, während die andere in ihr verbleibt und hier ihre Teilungsfähigkeit behält. Indem sich dieser Vorgang wiederholt, werden immer mehr Zellagen angebildet, das Epithel wird mehrschichtig. — Bei schiefer Stellung der Kernspindel tritt eine der Schiefstellung entsprechende Verbiegung der Zellplatte ein.

Die Folgen der verschiedenen Stellung der Kernspindel werden durch Streckung und Verschiebung der Zellen unterstützt, bzw. auch bis zu einem gewissen Grade abgeändert. Diese Abänderungen können so bedeutend sein, daß sie die Rolle der Kernspindelstellung vollständig beseitigen. Die Regel von der Wirkung der Stellung der Teilungsebene gilt daher, wie bereits einleitend bemerkt wurde, nur im allgemeinen, ihre Geltung für den Einzelfall muß besonders bestimmt werden.

Innerhalb der Organanlagen passen sich die Teilungen der Zellen des embryonalen Bindegewebes der Teilungsart des zugehörigen epithelialen Anteiles der Organanlage an. Dort wo das embryonale Bindegewebe nur die Füllmasse

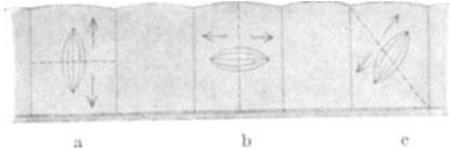


Abb. 145. Schematische Darstellung für die Bedeutung der Stellung der Kernspindel beim Wachstum. Die Pfeile geben die Richtung des Wachstums, die durchbrochenen Linien die Teilungsebenen an. a Dickenwachstum. b Flächenwachstum. c Wachstum in schiefer Richtung.

zwischen den in Entwicklung begriffenen Organen darstellt und wo es nach allen Richtungen hin sich ausbreiten muß, findet man zahlreiche, unregelmäßig verstreute und mit ihren Spindelachsen verschieden eingestellte Zellteilungen.

Außer durch das Teilungswachstum kann die Vergrößerung der Organe auch durch das Wachstum der Zellen selbst gefördert werden, das teils durch Anbildung von Plasmadifferenzierungen (Nerven-, Muskelfibrillen), teils durch Anhäufung von Reservestoffen (Dotter, Fett) in den Zellen erfolgt: Funktionelles Wachstum. Embryonale Zellen, die sich rasch teilen, sind daher im allgemeinen kleiner als die differenzierten, bereits eine spezielle Funktion ausübenden Zellen, ihre Kerne sind aber größer.

Nach jeder Zellteilung ist Zellwachstum notwendig, wenn die aus der Teilung entstandenen Tochterzellen die gleiche Größe wie die Mutterzelle erhalten sollen. Im Anfange der Entwicklung, bei der Furchung, ist dies nicht der Fall, so daß die Zellen immer kleiner und kleiner werden. Diese Verkleinerung hat jedoch eine für jede Organismenart bestimmte Grenze, so daß im allgemeinen der Satz gilt: Die Zellen eines jeden Organes, bzw. eines jeden Organismus besitzen eine bestimmte Größe (und Form), dagegen ist ihre Zahl bei verschiedenen großen Individuen eine verschiedene. Nur die Nervenzellen, die quergestreiften Muskelfasern sowie die Linsenfaser passen sich ihrer Größe nach der Körpergröße an, was vielleicht darauf zurückzuführen ist, daß hinsichtlich dieser Gebilde Zellkonstanz (s. S. 171) besteht, denn bei Zellkonstanz hängt die Zellgröße stets von der Körpergröße ab.

Ein weiteres Mittel der Organvergrößerung besteht in der Anbildung intercellularer Stoffe, teils geformter (Fasern), teils ungeformter (flüssiger). Von besonderer Wichtigkeit in den Anfangsstadien der Entwicklung ist die Ansammlung von Wasser zwischen den Zellen, wodurch das weiche Zellmaterial eine elastische Spannung und damit eine Widerstandskraft gegen mechanische Einwirkungen erhält. Der hohe Wassergehalt der embryonalen Gewebe sinkt daher erst nach der Ausbildung der festen Stützsubstanzen allmählich ab. — Mit dieser Anbildung intercellularer Stoffe hängt die gleichfalls die Organvergrößerung fördernde Auflockerung des Zellverbandes zusammen, wie sie besonders innerhalb des embryonalen Bindegewebes statthat.

Bei der Entwicklung der epithelogenen Organe spielt Faltenbildung eine große Rolle. Man hat sie auf den Einfluß mechanischer Faktoren zurückführen wollen: Durch die im Bereiche der epithelialen Organanlage stattfindende Zellvermehrung wird die Oberfläche zu vergrößern gesucht; diesem Streben soll die nicht in Zellvermehrung begriffene Nachbarschaft einen Widerstand entgegenzusetzen, welcher die Faltung der Organanlage zur Folge hat. Wenn auch derartige mechanische Faktoren bei der Faltung mitwirken dürften, so ist doch zu bedenken, daß die Zellplatten, um welche es sich hierbei handelt, die für eine derartige Wirkungsart nötigen mechanischen Eigenschaften — Festigkeit einerseits, Biegsamkeit andererseits — nicht oder nicht in genügendem Grade besitzen, und daß ferner bei der Faltenbildung nicht allein das Epithel, sondern auch das darunter gelegene embryonale Bindegewebe eine Rolle spielt, da die formativen Vorgänge im Epithel und im Bindegewebe in vollkommener Anpassung aneinander erfolgen müssen. Die Faltenbildung stellt demnach einen vor allem auf Aktivität der betreffenden Zellen beruhenden, komplizierten Vorgang dar, bei welchem ein Zusammenarbeiten von Epithel und Bindegewebe besteht.

Erfolgt die Faltung derart, daß sich das Epithel basalwärts, also in das unter ihm gelegene Bindegewebe einsenkt, so handelt es sich um Einfaltung; im Gegenfalle, wenn sich das Epithel über die freie Oberfläche der Epithellamelle emporhebt, um Ausfaltung. In beiden Fällen muß es zu einer gleichzeitigen Zellvermehrung im embryonalen Bindegewebe kommen: Bei der Einfaltung ist

sie notwendig, um für das in das Bindegewebe einwuchernde Epithel durch die Vermehrung des Bindegewebes genügenden Raum zu schaffen, bei der Ausfaltung, um den Hohlraum der Falte zu füllen. Bei der Einfaltung findet jedoch diese Zellvermehrung allseits um das einwuchernde Epithel statt, bei der Ausfaltung am Boden und später innerhalb der Epithelfalte selbst. Bei der Ausfaltung erfolgt die Zellvermehrung im Epithel und im Bindegewebe gleichsinnig (Abb. 146 b), d. h. in der Richtung nach aufwärts von der Oberfläche. Bei der Einfaltung (Abb. 146 a) dagegen erfolgt die Zellvermehrung im Epithel in der Richtung gegen das Bindegewebe, also basalwärts, die Zellvermehrung im Bindegewebe in entgegengesetzter Richtung, also gegen das Epithel hin. Bei der Ausfaltung erfolgt die Zellvermehrung im Epithel multilokulär, bei der Einfaltung befindet sich zumeist eine epitheliale Wachstumszone am Grunde der Epithelfalte (Abb. 144 f) und im Bindegewebe eine Wachstumszone im Umkreise der Einsenkungsstelle der Falte. Das durch die Wucherung des Bindegewebes hier entstandene Zellmaterial kann sich dann wallartig über die Oberfläche erheben, wie z. B. bei der Einsenkung der Riechgrube, um welche es die sog. Nasenwälle bildet.

Wenn auch zur Entstehung dieser Falten das Zusammenwirken von Epithel und Bindegewebe notwendig ist, so gibt doch anscheinend das Epithel stets den Anstoß zur Faltenbildung und hat wahrscheinlich auch später die führende Rolle. Warum es sich aber an gewissen Stellen ein-, an anderen ausfaltet, ist nicht bekannt.

Der Anschauung, daß dem Epithel die führende Rolle bei der Entstehung der Falten zukommt, scheinen besonders die Ausfaltungen zu widersprechen. Die auffälligsten von ihnen sind die Gliedmaßenanlagen und die Chorionzotten. Bei den Gliedmaßenanlagen ist die Zellvermehrung im embryonalen Bindegewebe sicherlich eine weit stärkere als die im Ektoderm. Allein das Verhalten des Epithels der Gliedmaßenanlage sowie das Vorhandensein einer Epithelfalte am freien Rande der Gliedmaßenanlage (Abb. 107, 357, 641, 642) spricht gleichfalls für einen Vorgang im Epithel, der formativ auf das embryonale Bindegewebe einwirkt. Und bei der Entwicklung der Chorionzotten (Abb. 187, 188) läßt sich nachweisen, daß das Epithel zuerst die Zottenform bildet und daß das embryonale Bindegewebe erst dann in die epitheliale Zotte einwächst, um sich hierauf allen ihren Formwandlungen anzupassen.

Einfaltungen können zur Bildung epithelialer Röhren oder Bläschen führen, wenn sich die Faltränder an der Einfaltungsstelle einander nähern und miteinander verwachsen. Das auf diese Weise entstandene Rohr oder Bläschen (z. B. das Hirn-Rückenmarkrohr, das Linsen- und Ohrbläschen) löst sich dann von seinem Mutterboden ab und entwickelt sich selbständig weiter.

Im Bereiche des Ektoderms kommen beim Menschen Ausfaltungen bei der Bildung der Zunge und der Ohrmuschel vor. Auch die Augenblase als Ausbuchtung der Hirnwand sowie die Gliedmaßenanlagen können hier genannt werden.

Andere, nicht beim Menschen vorkommende Ausfaltungen des Ektoderms sind die Kiemenfäden, die Aurikularanhänge, ferner die „Berlocken“ oder „Glocken“ beim Schweine und bei der Ziege.

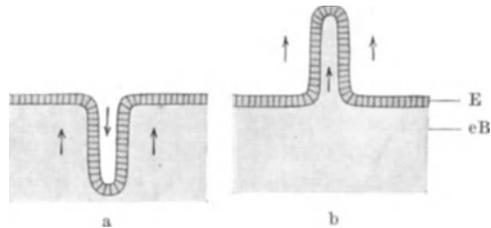


Abb. 146. Schema der Ein- (a) und Ausfaltung (b). E Epithel; eB embryonales Bindegewebe. Die Pfeile geben die Richtung an, in welcher die Zellvermehrung im Epithel und im Bindegewebe erfolgt.

Durch Einfaltung entstehen aus dem Ektoderm das Medullarrohr, die Linse, das Ohrbläschen, die Kiemenfurchen, gewisse Hautdrüsen. Durch Faltung nach außen entstehen aus dem Entoderm die Kehlkopf-Lungenanlage, die Leber, die Bauchspeicheldrüse, die Schlundtaschen, durch Faltung in das embryonale Bindegewebe die Darmdrüsen. Aus dem Mesoderm entstehen durch Ausfaltung die Vor- und Urnierengänge, die Vor- und ein Teil der Urnierenkanälchen.

Außer den Formänderungen und Verschiebungen der Zellen ist für diese Faltungen vor allem eine Zellvermehrung notwendig, weil es sich ja um eine Vergrößerung der Fläche handelt. Es steht daher die Zahl der in den einzelnen Bezirken der Keimblatt-Epithellamellen vorhandenen Zellteilungen in Übereinstimmung mit den Orten der Faltenbildung und zwar derart, daß die Zellteilungen an diesen Orten in jener Menge auftreten, welche für das Ausmaß der Faltung notwendig ist (Abb. 147).

Daß aber die Zellvermehrung nur ein Mittel, nicht die Ursache der Faltung ist, lehrt der Umstand, daß die Einwucherung des Epithels in das Bindegewebe nicht immer in Form einer Hohlfalte, sondern auch in Form einer soliden

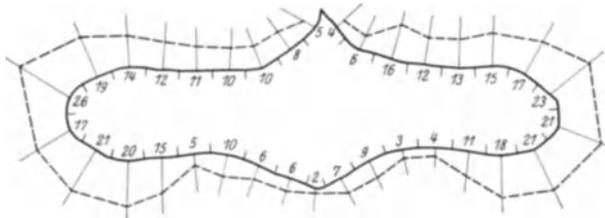


Abb. 147. Darstellung des Parallelismus zwischen der Zahl der Zellteilungen und dem Wachstum einer Epithellamelle. Die stärkere, ausgezogene Linie stellt den Umriss eines Querschnittes durch das Gehirn in der Gegend der Augenanlagen dar; die Strichlinie gibt die Verteilung der Mitosenintensität an, welche auch aus den die Zahl der Mitosen an den betreffenden Stellen anzeigenden Ziffern ersehen werden kann. Diese Zahlen sind dort am höchsten, wo es zu einer Ausfaltung kommt.  
Nach G. M. FRANK.

Einsprossung erfolgen kann. Die Drüsen entstehen vielfach auf diese Weise und ihre Aushöhlung erfolgt erst später. Bei einer derartigen Entwicklungsart tritt es besonders klar zutage, daß nicht passive, durch mechanische Ursachen bewirkte Zellbewegungen vorliegen, sondern daß es sich um aktive Bewegungen der Zellen handelt. Jedoch nicht bloß der Epithelzellen: stets nimmt auch das embryonale Bindegewebe in passender Weise an den Faltungen oder Sprossungen des Epithels teil. Bei der Betrachtung dieser Vorgänge muß daher stets außer den Epithellamellen auch ihre embryonal-bindegewebige Umgebung berücksichtigt werden. Das embryonale Bindegewebe wächst und formt sich entsprechend der wachsenden Epithellamelle, so daß stets dieselben Mesenchymzellen, bzw. deren Abkömmlinge, den Epithelzellen anliegen. Es muß daher nicht zu einer Verschiebung zwischen Epithel und Bindegewebe kommen. Dadurch können diese Formbildungen ohne große innere Reibung oder Abscherung vor sich gehen.

Diese zuletzt erwähnten Umstände gelten auch für die Wanderung von Zellen und von Organen, z. B. der Schilddrüse, der Schlundtaschenorgane, der Keimdrüsen. Es handelt sich hierbei also nicht oder nicht ausschließlich um eine „Wanderung“, sondern auch um ein verschieden starkes Wachstum der Umgebung der betreffenden Organe, wodurch sich die ursprüngliche Umgebung dieser Organe ändert, so daß sie scheinbar verlagert werden. Allerdings spielen bei einzelnen Organen, z. B. beim Hoden, auch noch andere Umstände — Leitbänder u. dgl. — eine Rolle. Eigenartig und unerklärlich

ist das Verhalten der apokrinen Schweißdrüsen, welche sich entlang der Haaranlagen nach aufwärts bis zur Epidermisoberfläche vorschieben.

Aktiv dagegen erfolgt die Wanderung von Zellen, wie sie z. B. bei der Entwicklung der Geschlechtszellen, des Markes der Nebenniere, des Gehirnes und Rückenmarkes, der Ganglien des Sympathicus vorkommt; aktiv ferner das Auswachsen von Fasern (Nervenfasern) und von Gefäßen. Einzelne Zellen und dünne Stränge, wie die Nervenfasern oder Gefäßsprossen, können sich eben ohne erhebliche Reibung vorwärts bewegen. Diese Wanderung von Zellen und das Vorwachsen von Strängen erfolgt nun in ganz bestimmten Bahnen und es erhebt sich daher die Frage, wodurch die Zellen oder Fasern veranlaßt werden, diesen Bahnen zu folgen. Chemotaktische Einflüsse können nicht in Frage kommen, denn diese können nur geradlinige Wanderungen hervorrufen, während es sich in Wirklichkeit um oft recht verschlungene Bahnen (z. B. Nervenplexus) handelt. Nun findet diese Wanderung entlang der Fortsätze der Bindegewebszellen — entlang der sog. Plasmodemesmen — statt und es ist denkbar, daß diese Plasmodemesmen die Fähigkeit besitzen, spezifisch anziehend auf die betreffenden Zellen (oder Fasern) einzuwirken und sie so zu veranlassen, längs ihnen fortzuwandern bzw. fortzuwachsen. Gewisse Plasmodemesmen würden also auf die eine, andere wiederum auf eine andere Zell- oder Faserart anziehend einwirken. Auf diese Weise könnte der spezifische Einfluß der Plasmodemesmen als Wegweiser für die betreffenden Zellen, Fasern oder Gefäßsprossen dienen, so daß sie im Gewirr des Bindegewebes relativ weite Strecken auf verschlungenen Bahnen zurücklegen und dabei doch stets an das richtige Endziel gelangen könnten. Aus der allmählichen Ausbildung dieser spezifischen Plasmodemesmen im Verlaufe der Stammesgeschichte ließe es sich erklären, daß diese Wege oft nicht geradlinige und trotzdem auf einen ganz bestimmten Punkt hinielende sind.

Ein weiteres Hilfsmittel der Organbildung ist die Teilung (Knospung) der Anlage, wie sie z. B. bei der Entwicklung der tubulösen Drüsen, der Lungen, der Niere vorkommt. Diese Teilungen sind zumeist dichotomisch, doch kommen auch andere Teilungsarten vor. HEIDENHAIN nimmt an, daß die Durchteilungen hierbei nicht vollständig, nicht bis zur Trennung in voneinander unabhängige Organteile erfolgen, daß vielmehr die durch die Teilung geschaffenen Gebilde — „Teilkörpersysteme“ oder „Histomeren“ („Adenomeren“ bei den Drüsen, „Pneumonomeren“ bei den Lungen usw.) — trotz äußerlicher Trennung ihren primären („embryodynamischen“) Zusammenhang bewahren, sich infolgedessen zielstrebig entwickeln und so zur Schaffung eines Organes zusammenfügen. Die Teilung ist also gleichzeitig Synthese, Zusammenfügung zu einer Einheit höherer Ordnung. — Da diese Art der Teilungsfähigkeit auch der Organanlage als Ganzem zukommt, kann sich die Organanlage unter Umständen vor ihrer Differenzierung als Ganzes in zwei oder mehr Anlagen teilen, von welchen eine jede die Fähigkeit zur Bildung des ganzen Organes besitzt, so daß aus einer Organanlage Doppel- und Mehrfachbildungen entstehen können, genau so, wie sich bei den Regulationseieren aus jeder der ersten Furchungszellen ganze Embryonen entwickeln können.

Neben der Neubildung durch Zellvermehrung gehen bei der Entwicklung der Organe auch Zerstörungsvorgänge einher. So können Organe in Form eines soliden Epithelstranges angelegt werden, von welchem aber nur einzelne Teile zur Organbildung verwendet, während die übrigen wieder völlig rückgebildet werden, wie dies z. B. bei der Zahn- und Milchleiste der Fall ist. Ebenso können Teile der embryonalen Organanlagen wieder schwinden, wie z. B. die Schmelzpulpa in den Zahnanlagen. Auch Abschnitte von bereits wohl ausgebildeten und funktionierenden Organen können sich rückbilden,

wie z. B. bei der Urniere, bei der Leber. Besonders zahlreich sind diese Rückbildungen im Bereiche des Blutgefäßsystems, namentlich bei der Entwicklung der Venen. Eine regelmäßige Folge des Verwachsens zweier Epithellamellen miteinander ist der Durchbruch und Schwund dieser Lamellen (Rachen- und Aftermembran, Bogengänge). In einzelnen Fällen wird zuerst zu viel Zellmaterial angebildet, das dann zum Teile wieder zerfällt, so in der Lichtung des Darmes, in den Nasenlöchern. Zellzerfall tritt ferner auch an manchen Stellen auf, an welchen sich Falten bilden, an welchen eine Verwerfung von Zellen erfolgt und an welchen Ernährungsstörungen bestehen. So bei der Umbildung der Kiemenbogen, am Boden der 3. und 4. Hirnkammer, am Übergange der dicken in die dünnen Wandabschnitte des Gehirnes, im Retinalblatte des Augenbeckers, in den Hirnganglien, im Vorderhorne des Rückenmarkes.

Durch diese Neubildungs- und Zerstörungsvorgänge erfahren die Organe bei ihrer Entwicklung eine stetige Umbildung ihrer Form und ihre Ausbildung stellt daher nicht einfach eine auf Zellvermehrung beruhende Größenzunahme dar. Dies tritt besonders deutlich



Abb. 148. Oberschenkelknochen eines 48 cm langen Fetus in den bei gleicher Verkleinerung gezeichneten gleichen Knochen eines Erwachsenen eingelegt.

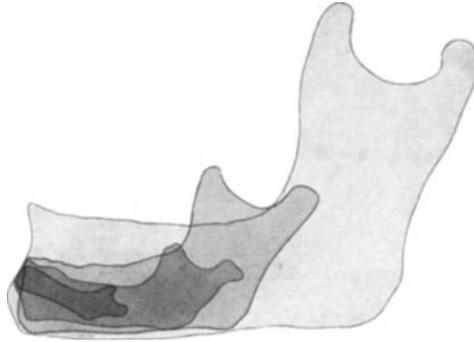


Abb. 149. Unterkiefer eines Fetus vom Ende des 5. Monats, eines Neugeborenen, eines 6 bis 7jährigen Kindes und eines Erwachsenen bei gleicher Verkleinerung gezeichnet und ineinander gelegt.

an jenen Organen zutage, welche eine Höhlung besitzen. Vergrößert sich nämlich ein solches Hohlorgan, so muß sich auch seine Höhlung vergrößern. Dazu ist es aber notwendig, daß die die Höhlung des Organes begrenzende Wand immer wieder rückgebildet und an einer entfernteren Stelle wieder neu aufgebaut wird. Das embryonale, aber bereits seiner Form nach wohl ausgebildete Herz z. B. würde, in das Herz eines Erwachsenen gelegt, genügend viel Platz in bloß einer von dessen Höhlen finden, ebenso der fetale Oberschenkelknochen in der Markhöhle des Oberschenkels des Erwachsenen (Abb. 148). Die Organbildung muß in diesen Fällen derart stattfinden, daß gegen die Höhlung des embryonalen Organes zu Material zerstört, die Höhlung also vergrößert, gleichzeitig aber neues Material zur Schaffung der neuen Wand der Höhle angebildet wird. Dieser gleichzeitige Abbau und Neubau kommt auch bei soliden Gebilden vor. Bei der Entwicklung des Unterkiefers z. B. (Abb. 149) müssen die Unterkieferäste abgebaut und gleichzeitig weiter hinten an dem sich verlängernden Körper wieder — und zwar mit anderer Verlaufsrichtung — aufgebaut werden. — Besonders zahlreich sind diese Umbildungen im Bereiche der Arterien und Venen, da hier zum Teile ganz neue Gefäße entstehen, während die früheren zugrunde gehen.

Alle diese morphogenetischen Vorgänge weisen darauf hin, daß die Ausbildung der Organanlagen im wesentlichen eine Selbstdifferenzierung darstellt, d. h. durch Potenzen erfolgt, welche in der Anlage selbst, nicht in ihrer Umgebung, enthalten sind.

In dieser Anlage können nun auch mehrfache morphogenetische Potenzen enthalten sein, welche sich erst allmählich entfalten. So sind in den epithelialen Haarkeimen die Potenzen zur Bildung des Haares, von Talg- und von Schweißdrüsen enthalten. Morphologisch erscheint jedoch der Haarkeim als ein einheitliches Gebilde. Erst wenn er in das embryonale Bindegewebe einwächst, sondern sich aus ihm die Talg- und Schweißdrüsenanlagen. Daß hierbei epigenetische Momente mitwirken ist möglich, sicherlich aber spielen sie nicht die ausschlaggebende Rolle.

Gerade bei der Organbildung zeigt es sich bei näherer Analyse der Mittel der Formbildung, daß die Entwicklung überhaupt in erster Linie auf Evolution (Präformation) beruht.

Doch kommt auch epigenetischen Momenten — in verschiedenem Ausmaße — bei der Organbildung eine Rolle zu. Die hierdurch bewirkte abhängige Differenzierung wird durch physikalische und chemische Mittel verursacht. In letzter Linie wirken wohl alle diese Faktoren chemisch ein. Frühzeitig, wahrscheinlich schon während der Furchung, bilden sich chemische Unterschiede zwischen den Zellen aus und beeinflussen die Differenzierungsart dieser Zellen. Solange der Blutkreislauf nicht im Gange ist, gelangen die von den einzelnen Zellen ausgeschiedenen chemischen Stoffe durch Diffusion zu den Nachbarzellen. Später gelangen sie mit dem Blute zu den verschiedenen embryonalen Geweben und können dort ihre formative Tätigkeit entfalten. Von besonderer Wichtigkeit sind in dieser Hinsicht die Drüsen mit innerer Sekretion. Die Physiologie lehrt, daß die von diesen Drüsen erzeugten Hormone im postfetalen Leben nicht bloß für die Funktion, sondern auch für die gestaltliche Ausbildung und Erhaltung der Organe und für das Wachstum des Körpers notwendig sind. Die Bildung dieser Hormone setzt nun schon während des Fetallebens und zwar frühzeitig ein, so daß die Hormone schon beim Fetus ihre formativen Wirkungen ausüben und so die Organbildung beeinflussen. Dieser Einfluß erstreckt sich sowohl auf die Art der histologischen Differenzierung, als auch auf die Größe des Organes. Er wird jedoch nicht bloß von den Drüsen mit innerer Sekretion ausgeübt, vielmehr kommen zum Teile auch den aus den Organen und Geweben in das Blut abfließenden oder in die Umgebung dieser Organe und Gewebe diffundierenden Stoffen formative Wirkungen zu, wie dies z. B. für die Entwicklung des Auges und der Linse erwiesen ist.

In bezug auf die Histogenese der Organe sei vor allem darauf hingewiesen, daß sich die embryonalen Zellen zuerst in Form von Epithelien anordnen, daß also das Epithel die zuerst entstehende Gewebsart darstellt, auf welche sich alle Gewebe und Organe zurückführen lassen. Noch bevor sich ein embryonales Bindegewebe ausbildet, sind die den Keim zusammensetzenden Epithellamellen durch feinste Fortsätze der Epithelzellen miteinander verbunden, welche zusammen ein „epitheliales Bindegewebe“ bilden. Nach Ausbildung des embryonalen Bindegewebes ist übrigens der morphologische Unterschied zwischen ihm und den epithelial gebliebenen Zellen in manchen Keimbezirken nicht groß. Das Epithel der Seitenplatten z. B. flacht sich derart ab, daß sich seine Zellen von denen des anliegenden embryonalen Bindegewebes morphologisch nur wenig unterscheiden. Der potentielle Unterschied kann trotzdem sehr groß sein.

Bei der histologischen Ausbildung der Zellen spielt der bereits früher erwähnte Unterschied zwischen der freien und der basalen Seite der Zellen eine große Rolle. Dieser Unterschied ist der Ausdruck einer Verschiedenheit des Protoplasmas entlang der Längsachse der Zelle. Infolgedessen kommt es an diesen beiden Zellpolen zu verschiedenartigen Differenzierungen. Cilien und Geißeln z. B. bilden sich stets nur am freien Pole der Zellen aus, Muskelfibrillen zuerst stets am basalen Pole (Abb. 102), an welchem sich auch die Nahrungs- und Reservestoffe vorfinden. Löst sich der epitheliale Verband der Zellen (z. B. bei der Bildung des embryonalen Bindegewebes), so schwindet wahrscheinlich auch dieser Gegensatz zwischen den zwei Polen ganz oder zum Teile.

Bei den epithelogenen Organen ist es notwendig, daß sich ihr epithelialer und ihr embryonal-bindegewebiger Anteil miteinander zu einer formativen Einheit verbinden.

Die Histogenese ist in ihrem Beginne und soweit sie Epithelien betrifft Selbstdifferenzierung, soweit sie sich auf das embryonale Bindegewebe der epithelogenen Organe bezieht, nach dem früher Gesagten, von vornherein abhängige Differenzierung. Da sich aber die Histogenese, wie übrigens auch die Morphogenese, bis in späte Entwicklungsstadien und bis in das postfetale Leben, also in eine Entwicklungsperiode erstrecken, in welcher die einzelnen Körperorgane auf verschiedene, vor allem — durch die Vermittlung des Blutkreislaufes — auf chemische Weise aufeinander einwirken, geraten Epithel und Bindegewebe unter die Einflüsse der Umgebung des betreffenden Organes und des ganzen Körpers, ihre Weiterentwicklung erfolgt daher zum Teile und in verschiedenem Grade auch als abhängige Differenzierung.

Aus der Morpho- und Histogenese resultiert außer der Form auch die bleibende Größe des Organes. Sie wird im allgemeinen später als die bleibende Form erlangt. Doch ist hierbei zwischen absoluter und relativer Größe zu unterscheiden: Die relative Größe ist bei manchen Organen (wie z. B. Gehirn, Herz, Niere, Nebenniere) im Fetalleben bedeutender als nach beendeter Entwicklung.

### Wachstum und Funktion der Organe.

Bei den meisten Organen erfolgt das Wachstum in gleichmäßiger Weise, so daß die allmähliche Ausbildung der Organform auch von einer allmählichen Größenzunahme begleitet ist. Doch kommen bei manchen Organen auch Perioden stärkeren und schwächeren Wachstums vor (s. Seite 181, Anmerkung).

Wenn auch beim Menschen die wesentliche Ausbildung der Organe um die Zeit der Geburt beendet ist, so müssen die Organe noch nach der Geburt zu ihrer bleibenden Größe heranwachsen. Dieses Wachstum erfolgt bei den verschiedenen Organen verschieden rasch und wird zu verschiedenen Zeiten beendet. Zwischen der Zunahme an Masse einerseits und der Differenzierung der Organe andererseits besteht im allgemeinen ein Gegensatz: Je rascher die Differenzierung erfolgt, desto langsamer nimmt die Masse zu.

Wachstumsfördernde Stoffe — *Desmone* — sind in jeder Zellart in spezifischer Natur enthalten. Später sind sie besonders in den Leukozyten vorhanden („Trophone“).

Gerade auf das Wachstum der Organe und des ganzen Körpers üben *Hormone* den größten Einfluß aus, besonders die von der Schilddrüse, Hypo- und Epiphyse, Keimdrüse und Thymus bereiteten Hormone. Die Bildung dieser Hormone beginnt bereits während des Fetallebens. Die Schilddrüse scheidet bereits vom 3. Monate an ein morphogenetisch wirksames Inkret ab. Zum normalen Wachstum ist eine der Zeitfolge und der Stärke nach genau geregelte

Wirkungsart der betreffenden Drüsen mit innerer Sekretion notwendig. — Da das Wachstum im wesentlichen durch Steigerung der Zellteilungen erfolgt, ergibt sich hieraus, daß diese Hormone anregend auf die Zellteilungen einwirken.

Bereits während oder nach der Ausbildung eines Organes können auch Rückbildungsvorgänge einsetzen, welche das ganze Organ (z. B. Dottersack, Thymus) oder einzelne seiner Teile betreffen (z. B. Urniere, Leber).

Eine Funktion üben die Organe wahrscheinlich schon in der ersten Zeit ihrer Entwicklung insofern aus, als sie, wie jede Zelle oder Zellgruppe, in den Kreislauf oder in ihre Umgebung Stoffe abgeben und dadurch die Entwicklung anderer Teile des Keimes beeinflussen. Die für das Organ spezifische Funktion, die Eigen-, Betriebs- oder Erhaltungsfunktion, tritt erst später, zum Teile erst nach der Geburt auf. Man kann danach, wie schon einleitend (S. 5) erwähnt wurde, eine Periode des präfunktionellen Gestaltens und eine Periode der funktionellen Reiz-Gestaltung unterscheiden.

Embryonale Organe können auch mehr als eine Funktion entfalten. So dient die Allantois bei den Vögeln als Atmungsorgan, als Harnsack und — durch die Bildung des Eiweißsackes — als Ernährungsorgan; der Dottersack bei den Säugern als Ernährungs- und als Blutbildungsorgan; die Leber als Galle erzeugendes und als Blutbildungsorgan.

Bei manchen Organen tritt ein Funktionswechsel ein. So dient der Urnierengang zunächst als Ableitungskanal für die Urniere, später wird er beim Manne zum Samenleiter.

### **Verschiedenheiten in der zeitlichen und in der symmetrischen Ausbildung der Organe.**

Im allgemeinen entwickeln sich die Organe in bestimmten Entwicklungsstadien. Allein eine strenge Regel besteht in dieser Hinsicht nicht, so daß der Zeitpunkt, in welchem eine Organanlage auftritt und besonders der Zeitraum, innerhalb dessen die Ausbildung dieser Anlage erfolgt, ein sehr verschiedener sein kann. Es ist daher auch nicht möglich, das Alter eines Keimes auf Grund des Ausbildungsgrades seiner Organe, also auf Grund seiner Organisation, sicher zu bestimmen.

Man pflegt zur Kennzeichnung der Entwicklungsstufe eines Embryo die Zahl seiner Urwirbel anzugeben.

Dies geschieht jedoch zum ist in der Art, daß man nur die Zahl der auf einer Körperseite vorhandenen Urwirbel angibt. Ein Embryo mit z. B. „vier Urwirbeln“ hat daher in Wirklichkeit acht Urwirbel. Man sollte daher richtig stets von Urwirbelpaaren sprechen, also z. B. „Embryo mit vier Urwirbelpaaren“ sagen.

Wenn nun auch zwischen der Urwirbelzahl und der Organisationshöhe eines Embryo eine gewisse Beziehung besteht, so ist diese Art der Altersangabe dennoch keine zuverlässige, da hinsichtlich der Beziehung zwischen der Urwirbelzahl und dem Entwicklungsgrade der Organe Schwankungen bestehen. Dies gilt nicht bloß betreffs der Organisationshöhe, sondern auch hinsichtlich der Größenverhältnisse des Embryo: Bei gleicher Urwirbelzahl oder auch bei gleicher Organisationshöhe können verschiedene Embryonen sehr verschiedene Längen- und Breitenmaße besitzen und ebenso können bei verschiedenen Embryonen die Maße der einzelnen Organe, auch wenn diese Organe gleich weit ausgebildet sind, schwanken.

Als Ursache für diese Verschiedenheiten nehmen die einen die selbständige, voneinander und vom Keim-Ganzen unabhängige Entwicklung der einzelnen Organe an, die anderen dagegen fassen zwar die Entwicklung als einen unter

dem Einflusse des Keim-Ganzen sich abspielenden Gesamtvorgang auf, welchem sich alle Teilerscheinungen, also auch die Entwicklung der Einzelorgane, unterordnen müssen, sie halten aber individuelle Verschiedenheiten dieser Teilerscheinungen für möglich und führen die Schwankungen der Entwicklung auf diese Verschiedenheiten zurück.

Diese Schwankungen sind nun in den frühen Entwicklungsstadien viel größer als in den späteren. Dies scheint dafür zu sprechen, daß sich die Organe in den frühen Entwicklungsstadien mehr selbständig entwickeln, während sich später durch die Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Teilen des Organismus regelnde Einflüsse der Organentwicklung ausbilden, durch welche die ursprünglichen Verschiedenheiten wieder ausgeglichen werden.

Dem Einflusse des Ganzen auf die Ausbildung der Teile ist wohl auch die im allgemeinen symmetrisch erfolgende Ausbildung der Organe zuzuschreiben. Zwar kommen auch in dieser Hinsicht fast regelmäßig Verschiedenheiten vor, z. B. schon bei der Entwicklung der Urwirbel, die auf den beiden Körperseiten in verschiedener Zahl ausgebildet sein können, allein sie sind zumeist nicht bedeutend und werden gewöhnlich bald, wenn auch nicht vollständig ausgeglichen. Ihre Ursachen bilden kleine Unterschiede des Wachstums, der Zahl der Zellteilungen auf den beiden Körperseiten. Die normalasymmetrische Entwicklung dagegen ist zum Teile eine Folge besonderer örtlicher Verhältnisse, zum Teile ist sie vielleicht schon frühzeitig in der Eistruktur festgelegt oder sie ist eine sekundäre: Das betreffende Organ bildet sich zuerst in der Mitte des Körpers aus (Leber, Herz, Darm), es wird aber dann durch innere oder durch außerhalb von ihm gelegene, besonders räumliche Verhältnisse gezwungen sich asymmetrisch weiter zu entwickeln.

## **Die Abschnürung des embryonalen Körpers vom Dottersacke.**

Die äußere Form der Keime am Ende der Gastrulation ist im wesentlichen bei den verschiedenen Eiarten die gleiche: Von den späteren Organen bildet sich zuerst das zentrale Nervensystem in Gestalt der vor dem Urmunde auftretenden Nervenwülste aus (Abb. 68, 80—82, 166, 167), so daß man den Keim in diesem Stadium auch als *Neurula* bezeichnet. Wie sich in diesem Stadium bei den verschiedenen meroblastischen Eiern und bei den holoblastischen Eiern der Säugetiere die Embryonalanlage auf dem Dotter, bzw. auf dem Dottersacke (Säugetiere), allmählich durch ihre allseitige, also auch in dorsoventraler Richtung erfolgende Größenzunahme von der Umgebung abzuheben beginnt, so hebt sich auch bei dem holoblastischen Amphibienei der embryonale Körper zuerst dorsal, auf der Oberfläche der stark dotterhaltigen Entodermmasse ab (Abb. 100 c, e). Allein bei den holoblastischen Eiern vom Typus jener des *Amphioxus* und der Amphibien wird das ganze Ei zur Bildung des Embryo herangezogen, da ja bei diesen Eiern Bildungs- und Nahrungsplasma nicht an verschiedenen Stellen des Eies, also voneinander getrennt abgelagert sind. Der Dotter findet sich daher in allen Zellen des Keimes, ganz besonders allerdings in den von den ventralen Zellen der Keimblase („Dotterzellen“) stammenden Zellen der ventralen Darmwand vor (Abb. 35). Diese Zellen sind denn auch zunächst viel größer als die übrigen Körperzellen. Auf einem Längsschnitte durch ein etwas älteres Entwicklungsstadium (Abb. 150) findet man, daß sich die beiden Nervenwülste bereits miteinander vereinigt und so zu dem Nervenrohre geschlossen haben, über welches das Ektoderm hinwegzieht. Im vorderen Abschnitte dieses Rohres sind ferner die drei primären Hirnblasen

bereits ausgebildet. Unter dem Rohre liegt die Chorda dorsalis und unter dieser die dorsale Wand des Darmes. Die ventrale Wand des Darmes ist viel dicker als die dorsale und springt infolgedessen stark in die Darmlichtung vor. Der Zentralkanal des Nervenrohres setzt sich als Canalis neurentericus in den hinteren Abschnitt des Darmrohres direkt fort. Wie nun durch Resorption des Dotters aus den Zellen der ventralen Darmwand diese Wand immer dünner wird, ist aus den Abbildungen 151 und 152 zu erkennen.

Während der Keim bis zur Gastrulation sein Gesamtvolumen nicht vergrößert, beginnt er nunmehr zu wachsen. An den Abbildungen 150–152 tritt vor allem das Längenwachstum zutage und man erkennt, daß es im dorsalen Abschnitte des Keimes stärker als im ventralen ist. Infolgedessen treten das Vorder- und Hinterende dieses dorsalen Abschnittes

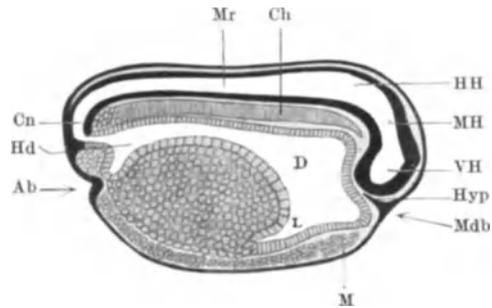


Abb. 150. Medianer Längsschnitt durch eine Froschlarve. Ab Afterbucht; Ch Chorda dorsalis; Cn Canalis neurentericus; D Vorderdarm; Hd Hinterdarm; HH Hinterhirn; Hyp Hypophyse; L Leberanlage; M Mesoderm; Mdb Mundbucht; MH Mittelhirn; Mr Medullarrohr; VH Vorderhirn. Nach T. H. MORGAN.

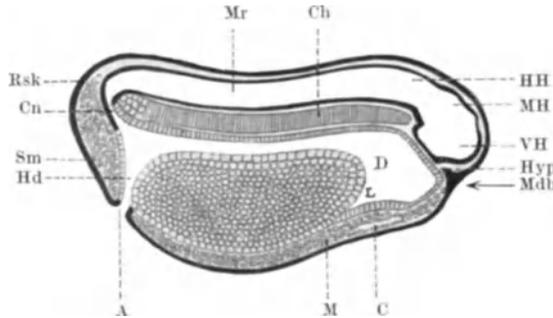


Abb. 151. Medianer Längsschnitt durch eine Froschlarve. A After; C Cölon; Rsk Rumpfschwanzknospe; Sm Schwanzmesoderm. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 150. Nach M. MARSHALL.

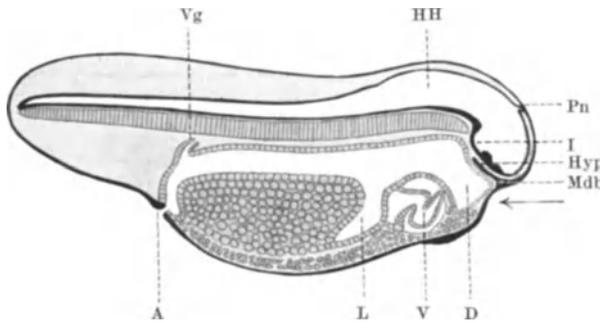


Abb. 152. Medianer Längsschnitt durch eine ältere Froschlarve. I Infundibulum; Pn Processus neuroporicus; Ro Recessus opticus; V Ventrikel des Herzens; Vg Mündung des Vornierenganges in den Hinterdarm. Die übrigen Bezeichnungen wie in den vorigen Abbildungen. 14fache Vergrößerung. Nach M. MARSHALL.

über den ventralen Abschnitt als „Kopf“- und als „Schwanzhöcker“, „Schwanzknospe“, richtiger: „Rumpfschwanzknospe“ vor und unterhalb

dieser Vorragungen entstehen Buchten, vorne die Mund-, hinten die Afterbucht. Zwischen beiden wölbt sich der ventrale Abschnitt des Keimes zunächst stark vor (Abb. 150), um dann, nach Resorption des Dotters aus den Darmwandzellen, immer schwächer zu werden (Abb. 152) und so die Bildung des späteren gleichmäßig abgeflachten Rumpfes zu ermöglichen.

Im Gegensatz zu den holoblastischen Eiern der Amphibien wird nun bei den verschiedenen meroblastischen Eiern nicht das ganze Ei, sondern nur ein Teil des Bildungsplasmas enthaltender Abschnitt zum Aufbau des Embryo verwendet. Der embryonale Körper entwickelt sich auf dem Dotter des Eies, wo er zunächst als flache, aus den drei Keimblättern bestehende Scheibe erscheint (Abb. 153 a). Indem nun die Keimblätter allmählich seitlich und

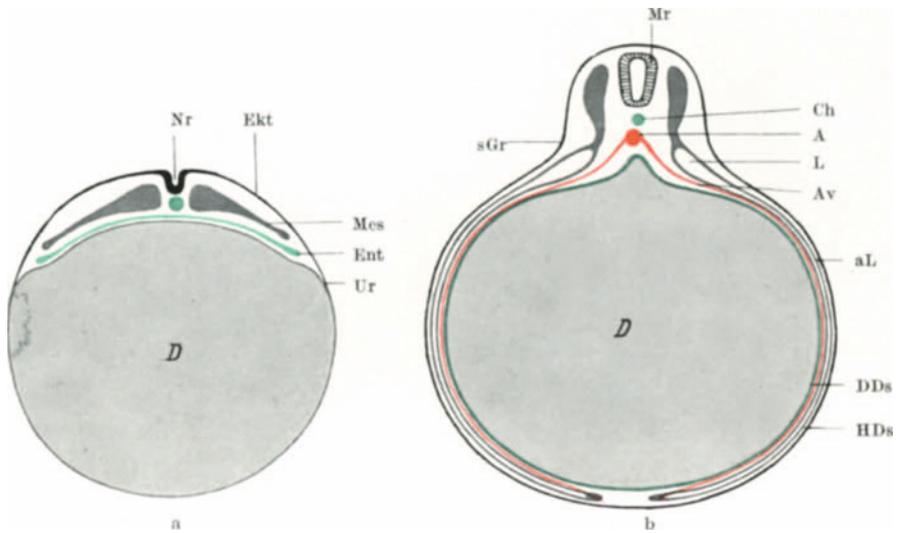


Abb. 153. Schematische Darstellung der Überwachsung des Dotters durch die Keimblätter. Durchschnitte. Ektoderm schwarz, Entoderm grün, Mesoderm grau, Gefäße rot. A Aorta; Av Arteria vitellina; Ch Chorda dorsalis; D Dotter; DDs Darmdottersack; HDs Hautdottersack; L Leibeshöhle; aL außerembryonale Leibeshöhle; Mr Medullarrohr; Nr Neuralrinne; Ur Umwachsungsrand.

ventralwärts vorrücken, umwachsen sie den Dotter und bilden eine Hülle um ihn. Hülle und Dotter zusammen stellen einen Sack dar, welcher als Dottersack bezeichnet wird (Abb. 153 b). Die Hülle dieses Sackes besteht aus mehreren Lagen: Zu innerst, unmittelbar dem Dotter aufliegend, befindet sich die vom Entoderm beigestellte Hülle; ihr ruht eine Lage embryonalen Bindegewebes auf, welche der visceralen Seitenplatte im embryonalen Körper entspricht. Diese beiden Hüllen stellen den Darmdottersack dar. Nach außen von ihnen folgt eine der parietalen Seitenplatte entsprechende Lage von embryonalem Bindegewebe und eine darüber gelagerte Schicht von Ektodermzellen. Diese beiden äußeren, der Haut entsprechenden Schichten werden als Hautdottersack bezeichnet. Die Übergangsstelle des Entoderms vom Embryo auf den Dottersack wird Darmnabel, die gleichartige Stelle am Ektoderm Hautnabel genannt.

In dem der entodermalen Hüllschicht aufliegenden embryonalen Bindegewebe treten Blutgefäße — Dottergefäße, Vasa vitellina oder omphalo-mesenterica — auf. Von der Aorta aus wachsen die Dotterarterien, Arteriae vitellinae oder omphalo-mesentericae in dieses Gewebe ein, verzweigen sich allmählich

über den ganzen Dottersack in Capillaren, aus welchen das Blut in die gleichzeitig sich ausbildenden Dottervenen, *Venae vitellinae* oder *omphalomesentericae* tritt, durch welche es dann in den embryonalen Körper, zum Herzen, geführt wird. So entsteht der Dotterkreislauf (Abb. 154). Es entwickelt sich auf diese Weise frühzeitig um die *Area pellucida* ein Gefäßhof, eine *Area vasculosa* (Abb. 81, 82), welche sich allmählich über den Dotter

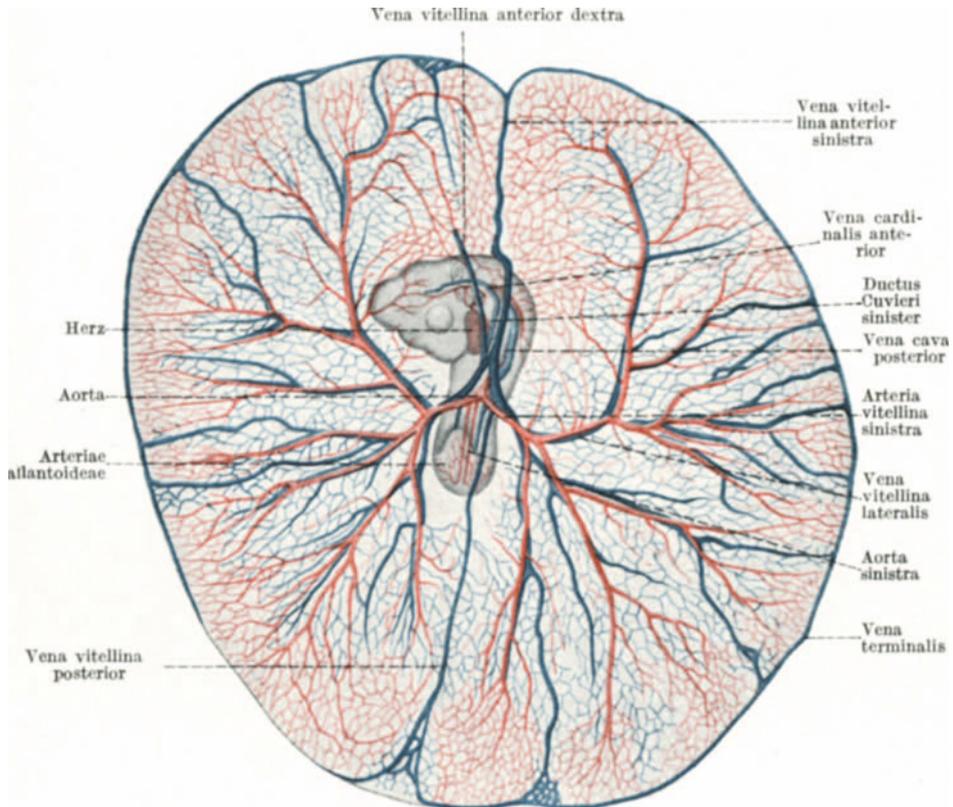


Abb. 154. Dottergefäße vom Huhn, 4 Tage 20 Stunden bebrütet. Von unten gesehen.

ausbreitet. An ihrem Rande befindet sich die *Vena* oder der *Sinus terminalis* (Abb. 154). Jenseits des Gefäßhofes liegt der nur aus *Ektoderm* und *Entoderm* bestehende dunkle *Fruchthof*, *Dotterhof*, *Area vitellina* oder *opaca* (Abb. 82), dessen freier Rand als *Umwachsungsrand* bezeichnet wird (Abb. 153 a, Ur).

Auf dem Dottersacke entwickelt sich nun der Körper des Embryo. Dieser ruht zunächst dem Dotter breit und flach auf (Abb. 73, 78) und seine Masse erscheint gegenüber jener des Dotters bei allen diesen Eiern zunächst sehr gering. Durch die mit der *Gastrulation* einsetzende lebhaftere Zellvermehrung und Vergrößerung des Keimes beginnt sich der embryonale Körper vom Dotter faltenartig abzuheben (Abb. 68) und mit seinem Vorder- und Hinterende sowie mit seinen Seitenteilen über den Dotter vorzuwachsen (Abb. 153 a). Zwischen dem Dotter und dem sich über ihn hinaushebenden, bzw. über ihn vorwachsenden embryonalen Körper bilden sich daher Buchten oder Rinnen aus: Zwischen

dem Kopfe und dem Dotter die vordere Grenzrinne, zwischen dem Schwanze und dem Dotter die hintere Grenzrinne und an den beiden Seiten des

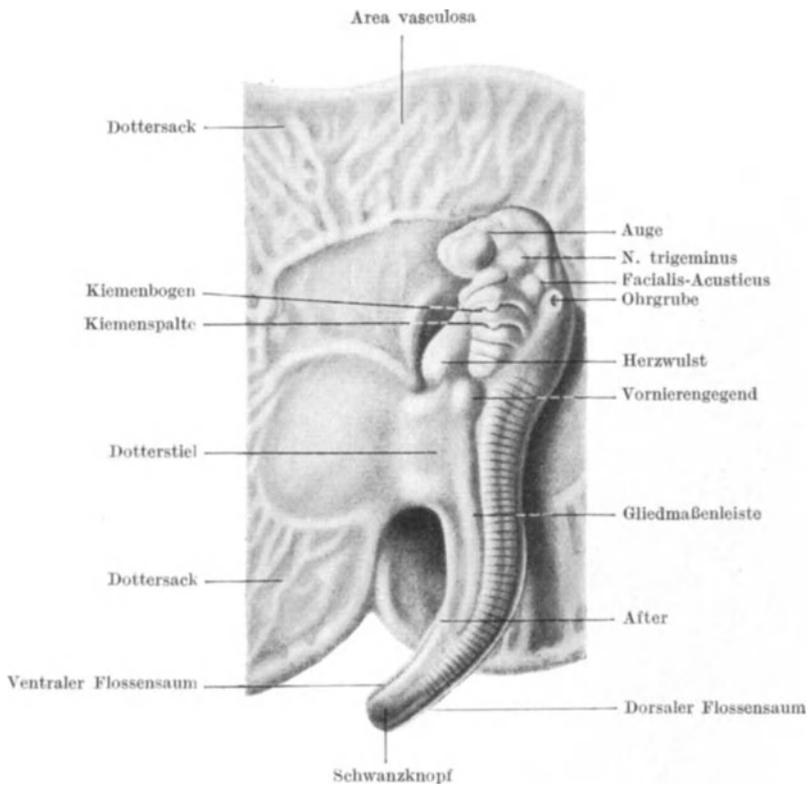


Abb. 155. Älterer Embryo von *Torpedo ocellata* mit einem Teile des Dottersackes.  
Nach dem Modell von F. ZIEGLER.

Embryo die seitlichen Grenzrinnen (Abb. 153b). Diese Rinnen gehen ineinander über und bilden so eine an der ventralen Fläche des embryonalen

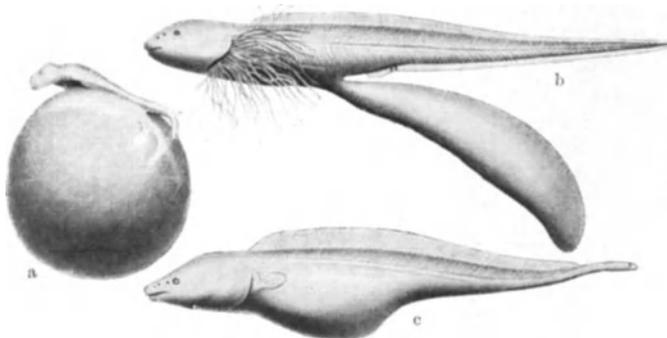


Abb. 156. Drei Entwicklungsstadien von *Gymnarchus niloticus* (Teleosteer). a 7, b 10, c 43 Tage alt.  
Nach ASSHETON und KERR.

Körpers befindliche ringförmige, in der späteren Nabelgegend befindliche Rinne: Nabelrinne. Die den Rinnen entsprechenden Ausfaltungen der Keimblätter

werden als Kopf-, Schwanz- und Seitenfalten bezeichnet. Da sich andererseits, wie erwähnt wurde, die Keimblätter von diesen Rinnen aus auch auf den Dotter fortsetzen, unterscheidet man den embryonalen Körper als „embryonalen Bezirk“ von dem außerhalb dieses Bezirkes, also auf dem Dotter befindlichen Teile der Keimblätter, dem sog. „außerembryonalen Bezirk“ (Abb. 153 b).

Da der embryonale Körper ferner allmählich nach allen Richtungen hin über diese Rinnen vorwächst und die Rinnen zum Teile auch gegeneinander vorrücken, wird die Verbindung zwischen dem Dottersacke und dem embryonalen Körper relativ und auch absolut immer schmaler und schmaler und stellt dann einen Stiel — Dottersackstiel, Dotterstiel — dar, welcher den Embryo mit dem Dotter verbindet (Abb. 155). Auch dieser Stiel verschmälert sich, wobei er sich gleichzeitig verlängert (Abb. 156 b). Seine Abgangsstelle vom embryonalen Körper bildet den Hautnabel (Abb. 157 e, Hn). In seinem Inneren enthält der Dotterstiel einen von Entoderm ausgekleideten Gang, mittels welchem sich das Darmepithel in das Entoderm des Dottersackes fortsetzt: Dottergang, Ductus vitellinus, Ductus vitello-intestinalis oder omphalo-entericus ( $\delta$  *ὀμφαλός* der Nabel, *τὸ ἔντερον* der Darm). Die Abgangsstelle dieses Ganges vom Darmrohre des Embryo bildet den Darmnabel (Abb. 157 e, Dn). Mit dem Gange verlaufen in dem den Gang umhüllenden Bindegewebe die zum und vom Dottersacke gehenden Blutgefäße, die Vasa vitellina oder omphalo-mesenterica. Dottergang, Bindegewebe und Vasa vitellina bilden zusammen den Dotterstiel.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird der Dotter unter Vermittlung der ihn bedeckenden Entodermzellen und der über diesen im Mesoderm entstandenen Blutgefäße des Dotterkreislaufes resorbiert und dem embryonalen Körper zur Verwertung zugeführt. In demselben Maße, in welchem der embryonale Körper wächst, wird daher der Dottersack immer kleiner und kleiner (Abb. 156), bis er schließlich ganz schwindet. Dies erfolgt jedoch erst dann, wenn sich der betreffende Organismus bereits selbst zu erhalten vermag oder nur noch einer kurz dauernden Brutpflege bedarf. Da bei den meroblastischen Keimen keine Verbindung zwischen dem embryonalen und dem mütterlichen Gewebe hergestellt wird, also keine Ernährung des Embryo von seiten der Mutter möglich ist, muß eben das Ei selbst in Gestalt des Dotters so viel Nahrungsmaterial enthalten, als zur Ausbildung eines fertigen, funktionsfähigen Organismus notwendig ist.

Wenn nun auch das Säugetier- und Menschenei kein mero-, sondern ein holoblastisches ist, so entwickeln sich dennoch bei ihm Verhältnisse, welche denen der meroblastischen Eier in mancher Hinsicht entsprechen. Dies erklärt sich damit, daß sich die Embryonalanlage als Scheibe — Embryonalschild — auf dem aus dem Zellmaterial des Embryonalknotens selbst gebildeten Dottersacke (Abb. 96) entwickelt und ihm zunächst breit und flach aufliegt (Abb. 89—91, Schnittbilder Abb. 161—165). Wenn sich dann der embryonale Körper vergrößert, wächst zunächst der Kopf über den Dottersack vor, so daß sich zwischen beiden die vordere Grenzrinne (Abb. 167, 170, 171) ausbildet; durch das Vorwachsen der Rumpfschwanzknospe entsteht die hintere Grenzrinne und durch das Dicken- und Höhenwachstum der Embryonalanlage die seitlichen Grenzrinnen (Abb. 167, 170, 171). Durch die Ausbildung dieser seitlichen Rinnen werden die vordere und hintere Grenzrinne miteinander verbunden, so daß nunmehr die ganze Embryonalanlage von einer ringförmigen Rinne umgeben ist, welche die Grenze zwischen dem embryonalen Körper und dem Dottersacke oder zwischen dem embryonalen und außerembryonalen Bezirke darstellt. Wie der Dottersack der früher besprochenen meroblastischen

Eier wird auch der Dottersack der Säugetiere und des Menschen von Fortsetzungen der Keimblätter umhüllt, jedoch nur vom Ento- und Meso-, nicht auch, wie bei den übrigen Eiern, vom Ektoderm (Schnittbilder, Abb. 161—165, 168). Diese Tatsache erklärt sich aus der verschiedenen Entstehung und aus der verschiedenen funktionellen Bedeutung des Dottersackes bei diesen Eiarten und steht in enger Beziehung zu der Ausbildung der Hüllen des Embryo.

## Die embryonalen Hüllen und Anhangsorgane.

Wie bereits früher erörtert wurde (S. 31) hat man zwischen Eihüllen und den von dem Embryo selbst gebildeten Frucht-, embryonalen oder fetalen Hüllen zu unterscheiden.

Die Fruchthüllen der Säugetiere werden trotzdem oft einfach als „Eihüllen“ bezeichnet.

Fruchthüllen werden nur bei den Sauropsiden (also bei den Reptilien und Vögeln) und Säugetieren entwickelt. Zusammen mit dem Dottersacke und mit der Allantois werden die embryonalen Hüllen als embryonale Anhangsorgane bezeichnet und müssen als solche gemeinsam mit diesen beiden Gebilden geschildert werden. Von der einen der beiden Fruchthüllen, von dem Amnion, bezeichnet man auch die Sauropsiden und Säugetiere mit dem gemeinsamen Namen: Amnioten, während man alle anderen, nur Ei-, nicht auch Fruchthüllen entwickelnden Wirbeltierklassen unter dem Namen: Anamnioten oder Anamnier zusammenfaßt. Sowohl zu den einen, wie zu den anderen gehören Tierklassen mit mero- und mit holoblastischen Eiern. Die Ausbildung dieser Hüllen kann daher nicht von dem Umstande abhängen, ob das Ei mero- oder holoblastisch ist, entscheidend hierfür ist vielmehr die Umwelt, in welcher sich das betreffende Ei entwickelt.

Die Eier der Anamnier entwickeln sich größtenteils außerhalb des Mutterleibes, und zwar im Wasser. Es gibt wohl auch vivipare Anamnier, allein die Eier entwickeln sich in diesen Fällen zwar innerhalb des Mutterleibes, ohne daß es jedoch zu einer Verbindung zwischen dem embryonalen und dem mütterlichen Gewebe (Uterus) kommt. Ob nun die Entwicklung dieser Eier im Wasser oder innerhalb des mütterlichen Körpers erfolgt, jedenfalls sind diese Eier vor Austrocknung, vor mechanischen Schädigungen u. dgl. geschützt. Sie bedürfen ferner, da sie die für den Aufbau des ganzen embryonalen Körpers bis zu dessen selbständiger Erhaltung notwendigen Stoffe in Form des Dotters selbst besitzen und da ferner eine Atmung durch die Eihüllen ohne weiteres möglich ist, keiner Vorrichtung zur Herstellung einer Verbindung mit dem mütterlichen Gewebe zwecks Ernährung und Atmung. Die Eihüllen und der Dotter des Eies genügen vollständig, um diesen Embryonen die Entwicklung zu ermöglichen.

Bei den Sauropsiden besitzen zwar die Eier durch ihren reichen Dottergehalt gleichfalls genügendes Nährmaterial für den Embryo, allein sie entwickeln sich in der Außenluft, es muß daher Vorsorge dafür getroffen werden, daß diese Eier nicht austrocknen. Die Eihüllen: Eimembran, Eiweiß und Eischale genügen hierfür nicht, wohl aber die innerhalb des Amnion befindliche Flüssigkeit, welche außerdem auch noch andere wesentliche Vorteile für den in ihr sich entwickelnden Embryo bietet. Es muß ferner für die Ermöglichung der Sauerstoffaufnahme und der Kohlensäureabgabe, also für die Atmung des von den Fruchthüllen umgebenen und in der Flüssigkeit des Amnion schwimmenden Embryo gesorgt werden.

Bei der Entwicklung der Säugetiere und daher auch des Menschen bedarf es nun nicht bloß jener Schutzwirkungen, welche das Amnion entfaltet und nicht bloß der Fürsorge für die Atmung des Embryo, sondern es muß wegen der geringen Menge an Nährmaterial des Eies auch noch dafür gesorgt werden, daß dem Embryo vom Mutterleibe, vom Uterus aus, Nahrungsstoffe zugeführt, und daß die durch den Stoffwechsel im Embryo gebildeten Zersetzungsprodukte wieder aus dem embryonalen Körper entfernt werden. Frühzeitig muß sich daher eine innige Verbindung zwischen den embryonalen Hüllen und dem mütterlichen Gewebe ausbilden. Und da die Übermittlung der Nahrungsstoffe von der Mutter zum Embryo, sowie die Entfernung der Zersetzungsprodukte des Stoffwechsels aus dem Embryo, ferner der Gasaustausch zwischen Mutter und Kind nur durch Vermittlung des Blutes möglich ist, muß sich eine innige Beziehung zwischen den embryonalen und den mütterlichen Blutgefäßen — der fetale Blutkreislauf — ausbilden.

Da die niedersten Säugetiere, die Monotremen, Eier legen, verhalten sie sich in dieser Hinsicht wie die Sauropsiden. — Auch bei den den Monotremen im zoologischen System folgenden Beuteltieren bestehen noch ähnliche Verhältnisse wie bei den Sauropsiden, doch entwickelt sich bei ihnen eine Art intrauteriner Ernährung dadurch, daß wahrscheinlich, nach Resorption des Dotters, durch die Blutgefäße des Dottersackes Substanzen aus dem Uterusgewebe aufgenommen werden.

Zwischen der Entwicklung der embryonalen Hüllen der Sauropsiden und der Säugetiere, besonders des Menschen, bestehen gewisse Unterschiede. Dennoch ist es zum vollen Verständnisse der Entwicklung dieser Hüllen beim Menschen notwendig, wenigstens die wesentlichen Vorgänge dieser Entwicklung auch bei den Sauropsiden zu kennen.

### Die embryonalen Hüllen der Sauropsiden.

Die Anlage der embryonalen Hüllen bei den Sauropsiden erfolgt in Form einer den Embryo ringförmig umgebenden Falte. Zur Zeit der Bildung des Kopfes und seiner Abhebung vom Dotter als „Kopfhöcker“ ist das Mesoderm in der Mitte noch nicht so weit wie an den beiden Seiten nach vorne vorgedrungen, so daß sich unter und vor dem Kopfe auf dem Dottersacke eine von Mesoderm freie Zone (Abb. 81) befindet. Hier ist also der Dotter nur von Entoderm und Ektoderm bedeckt. Diese beiden Keimblattlagen erheben sich nun zu einer Falte, Proamnion, welche sich über das Vorderende des Kopfes legt und es daher einhüllt. Das Entoderm zieht sich dann aus dieser Falte zurück, während gleichzeitig das zwischen den beiden Mesodermflügeln (Abb. 81, Mh) vorwuchernde Mesoderm in die Falte eindringt. Diese vordere Amnionfalte (Abb. 157 c, vAf) vergrößert sich und hüllt infolgedessen den Kopf als „Kopfscheide“ allmählich ganz ein. Hinter der Embryonalanlage erheben sich Ekto- und Mesoderm gleichfalls zu einer Falte, hintere Amnionfalte (Abb. 157 c, hAf), welche als „Schwanzscheide“ über den Schwanz hinwegwächst und ihn einhüllt. In derselben Weise entstehen seitlich vom Embryo die seitlichen Amnionfalten, um die „Seitenscheiden“ zu bilden (Abb. 157 a). So wird der Embryo allmählich von diesen eine Einheit darstellenden Falten bzw. Scheiden umhüllt. Jede von ihnen besteht aus zwei Zellagen, einer ektodermalen und einer die Fortsetzung der parietalen Seitenplatte bildenden mesodermalen Lage. Die Ränder dieser Falten verwachsen über dem Rücken des Embryo in der dorsalen Mittellinie in kranio-caudaler Richtung miteinander. Die Verwachsungsstelle ist die Amnionnaht (Abb. 157 d, An). Bei der Verwachsung müssen sich naturgemäß zuerst die äußeren, ektodermalen Lamellen der Falten aneinander legen: ektodermale Amnionnaht. Die aus der Verschmelzung dieser Ektodermlamellen entstandene Epithellage verschwindet

jedoch sehr bald, so daß nunmehr (etwa am 6.—10. Bebrütungstage bei Hühnern) die inneren, mesodermalen Lamellen der beiden Falten miteinander verwachsen: mesodermale Amnionnaht, sekundäre Mesodermaht. Dadurch sind

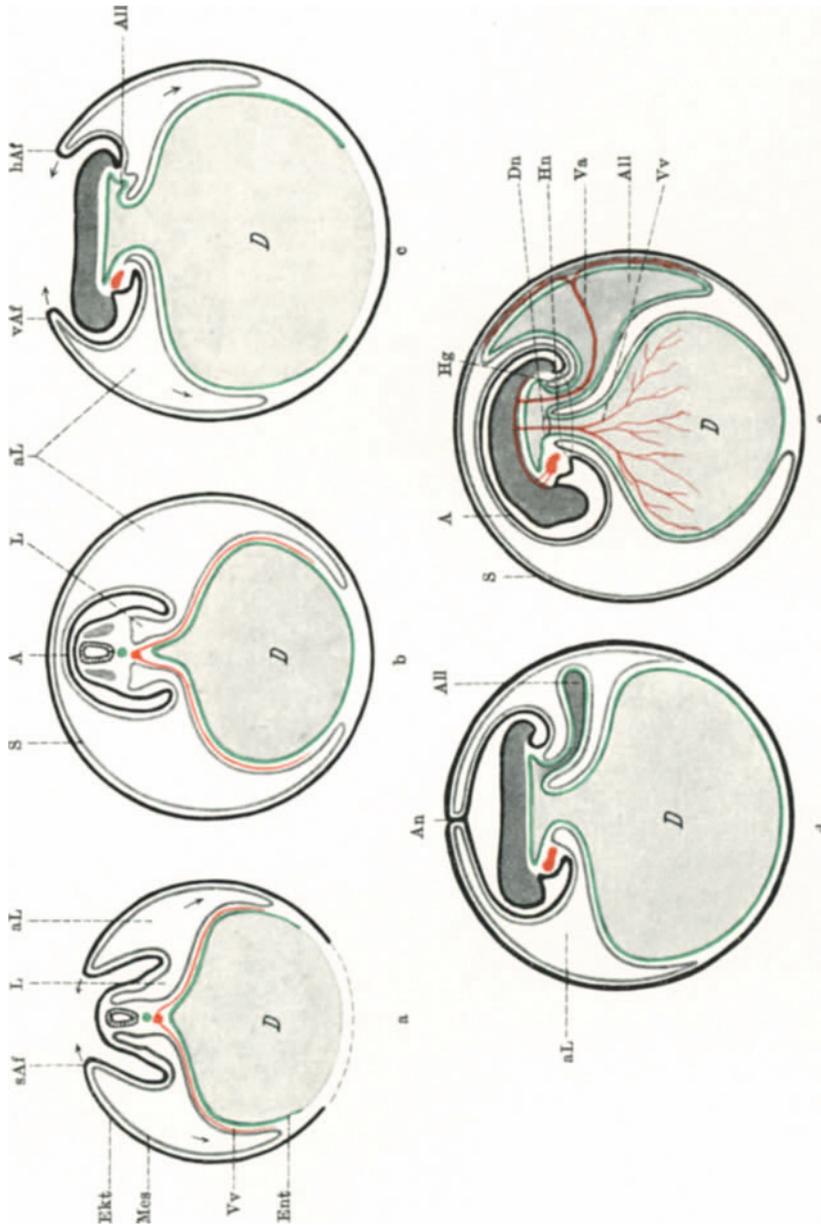


Abb. 157. Schematische Darstellung der Entwicklung der embryonalen Hüllen bei den Sauropsiden. a, b im Querschnitt. c, d, e im Längsschnitt. Ektoderm (Ekt) schwarz, Entoderm (Ent) grün, Mesoderm (Mes) grau; Herz und Arterien rot; A Amnion; v, h, sAF vordere, hintere, seitliche Amnionfalten; All Allantois; An Amnionnaht; D Dottter; Dn Darmnabel; Hg Harnweg; Hn Harnbeutel; L embryonale Leibeshöhle; aL außerembryonale Leibeshöhle; S seröse Hülle; Va Vasa allantoidea; Vv Vasa vitellina. Die Pfeile geben die Wachstumsrichtung an.

zwei Hüllen um den Embryo entstanden (Abb. 157 e): eine innere, die innere Fruchthülle, das Amnion (*τὸ ἀμνίον* die Schafhaut) oder der Amnionsack und eine äußere, die äußere Fruchthülle, die seröse Hülle, seröse

Haut, Serosa oder amniogenes Chorion ( $\tau\acute{o}$   $\chi\acute{o}\rho\iota\omicron\nu\sigma$  die Haut). Jede besteht aus einer ekto- und aus einer mesodermalen Lage. Beim Amnion befindet sich die ektodermale Lage, das Amnionepithel, auf der inneren, dem Embryo zugekehrten, die mesodermale Lage auf der äußeren, der Serosa zugewendeten Fläche des Amnionsackes. Bei der serösen Hülle dagegen befindet sich das Epithel auf der äußeren, der Dottermembran (Abb. 10, Em) zugekehrten, das Mesoderm auf der inneren, dem Amnion zugewendeten Fläche. Diese verschiedenen Lageverhältnisse der ekto- und mesodermalen Lamellen erklären sich ohne weiteres aus der Entstehungsart der beiden Hüllen. Aus ihr ergibt sich auch, daß das Epithel und das Mesoderm des Amnion am Hautnabel in das Epithel, bzw. in das Bindegewebe der Haut des Embryo übergehen, während die seröse Hülle den Zusammenhang mit dem embryonalen Körper verloren hat (Abb. 157e, S).

Beim Menschen wird das mesodermfreie Proamnion nicht ausgebildet, bei manchen Säugetieren (z. B. Didelphys) ist es dagegen sehr gut entwickelt.

Die mesodermale Amnionnaht bleibt bestehen und heißt auch, da das Amnion an ihr befestigt ist, Ligamentum suspensorium amnii.

Der dem embryonalen Körper zunächst eng anliegende Amnionsack vergrößert sich später, indem sich eiweißhaltige Flüssigkeit in ihm ansammelt, das Amnion- oder Fruchtwasser, Liquor amnii. In dieser Flüssigkeit schwimmt der Embryo, sie schützt ihn vor Austrocknung, sie wirkt als Pufferorgan bei mechanischen Erschütterungen und begünstigt die Ausgestaltung der Form des Embryo. Muskelfasern, welche sich im Mesoderm des Amnion ausbilden, rufen durch ihre rhythmischen Kontraktionen leichte Schaukelbewegungen des Embryo im Amnionwasser hervor, welche beim Huhne etwa am 5. Bruttage beginnen, bis zum 11. Tage an Häufigkeit und Stärke zunehmen (etwa 10 Kontraktionen in der Minute), um dann immer schwächer zu werden und in den letzten Bruttagen ganz aufzuhören. Währenddessen hat der sich stetig vergrößernde Embryo den Amnionsack ganz ausgefüllt, das Amnionwasser ist resorbiert worden und das Amnion liegt nunmehr dem Hühnchen dicht an.

Auch die seröse Hülle vergrößert sich mit dem wachsenden Fetus und Amnion, sprengt also später mit diesen beiden die Membrana vitellina, um dann weiter wachsend gegen die Kalkschale vorzudringen. Sie stellt jedoch stets nur eine dünne, durchsichtige Membran dar, deren zellige Elemente keine besondere Ausbildung erlangen.

Der Dotter des Eies ist während dieser Vorgänge vom Entoderm und von dem diesem anliegenden Mesoderm umwachsen und so der Dottersack gebildet worden (Abb. 153 b, Abb. 157 b, e). Das dem entodermalen Überzuge des Dotters aufliegende Mesoderm ist die Fortsetzung der visceralen Seitenplatte, welche ja dem Entoderm überall anliegt. Der Raum zwischen dieser mesodermalen Hülle des Dottersackes und der mesodermalen, eine Fortsetzung der parietalen Seitenplatte darstellenden Zelllage der serösen Hülle (Abb. 157 a, b, aL) setzt sich in den embryonalen Körper, in den zwischen den beiden Seitenplatten befindlichen Raum, d. h. also in die Leibeshöhle, in das Cölom fort (Abb. 157 a, L). Man kann daher eine im Embryo befindliche, intraembryonale Leibeshöhle, also ein intraembryonales oder Endo-Cölom und eine mit ihm zusammenhängende, jedoch außerhalb des Embryo befindliche außerembryonale Leibeshöhle, ein außer-, extraembryonales oder Exo-Cölom unterscheiden (Abb. 157 a, L).

In dieses Exocölom wächst nun jenes Organ ein, welches dazu bestimmt ist, dem Embryo die Atmung zu ermöglichen. Frühzeitig, beim Huhne schon am Ende des 2. Bruttages, entsteht an der ventralen Wand des Enddarmes, an der sog. Kloake, eine kleine Ausbuchtung, die Allantoisbucht. Sie stülpt

das ihr anliegende Mesoderm, die viscerele Seitenplatte, aus, so daß der Allantoishöcker oder Allantoiswulst entsteht (Abb. 157 c). Die Allantoisbucht wird nun immer tiefer und wächst so, das Mesoderm mit vordrängend, als Allantois (*ἀλλαντοειδής* schlauchförmig) aus dem embryonalen Körper heraus und in den Raum zwischen Dottersack, Amnion und seröse Hülle, also in die extraembryonale Leibeshöhle, in das Exocölon ein (Abb. 157 d), und zwar nach rechts hin. Ihr Endteil erweitert sich dabei zu einer immer größer werdenden Blase, welche bis an die Innenfläche der serösen Hülle vorwächst und allmählich das ganze Exocölon ausfüllt. Man kann daher an der Allantois

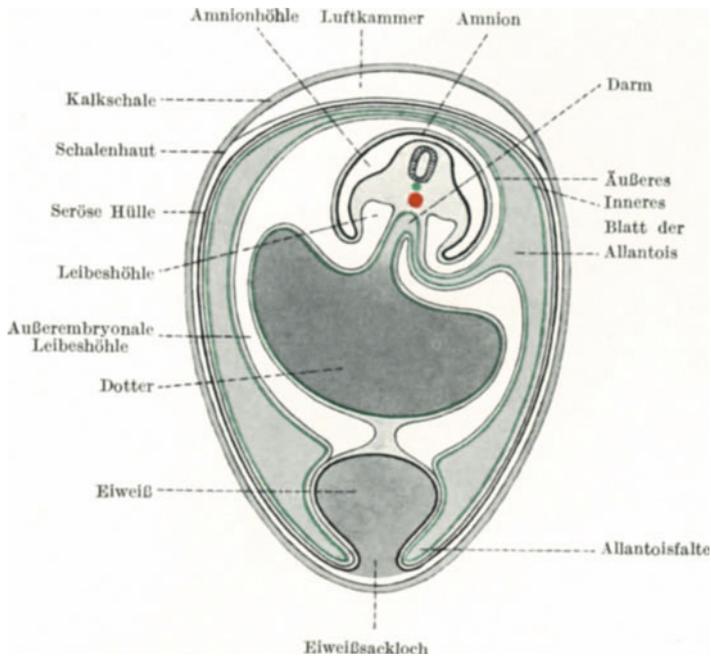


Abb. 158. Späteres Stadium der Entwicklung der embryonalen Hüllen des Huhnes, schematisch dargestellt. Ektoderm schwarz, Entoderm grün, Mesoderm grau, Aorta rot.

später eine Allantoisblase oder Harnsack und einen diese Blase mit dem Enddarm verbindenden engen Stiel, den Allantoisgang, Harngang, Uraachus (*ὁ οὐραχός* der Harngang) unterscheiden (Abb. 157 e, Hg und All). Die Namen Harnsack und Harngang erklären sich daraus, daß der Urnierengang in den Enddarm einmündet, aus welchem der Harn dann in die Allantois gelangt. Die Allantoisblase ist daher mit Harnwasser gefüllt. Indem sich nun die Allantoisblase im Exocölon ausbreitet, wächst sie bis an das Amnion, an den Dottersack und an die seröse Hülle heran. Sie erreicht zuerst die seröse Hülle und es verwachsen nunmehr die einander dicht anliegenden mesodermalen Zellen der Außenfläche des Amnion und der Innenfläche der serösen Hülle miteinander (Abb. 157 e), so daß schließlich fast diese ganze Innenfläche — mit Ausnahme des dem Embryo gegenüberliegenden Poles des Dotters — von der Allantois bekleidet wird (Abb. 158).

Während der Ausbildung der Allantois wächst jederseits eine von der Aorta abzweigende Arterie in das Mesoderm der Allantoiswand ein und verzweigt sich daselbst (Abb. 157 e). Das aus den Capillaren abfließende Blut sammelt

sich in Venen, welche in den embryonalen Körper ziehen. Durch diese Allantoisgefäße, Vasa allantoidea oder umbilicalia entsteht daher ein neuer Kreislauf, der Allantoiskreislauf. Nach der Verwachsung der Allantois mit der unterdessen bis an die Kalkschale herangewachsenen serösen Hülle liegen die Allantoisgefäße dicht unter der Kalkschale (richtiger: unter der Membrana testae der Kalkschale, Abb. 10) und nunmehr kann der Gaswechsel durch die die Kalkschale durchsetzenden Porenkanäle leicht stattfinden: Die in den Arteriae allantoideae enthaltene, im embryonalen Körper gebildete Kohlensäure wird durch die Kalkschale an die Luft abgegeben und aus der Luft Sauerstoff aufgenommen, welcher durch die Venae allantoideae dem embryonalen Körper zugeführt wird. An dem stumpfen Pole des Eies wächst die Allantois an die hier befindliche Luftkammer (Abb. 10) heran. Diese hat sich währenddessen durch Luftaufnahme bedeutend ausgedehnt und auch diese Luft dient dem Gaswechsel der Allantoisgefäße.

Die Allantois erfüllt demnach eine doppelte Funktion: Sie dient als Harn aufnehmendes Organ und durch ihre Blutgefäße auch als Atmungs-Organ. Eine dritte Funktion fällt ihr dadurch zu, daß sie auch das Eiweiß umwächst (Abb. 158) und es nun durch Vermittlung von blutgefäßreichen Zotten, welche sich hier an ihrer Außenfläche ausbilden, resorbiert.

Am Schlusse der Entwicklung beginnen die Allantoisgefäße zu schrumpfen. Der infolgedessen sich einstellende Sauerstoffhunger veranlaßt nun den Fetus, zunächst die Wand der Luftkammer und dann die Kalkschale zu durchbrechen, um die zur Atmung notwendige Luft zu erlangen. Beim Ausschlüpfen aus der Kalkschale löst sich die eingetrocknete und geschrumpfte Allantois am Nabel des jungen Tieres ab; das gleiche erfolgt mit dem Amnion, das am Ende der Brutzeit seine Flüssigkeit verliert und eintrocknet. Der Dottersack, der infolge der Resorption des Dotters immer kleiner und schlaffer geworden ist, schlüpft in den letzten Bruttagen durch den Nabel in die Bauchhöhle, wo sein Inhalt rasch resorbiert und seine Wand durch Phagocytose aufgelöst wird.

### Die Anlage der Fruchthüllen der Säugetiere und des Menschen.

Die Ausbildung der embryonalen Hüllen erfolgt bei den Sauropsiden, wie im vorigen Abschnitte geschildert wurde, durch Faltung des Ektoderms und der ihm anliegenden parietalen Seitenplatte. Das auf diese Weise entstandene Amnion kann daher als Faltamnion, Pleuramnion bezeichnet werden.

In dieser Weise erfolgt die Bildung der embryonalen Hüllen auch bei vielen Säugetieren, so bei den Raub- und Huftieren, bei einigen Insektenfressern, beim Maulwurfe und beim Kaninchen. Bei anderen Säugetieren dagegen — und zu ihnen gehört auch der Mensch — kommt es zu keiner Faltung. Das Amnion entsteht vielmehr dadurch, daß sich in dem ektodermalen Abschnitte des Embryonalknotens durch Zerfall von Zellen (Abb. 162, zE) eine Höhle, die Amnionhöhle bildet (Abb. 96 b). Die dünne Decke dieser Höhle ist das Amnion, ihren Boden bildet der Embryonalschild. Das Amnion, der Amnionsack, entsteht also nicht als Falt-, sondern als Spalt-, als Schizamnion. Das Epithel dieses Amnion stammt vom Embryonalknoten ab. An seiner Außenfläche wird es von dem primären Mesoderm umwuchert und dadurch mit dem an der Innenfläche des Trophoblast vorgewucherten Mesoderm (Abb. 96 c, Rz) verbunden — Haftmesoderm (Abb. 96 c, Hm). Der Trophoblast samt dem ihm anliegenden Mesoderm stellt das Chorion dar. Es entspricht der serösen Hülle der Sauropsiden. Wie diese besteht es aus einer äußeren epithelialen und aus einer inneren embryonal-bindegewebigen Schichte (Abb. 168, 194, 201). Während aber diese Schichten bei den Sauropsiden der Amnionfalte entstammen, bildet

beim Menschen der Trophoblast das Epithel, die Randzone des primären Mesoderm das Bindegewebe des Chorion. Dieses Chorion ist daher im Gegensatze zu jenem, welches sich bei einem Faltamnion bildet, kein amniogenes. Wenn man sein Epithel, d. h. also den Trophoblast, als „Chorionektoderm“ bezeichnet, so darf nicht übersehen werden, daß es nicht dem Ektoderm des Embryo entstammt, wie das Epithel der Serosa der Sauropsiden.

Bei den Sauropsiden konnten wir den zwischen dem Mesoderm des Amnion und der serösen Hülle einerseits und des Dottersackes andererseits befindlichen Raum als Cöloin (Exocöloin) auffassen, da er von Fortsetzungen der parietalen und visceralen Seitenplatte des Embryo begrenzt wird. Sobald sich im Embryo des Menschen das sekundäre Mesoderm (S. 124) gebildet hat, läßt sich auch bei ihm das Mesoderm des Amnion in die parietale und jenes des Dottersackes

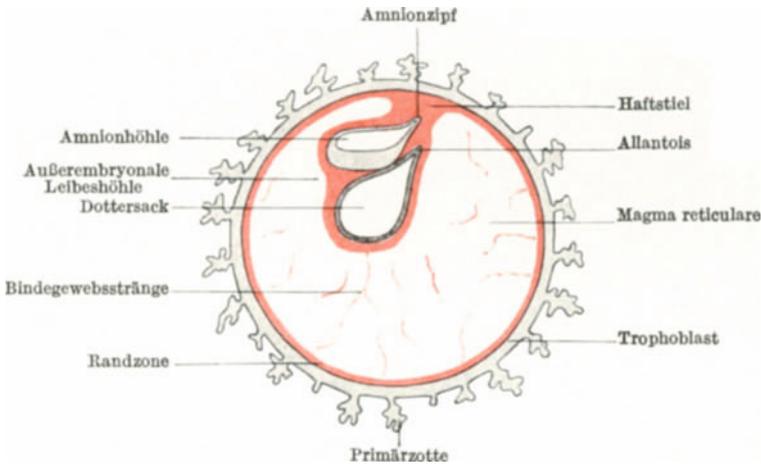


Abb. 159. Schematische Darstellung eines menschlichen Keimes mit Exocöloin und Haftstiel.

in die viscerele Seitenplatte verfolgen. Das Mesoderm des Chorion dagegen, das vom primären Mesoderm gebildet wird, hängt mit dem sekundären Mesoderm nur durch das Haftmesoderm und durch das Magma reticulare zusammen. Dem Exocöloin der Sauropsiden entspricht bei den Säugetieren topographisch der zwischen dem Mesoderm des Amnion, des Dottersackes und des Chorion befindliche Raum. Dieser wird aber vom Magma reticulare ausgefüllt (Abb. 96 c), ist also kein Cöloin. Wohl aber bildet sich in diesem Raume später und wahrscheinlich in verschiedener, noch nicht genau bekannter Weise ein Cöloin aus. Es tritt zu beiden Seiten und auch vor der Embryonalanlage als eine von platten Epithelzellen umgrenzte Lichtung auf (Abb. 159, Abb. 188, L), deren seitliche Wand jedoch entweder von vornherein nicht deutlich ist oder sehr bald schwindet. Dieses Cöloin dringt nun in caudaler Richtung zwischen Amnion und Chorion vor. Infolgedessen wird die ursprünglich breite Verbindung zwischen Amnion und Chorion (Abb. 96 c, Abb. 161, Hm) immer schmaler und erhält sich nur am Hinterende des Embryo (Abb. 159, 165, 168, 224, H). Durch sie wird, wie man an den Schnittbildern wahrnimmt, der Embryo mit dem Chorion verbunden und er gewinnt auf diese Weise einen Anheftungspunkt. Diese Verbindung des Hinterendes des Embryo mit dem Chorion wird daher als Haftstiel bezeichnet. Das Amnion kann sich in oder auf diesen Stiel zipfelförmig fortsetzen, welche Verlängerung Amnionzipf, Amniontrichter oder Amnionspitze genannt wird (Abb. 159, 168, 169, 224).

Schon in diesem Entwicklungsstadium, also frühzeitiger als bei den Sauropsiden, beginnt die Bildung der Allantois, und zwar beim Menschen dadurch, daß die dorsale entodermale Wand des Dottersackes im caudalen Abschnitte der Embryonalanlage einen Fortsatz in die Basis des Haftstieles aussprossen läßt (Abb. 159, 161—165, 168). Die Allantois ist bei den verschiedenen Säugerarten verschieden gut ausgebildet. Bei vielen verhält sie sich so wie bei den Sauropsiden, bildet also im Exocölon eine freie Allantoisblase (Huftiere, Halbaffen) aus, wächst an das Chorion heran und breitet sich an dessen Innenfläche aus (Raubtiere). Bei anderen Säugetieren dagegen und besonders bei den Primaten und beim Menschen bleibt sie sehr klein und erstreckt sich, ohne eine freie Blase zu bilden, nur eine kurze Strecke weit als enger, manchmal an seinem Ende etwas erweiterter Epithelschlauch — Allantoisgang, Allantoisstiel — in den Haftstiel fort (Abb. 161—165 u. a.).

Nur bei jenen Säugetieren, bei welchen die Allantois gut entwickelt ist und eine Blase bildet, dient diese, wie bei den Sauropsiden, als Harnsack. Im übrigen aber kommt der Allantois der Säugetiere die zweite der Funktionen der Sauropsidenallantois zu, nämlich die Funktion, Blutgefäße vom und zum Embryo zu leiten. Wie bei den Sauropsiden wachsen nämlich auch bei den Säugetieren von der Aorta Äste zur Allantois, welche neben und mit ihr verlaufend bis zum Chorion vordringen, wo sie sich verzweigen. Die aus dem Capillarnetze des Chorion entstandenen Venen verlaufen dann wieder neben der Allantois zum Embryo. Diese Gefäße sind die Nabelgefäße, Vasa umbilicalia, die Arteriae und Venae umbilicales (auch allantoideae genannt). Sie dienen, wie die Vasa allantoidea der Sauropsiden, dem Gaswechsel des Embryo, außerdem aber auch seiner Ernährung. Gegenüber den Sauropsiden hat also ein Funktionswechsel stattgefunden: Die bei den Sauropsiden mächtig entwickelte, als Harnsack und durch ihre Blutgefäße als Atmungsorgan des Embryo dienende Allantois dient bei den Säugetieren im wesentlichen nur dazu, die Verbindung der fetalen Blutgefäße mit dem Chorion herzustellen; das der Serosa der Sauropsiden entsprechende Chorion der Säugetiere wird zu einem bedeutungsvollen Organ, da es vermittelt seiner Blutgefäße und seiner Verbindung mit dem mütterlichen Gewebe und dadurch mit den mütterlichen Blutgefäßen die Atmung und Ernährung des Embryo besorgt. Dieses dem Allantoiskreislauf entsprechende Blutgefäßnetz im Chorion bildet im Vereine mit den Uterusgefäßen den fetalen oder placentaren Blutkreislauf.

Ob nun die Allantois, wie bei manchen Säugerarten, bis an das Chorion heranwächst oder, wie beim Menschen, nur eine kurze Strecke weit aus dem embryonalen Körper vorwächst, jedenfalls verlaufen die Gefäße des Chorion neben und mit ihr (beim Menschen also nur eine kurze Strecke), so daß man sagen kann, das Chorion werde von der Allantois aus mit Gefäßen versorgt. In diesem Sinne bezeichnet man daher das Chorion auch als Allantoichorion, Chorion allantoideum.

Bei einer Anzahl von Säugetieren aus den Ordnungen der Unpaarzeher, Nager, Insektenfresser, Raubtiere und Fledermäuse werden dem Chorion auch noch von einer anderen Seite, nämlich von der Wand des Dottersackes, Gefäße zugeführt. Der Dottersack wächst in diesen Fällen bis an das Chorion heran und seine Blutgefäße dringen im Bereiche der Anwachungsfläche mit dem Chorion, dem „Nabelblasenfelde“, in die Chorionzotten ein. Dieses Chorion wird als Omphalochorion, Chorion omphaloideum bezeichnet (*ὁ ὀμφαλός* der Nabel, von welchem der Dottersack herabhängt). Durch diese Verbindung des Chorion mit den Dottersackgefäßen entsteht die Dottersack- oder Nabelblasenplacenta.

Daß der Dottersack beim Menschen aus dem entodermalen Abschnitte des Embryonalknotens entsteht, wurde bereits erörtert. Aller Wahrscheinlichkeit nach erfolgt dies nicht durch Zusammenfügung von Zellen zu einer Blase, sondern dadurch, daß sich in einer soliden Zellmasse durch Zellschwund eine Höhle ausbildet. Diese den „Dottersack“ darstellende Epithelblase ist

zunächst kleiner als der über ihr befindliche Amnionsack (Abb. 96 b), wächst aber durch Flüssigkeitsaufnahme und Zellvermehrung so rasch an, daß ihr Umfang bald größer als jener des übrigen Keimes wird (Abb. 165, 224). Das Epithel des Dottersackes ist anfangs platt, wird aber später höher, und zwar wie es scheint öfter im seitlichen und ventralen als im mittleren (dorsalen) Abschnitte der Dottersackwand. In dem dem Epithel auflagernden Mesoderm treten frühzeitig Blutinseln und Blutgefäße auf, weshalb die Oberfläche des Dottersackes höckerig erscheint (Abb. 166, 167, 168, 224). Durch diese Blutgefäße — *Vasa omphalomesenterica* — bildet sich der Dottersackkreislauf aus, welcher dem Dotterkreislauf der Sauropsiden (Abb. 154) entspricht.

Der Name „Dottersack“ ist nur historisch gerechtfertigt. Weder seiner Entstehungsart noch seiner Beschaffenheit nach ist der sog. Dottersack der Säugetiere ein Dottersack. Nur bei den Anamniern, Sauropsiden und Monotremen ist dieser Name gerechtfertigt. Bei den Säugetieren (außer den Monotremen) sollte man daher die Namen Nabelblase, Nabelbläschen, *Vesica* bzw. *Vesicula umbilicalis* oder Nabeldarmsack, *Saccus omphaloentericus* gebrauchen.

Wenn demnach auch zwischen der Entwicklungs- und Ausbildungsart der embryonalen Hüllen, des Dottersackes und der Allantois bei den Sauropsiden und bei den Säugetieren gewisse Unterschiede bestehen, so finden sich dennoch bei allen diesen Tierklassen die gleichartigen Gebilde vor. Die ungewöhnlich frühzeitige Ausbildung der embryonalen Hüllen bei den Säugetieren erklärt sich damit, daß diese Hüllen die Verbindung mit dem mütterlichen Gewebe herstellen und daß der Säugetierembryo dieser Verbindung frühzeitig zur Atmung und zur Ernährung bedarf. Bei den Primaten und beim Menschen ist diese Verbindung ganz besonders frühzeitig notwendig und daher ist auch gerade bei ihnen die Ausbildung der embryonalen Hüllen in eine besonders frühe Entwicklungsperiode verlegt.

## Junge menschliche Embryonen und ihre Hüllen.

Die frühe Anlage der Fruchthüllen beim Menschen beeinflusst naturgemäß auch die Gesamtform junger menschlicher Keime. Bei ihnen tritt die Ausbildung der Embryonalanlage gegenüber jener der Hüllen, insbesondere des Chorion, zurück: Man kann an den jüngsten menschlichen Keimen die Embryonalanlage makroskopisch kaum deutlich wahrnehmen, während das Gesamtvolumen des Keimes infolge der bereits weit vorgeschrittenen Ausbildung des Chorion ein recht großes ist. Die jüngsten bekannt gewordenen menschlichen Keime besitzen noch keinen Primitivstreif. Sehr junge menschliche Embryonen sind in den Abb. 160—171 wiedergegeben. An diesen Abbildungen erkennt man, wie klein die Embryonalanlage im Verhältnisse zum Gesamtkeime ist. Das vergrößerte Modell der Embryonalanlage samt einem Teile des Chorion eines 18 Tage nach der Begattung gewonnenen menschlichen Keimes zeigt die Abb. 160. Man erkennt, daß die Embryonalanlage mit dem Chorion durch einen Haftstiel zusammenhängt, der fast ebenso breit wie die Embryonalanlage selbst ist. Auf dem schematischen Durchschnitte (Abb. 161) erblickt man den Amnion- und den Dottersack, das dem Haftstiele entsprechende Haftmesoderm (Hm), das den Embryo umhüllende Hüllmesoderm (Mes), das Ektoderm des Embryonalschildes (Ekt), das Entoderm, welches caudalwärts einen Fortsatz, die Allantois (All), in das Haftmesoderm aussendet. Die Höhle des Dottersackes (Ds) ist bereits größer als jene des Amnion (Ah). Auf dem mikroskopischen Schnittbilde (Abb. 162) erblickt man die Zellrümpfer (Z) und die zerfallenden Epithelwucherungen (zE) in der sich bildenden Amnionhöhle, die Ektodermzellen des Embryonalschildes (Ekt), die Grenzlamelle (Gl), von der sie sich

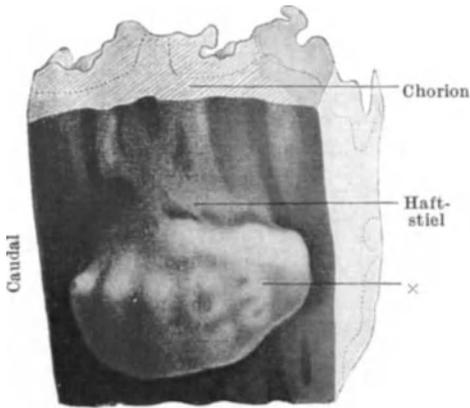


Abb. 160. Wachplattenmodell des von MÖLLENDORFF beschriebenen menschlichen Keimes OP, von der ventralen Seite und etwas von rechts gesehen. Bei 260 facher Vergrößerung modelliert. Vergrößerung in der Abbildung 100fach. Bei x Grenze zwischen Embryonalschild und Dottersack. Nach MÖLLENDORFF.

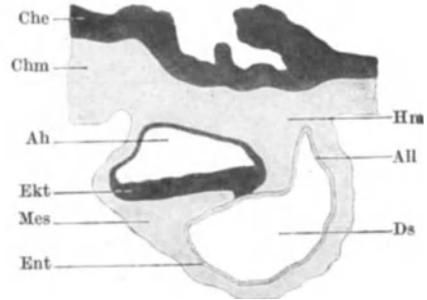


Abb. 161. Längsschnitt durch den Keim der vorigen Abbildung bei gleicher Vergrößerung. Ah Amnionhöhle; All Allantois; Che Epithel des Chorion (Trophoblast); Chm Mesoderm des Chorion; Ds Dottersack; Ekt Ektoderm (schwarz); Ent Entoderm; Hm Haftmesoderm; Mes Mesoderm (grau).

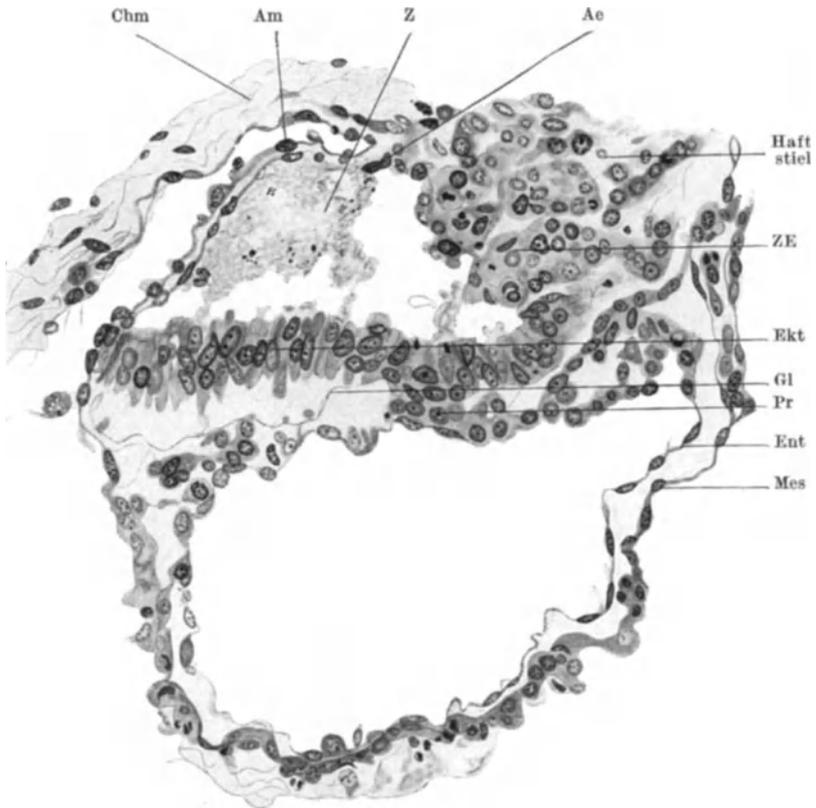


Abb. 162. Querschnitt durch die Embryonalanlage des Keimes der Abb. 160. Ae Amnionepithel; Am Amnionmesoderm; Chm Mesoderm des Chorion; Ekt Ektoderm des Embryonalschildes; Ent Entoderm; Gl Grenzlamelle; Mes Mesoderm des Dottersackes; Pr Primitivrinne; Z Zelltrümmer in der Amnionhöhle; zE zerfallende Epithelwucherungen. 310fache Vergrößerung. Nach MÖLLENDORFF.

durch Schrumpfung abgehoben haben, sowie die Ento- und Mesodermzellen der Dottersackwand. Ekto- und Entoderm berühren sich, wie auch aus Abb. 160 zu ersehen ist, an einer Stelle: hier sind der ekto- und entodermale Anteil des Embryonalknotens noch miteinander in Zusammenhang.

Da man den menschlichen Embryo samt seinen Hüllen oft auch kurz als „Ei“ bezeichnet, werden die embryonalen Hüllen auch „Eihüllen“ oder „Eihäute“ genannt. Doch sollte man mit dem Ausdrucke „Eihüllen“ nur die von der Eizelle gebildeten, primären Hüllen (s. Seite 31) bezeichnen.

Die in den Abb. 160–171 wiedergegebenen Keime sind nicht die jüngsten bekannten menschlichen Embryonen. Diese werden auf Seite 123 und 230 besprochen.

Etwas älter — vielleicht um einen Tag — war der Keim, von dem das in der Abb. 163 wiedergegebene vergrößerte Modell stammt. In dem Embryonalschilde erblickt man die Primitivrinne (Pr) und vorne den Eingang in den Chordakanal (Primitivgrube, Pg). Das Amnion (A) ist, mit Ausnahme des caudalen Amnionzipfes, dicht oberhalb seiner Abgangsstelle vom Embryonalschilde abgetrennt, ebenso der Dottersack (Ds) in einiger Entfernung vom Schilde. Erhalten ist der Haftstiel (H) und ein Teil des Chorion (Ch), dessen Zotten jedoch abgeschnitten sind. Einen Teil des Längsschnittes durch diesen Keim stellt die Abb. 164 dar. Man kann an ihr feststellen, daß das Amnion und das Chorion nur mehr am hinteren Ende der Embryonalanlage durch den Haftstiel (H) miteinander zusammenhängen und daß von der am Embryonalschilde sichtbaren Öffnung (Abb. 163, Pg) eine von einem Kanale (Chk) durchsetzte Zellmasse (Kf) ausgeht, welche den Raum zwischen dem Ekto- und Entoderm im vorderen Keimbezirke ausfüllt. Diese Zellmasse

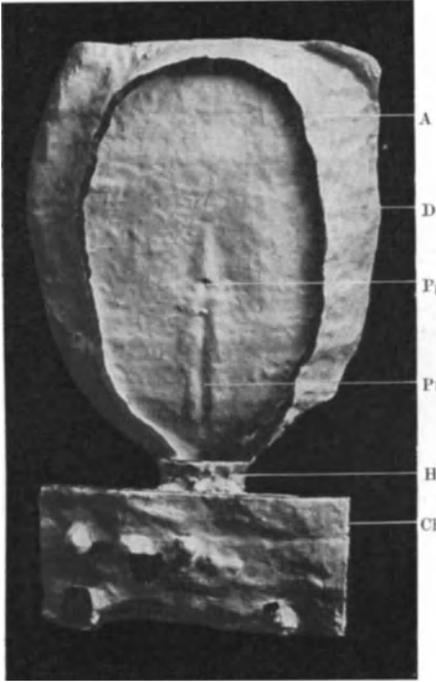


Abb. 163. Modell (Rückenansicht) des von ROSSENBECK beschriebenen menschlichen Keimes Peh<sup>1</sup> HOCHSTETTER. A Schnitttrand des Amnion; Ch Chorion; Ds Schnitttrand des Dottersackes; H Haftstiel; Pg Primitivgrube; Pr Primitivrinne. Länge des Embryonalschildes 1,4 mm, Breite 1 mm. Modelliert bei 300facher, aufgenommen bei 35facher Vergrößerung.  
Nach ROSSENBECK.

ist der Kopffortsatz, der sie durchsetzende Kanal der Kopffortsatz- oder Chordakanal. Die leicht vorspringende Stelle, von welcher der Kopffortsatz ausgeht, ist daher der Primitivknoten, die auf ihm befindliche Öffnung des Chordakanales (Pg) die Primitivgrube. Nach hinten geht vom Primitivknoten der Primitivstreifen aus (Ps). (Man vergleiche diese Abbildung mit den Abb. 74 b und 88.) Das Entoderm sendet in das Mesoderm des Haftstieles die Allantois (All) aus. Der Dottersack ist nicht mit dargestellt, so daß das Größenverhältnis zwischen ihm und dem Amnionsacke nicht feststellbar ist.

Dies ist an der Abb. 165 möglich, welche einen Schnitt durch ein dem vorigen unmittelbar folgendes Entwicklungsstadium (Alter etwa 19 Tage) darstellt. Man erkennt, daß hier der Chordakanal (Chk) bereits ventralwärts, und zwar an drei Stellen, eröffnet ist (vgl. Abb. 74 c). Hinter dem caudalen Ende des Primitivstreifens (PrE) fehlt das Mesoderm (s. S. 132), weshalb sich Ekto- und Entoderm direkt aneinander legen und so die Kloakenmembran (KM) bilden.

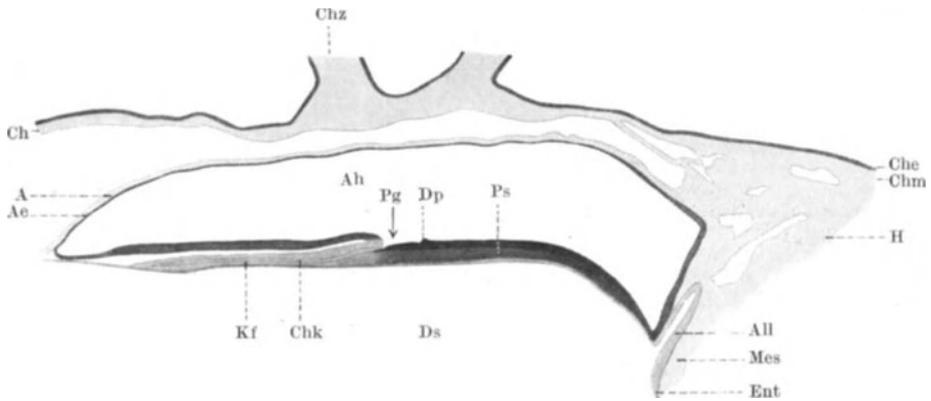


Abb. 164. Median-sagittale Profilrekonstruktion des vorigen Keimes bei 53facher Vergrößerung. Schwarz: Ektoderm des Embryonalschildes, Epithel des Amnion und Chorion; hellgrau: Kopffortsatz und Mesoderm; dunkelgrau: Entoderm. Ae Amnionepithel; Am Amnionmesoderm; Chk Chordakanal; Dp als Dotterpfropf bezeichnete Zellmasse von unbekannter Bedeutung; Kf Kopffortsatz; Pg Primitivgrube; Ps Gebiet des Primitivstreifs. Die übrigen Bezeichnungen wie bei den früheren Abbildungen.

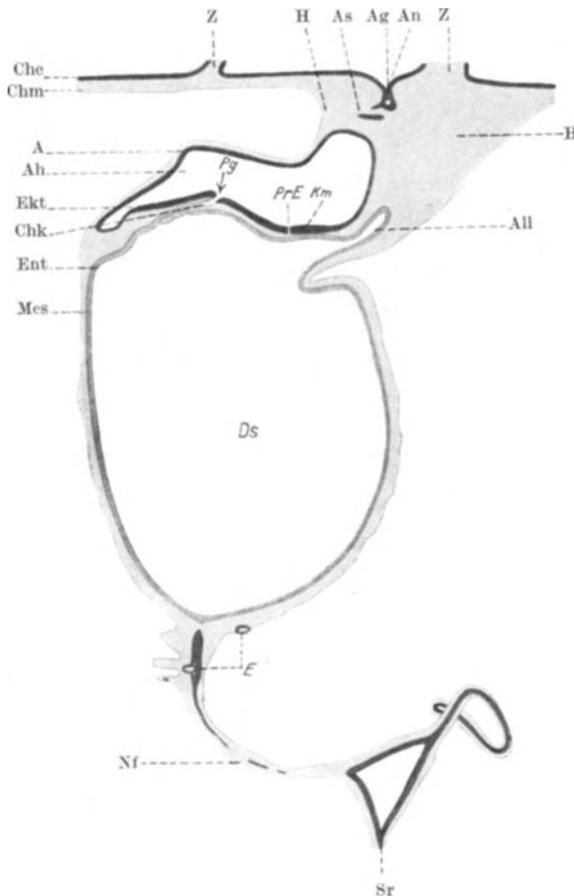


Abb. 165. Medianschnitt durch den von GROSSER beschriebenen menschlichen Keim KI<sup>13</sup>. A Amnion; Ag Amniongang; An Amnionnabel; As Amnionstrang; E Entodermcysten; KM Kloakenmembran; Nf Nabelblasenfäden; Pg Primitivgrube; PrE hinteres Ende des Primitivstreifs; Sr Schnitttrand des Nabelblasenfortsatzes; Z abgeschnittene Chorionzotten. Die übrigen Bezeichnungen wie früher. Länge des Embryonalschildes 0,8 mm, Breite 0,4–0,5 mm. 35 fache Vergrößerung.

Die im Vergleiche zum Embryonalschilde und zum Amnionsacke bedeutende Größe des Dottersackes tritt deutlich hervor.

Die Abb. 165 weist auch Gebilde auf, welche nicht regelmäßig vorkommen. So senkt sich das Chorionepithel an einer Stelle trichterförmig gegen den Haftstiel ein (An) und bildet einen sog. Amnionnabel. Im Haftstiele selbst findet sich ein mit einer Höhlung versehenes (Ag) und ein solides epitheliales Gebilde (As) vor. Derartige, das Amnion mit dem Chorion verbindende Bildungen bezeichnet man als Amniongänge, bzw. als Amnionstränge. Ob es sich hierbei um Reste eines ursprünglich vorhanden gewesenem strangförmigen Zusammenhanges zwischen dem Amnion- und dem Chorionepithel oder aber um abgesprengte Wucherungen des Amnionepithels handelt, ist ungewiß. — Vom ventralen Pole des Dottersackes geht ferner in diesem Falle ein Fortsatz (Nf), ein sog. Nabelblasenfortsatz oder Nabelblasenfaden aus, welcher teils solide Zellnester, teils kleine Epithelschläuche oder -blasen enthält (E). Der Faden entsteht wahrscheinlich aus stärkeren Bindegewebssträngen des Magma reticulare und die in ihm enthaltenen epithelialen Gebilde sind abgesprengte Teile des Entoderms des Dottersackes. — Weitere Anomalien sind die sog. Choriongänge, welche verschiedene Teile des Chorions miteinander verbinden und die amniotischen Stränge oder Bänder, welche vielleicht aus Zellbrücken entstehen, die bei der Bildung der Amnionhöhle stehen geblieben sind.

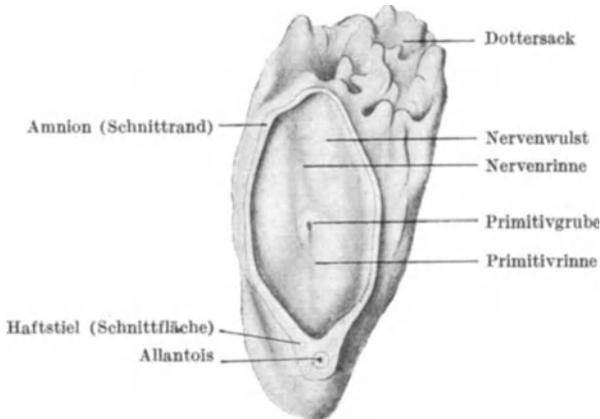


Abb. 166. Modell des von FRASSI beschriebenen Keimes. Länge des Embryonalschildes 1,17 mm, Breite 0,6 mm. 13fache Vergrößerung.

Auf dem durch Abkappung des Amnion sichtbar gemachten Embryonalschilde der Abb. 166 sind außer der Primitivrinne und Primitivgrube auch schon die Neuralwülste und die zwischen ihnen befindliche Neuralrinne sichtbar. Dieser Keim ist eben — um etwa einen Tag — älter als der vorige. In dem knapp beim Embryo abgeschnittenen Haftstiele ist die Allantois sichtbar. Der Dottersack besitzt eine höckerige Oberfläche, ein Ausdruck dafür, daß in seiner Wand Blutinseln ausgebildet worden sind.

Der in der Abb. 167 wiedergegebene Embryo ist etwa 21 Tage alt. Der Embryonalschild besitzt die für den Menschen charakteristische Schuhsohlenform. Die Neuralwülste (und mit ihnen die Neuralrinne) haben sich verlängert und sie umgreifen mit ihren hinteren Enden das Vorderende des stark verkürzten Primitivstreifs, d. h. also den Primitivknoten mit der Primitivgrube. — Mit der Verlängerung des Embryonalschildes geht auch seine Verbreiterung einher. Das Größenverhältnis zwischen der Embryonalanlage und dem Dottersacke beginnt sich zugunsten der ersteren zu ändern. Auch an diesem Dottersacke weist die Oberfläche Höcker auf. Der nach allen Richtungen sich vergrößernde Embryo beginnt sich ferner vom Dottersacke abzuheben, so daß sein Vorder- und Hinterende bereits vorragen und auch die Seitenteile vom Dottersacke durch eine Rinne — seitliche Grenzrinne — getrennt sind. Der

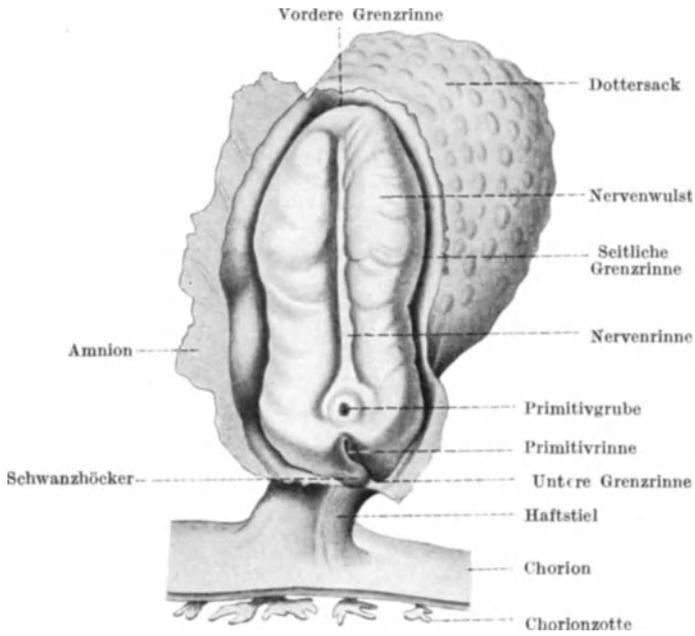


Abb. 167. Modell des von SPÉE beschriebenen Keimes Gle. Länge des Embryonschildes 1,54, Breite 0,5–0,7 mm. 30fache Vergrößerung.

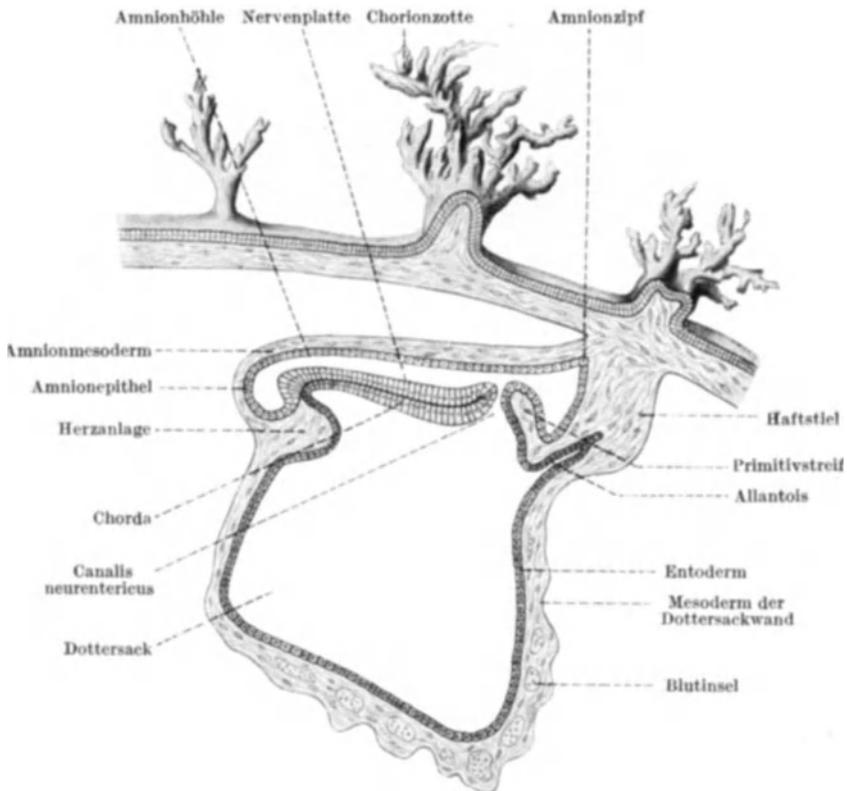


Abb. 168. Medianer Längsschnitt durch den Keim der vorigen Abbildung. 30fache Vergrößerung. Nach KOLLMANN.

Medianschnitt durch diesen Keim (Abb. 168) läßt das Größenverhältnis und die Lagebeziehungen zwischen der Embryonalanlage und dem Dottersack, das Verhalten des Amnion, der Allantois und des Haftstieles und anderes mehr erkennen. Der von der Primitivgrube ausgehende Kanal führt, wie man sieht, in den Darm. Da die Primitivgrube dem Urmunde entspricht und da sich bei den niederen Wirbeltieren das Medullarrohr über dem Urmunde schließt und

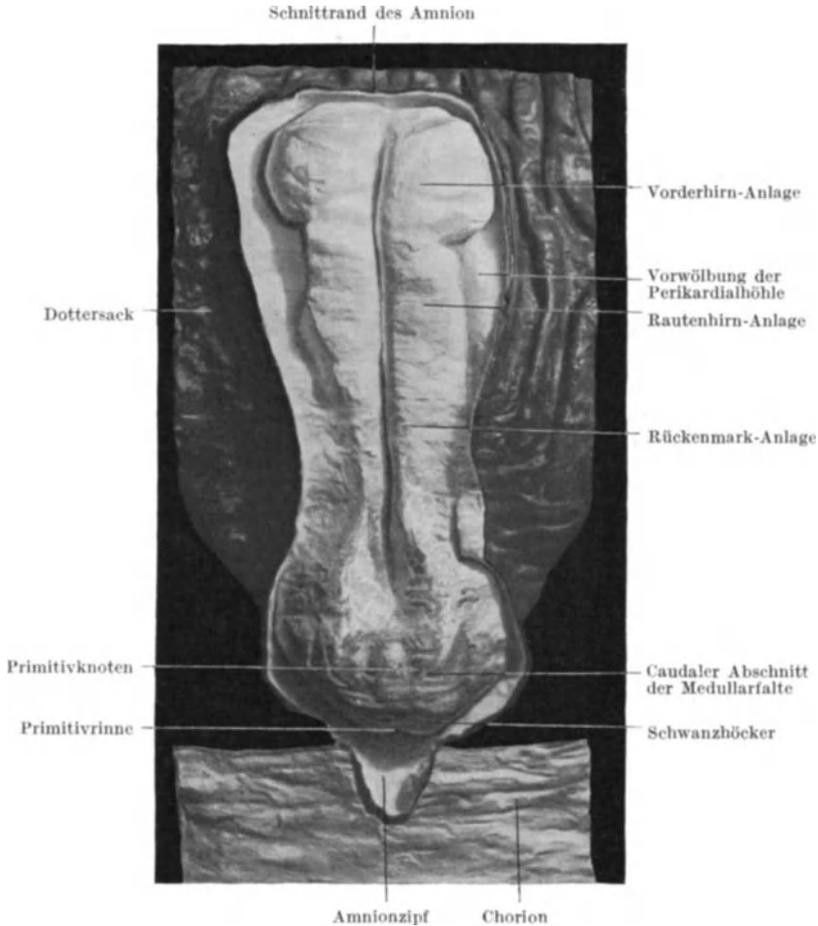


Abb. 169. Rückenansicht des Modelles eines menschlichen Embryo mit vier Urwirbelpaaren. Etwa  $\frac{1}{4}$  der Größe des bei 144 facher Vergrößerung hergestellten Modelles. Nach STERNBERG.

so der Canalis neurentericus gebildet wird, wird dieser Kanal oft auch als Canalis neurentericus bezeichnet. — An der Abbildung erkennt man ferner, daß die Höcker der Dottersackwand durch Blutinseln hervorgerufen werden.

Die für junge menschliche Embryonen kennzeichnende Schuhsohlenform weist auch die in der Abb. 169 wiedergegebene Embryonalanlage auf, welche bereits vier Urwirbelpaare besitzt. Die Urwirbel treten am Oberflächenbilde nicht hervor, wurden aber durch die mikroskopische Untersuchung nachgewiesen. Vorder- und Hinterende, d. h. der Kopf und die Rumpfschwanzknospe der Embryonalanlage sind vom Dottersack durch die vordere und hintere

Grenzrinne abgehoben; auch die seitliche Grenzrinne ist bereits gut ausgebildet. An der Embryonalanlage treten vor allem die Neuralrinne und die sie begrenzenden mächtigen Neuralwülste hervor. Sie sind im vorderen Abschnitte stark verbreitert und bilden hier die Anlage des Gehirnes, dessen vorderster Abschnitt die ganze Breite der Embryonalanlage einnimmt und vom Dottersack abgehoben ist. Hinter der Hirnanlage verschmälern sich die Neuralwülste zur Rückenmarksanlage, neben welcher die Urwirbel liegen. Die schmalste Stelle der Embryonalanlage entspricht dem vierten Urwirbel. Hinter dieser Stelle flacht sich die Neuralrinne ab und die Neuralwülste weichen, sich gleichfalls abflachend, auseinander, um den zwischen ihnen gelegenen Primitivknoten zu umfassen.

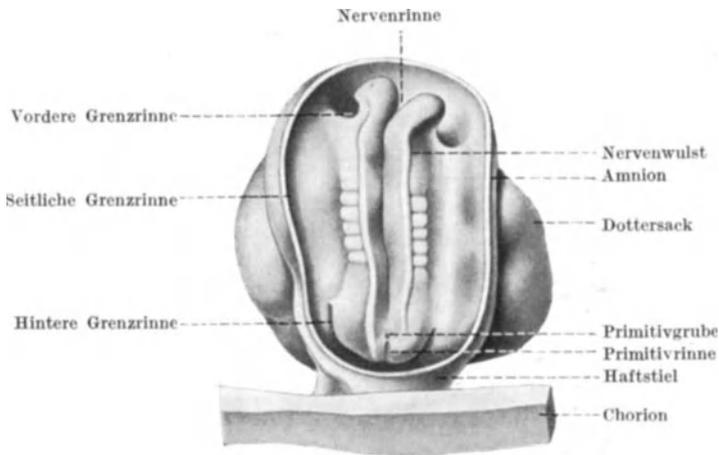


Abb. 170. Modell eines menschlichen Embryo mit 6 Urwirbelpaaren (Embryo Klb von KROMER-PFANNENSTIEL). Länge des Embryo 1,8 mm, mittlere Breite 0,9 mm. 15fache Vergrößerung.

Von diesem Knoten geht die Primitivrinne aus, welche sich über die ganze Dorsalfläche der Rumpfschwanzknospe und über deren Rand bis auf die Ventralfläche fortsetzt und die Knospe infolgedessen in zwei Hälften, in die beiden „Schwanzhöcker“, teilt. Unter der Rumpfschwanzknospe wird der Haftstiel sichtbar, welcher den Embryo mit dem Chorion verbindet.

Bei einem 1,8 mm langen Embryo mit 6 Urwirbelpaaren (Abb. 170) ist die Abhebung des Kopfes und der Rumpfschwanzknospe noch weiter gediehen, die Grenzrinnen treten daher sehr deutlich hervor; die stark vorspringenden Neuralwülste sind steiler gestellt, daher die Neuralrinne tiefer; zwischen den Hinterenden der Neuralwülste liegt der mit einer Primitivgrube versehene Primitivknoten; die Primitivrinne teilt wieder die Rumpfschwanzknospe in zwei Höcker.

Bei dem 2,11 mm langen Embryo mit 8 Urwirbelpaaren (Abb. 171 a) haben sich die Neuralwülste in der Mitte des embryonalen Körpers miteinander vereinigt, wodurch in dieser Körpergegend das unter dem Ektoderm liegende Medullarrohr gebildet wurde. Die Zugangsstellen in die Lichtung (Canalis centralis) dieses Medullarrohres, also die Übergangsstellen des offenen in den geschlossenen Teil der Neuralanlage werden als vorderer und hinterer Neuroporus, Neuroporus anterior und posterior (vgl. Abb. 231) bezeichnet. Am embryonalen Körper kann man einen Kopf-, Rumpf- und Schwanzabschnitt deutlich unterscheiden. Noch immer ist ein, wenn auch sehr kurzer Primitivstreif, sowie ein Primitivknoten mit einer Primitivgrube vorhanden. Die Grenzrinnen

schneiden tief ein. Die Abhebung des embryonalen Körpers von dem bereits kleiner werdenden Dottersacke ist noch deutlicher als bei der Rückenansicht auf der Ventralseite des Embryo (Abb. 171 b) zu erkennen: nur mehr der mittlere Abschnitt des Embryo liegt dem Dottersacke direkt auf, vorne liegen der Kopf (Hirnanlage) und der Herzwulst, hinten die Rumpfschwanzknospe frei über dem Dottersacke. Die Zugangsstellen zu dem im Kopfabschnitte befindlichen Vorderdarne und zu dem Hinterdarne, d. h. die Übergangsstellen zwischen dem noch flachen und dem bereits zum Rohre geschlossenen Teile des Entoderms werden als vordere und hintere Darmporfte bezeichnet. Vom Hinterende des Rumpfes geht der Haftstiel ab, dessen Breite nunmehr etwa jener des Embryo gleichkommt.

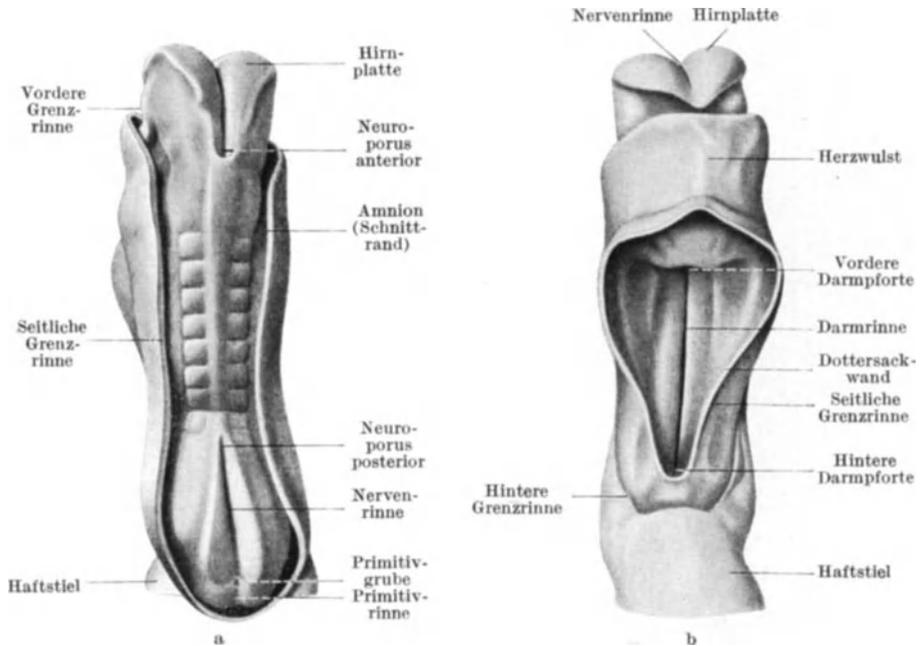


Abb. 171. Von ETERNOD beschriebener 2,11 mm langer Embryo mit 8 Urvirbelpaaren. a Rücken-, b Ventralansicht. Nach dem Modell von F. ZIEGLER.

Das Größenverhältnis zwischen Dottersack und Embryo ändert sich erst bei einer Embryonallänge von etwa 3 mm zugunsten des Dottersackes.

Bei dem fast gleich langen — 2,3 mm — Embryo der Abb. 172 ist der Dottersack mit modelliert worden. Man sieht, daß sich hier Kopf- und Schwanzende bereits stärker vom Dottersacke abgesetzt haben. Der Dottersack ist ferner nicht mehr kugelig, stellt vielmehr einen abgeflachten, eingebuchteten, schlaffen Sack dar. Hinter ihm geht der kurze, breite Haftstiel vom Schwanz des Embryo zum Chorion ab. Da das Schwanzende frei in die Amnionhöhle vorragt, geht der Haftstiel nicht mehr vom Schwanzende des Embryo, sondern von der Ventralfläche des Schwanzes ab. Durch das Vorwachsen des Schwanzendes ist also der Haftstiel ventralwärts verschoben worden. Er wird daher nunmehr als Bauchstiel bezeichnet. Die Medullaranlage ist im Bereiche des Kopfes und Schwanzes noch offen, in der Mitte des Körpers bereits zum Rohre geschlossen, das als Rückenmarkswulst leicht vorspringt. Dadurch, daß der Kopf infolge der bereits stark entwickelten Hirnanlage und der ventral von

ihm gelegenen Herzanlage etwas vorragt, entsteht hinter ihm eine seichte Rückenbeuge. (Die an dieser Stelle bei manchen Embryonen vorhandene stärkere Vertiefung, die sog. „Rückenknickung“, wird künstlich durch

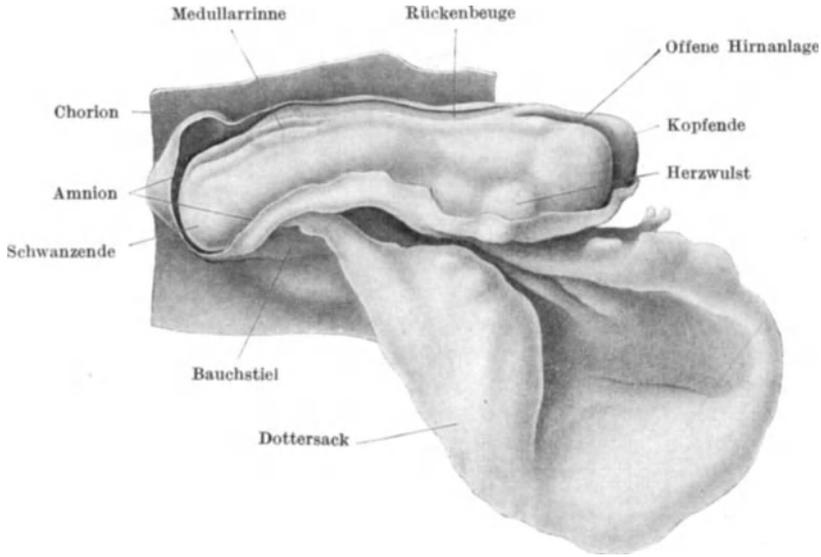


Abb. 172. Von Verr-Esch beschriebener 2,3 mm langer Embryo mit 8 Urvirbelpaaren. Modell in 100facher Vergrößerung, hier auf  $\frac{1}{4}$  verkleinert.

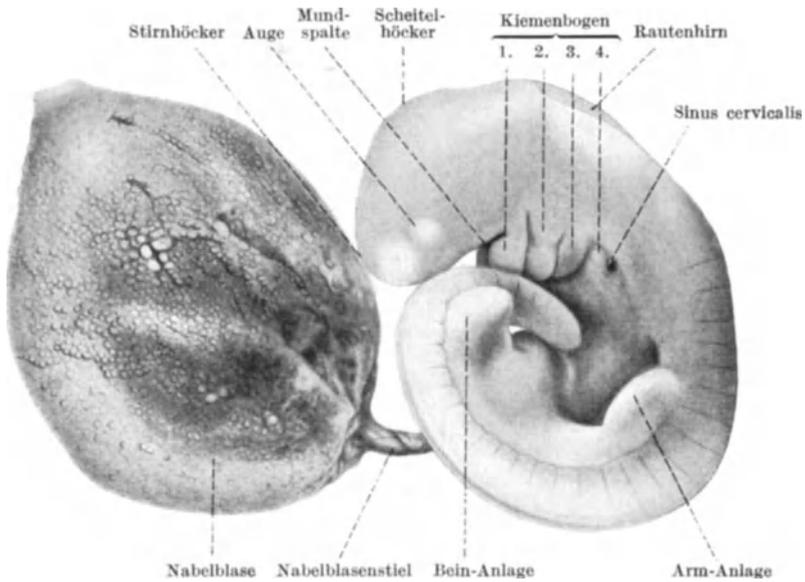


Abb. 173. Linke Seite eines 4 mm langen Embryo mit der Nabelblase.

Verzerrungen bewirkt, vgl. Abb. 231.) An der Hirnanlage bemerkt man eine Asymmetrie, da die linke Hirnhälfte etwas über die rechte vorragt. Ähnliche Asymmetrien sind auch bei anderen Embryonen beobachtet worden.

Obzwar der in der Abb. 173 dargestellte Embryo 4 mm lang, also älter als der vorige ist, besitzt er einen größeren und prall gefüllten Dottersack, dessen Oberfläche höckerig — durch die Blutinseln — bzw. (Abb. 174, rechte Seite) streifig — durch die Dottersackgefäße — erscheint. Der Embryo ist aber vom Dottersacke ganz abgehoben und bereits durch einen langen, schmalen

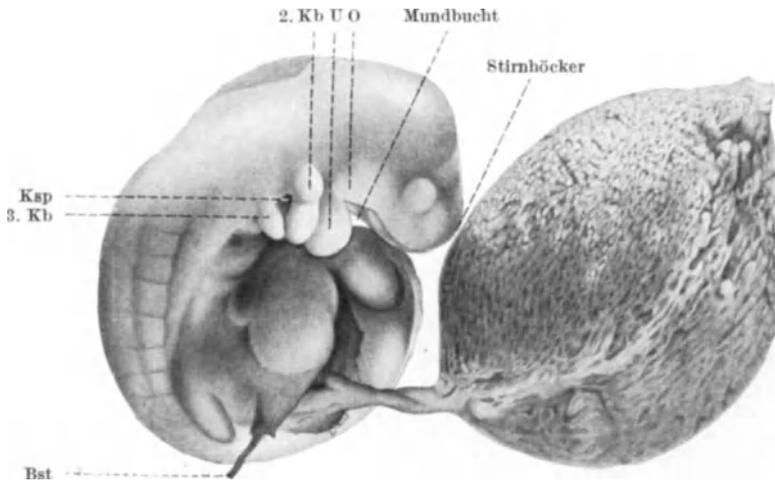


Abb. 174. Rechte Seite des Embryo der vorigen Abbildung. Bst Rest des (entfernten) Bauchstieles; 2., 3. Kb 2., 3. Kiemenbogen; Ksp Kiemenspalte; O Oberkieferfortsatz, U Unterkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens.

Stiel mit der Nabelblase verbunden. Der Hautnabel jedoch ist noch weit (Abb. 174). Die Neuralanlage ist bereits überall zum Rohre geschlossen. Der Körper des Embryo ist stark gekrümmt und läßt einen Kopf-, Rumpf- und einen relativ langen Schwanzabschnitt erkennen. Am Kopfe treten der Stirn- und Scheitelhöcker, das Rhombencephalon, das Auge, die Mundbucht, vier Kiemenbogen und die zwischen ihnen befindlichen drei Kiemenfurchen hervor, am Rumpfe die stummelförmigen Gliedmaßenanlagen und die Urwirbel. Die rechte Seite dieses Embryo (Abb. 174) weist eine Anomalie auf, darin bestehend, daß die zweite Kiemenfurchen durchbrochen ist (Ksp), so daß dieser Embryo eine Kiemenspalte besitzt. Die Zahl der Urwirbel der Embryonen dieses Entwicklungsstadiums beträgt mindestens dreißig.



Abb. 175. 4,02 mm langer Embryo. (Embryo FISCHER, nach einem Lichtbilde von HOCHSTETTER.)

Der 4,02 mm lange Embryo der Abb. 175 läßt die gleichen Gebilde und eine besonders starke Gesamtkrümmung des Körpers erkennen. Im Gegensatz zu der erwähnten „Rückenknickung“ ist diese Gesamtkrümmung des Körpers bei Embryonen dieses Alters nicht als Kunstprodukt zu bezeichnen.

Embryonen dieses Entwicklungsstadiums gehören dem Anfange der 4. Woche an. Sie besitzen bereits die Grundform menschlicher Embryonen und sind durch einen „Nabelstrang“ mit dem Chorion verbunden.

## Die Wanderung des Eies durch den Eileiter und seine Anheftung in der Schleimhaut der Gebärmutter.

Die zuletzt beschriebenen Embryonen sind bereits mittels ihrer Hüllen fest mit dem Gewebe der Gebärmutterwand verbunden. Der Zeitraum zwischen der im Anfangsteile des Eileiters erfolgenden Befruchtung des Eies und der Festsetzung des Eies in der Gebärmutter umfaßt drei Phasen: Die Wanderung des Eies durch den Eileiter: Tubenwanderung; den Aufenthalt in der Lichtung der Gebärmutter; die Verbindung des Eies mit der Schleimhaut der Gebärmutter, die sog. Implantation.

Unter „Ei“ wird hierbei der Embryo mit seinen unterdessen ausgebildeten Hüllen verstanden. Die Verbindung mit dem Uterus erfolgt vermittelt der äußeren Fruchthülle.

Die Dauer dieses Zeitraumes läßt sich beim Menschen nicht genau angeben. Bei den meisten der daraufhin untersuchten Säugetiere dauert die Tubenwanderung etwa drei, beim Hunde (und wahrscheinlich auch beim Fuchse) aber 8—10 Tage. Ungefähr ebenso lange wie die Tubenwanderung dauert der Aufenthalt in der Lichtung des Uterus. Beim Menschen dürfte die Tubenwanderung im Mittel etwa 3 Tage erfordern. Doch bestehen hierin sicher nicht unerhebliche individuelle Schwankungen.

Die treibende Kraft für die Fortbewegung des Eies wird im Anfangsteile des Eileiters durch den Flimmerstrom beigestellt. Für die weitere Fortbewegung des Eies ist aber dieser Flimmerstrom, selbst wenn er stets vorhanden wäre, zu schwach. Das Ei ist so groß, daß es sich nicht in einer Schleimhautfalte, sondern nur in der Lichtung der Pars isthmica tubae fortbewegen kann. Diese Lichtung wird aber von dem relativ großen Ei ganz ausgefüllt. Es bedarf daher einer stärkeren Kraft als es der Flimmerstrom ist, um das Ei vorwärts zu treiben. Diese Kraft bilden die Kontraktionen der Muskeln der Eileiterwand. Sie werden ausgelöst teils durch den direkt durch das Ei auf die Schleimhaut ausgeübten Reiz, teils indirekt, auf chemischem Wege, durch Reizstoffe, welche aus dem Ei und wohl auch aus dem Corpus luteum in die Blutbahn gelangen und dann die Nerven- und Muskelzellen des Eileiters zur Kontraktion veranlassen. Die auf diese Weise bewirkte Tubenperistaltik befördert das Ei langsam in den Uterus. Ob dies allmählich oder ruckweise erfolgt, ist unbekannt.

Im Uterus dagegen kann schon wegen der daselbst bestehenden Größen- und Massenverhältnisse eine derartige Wirkung der Muskulatur nicht in Frage kommen. Die Fortbewegung des Eies bis zu seiner Implantationsstelle erfolgt durch den hier kräftigen Flimmerstrom.

Mit Rücksicht auf die geringe Weite des Tubenlumens muß das Ei bereits die Tube durchwandert haben, bevor sich sein Volumen zu vergrößern beginnt. Während der Tubenwanderung kann sich daher das Ei zwar furchen und kann die Furchung auch beenden, die nach der Furchung einsetzende Vergrößerung des Eies muß aber bereits im Uterus erfolgen, da das Ei sonst in der Tube festgehalten und eine Eileiterschwangerschaft entstehen würde.

Die Implantation erfolgt bei den verschiedenen Säugetieren verschieden, jedoch im wesentlichen nach drei Typen: Als zentrale Implantation im Hauptlumen des Uterus (Raubtiere, Kaninchen, niedere Affen); als exzentrische Implantation in einer Furche oder in einer Ausfaltung der Uterushöhle (Igel, Maus); als interstitielle Implantation innerhalb der Schleimhaut selbst, in welche das Ei nach Zerstörung des Uterusepithels eindringt. Diese letzt-erwähnte Art der Implantation ist bei Nagetieren (Meerschweinchen und Taschenratte), sowie beim Menschen nachgewiesen worden. Man kann sie im

besonderen als Nidation, Einnistung, Einbettung oder Einpflanzung bezeichnen.

Wenn die Anheftung des Eies an der Uterusschleimhaut nicht sofort nach dem Eintritte in die Gebärmutter erfolgt, so liegt dies daran, daß das Ei vorher gewisse Eigenschaften erlangen muß, um diese Anheftung bewirken zu können. Diese sog. Implantationsreife erlangt das Ei wahrscheinlich schon in jenem Entwicklungsstadium, in welchem die Sonderung in den Tropho- und Embryoblast erfolgt (Abb. 96 a), also in einem beim Menschen noch nicht beobachteten sehr frühen Entwicklungsstadium. Die Aufgabe der Festsetzung des Eies im Uterus fällt hierbei dem Trophoblast zu. Er besitzt daher die Eigenschaft, in bestimmter, später noch näher zu erörternder Weise auf die Zellen der Uteruswand einzuwirken. Er stellt aber auch das frühzeitig ausgebildete Ernährungsorgan des Embryo dar. Als solches kann er nur unter Vermittlung von Blutgefäßen, also erst dann funktionieren, wenn sich unter ihm Bindegewebe (Abb. 96 c) und in diesem Blutgefäße entwickelt haben, wenn sich also das Chorion gebildet hat, dessen Epithel er darstellt. Die Funktion des Chorion muß naturgemäß um so wirksamer sein, je größer seine resorbierende Oberfläche und je inniger seine Verbindung mit der Uterusschleimhaut ist. In Anpassung hieran erfolgt denn auch die weitere Ausgestaltung des Chorion.

## Die Placentation.

### a) Formen der Placentation.

Die Herstellung der Verbindung des Chorion mit der Schleimhaut der Gebärmutter wird als Placentation bezeichnet.

Da diese Verbindung bei den verschiedenen Säugetierarten sowohl hinsichtlich ihrer Ausbildungsart, wie auch betreffs der Zeit ihrer Entwicklung große Verschiedenheiten aufweist, gibt es auch sehr verschiedene Arten der Placentation. Den höchsten Grad ihrer Ausbildung besitzt diese Verbindung beim Menschen und bei ihm erfolgt auch ihre Ausbildung am frühesten. Das Nährmaterial, welches die menschliche Eizelle enthält, ist eben beim Menschen geringer als bei anderen Säugetieren, weshalb sich bei ihm die Verbindung zwischen dem embryonalen und mütterlichen Gewebe sehr bald und sehr innig ausbilden muß.

Der hohe Ausbildungsgrad dieser Verbindung wird nun nicht sofort, sondern erst allmählich erreicht, wobei verschiedene Entwicklungsphasen durchlaufen werden. Stellt man nun, indem man von den im zoologischen System niederen zu den höherstehenden Säugetieren aufsteigt, die bleibenden Formen der Placentation bei den einzelnen Säugetierordnungen fest, so zeigt es sich, daß sie im wesentlichen den Entwicklungsstufen der menschlichen Placentation entsprechen.

Trotz der früher erwähnten großen Verschiedenheiten der Placentation bei den verschiedenen Säugerarten besteht demnach in den Grundzügen ein Parallelismus zwischen der ontogenetischen Ausbildung der Placentation beim Menschen und den Formen der Placentation bei den übrigen Säugetieren. Im Sinne der Abstammungslehre wird dieser Parallelismus auch so gedeutet, daß man in ihm eine Wiederholung der stammesgeschichtlichen Entwicklung der Placentation erblickt.

Da sich die komplizierten Vorgänge bei der Placentation des Menschen leichter verstehen lassen, wenn man zuerst die einfacheren Formen und ihre allmähliche Ausbildung zu höheren Formen bei den Säugetieren kennt, sollen diese vorerst kurz geschildert werden.

Die Resorption der Stoffe aus dem mütterlichen Gewebe und Blute erfolgt durch das Chorionepithel. Sie muß um so besser erfolgen, je größer die resorbierende Fläche und je inniger deren Verbindung mit dem mütterlichen Gewebe ist. Die Vergrößerung der Oberfläche des Chorion wird durch die Ausbildung von Ausfaltungen, von Zotten, Villi choriales bewirkt. Sie enthalten Blutgefäße, welche die zum Austausch gelangenden Stoffe und Gase vom Embryo zum Chorionepithel und vom Chorionepithel zum Embryo führen. Bei den eierlegenden Säugetieren, den Monotremen, ist nun eine Placentation naturgemäß nicht notwendig. Das Chorion besitzt daher keine Zotten, seine Oberfläche ist glatt, es ist ein Chorion avillosum oder laeve und entspricht so der gleichfalls glatten serösen Hülle der Sauropsiden. Bei den übrigen, viviparen Säugetieren dagegen bilden sich am Chorion Zotten aus. Das Chorion wird daher zur Zottenhaut, zum Chorion villosum s. frondosum (Abb. 191). Diese Zotten sind zuerst klein, bilden sich aber dafür gleichmäßig („diffus“) an der ganzen Oberfläche des Chorion aus; werden sie größer, so treten sie zu Zottenbüscheln, Kotyledonen (*ἡ κοτυληδών* die Saugwarze, der Napf, die Schale), vereinigt (vgl. Abb. 176) nur noch stellenweise („multipel“) am Chorion auf, und zwar zunächst über dem ganzen Chorion verstreut (vgl. Abb. 177) oder nur in bestimmten Zonen in Form eines das Chorion umgreifenden Gürtels („Zone“, vgl. Abb. 178) oder im Bereiche einer Scheibe („Diskus“). Je mehr das Ausbreitungsgebiet der Zotten in dieser Weise eingengt wird, desto dichter stehen die Zotten beisammen, desto größer und verzweigter werden sie, wodurch die resorbierende Oberfläche sich immer mehr vergrößert.

Diesen verschiedenen Ausbildungsgraden des Chorion entsprechen Verschiedenheiten der Uterusschleimhaut. Bei den im zoologischen System tiefstehenden viviparen Säugetieren wird die Uterusschleimhaut nur wenig verändert, bei den höherstehenden dagegen treten starke Veränderungen auf und es bilden sich dann unter Mitwirkung des Chorion besondere Organe im Uterus zur Herstellung einer möglichst innigen Verbindung des mütterlichen mit dem fetalen Blutkreislaufe aus. Von der Bezeichnung dieser Organe als Frucht- oder Mutterkuchen, Placenta (*ὁ πλακοῦς* der Kuchen) rührt der Name „Placentation“ her. Da die oviparen Säugetiere (Monotremen) eine solche Placenta natürlich nicht ausbilden, stellt man sie als *Mammalia aplacentalia* (oder kurz: *Aplacentalia*) den *Mammalia placentalia* (*Placentalia*) gegenüber.

Da sich diese Placenta aus einem Allantochorion (s. S. 203) entwickelt, so spricht man auch von einer Allantoisplacenta und von allantoider Placentation, zum Unterschiede von der im Bereiche des Omphalochorion (S. 203) sich ausbildenden Dottersackplacenta (omphaloide Placentation). Die letztere ist zumeist rudimentär und hat jedenfalls nur eine vorübergehende Bedeutung. — Die Verbindung der Dottersackgefäße kann auch direkt mit der Uterusschleimhaut erfolgen. Eine derartige Dottersackplacenta kommt auch bei einigen Anamniern vor und ist beim Glatthai bereits von Aristoteles gefunden worden.

Bei den einfachsten Formen der Placentation liegen die Chorionzotten der Uterusschleimhaut nur an, ohne mit ihr zu verwachsen: *Placenta apposita*, *Halbplacenta*, *Semiplacenta*. Bei ihr bilden sich die auch im nicht trächtigen Uterus bereits vorhandenen rundlichen Carunkel (vgl. Abb. 176) zu napfförmigen, von vielen blindsackförmigen Vertiefungen durchsetzten Organen (Gebärmutterknöpfe) aus. In diesen Vertiefungen münden die Drüsen und in ihnen stecken ferner die Zotten der Kotyledonen wie die Finger in einem Handschuh (Abb. 176). Ein Zottenbüschel (*Kotyledo*) samt der zugehörigen Carunkel bildet ein *Placentom* (bzw. *Semiplacentom*). Wenn bei der Geburt das Chorion samt dem Fetus nach außen befördert wird, können sich

die Chorionzotten bei dieser Placentaart leicht vom Uterus ablösen, es kommt zu keiner Blutung und zu keiner Abstoßung von Uterusgewebe.

Bei den höheren Formen dagegen verwachsen die Chorionzotten mit dem Uterusgewebe, so daß eine Vollplacenta, Placenta vera oder conjugata entsteht. Die Folge ist, daß die Bluträume in der Uterusschleimhaut bei der Geburt durch die Ablösung des Chorion vom Uterus eröffnet werden; daß ferner an dem sich ablösenden Chorion Uterusgewebe haften bleibt und daher

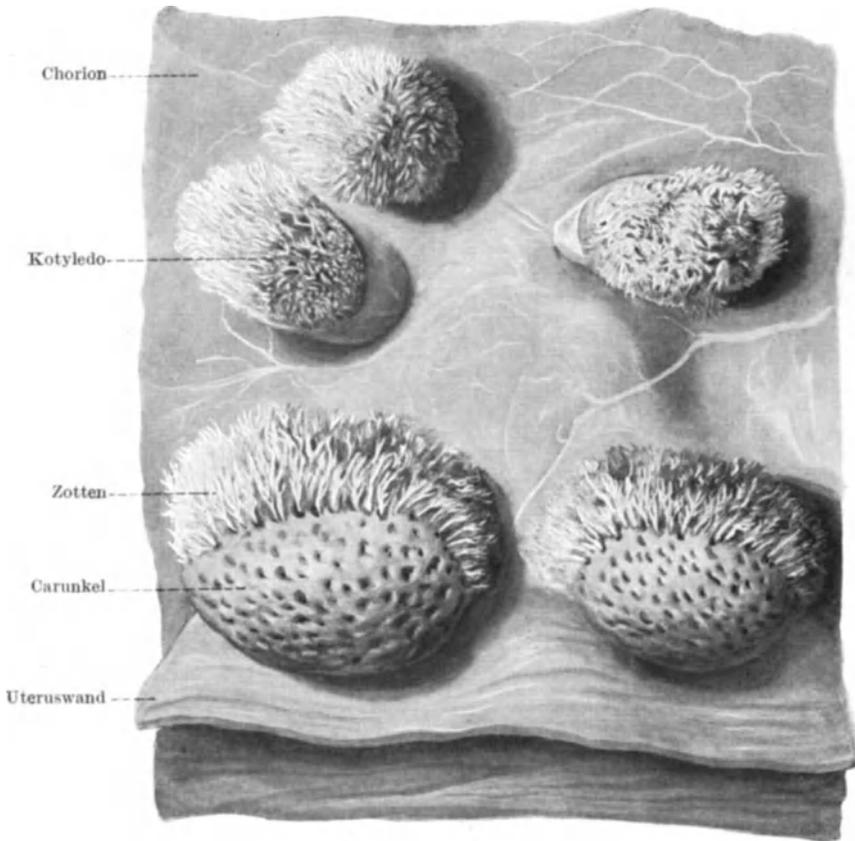


Abb. 176. Semiplacenta multiplex vom Rind. Auf dem Chorion die Kotyledonen; die Zotten zweier Kotyledonen sind zum Teile aus den auf der Uteruswand sitzenden Carunkeln herausgehoben.

mit ihm nach außen befördert wird. Dieses dem Untergange bestimmte Gewebe des Uterus bezeichnet man als hinfällige Haut, Membrana decidua oder Decidua, wendet jedoch die Bezeichnung „Decidua“ nicht bloß auf diesen zur Abstoßung gelangenden Teil der Uterusschleimhaut, sondern auch auf die ganze Schleimhaut des Uterus während der Schwangerschaft (und Menstruation) an. — Je nachdem, ob die Mammalia placentalia eine Membrana decidua bilden oder nicht, unterscheidet man sie in Mammalia deciduata und nondeciduata (adeciduata).

Diese Decidua bildet auch eine Hülle (Decidua capsularis) um die vom Embryo aus entstandene äußere Fruchthülle. Bei den Deciduaten gibt es daher drei Arten von Hüllen: Vom Ei, vom Embryo und vom Uterus gebildete Hüllen.

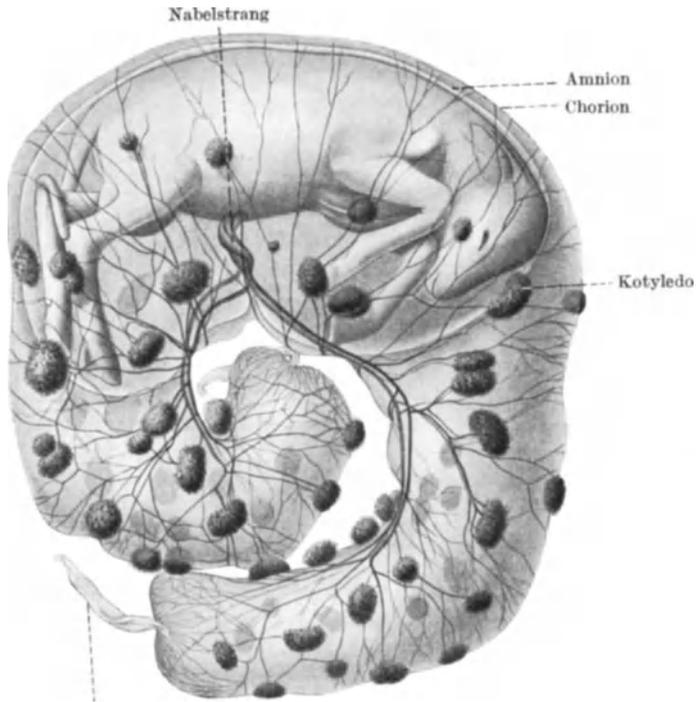


Abb. 177. Fruchtblase mit Frucht vom Schafe. Der vom Kopfe bis zum Steiße 36 cm messende Fetus umhüllt vom Amnion und Chorion; auf diesem die Kotyledonen, zu welchen die Blutgefäße des Nabelstranges ziehen.  $\frac{1}{5}$  natürliche Größe. Nach O. SCHULTZE.

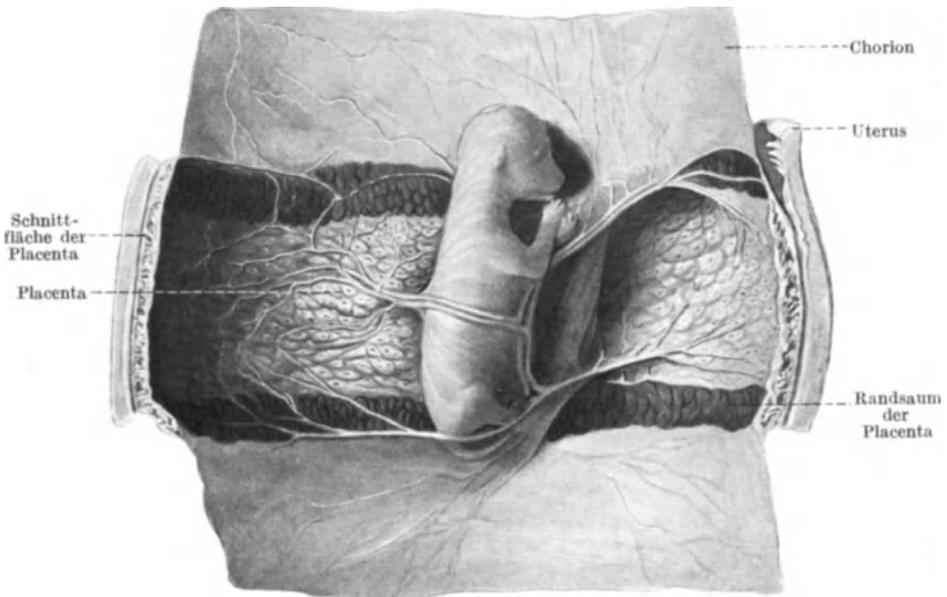


Abb. 178. Placenta zonaria. Hund. Das Chorion ist aufgeschnitten und zurückgelegt. Der Fetus ist von dem durchsichtigen Amnion umhüllt.

Halb- und Vollplacenta unterscheiden sich auch durch die Ausbildungsart der Chorionzotten. Nur bei der Halbplacenta sind die Zotten gleichmäßig — *Semiplacenta diffusa* — oder zu Büscheln gruppiert — *Semiplacenta multiplex* (Abb. 177) — auf der ganzen Oberfläche des Chorion verteilt. Bei der Vollplacenta dagegen finden sie sich an der Chorionoberfläche teils in Form eines Gürtels (Abb. 178) — *Placenta zonaria* — teils in Form einer Scheibe *Placenta discoidalis* — vor.

Eine *Semiplacenta zonaria* findet sich nur bei der Seekuh (*Halicore Dugong*) vor.

Der Mensch besitzt eine *Placenta discoidalis*, die sich aber nicht sofort als solche ausbildet, sondern entsprechend dem früher (S. 216) Gesagten, bei ihrer Entwicklung Stadien durchläuft, welche einer *Semiplacenta* entsprechen.

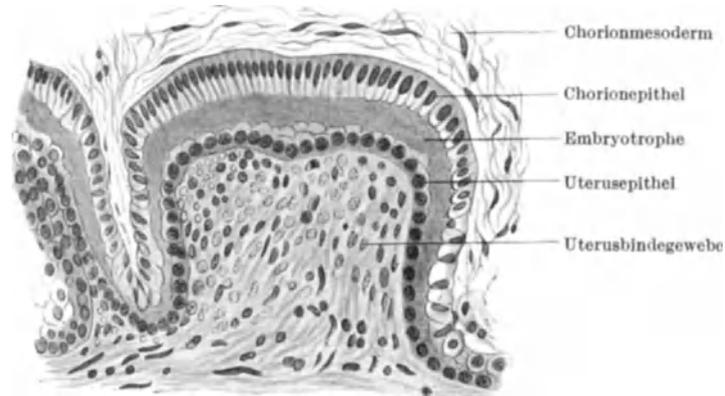


Abb. 179. Schnitt durch eine *Placenta epithelio-chorialis*. Schwein. 276fache Vergrößerung. Nach GROSSER.

Diese verschiedenen Ausbildungsgrade der Beziehung zwischen Chorion und Uterus kommen auch histologisch deutlich zum Ausdruck. Stets bleibt das Chorionepithel gewahrt, da es ja für die Funktion der Placenta unerlässlich ist. Verschieden ist jedoch das Verhalten der einzelnen Gewebsschichten der Uterusschleimhaut. Im einfachsten Falle liegt das Chorionepithel dem unverkehrten Epithel der Uterusschleimhaut an: *Placenta epithelio-chorialis* (Abb. 179). Das Chorionepithel besitzt aber bei den höheren Formen die Fähigkeit, das Uterusgewebe (wahrscheinlich durch Fermentwirkung) zu zerstören und indem es bei seinem Wachstum nacheinander das Epithel, das Bindegewebe und die Blutgefäßwände zerstört, dringt es immer tiefer in die Uterusschleimhaut und schließlich bis zum mütterlichen Blute vor. Den einzelnen Phasen dieses Vordringens entsprechend, unterscheidet man eine *Placenta syndesmo-chorialis* — wenn die Chorionzotten das Uterusepithel zerstören und bis zum Bindegewebe der Uterusschleimhaut vordringen; eine *Placenta endothelio-chorialis* — wenn die Zotten nach Zerstörung des Epithels und des Bindegewebes bis zum Endothel der Blutgefäße vorstoßen; und endlich eine *Placenta haemochorialis*, wenn die Zotten auch die Endothelwand der Blutgefäße durchbrechen und so bis zum mütterlichen Blute gelangen. Eine derartige Placenta besitzt der Mensch, demnach eine *Placenta discoidalis haemochorialis*. Bei der ontogenetischen Entwicklung der *Placenta haemochorialis* entstehen die vorher genannten histologischen Placentarten nacheinander.

Bei der Placenta syndesmo-chorialis bleibt jedoch das Uterusepithel in der Tiefe der Schleimhautfalten erhalten.

Je nachdem ob die mütterlichen Bluträume bei einer Placenta haemochorialis enge, verzweigte Kanäle oder einen einzigen großen Raum darstellen, welchem das Chorion wie der Deckel einem Topfe aufliegt, unterscheidet man eine Labyrinth- und eine Topfplacenta, Placenta labyrinthica und olliformis. Der Mensch besitzt eine Placenta haemochorialis olliformis.

Eine Übersicht über das Vorkommen dieser verschiedenen Formen der Placenta gibt die beistehende Tabelle.

Art der Placenta	Ausbildungsart der Chorionzotten	Beziehung zwischen Chorionepithel und Uterusgewebe	Vorkommen einer Membrana decidua	Verbreitung
Semiplacenta	Semiplacenta diffusa	Placenta epithelio-chorialis	Adeciduata	Waltiere, Tapir, Nashorn, Pferde, Zwerghirsche, Kamel, Schwein, Flußpferd, Halbaffen.
	Semiplacenta multiplex	Placenta syndesmo-chorialis	Übergangsformen zwischen Adeciduaten und Deciduaten	Wiederkäuer.
Placenta vera	Placenta zonaria	Placenta endothelio-chorialis	Deciduata	Raubtiere.
	Placenta discoidalis	Placenta haemochorialis	Deciduata	Nager, Insektenfresser, Fledermäuse, Primaten, Mensch.

**b) Physiologie der Placentation.**

Die physiologische Bedeutung der Placentation besteht in dem gegenseitigen Austausch von Stoffen und Gasen zwischen dem fetalen und mütterlichen Körper. Hierbei kommt dem Chorionepithel die wichtigste Rolle zu. Die zum Austausche gelangenden Stoffe passieren dieses Epithel nicht einfach durch Diffusion und Osmose, das Chorionepithel trifft vielmehr, wie das Darmepithel unter den Nahrungsmitteln, eine Auswahl unter ihnen und läßt sie erst dann — durch Vermittlung der unter ihm gelegenen Blutgefäße der Chorionzotten — in den fetalen Körper gelangen, wenn es sie durch Abbau und Synthese in bestimmter Weise verarbeitet hat. Diese Tätigkeit ist notwendig, da sonst die Eiweißstoffe des mütterlichen Körpers unverändert in den Embryo gelangen würden, kein Organismus aber eine derartige Aufnahme von nicht spezifischem Eiweiß verträgt.

Bei den verschiedenen Arten der Placenta ist diese Tätigkeit des Chorionepithels eine verschieden starke, was darin seinen Ausdruck findet, daß dieses Epithel verschiedene Grade der Ausbildung aufweist. Wenn nämlich, wie bei der Placenta epithelio-chorialis, die Uterusschleimhaut unversehrt erhalten ist, dann müssen die zum Austausche gelangenden Stoffe durch diese Schleimhaut hindurchgehen, bevor sie aus dem mütterlichen Blute an das Chorionepithel gelangen. Sie passieren also die Wand der Blutgefäße, dann das Bindegewebe und schließlich das Epithel der Uterusschleimhaut, gelangen also bereits in Auswahl und wahrscheinlich auch bis zu einem gewissen Grade verarbeitet

an das Chorionepithel heran. Dieses erhält demnach ein zur Resorption bereits vorgebildetes Material, was seine Tätigkeit wesentlich erleichtert. Das Chorionepithel bei einer Placenta epithelio-chorialis ist daher auch nicht hochgradig differenziert (Abb. 179). Bei einer Placenta syndesmo-chorialis dagegen fehlt bereits eine der Scheidewände, welche das Chorionepithel vom mütterlichen Blute trennen, nämlich das Uterusepithel; bei der Placenta endothelio-chorialis fehlt auch das Bindegewebe des Uterus, also eine weitere Scheidewand, und bei der Placenta haemochorialis, bei welcher die Zotten in das mütterliche Blut selbst eintauchen, sind alle Scheidewände zwischen dem mütterlichen Blute und dem Chorionepithel fortgefallen. Bei dieser Placentaart besteht wohl die innigste Verbindung zwischen Mutter und Kind, damit fällt aber auch dem Chorionepithel die Aufgabe zu, die direkt und unvorbereitet an dieses Epithel gelangenden Stoffe für die Aufnahme in den embryonalen Blutkreislauf selbst zu verarbeiten. Bei dieser dem Menschen zukommenden Placentaart hat daher auch das Chorionepithel den höchsten Ausbildungsgrad erreicht. Das mütterliche Blut ist hier die Nahrung für den Fetus, es muß aber, bevor es vom Fetus verwertet werden kann, vom Chorionepithel verdaut werden.

Die im strömenden mütterlichen Blute befindlichen und vom Chorionepithel resorbiert werdenden Stoffe bezeichnet man als Blutnahrung, Hämotrophe. Die Ernährung des Embryo durch Hämotrophe kennzeichnet den höchsten Ausbildungsgrad der Placenta in der Reihe der Säugetiere einerseits und das Endstadium der Entwicklung der Placenta des Menschen andererseits.

Bei den einfacheren Formen der Säugetierplacenta — und dem entsprechend in den frühen Entwicklungsstadien der Placenta des Menschen — findet jedoch die Ernährung des Embryo auf andere Weise statt. Auch hier stammen zwar die zur Aufnahme in den fetalen Blutkreislauf gelangenden Stoffe zum größten Teile aus dem mütterlichen Blute. Allein sie gelangen erst nachdem sie die Gefäßwand, bzw. auch das Bindegewebe und das Epithel des Uterus passiert haben, also nicht in unverändertem Zustande, an das Chorionepithel heran. Zu ihnen gesellen sich ferner Stoffe, welche aus den Drüsen des Uterus stammen oder durch die Tätigkeit der Epithelzellen der Uterusschleimhaut entstehen, endlich Zerfallsprodukte dieser Schleimhaut, entstanden aus der Zerstörung der einzelnen Schichten des Uterusgewebes durch das Vordringen der Chorionzotten in die Uterusschleimhaut. Zwischen dem Chorionepithel und dem Uterusgewebe bildet sich auf diese Weise eine aus Sekretions- und Zerstörungsprodukten der Schleimhaut, aus Transsudaten, aus Leukocyten u. a. m. bestehende Substanzmasse aus, welche man, da sie vom Chorionepithel resorbiert und dem Embryo zugeführt wird, als Embryonahrung, Embryotrophe bezeichnet. Im einfachsten Falle, bei der Placenta epithelio-chorialis, sammelt sie sich zwischen dem Chorion- und dem Uterusepithel (Abb. 179), bei den anderen Placentaarten im Uterusgewebe selbst an. Sie ist bei manchen Tieren flüssig und so stark fett- und eiweißhaltig, daß man sie bei ihnen als Uterinmilch bezeichnet.

Bei den niederen Formen der Placentation erfolgt die Ernährung des Embryo ganz oder vorwiegend durch Embryotrophe, bei den höheren Formen, also bei der Vollplacenta, tritt die Hämotrophe immer mehr in den Vordergrund. Dieses Verhalten findet eine Parallele bei der Entwicklung des Menschen: Hier besteht zunächst eine embryotrophische Phase der Ernährung des Embryo, auf welche erst später, wenn das Chorionepithel bis in die mütterlichen Gefäße vorgedrungen ist, die hämotrophische Phase folgt, welche bis zum Schlusse des Fetallebens andauert.

Neben der Hämotrophe besteht jedoch vielfach, wenn auch nicht beim Menschen, die Ernährung durch Embryotrophe weiter, und zwar an jenen Abschnitten des Chorion, an welchen es nicht zur Ausbildung einer Vollplacenta kommt: Paraplacentare Ernährung.

Unter Embryotrophe versteht man auch die Gesamtheit der zum Fetus übertretenden Nährstoffe. Dann kann man bei ihr unterscheiden: Die Histiotrophe, d. h. die aus dem mütterlichen Gewebe stammenden Stoffe (Sekrete, Transsudate, zerfallenes Gewebe, Leukocyten, ausgetretenes Blut) und die Hämotrophe, d. h. aus dem strömenden mütterlichen Blute stammende Stoffe, und zwar Diffusionsprodukte (Krystalloide, Blutgase, Wasser), sowie Resorptionsprodukte, welche, wie die meisten Kolloide und Fett, unter Zerfall und Wiederaufbau in den fetalen Körper übergehen.

## Die Placentation beim Menschen.

### a) Die Bildung der Decidua.

Wie das Ei „implantationsreif“ sein, d. h. bestimmte Eigenschaften besitzen muß, um sich in der Uterusschleimhaut einnisten zu können, so muß auch die Uterusschleimhaut für die Aufnahme des Eies vorbereitet, also gleichfalls implantationsreif sein. Es handelt sich hierbei nur um die Schleimhaut des Corpus uteri, denn nur der Uteruskörper, nicht auch die Cervix uteri, sind für die Aufnahme des Fetus und seiner Hüllen bestimmt. Die Wand des Isthmus uteri wird erst im 3. Schwangerschaftsmonate zur Bildung des Brutraumes des Uterus mit herangezogen und bildet dann das sog. untere Uterinsegment. Die Umgestaltung der Schleimhaut durch die Schwangerschaft ist hier im wesentlichen die gleiche, wenn auch nicht so bedeutende wie im übrigen Teile des Gebärmutterkörpers.

Die Vorbildung der Uterusschleimhaut zur Aufnahme des Fetus steht nun in Beziehung zu jenen Vorgängen, welche sich im Uterus in periodischem Wechsel von der Geschlechtsreife bis zum Aufhören der Fortpflanzungsfähigkeit des Weibes ständig abspielen.

Beim zeugungsfähigen Weibe befindet sich die Uterusschleimhaut in einem ständigen Umwandlungsvorgange, bei welchem Wachstums- und Rückbildungsvorgänge, bzw. Phasen gesteigerter und verminderter Funktion, in regelmäßiger Weise miteinander abwechseln. Dadurch entsteht der uterine oder menstruelle *Cyclus* von normal 28tägiger Dauer. Er zerfällt in mehrere Abschnitte. Zwischen je zwei Menstruationen fällt der etwa 14 Tage dauernde intermenstruelle Abschnitt, das *Intermenstrum* oder das Intervall, währenddessen die Schleimhaut allmählich an Dicke zunimmt. Dieser Abschnitt übergeht ohne scharfe Grenze in den etwa 6—7 Tage währenden prämenstruellen Abschnitt, *Prämenstrum*, währenddessen die Schleimhaut mächtig anschwillt und schließlich Blut austreten läßt. Diese Blutungen — die Menstruation, *Menstrum* — dauern etwa 3—5 Tage, worauf die Schleimhaut wieder abschwillt, da Rückbildungsvorgänge einsetzen. Während des der Menstruation folgenden, etwa 4—6 Tage dauernden postmenstruellen Abschnittes, *Postmenstrum*, kehrt die Schleimhaut wieder in jenen Zustand zurück, den man als den normalen, als den Ruhezustand betrachtet, nämlich den des *Intermenstrum*.

Nach einer anderen Einteilungsart unterscheidet man beim menstruellen Zyklus drei Phasen: Die vom 5.—15. Tage nach dem Beginne der letzten Blutung währende Proliferationsphase, welcher die etwa 13 Tage währende Sekretionsphase folgt, an welche sich die 3—5 Tage dauernde Desquamationsphase anschließt. — Die den zyklischen Veränderungen unterworfenen, also zur Abstoßung gelangende Schichte der Schleimhaut wird

als die „funktionelle“, der der Regeneration dienende Rest als die „basale“ Schichte bezeichnet. Doch nimmt auch die basale Schichte an der Funktion teil. — Statt der Namen: Menstrum, Postmenstrum usw. werden auch die Bezeichnungen: Menstruum, Postmenstruum usw. gebraucht.

Während des intermenstruellen Abschnittes ist die Schleimhaut im Mittel 2 mm dick, glatt, graurötlich. Die Drüsen verlaufen, leicht geschlängelt, schief zur Oberfläche (Abb. 180) und ihre unteren Enden sind ein wenig abgebogen, so daß sie, wenn der obere Drüsenabschnitt im Schnitte längs getroffen ist, schief oder quer angeschnitten sind.

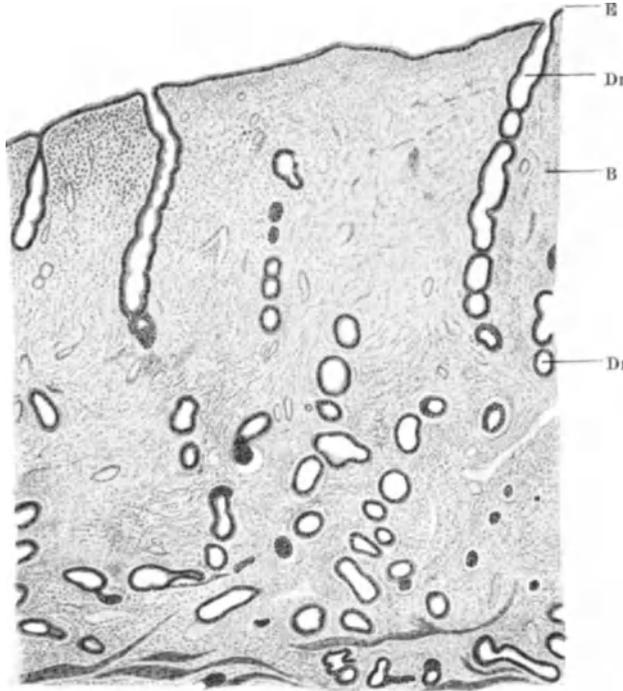


Abb. 180. Durchschnitt durch die Schleimhaut des menschlichen Uterus im Intermenstrum.  
B Bindegewebe; Dr Drüse; E Uterusepithel. Nach HITSCHMANN und ADLER.

Im prämenstruellen Abschnitte verdickt sich die Schleimhaut rasch auf das 2–3fache, da sich ihre Drüsen und ihre Zellen — vor allem die Zellen des Stroma, des Bindegewebes — vergrößern und das aufgelockerte und weiche Gewebe ödematös wird. Dadurch, daß sich die — reichlich Schleim sezernierenden — Drüsen vergrößern, rücken sie näher aneinander und erweitern ihre Lichtung, während sich gleichzeitig ihre Wand einfaltet und einbuchtet (Abb. 181). Diese Veränderungen betreffen vorwiegend die unteren Abschnitte der Drüsen. Im oberen Abschnitte der Schleimhaut treten besonders die Veränderungen im Bindegewebe hervor. Die früher schmalen, spindelförmigen Bindegewebszellen (Abb. 182 a) vergrößern sich, hauptsächlich infolge Zunahme an Glykogen, ihr Plasma wird heller, ihr Kern vergrößert sich und wird schwer färbbar. Die Zellen erscheinen im Schnittbilde rundlich oder polygonal (Abb. 182 b) und sehen nunmehr Epithelzellen ähnlich. Sie stellen die Vorstufen der bei der Schwangerschaft sich ausbildenden großen Deciduaellen (Abb. 182, c) dar und diese bilden einen wesentlichen Bestandteil der Schleimhaut, der bereits erwähnten „Membrana decidua“ oder „Decidua“ des schwangeren Uterus. Der

„Decidua graviditatis“ entspricht demnach die während der Menstruation sich ausbildende Art der Uterusschleimhaut, die man daher auch als „Decidua menstruationis“ bezeichnet. Infolge dieser Veränderungen der Drüsen und des Bindegewebes lassen sich jetzt zwei Schichten innerhalb der Uterusschleimhaut unterscheiden: eine obere, innerhalb welcher die Drüsen gerade verlaufen

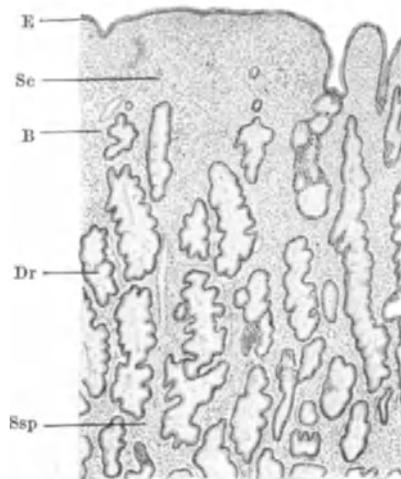


Abb. 181. Uterusschleimhaut im Prämenstrum. Sc Substantia compacta; Ssp Substantia spongiosa. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Abb. 180. Nach HITSCHMANN und ADLER.

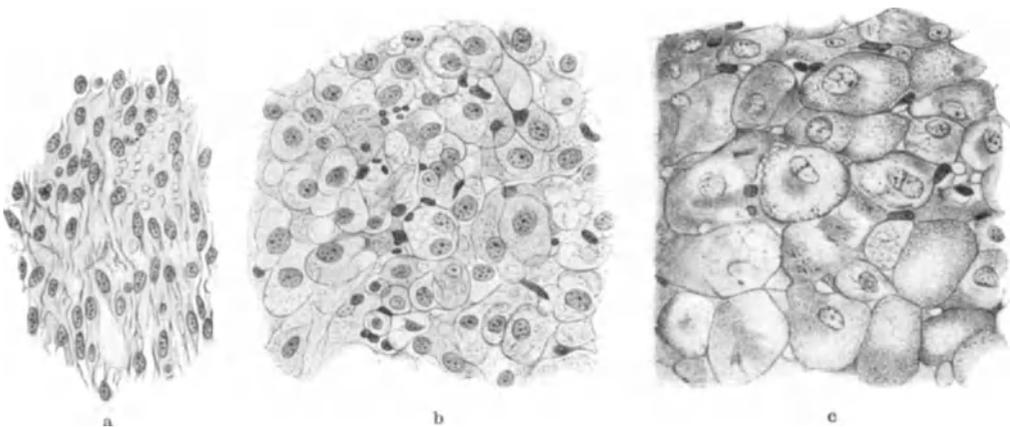


Abb. 182. Bindegewebszellen des Uterus. a im Postmenstrum, b im Prämenstrum (Deciduazellen). c Deciduazellen einer Schwangeren. 400fache Vergrößerung. Nach HITSCHMANN und ADLER.

und die Bindegewebszellen dicht aneinander liegen — Substantia compacta (Abb. 181, Sc) und eine untere, welche durch die vielen hier vorhandenen Drüsenhohlräume ein schwammartiges Aussehen erhält — Substantia spongiosa oder ampullaris (Abb. 181, Ssp).

In der durch die starke Füllung der Blutgefäße rötlichen Schleimhaut treten nunmehr Degenerationsvorgänge ein, infolge deren die oberflächlichen kleineren Blutgefäße bersten. Mit dem Blute tritt auch Gewebsflüssigkeit und Drüsensekret aus und es wird ferner die ganze oberflächliche Schleimhautschichte abgestoßen

(Abb. 183), also eine Wundfläche geschaffen, auf welcher die Reste der Drüsen frei münden. Die Schleimhaut schwillt infolge dieser Vorgänge ab, beginnt aber alsbald die Neubildung des Verlorengegangenen, wobei das Bindegewebe von den erhalten gebliebenen Bindegewebszellen, das Epithel von den Resten der Drüenschläuche regeneriert wird. Im postmenstruellen Abschnitte (Abb. 184) ist die Schleimhaut wieder niedrig, die Drüsen verlaufen mehr geradlinig, die Bindegewebszellen werden wieder schmal und spindelförmig, das ganze Bindegewebe wird dichter, die Uteruswand daher härter und derber. Hierauf werden die Drüsen weiter und länger, beginnen sich infolgedessen zu schlängeln, um so ihre normale Gestalt zu gewinnen (Abb. 180).

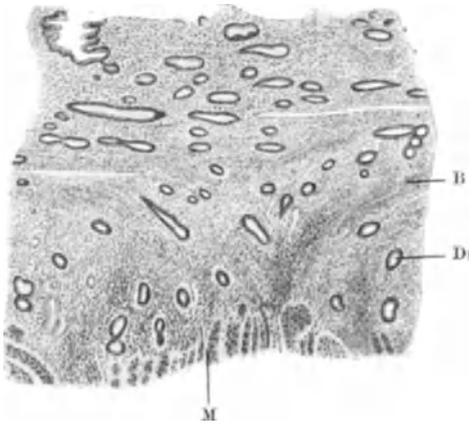


Abb. 183. Schleimhaut des Uterus während des Menstruums. Das Epithel ist abgestoßen. M Muskelzellen. Nach HITSCHMANN und ADLER.

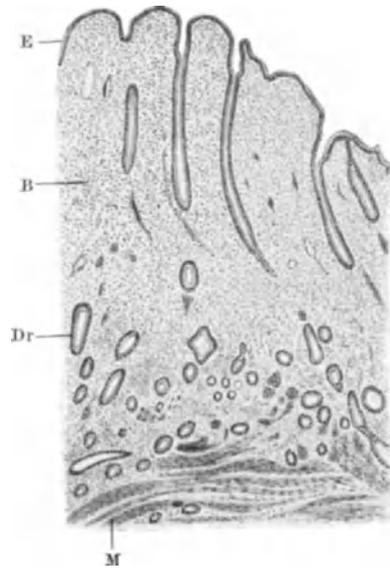


Abb. 184. Schleimhaut des Uterus im Postmenstruum. Nach HITSCHMANN und ADLER.

Bei der Menstruation geht demnach ein Teil der Uterusschleimhaut, ihre oberflächliche Schichte, zugrunde und muß jedesmal wieder neu gebildet werden. Die Menstruation selbst tritt aber normalerweise nur dann ein, wenn das Ei der betreffenden Ovulationsperiode nicht befruchtet wurde. Die Menstruation entspricht also dem Tode dieses Eies und gleichzeitig dem Beginne der Rückbildung des dem Ei zugehörigen Follikels (Corpus luteum, s. S. 35). Unmittelbar darauf beginnt nun wieder ein Ei im Ovarium zu reifen, es tritt Ovulation und — falls das Ei nicht befruchtet wird — Menstruation ein. Das heranreifende Ei, der Follikel, sowie das aus dem Follikel ausgestoßene Ei geben Stoffe — Hormone — ab, welche in die Blutbahn und dadurch auch zum Uterus gelangen, dessen Schleimhaut sie in der geschilderten Weise — dem menstruellen Zyklus gemäß — beeinflussen.

Wird jedoch das Ei befruchtet, so werden die Vorgänge in der Uterusschleimhaut in andere Bahnen gelenkt und die Menstruation sowie die Rückbildung des Corpus luteum unterbleiben. Das befruchtete Ei scheidet nämlich Stoffe anderer Art als das unbefruchtete aus und diese wirken nun, nachdem sie in die Tubenschleimhaut, in deren Blutgefäße und dann mit dem Blute in den Körper gelangt sind, auf dessen Organe in verschiedener Weise ein. Im Ovarium beeinflussen sie den Follikel des Eies, der sich nunmehr nicht wie bei der Menstruation rückbildet, sondern zu einem mächtigen Gebilde entwickelt, zum Corpus luteum graviditatis,

das als Organ mit innerer Sekretion selbst wieder Stoffe an die Blutbahn abgibt, welche auf die für die Erhaltung der Schwangerschaft wichtigen Organe in bestimmter Weise einwirken und welche wahrscheinlich auch für die erste Ernährung des Embryo wichtig sind. Durch solche Stoffe wird auch auf die Entwicklung der übrigen Follikel des Ovarium ein hemmender Einfluß ausgeübt, was zur Folge hat, daß keine Ovulation während der Schwangerschaft eintritt. Diese vom Ei, vom Follikel und später vom Corpus luteum gebildeten Stoffe beeinflussen ferner den Uterus, dessen Schleimhaut sie zu jenen Umbildungen veranlassen, welche für die Einbettung des Eies und später für das Verbleiben und Fortleben des eingebetteten Eies im Uterus notwendig sind.

Diese Umbildung besteht im wesentlichen in einer Steigerung jener Zustände, welche die prämenstruelle — daher auch im Falle der Schwangerschaft „prä-gravid“ genannte — Schleimhaut kennzeichnen: Die Bindegewebszellen vergrößern sich infolge vermehrter Ablagerung von Reservestoffen noch mehr als bisher und werden so zu typischen großen, epitheloiden Deciduazellen (Abb. 182 c, 195, 201), welche zumeist einkernig sind, aber auch mehrere Kerne enthalten oder zu Riesenzellen mit 30—40 Kernen verschmelzen können. Das Bindegewebe wird weicher, weshalb auch die Uteruswand leichter zusammengedrückt werden kann. Die Drüsen werden noch größer, schlängeln sich, besonders mit ihren unteren Enden, noch stärker; infolge zahlreicher Faltungen der Drüsenwand erscheint diese im Längsschnitte sägeförmig. Durch gesteigerten Blutzufluß zum Uterus werden dessen Blutgefäße erweitert und wird sein Gewebe stark serös durchtränkt. Der Unterschied zwischen der Substantia compacta und spongiosa tritt durch diese Umbildungen noch stärker als früher hervor: Die Substantia compacta besteht hauptsächlich aus Deciduazellen. Durch diese hindurch ziehen in gerader Richtung die Drüsen zum Epithel. Ihre Zahl erscheint spärlicher, da sie jetzt, infolge der Vergrößerung des Uterus, über eine größere Fläche verteilt sind. Die Blutgefäße sind ferner stark erweitert. In der Substantia spongiosa treten die Deciduazellen gegen die hier das Feld beherrschenden stark in die Länge gewachsenen und erweiterten Drüsen zurück, die bis in die Muscularis hineinreichen.

Diese noch vor der Implantation des Eies einsetzenden Vorgänge erfahren durch die Festsetzung des Eies innerhalb der Schleimhaut eine Steigerung, wodurch erst — etwa eine Woche nach der Implantation — die Ausbildung der Decidua graviditatis, der typischen Schwangerschaftsschleimhaut des Corpus uteri bewirkt wird.

Wie notwendig die oben erwähnte Rolle des Corpus luteum für die Bildung der Decidua ist, erhellt daraus, daß man beim Kaninchen und Meerschweinchen durch mechanische Mittel, z. B. durch Einschnitte oder durch die Einführung von Glasröhrchen in den Uterus eine Decidua künstlich erzeugen kann, aber nur dann, wenn ein Corpus luteum vorhanden ist. Schneidet man ferner im Beginne der Schwangerschaft das Corpus luteum aus, so wird die Schwangerschaft unterbrochen. Das Corpus luteum ist also nicht bloß für die Bildung, sondern auch für den Fortbestand der Decidua notwendig. — Nach Rückbildung des Corpus luteum werden in der Placenta jene Hormone gebildet, welche für die normale Weiterentwicklung der Decidua, und der Frucht notwendig sind und welche auch das Ovarium in ähnlicher Weise wie das Corpus luteum beeinflussen, d. h. also die Heranreifung der Follikel während der Schwangerschaft verhindern. — Frühzeitig tritt ferner eine Veränderung im Bereiche der Hypophyse auf, die auch — in abgeschwächtem Maße — beim menstruellen Zyklus nachweisbar ist. Die Rolle, welche die Hypophyse bei diesen Vorgängen spielt, ist sicher eine bedeutende, aber noch nicht vollkommen aufgeklärte. — Daß die Bildung der Decidua graviditatis nicht eine Folge des durch die Einbettung des Eies gesetzten lokalen Reizes ist, sondern durch hormonale Einflüsse angeregt wird, beweist u. a. der Umstand, daß sie auch bei extrauteriner Gravidität erfolgt.

Die Implantation kann an jeder Stelle der im Beginne des prämenstruellen Stadiums befindlichen Schleimhaut des Corpus uteri erfolgen, findet jedoch

zumeist in der oberen Hälfte der vorderen oder hinteren Wand des Uteruskörpers, zwischen den Drüsenmündungen und wahrscheinlich an einer Stelle, an welcher die Flimmerzellen fehlen, statt. Die Trophoblastzellen zerstören, wahrscheinlich durch Fermentwirkung, das ihnen anliegende Uterusepithel, dann das darunter gelegene Bindegewebe, so daß das Ei, vielleicht unterstützt durch amöboide Bewegungen der Trophoblastzellen, in eine durch die Vernichtung der Uteruszellen von ihm selbst geschaffene Grube in der Substantia compacta — Eibett, Eikammer — gelangt, in welcher es sich einnistet: interglanduläre, intradeciduale Implantation.

Die Lücke im Epithel und in dem unmittelbar darunter gelegenen Bindegewebe, durch welche das Ei in die tieferen Lagen der Substantia compacta gelangt ist, wird alsbald geschlossen (Abb. 187, Op, Abb. 188, Sc), nach einer Annahme durch Gerinnsel — „Schlußkoagulum“, „Gewebspilz“ —, nach



Abb. 185. Vorderwand des Uterus mit dem implantierten, in den Abb. 160–162 wiedergegebenen menschlichen Ei OP Furchenbildung der Schleimhaut.  $\frac{2}{3}$  natürliche Gr. u. e. Nach MÖLLENDORFF.

einer anderen durch eine Trophoblastwucherung — „Verschlußpfropf“, „Operculum“ —, nach einer dritten Ansicht durch die Wucherung der Decidua. Da sich die Embryonalanlage und die Placenta an dem dieser Eintrittsstelle gegenüberliegenden Pole des Eies entwickeln, besteht vielleicht eine polare Differenzierung des Eies.

Der starke Reiz, welchen die Implantation auf die Uterusschleimhaut ausübt, löst eine Zellvermehrung aus und da die stark gewucherte, vorher glatte Schleimhaut in dem noch nicht vergrößerten Uterus keinen genügenden Platz findet, muß sie sich in Falten legen, zwischen welchen sich Furchen befinden. Diese Furchenbildung der Schleimhaut ist ein sicheres Zeichen einer jungen Schwangerschaft (Abb. 185). Das eingebettete Ei findet sich dann gewöhnlich am Abhange einer dieser Furchen vor.

Die Umbildung der Schleimhaut zur Decidua graviditatis erstreckt sich auf das Gebiet des ganzen Corpus, jedoch nicht auf die Cervix uteri. Durch die Implantation des Eies und dadurch, daß die Umbildung der Schleimhaut in der Umgebung der Implantationsstelle früher als in den übrigen Abschnitten des Uteruskörpers erfolgt, kann man an der Decidua drei Zonen unterscheiden (Abb. 186): Die an der basalen, d. h. der Eintrittsstelle gegenüberliegenden Seite des Eies befindliche Decidua basalis oder serotina; die an den übrigen Seiten um das Ei vorhandene Decidua capsularis und die außerhalb

der Implantationsstelle, dem ganzen übrigen Bereiche des Uteruskörpers entsprechende Decidua parietalis (oder vera). Die unmittelbar seitlich vom Ei gelegene Übergangszone zwischen der Decidua vera, basalis und capsularis wird auch als Decidua marginalis bezeichnet.

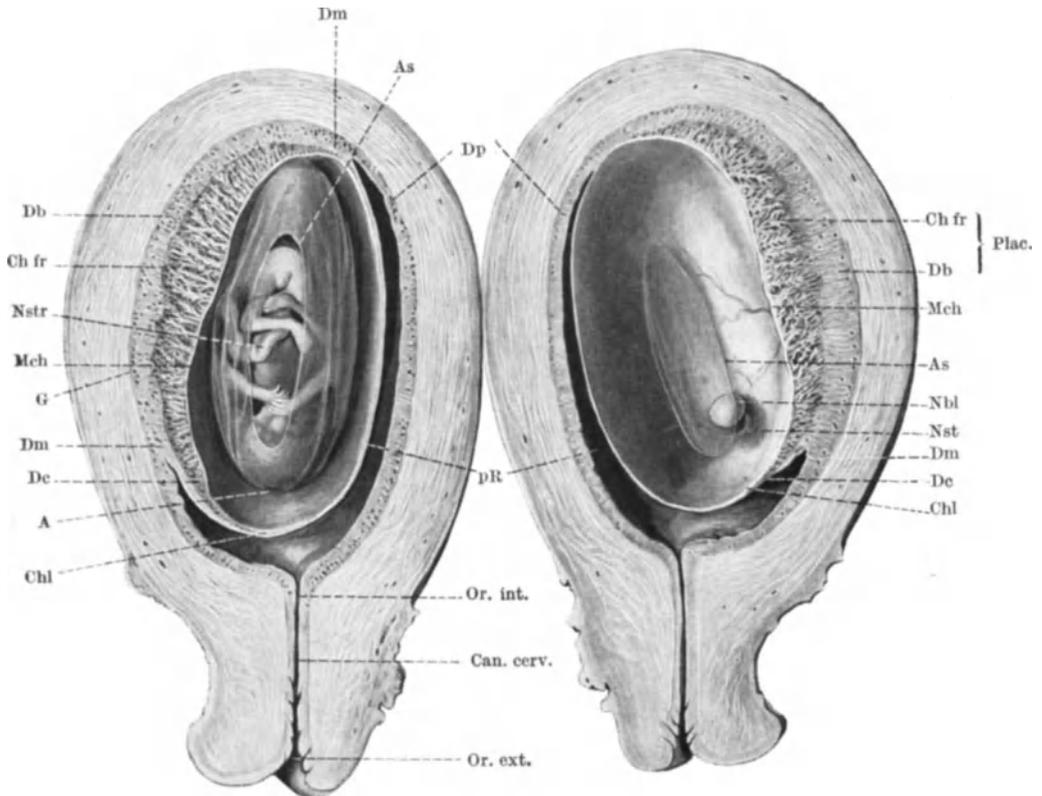


Abb. 186. Die beiden Halften eines Längsschnittes durch den Uterus im 3. Monate der Schwangerschaft. a enthält den Fetus, b den abgekappten Teil des Amnion- und Chorionsackes und das Nabelbläschen. A Amnion; As Schnitttrand des Amnion; Can. cerv. Canalis cervicis; Ch fr Chorion frondosum; Chl Chorion laeve; Db Decidua basalis; De Decidua capsularis; Dm Decidua marginalis; Dp Decidua parietalis; G Gefäß; Mch Membrana chorii; Nbl Nabelblase; Nst Nabelblasenstiel; Nstr Nabelstrang; Or. ext. Orificium externum uteri; Or. int. Orificium internum uteri; pR perinataler Raum; Plac Placenta.

Die Decidua basalis wird auch Decidua reflexa genannt, da man früher glaubte, daß sich das Ei dem Uterusepithel bloß anlege und dann von einer ringförmigen Schleimhautfalte umwachsen werde.

### b) Die Bildung der Trophoblastschale, des Chorion und der Chorionzotten.

Unmittelbar nach dem Eindringen des Eies in die Uterusschleimhaut tritt eine lebhaft Vermehrung der Trophoblastzellen ein. Die neugebildeten Zellen zerstören, um Platz für sich zu schaffen, das Uterusgewebe und bilden hierbei mannigfach verzweigte Zellstränge (Abb. 187 und 188, Cy u. Sy). Diese vom Trophoblast gebildete Zellmasse wird als Trophoblasthülle, Trophoblastschale bezeichnet und sie stellt einen die Embryonalanlage umhüllenden mächtigen Zellmantel dar, welcher von zahlreichen Lücken durchsetzt ist. Diese Lücken sind die Hohlräume, welche teils durch die Andauung des Uterusgewebes durch die vordringenden Trophoblastzellen entstanden sind, teils sind

es Bluträume, entstanden durch die von den Trophoblastzellen bewirkte Zerstörung der Gefäßwände. Die Trümmer des zerstörten Uterusgewebes, die Blutaustritte, die zahlreichen, um das eingedrungene Ei — wie um jeden in den Körper eingedrungenen Fremdkörper — sich ansammelnden Leukocyten bilden die Embryotrophe, die von den Trophoblastzellen angedaut, resorbiert und dem Embryo als erste Nahrung zugeführt wird. Die durch die Eröffnung der Blutgefäße entstandenen Bluträume stellen die Zwischenzotten- oder intervillösen Räume dar (Abb. 188, iR), da die Trophoblastzellstränge, zwischen welchen sie liegen, die Anlagen der Chorionzotten sind.

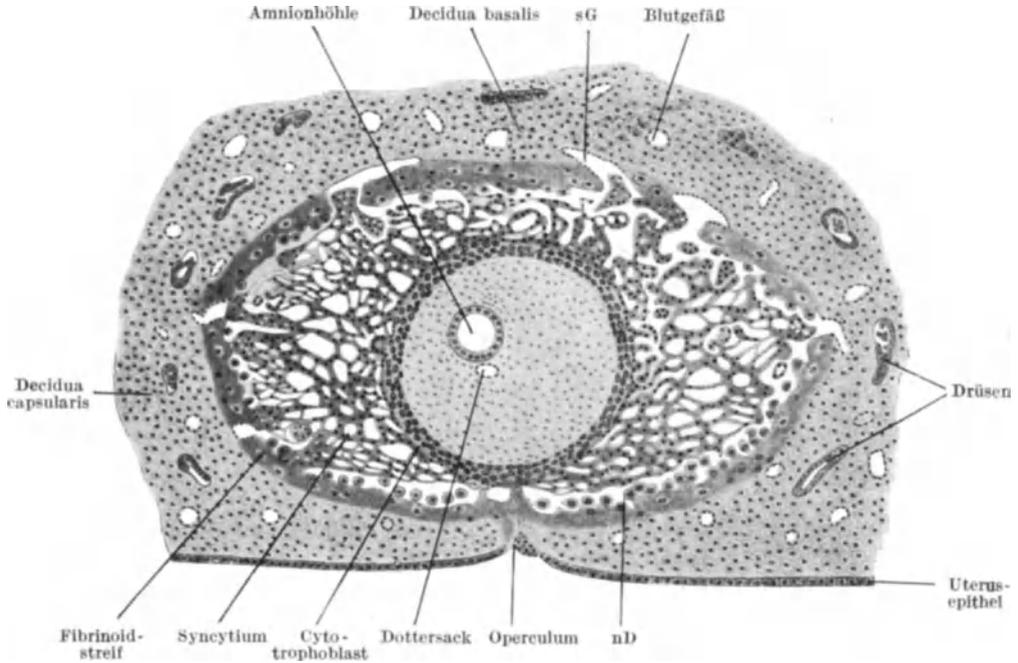


Abb. 187. Schema der Eikammer des etwa 2 Wochen alten Eies von BRYCE und TEACHER. nD nekrotisierende Deciduazellen; sG durch das Syncytium eröffnete mütterliche Capillare. 45fache Vergrößerung. Nach BRYCE-TEACHER.

Da die Zellvermehrung im Bereiche der Trophoblastschale anhält, vergrößert sich das Volumen des ganzen „Eies“ und damit auch das Eibett auf Kosten des Uterusgewebes (Abb. 186 und 187). Trotz verschiedener Wandlungen ihres Aufbaues, welche die Zellsäulen der Trophoblasthülle während ihres Wachstums erfahren, kann man an ihnen zwei Abschnitte unterscheiden: Einen Abschnitt, an welchem die Zusammensetzung aus einzelnen Zellen deutlich erkennbar ist: Cytotrophoblast (Abb. 187 und 188, Cy), und einen den Enden der Zellsäulen entsprechenden Abschnitt, an welchem die Zellen zu einer einheitlichen, viele Kerne enthaltenden Masse zusammengefließen sind: Syncytiotrophoblast, Syncytium (Abb. 187 und 188, Sy). Da es nicht sicher ist, ob es sich hierbei um eine Verschmelzung von Zellen, also um ein Syncytium, oder aber — ganz oder zum Teile — um ein „Plasmodium“, d. h. um wiederholte Kern- ohne gleichzeitige Zellteilung handelt, so spricht man auch von einem Plasmodium oder von einem Plasmoditrophoblast. Wegen seines durch die Bluthohlräume bewirkten schwammartigen Aussehens nennt man diesen Abschnitt des Trophoblasten auch Spongiotrophoblast.

Die durch Wucherung des Trophoblast (Chorionektoderm) entstandenen, vielfach verzweigten und miteinander anastomosierenden, zunächst rein epithelialen Zellsäulen (Abb. 187) bezeichnet man als Primärzotten. Ihre Basis befindet sich am Trophoblast, ihre Verzweigungen bilden in ihrer Gesamtheit (samt dem Trophoblast) die Trophoblastschale.

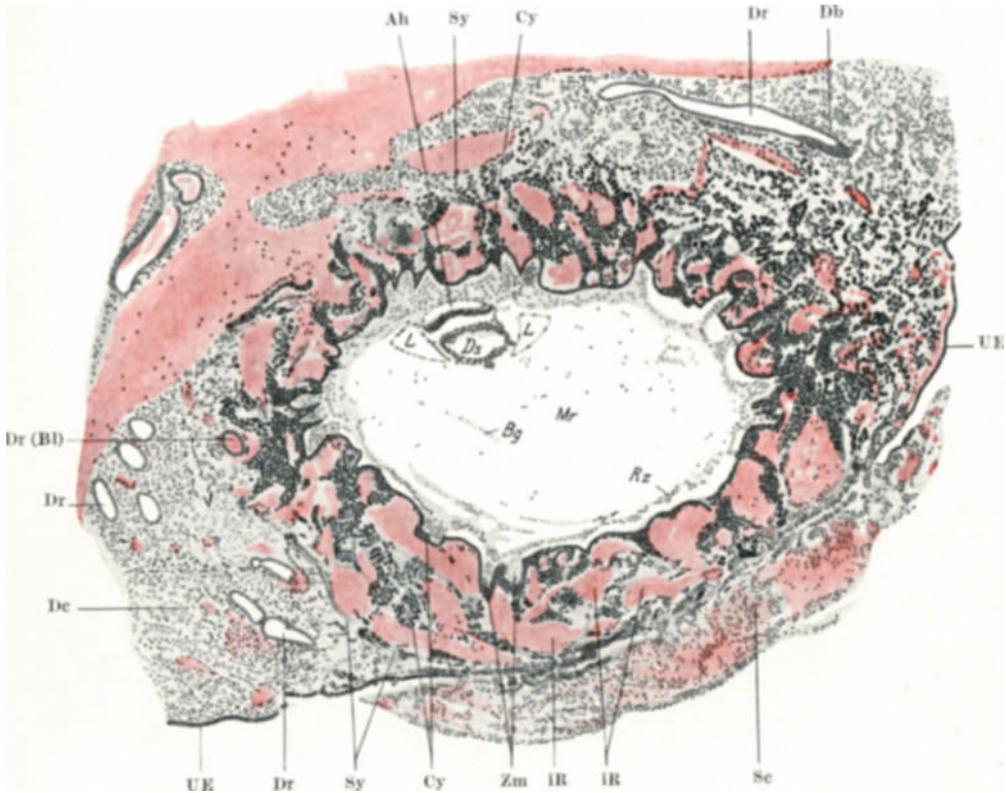


Abb. 188. Etwa 18 Tage altes Ei von PETERS mit dem angrenzenden Teile der Uterusschleimhaut. Ah Amnionhöhle; Bg Bindegewebsstränge; Cy Cytotrophoblast; Db Decidua basalis; De Decidua capsularis; Dr Drüsen; Dr (Bl) mit Blut gefüllte Drüse; Ds Dottersack; L Leibeshöhle; Mr Magma reticulare; IR intervillöser Raum; Rz Randzone des Mesoderm; Sc Schlußkoagulum; Sy Syncytium; UE Uterusepithel; Zm Zottenmesoderm. Etwa 30fache Vergrößerung. Nach PETERS.

An der Innenfläche des Trophoblast breitet sich die Randzone des primären Mesoderms (Abb. 96, 159, Rz) aus und bildet so mit dem Trophoblast das Chorion. Das Mesoderm des Chorion wuchert nun frühzeitig in die Basis der Primärzotten ein (Abb. 188, Mes) und dringt dann allmählich in der sich verlängernden und verbreiternden Zotte selbst weiter vor (Abb. 189). Mit dem Bindegewebe dringen auch Blutgefäße in die Zotten ein. Die Primärzotten werden dadurch in die nunmehr aus einem epithelialen Mantel und aus einer embryonal-bindegewebigen, gefäßführenden Füllmasse bestehenden Sekundär-, Chorion- oder Gefäßzotten, Villi choriales umgewandelt. Das Bindegewebe dieser Zotten geht durch Vermittlung der Randzone des Mesoderms in das Mesoderm des Haftstieles über und hängt dadurch auch mit dem Mesoderm des Embryo zusammen (Abb. 159). Durch die in dem Bindegewebe verlaufenden Gefäße wird auf diese Weise auch die Verbindung zwischen den

Gefäßen der Zotten und denen des Embryo hergestellt. Diese Verbindung besorgen die Nabelgefäße, Vasa umbilicalia (allantoidea).

Die Arteriae umbilicales ziehen von der Aorta neben der Allantois im Haftstiele bis zu den Zotten, geben Zweige in sie ab, welche sich in Capillaren auflösen. Zwischen dem in diesen Capillaren und dem in den mütterlichen Bluträumen befindlichen Blute findet der Gas- und Stoffaustausch statt, der für die Atmung und Ernährung des Embryo notwendig ist. Das Blut fließt dann wieder durch die Zottenvenen in die Venae umbilicales und in diesen zum Embryo zurück. Auf diese Weise kommt der fetale, der Umbilical- oder Placentarkreislauf zustande.

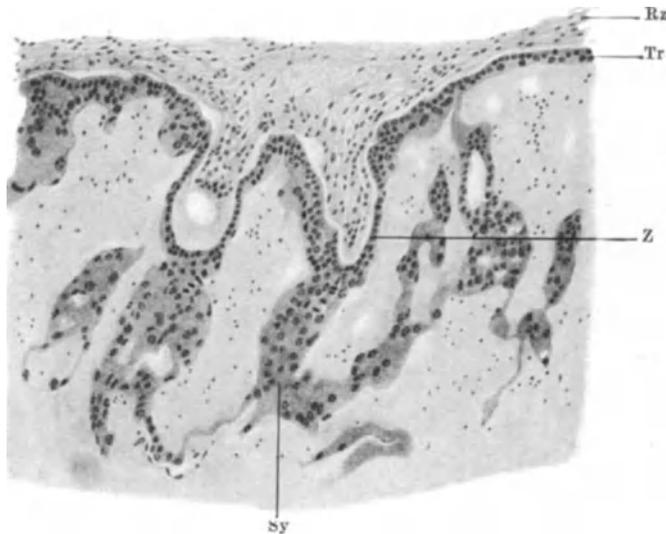


Abb. 189. Schnitt durch die Trophoblastschale eines sehr jungen menschlichen Keimes (Embryo Schlagenhauter, Länge des Embryonalschildes 0,24 mm). Rz Randzone des Mesoderms; Sy Syncytium; Tr Trophoblast; Z Zotte (Epithel), in welche das Mesoderm der Randzone eindringt. 97fache Vergrößerung.

Mit dem weiteren Wachstum des Embryo vergrößert sich auch das Chorion, also das ganze „Ei“, wobei sich jedoch die Zellsäulen der Trophoblastschale verkleinern, da sich ihre Zellen nicht entsprechend dem Wachstum des Chorion vermehren. Die epitheliale Bekleidung der Chorionzotten (Abb. 190) besteht aus einer dem axialen Zottenbindegewebe aufliegenden Zelllage, deren Zusammensetzung aus einzelnen Zellen deutlich erkennbar ist: Cytotrophoblast-, Grund-, LANGHANSsche Schichte oder Zellschichte und aus einer dieser Schichten auflagernden syncytialen Schichte, der Deckschichte, dem Syncytium der Zotten.

Genetische Beziehungen zwischen diesen beiden Schichten werden zwar behauptet, sind aber nicht sicher erwiesen.

Ein Teil der Zellsäulen der Trophoblastschale geht in der Decidua, in welche er eingedrungen ist, zugrunde. Die ursprünglich bestehende Durchdringung von Trophoblast und Decidua (Durchdringungs- oder Umlagerungszone) wird undeutlich; die Zerstörung der Decidua durch die Trophoblastzellen und damit die Bildung von Embryotrophe, wird immer geringer. Gleichzeitig gestalten sich die Beziehungen zwischen dem mütterlichen und dem embryonalen Blutkreislaufe immer inniger, so daß die Ernährung des Embryo durch die Hämotrophe immer mehr in den Vordergrund tritt. — An der Peripherie der

Trophoblastschale bildet sich ein Fibrinoidstreifen (Abb. 186, F), d. h. eine dem Fibrin zwar ähnliche, aber nicht aus dem Blute stammende, sondern

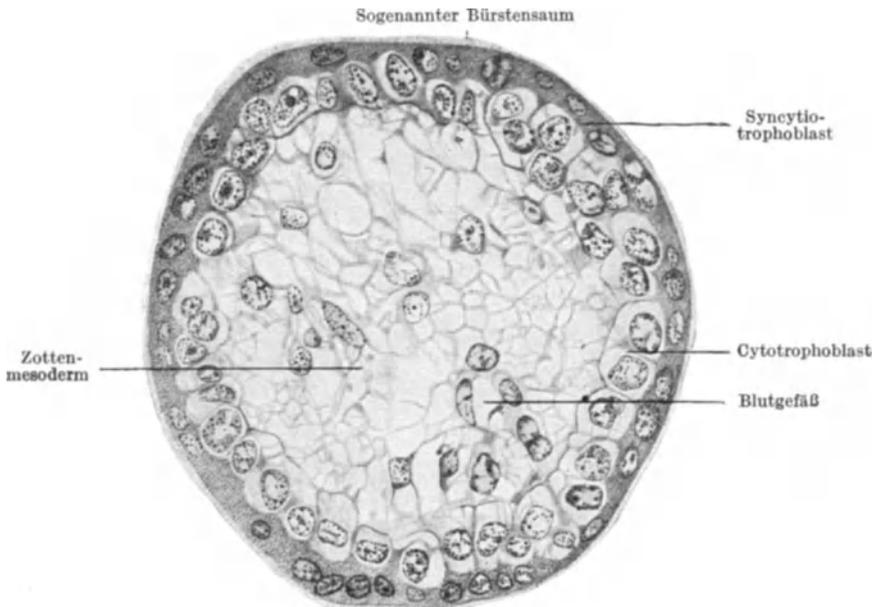


Abb. 190. Querschnitt durch eine Zotte. 575fache Vergrößerung.

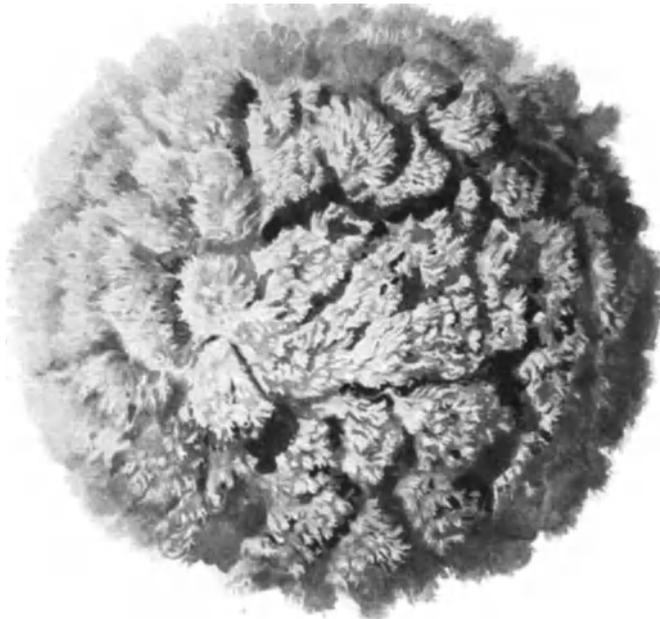


Abb. 191. Chorion frondosum. Basale Seite des in den Abb. 192 und 199 wiedergegebenen „Eies“.

aus Trophoblast- und Deciduazellen entstandene homogene, schollige Masse, in welcher die zugrunde gegangenen Zellen eingeschlossen sind.

Entsprechend ihrer Entstehung aus den im ganzen Umkreise des Eies vom Trophoblast abgehenden Zellbalken finden sich die Zotten ursprünglich auf der ganzen Oberfläche des Chorion vor (Abb. 191, 199, 203), wenn sie auch manchmal von vornherein an der basalen Seite oder im Äquator des „Eies“ reichlicher vorhanden oder stärker ausgebildet sein können. Das mit Zotten besetzte Chorion führt den Namen: Chorion villosum oder frondosum und seine Bezeichnung als „Zottenhaut“ ist eine zutreffende. Die Zahl dieser Zotten ist nicht genau bestimmbar und wohl sehr verschieden. Bei einer Zählung konnten 411 Zottenstämme festgestellt werden. Die Zotten sind anfangs plump, kurz und strauch- oder baumförmig verzweigt. Entsprechend der Entstehung

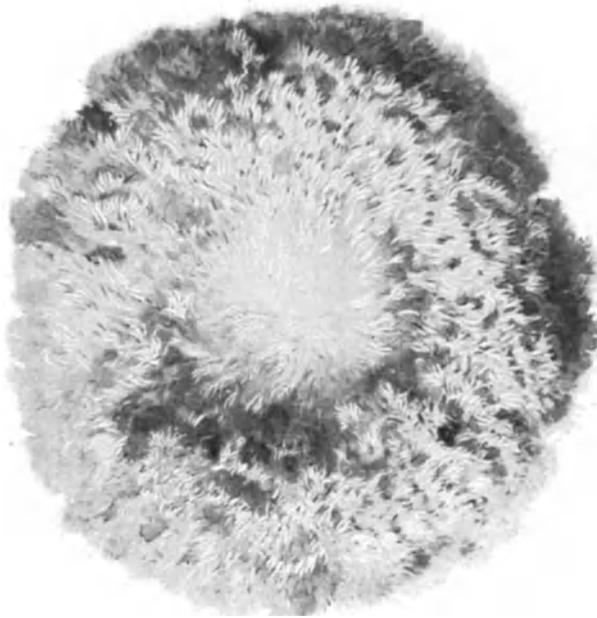


Abb. 192. Kuppe des Chorion des Eies der vorigen Abbildung. Beginn der Bildung des Chorion laeve.

dieser Zotten aus einer Anzahl von Primärzotten weist das Chorion frondosum eine Felderung auf (Abb. 191).

Die Bezeichnung „Chorion frondosum“ wird zu meist nur für die bleibenden, sich weiter entwickelnden, also größeren Zotten an der Basalseite des Chorion verwendet.

Wenn nun das Chorion mit dem Embryo, also das ganze „Ei“ weiter wächst, so wölbt es sich allmählich an der Implantationsstelle über die Oberfläche der Uterusschleimhaut vor (Abb. 186). Durch das wachsende „Ei“ wird aber die ganze Decidua capsularis, zunächst und ganz besonders auf der Kuppe des Eies, einem immer größer werdenden Drucke ausgesetzt, der naturge-

mäß die Kreislaufverhältnisse ungünstig beeinflusst. Die hierdurch verursachten Ernährungsstörungen führen zu einer Atrophie der Decidua und der Zotten. Die Zotten beginnen daher auf der über die Uterusschleimhaut vorragenden Kuppe des Eies am Ende des 2. oder zu Anfang des 3. Monates zu schwinden, so daß das Chorion zottenfrei, glatt wird. So entsteht hier das glatte Chorion, das Chorion laeve (Abb. 192). Diese glatte Zone breitet sich immer mehr aus, bis schließlich nur an der basalen, tief in der Uterusschleimhaut steckenden Seite des Chorion Zotten übrig bleiben (Abb. 186, Ch fr), welche durch die daselbst bestehenden günstigen Kreislauf- und Ernährungsverhältnisse immer größer und verzweigter werden („Chorion frondosum“ im engeren Sinne) und so die Placenta fetalis bilden. Etwa in der Mitte der Schwangerschaft ist fast die Hälfte des Chorion zottenfrei.

Erfolgt der Schwund der Zotten nicht gleichmäßig, so können stellenweise Inseln von Zotten erhalten bleiben, aus welchen dann die von der Hauptplacenta getrennten Nebenplacenten, Placentae succenturiatae entstehen. Bilden sie sich auf der Decidua capsularis aus, so entsteht eine Placenta capsularis oder Reflexplacenta.

Das Chorion laeve unterscheidet sich von dem zottentragenden Chorion nicht bloß durch den Mangel an Zotten, sondern auch durch seinen histologischen Aufbau. Es besitzt nur eine dünne Bindegewebsschichte, in welcher sich, statt der früher reichlich vorhandenen Blutgefäße, nur noch kleine Vasa nutrientia vorfinden. Die flach gewordenen Epithelzellen bilden keine geschlossene Zelllage mehr. Dem Bindegewebe lagert eine aus zerfallenen Zellen, Fibrinoid und aus Zottenresten bestehende Masse auf. Es ist dies der Rest der Decidua capsularis, welche infolge der zunehmenden Dehnung und infolge des Mangels an Zellteilungen atrophiert. Durch das Wachstum des „Eies“ wird die Decidua capsularis auch weiterhin, und zwar hauptsächlich passiv ausgedehnt, dringt immer mehr in

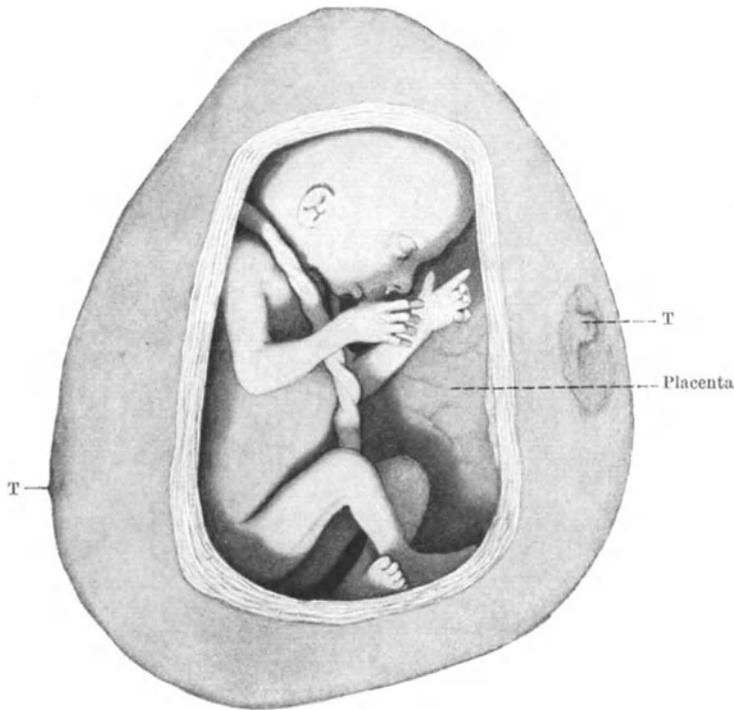


Abb. 193. Eröffneter Uterus im 5. Monate der Schwangerschaft. T Ansatzstelle der Tube. Der Nabelstrang schlingt sich um den Hals des Fetus.

die Lichtung des Corpus uteri, in den um das „Ei“ befindlichen sog. perionalen Raum vor (Abb. 186) und lagert sich schließlich an die Innenwände des Corpus uteri, d. h. an die Decidua parietalis an, mit welcher sie dann verschmilzt. Noch vor dieser Verschmelzung entstehen, besonders in der Mitte der Kuppe, Lücken in ihr. Durch das Vordringen des „Eies“ in das Cavum uteri und durch die Anlagerung der Decidua capsularis an die Decidua parietalis verschwindet die Lichtung des Uteruskörpers, das „Ei“ füllt nunmehr das Cavum uteri vollständig aus, d. h. Amnion, Chorion und Decidua capsularis verwachsen mit der Wand des Cavum uteri, so daß daher die Höhle des Amnion gleichzeitig auch das Cavum uteri gravidii dieses Entwicklungsstadiums darstellt. Schneidet man, wie dies bei dem in der Abb. 193 dargestellten Präparate der Fall war, ein Fenster aus der Uteruswand heraus, so sieht man, daß der Fetus frei in der Lichtung des Uterus — in Wirklichkeit in der Amnionhöhle — liegt.

Auch die Decidua parietalis verfällt später der Rückbildung, da sich ihre Zellen nur etwa bis zum 3. Monate vermehren, zu welcher Zeit diese Decidua 1–2 mm dick ist. In der zweiten Schwangerschaftshälfte tritt die Rückbildung ein. Die Epithelzellen flachen sich ab, Lücken treten zwischen ihnen auf, die Drüsen werden stark gedehnt und ordnen sich parallel der Uterusoberfläche an; ihr Sekret wird, da die Mündungen fehlen, resorbiert. Die Reste der Decidua verfallen teils der Phagocytose durch Leukocyten, teils werden sie bei der Geburt abgestoßen, so daß nach der Schwangerschaft nichts von der Decidua parietalis erhalten bleibt.

## Der Fruchtkuchen, die Placenta des Menschen.

### Die Morphologie der Placenta.

Durch die Ausbildung der Decidua basalis einerseits und der großen, reich verzweigten Zotten an der entsprechenden Fläche des Chorion andererseits ist

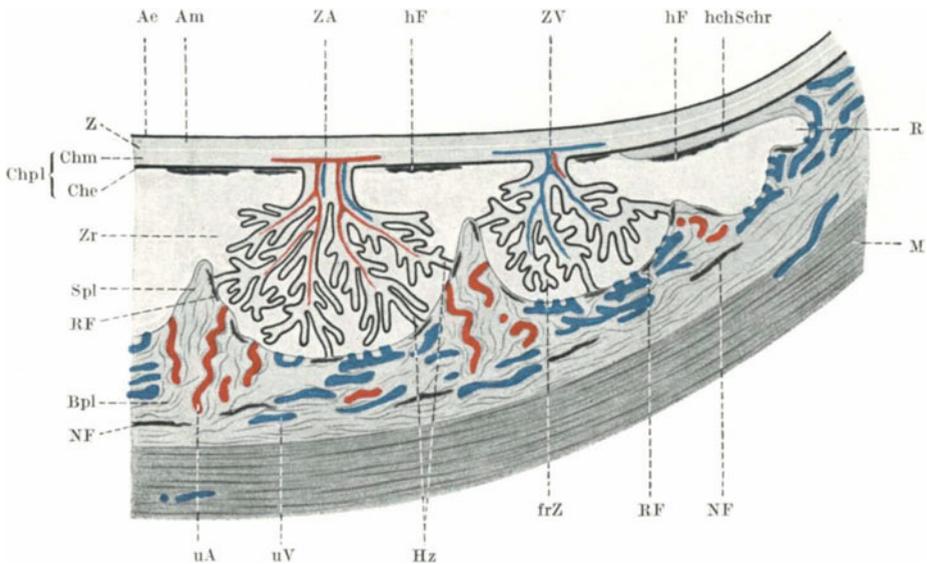


Abb. 194. Schema des Baues der Placenta. Ae Amnionepithel; Am Amnionbindegewebe; Bpl Basalplatte; Che Chorionepithel; Chm Chorionmesoderm; Chpl Chorionplatte; frZ freie Zotte; hF hypochorialis Fibrinoidstreif; hchSchr hypochochialis SchluBring; HZ Haftzotte; M Muskulatur der Uteruswand; NF NITABUCHScher Fibrinoidstreif; R Randsinus; RF ROHRscher Fibrinoidstreif; Spl Septum placentae; uA, uV uteroplacentare Arterie, Vene; Z lockeres Zwischengewebe zwischen Amnion und Chorion; ZA, ZV Zottenarterie, -vene; Zr Zwischenzottenraum.

die innige Verbindung zwischen dem mütterlichen und dem fetalen Gewebe und damit auch zwischen den beiden entsprechenden Kreisläufen hergestellt. Das morphologische Ergebnis dieses Vorganges der „Placentation“ ist der Frucht- oder Mutterkuchen, die Placenta (Abb. 197, 198, 194). Das physiologische Endergebnis besteht in dem Ersatze der Embryotrophe durch die Hämotrophe, welche fortab die Atmung und Ernährung des Fetus vermittelt.

Ihrer Entwicklung gemäß besteht die Placenta aus zwei Teilen, aus der vom Uterus gebildeten Placenta uterina s. materna und aus der vom Chorion aus entstandenen Placenta fetalis.

Die Placenta fetalis stellt das erhalten gebliebene und sich weiter entwickelnde Chorion frondosum dar. Sie besteht daher aus den Chorionzotten,

Villi choriales und aus dem Chorion, von welchem die Zotten abgehen. Dieser Abschnitt des Chorion wird als Chorionplatte, Membrana chorii bezeichnet (Abb. 194, Chpl, 201). Sowohl an den Zotten, wie auch an der Chorionplatte unterscheidet man einen epithelialen (Che) und einen bindegewebigen (Chm) Anteil. Der epitheliale stammt vom Trophoblast (Ektoderm), der bindegewebige vom Mesoderm.

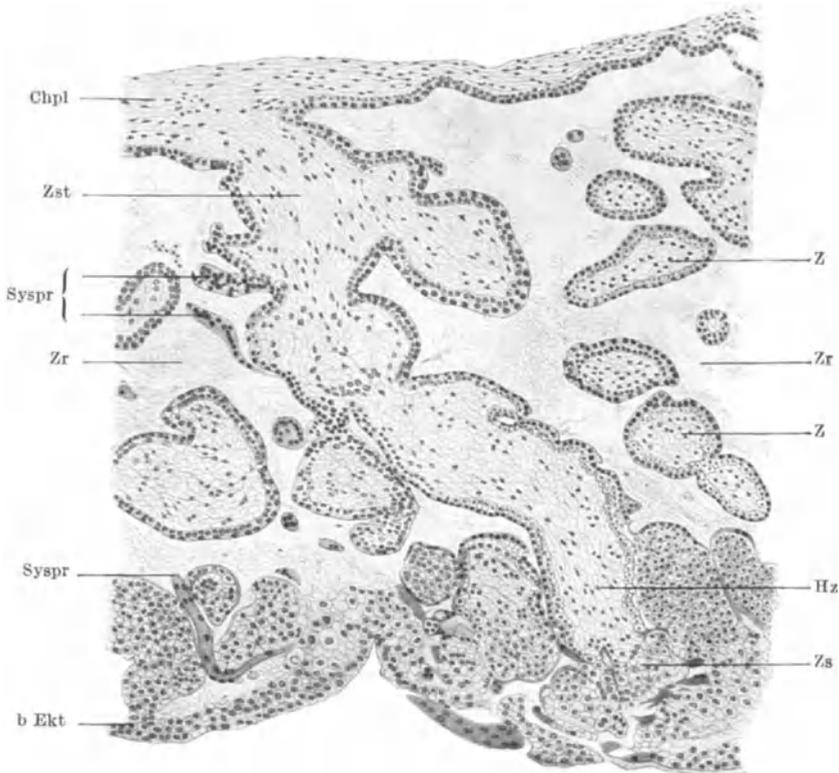


Abb. 195. Schnitt durch das Chorion und durch die Decidua basalis eines Embryo mit 4 Urvirbelpaaren. b Ekt basales Ektoderm; Chpl Chorionplatte; Hz Haftzotte; Syspr Syncytiumsproß; Z Zotte; Zr Zwischenzottenraum; Zs Zellsäule; Zst Zottenstamm. 85fache Vergrößerung.

Das Epithel der Chorionplatte, das Chorionepithel, besteht wie das Zottenepithel (Abb. 190) aus einer oberflächlichen syncytialen Deck- und aus einer tieferen cytotrophoblastischen Grundschichte, welche durch eine Basalmembran von dem unter ihr gelegenen Bindegewebe abgegrenzt wird. Diese Schichten sind jedoch nur im Anfange der Schwangerschaft gut ausgebildet, später treten in der Grundschichte Lücken auf, so daß sie im 4. Monate nicht mehr überall vorhanden ist und am Ende der Schwangerschaft fehlt. Die syncytiale Deckschichte besitzt an ihrer Außenseite einen als „Bürstensaum“ gedeuteten Randabschnitt, der aber nicht immer nachweisbar und wahrscheinlich nur bei bestimmten Funktionszuständen vorhanden ist. An der Oberfläche finden sich ferner stellenweise sog. Proliferationsknoten, d. h. unregelmäßige Epithelhöcker, welche sich ablösen und so in den mütterlichen Kreislauf gelangen können („Deportation syncytialer Elemente“). Bei Schädigung der Placenta durch langdauernde Geburten kann es auch zur Ablösung von Zotten kommen („Zottendeportation“). — Im Randabschnitte der uterinen Fläche der Chorionplatte kann sich ein aus großen, blassen Decidua- und Trophoblastzellen

bestehender Streifen von 1—2 cm Breite ausbilden, der sog. hypo- oder subchoriale Schlußring oder die Schlußplatte (Abb. 194, hch Sehr).

Das Bindegewebe (Stroma) der Chorionplatte besteht aus fibrillären Bindegewebssträngen und aus Zellen von Spindelform. Nur in den frühen Entwicklungsstadien finden sich in ihm überall kleinere Blutgefäße und Capillaren vor. Später enthält es nur die großen Arterien und Venen, welche ihre Zweige in die Zotten senden, bzw. aus Zotten sammeln. Nach innen, gegen den Embryo zu, ist das Bindegewebe nicht glatt abgegrenzt, da sich hier ein Rest des Magma reticulare erhält, welcher später, wenn sich das Amnion an das Chorion anlegt, als eine Schichte lockeren Bindegewebes zwischen Amnion und Chorion erhalten bleibt.



Vene Arterie  
Abb. 196. Zotte mit  
Gefäßen. Nach BONNET.

Die ursprünglich plumpen, kurzen Zotten werden später durch Längenwachstum immer größer, schlanker und verzweigter (Abb. 195). Ihre Gesamtoberfläche wird auf etwa 6,5 m<sup>2</sup> geschätzt.

Zur Veranschaulichung dieser Größe sei darauf hingewiesen, daß die Hautoberfläche eines Erwachsenen nur 1,4 m<sup>2</sup> beträgt.

Als Teile der Trophoblastschale sind die Zotten ursprünglich ohne freie Enden, sind also sog. Haftzotten (Haftwurzeln). Später bilden sich immer mehr freie Zotten aus, d. h. Verzweigungen der Stammzotten, welche mit freien Enden in das Blut der intervillösen Räume eintauchen (Abb. 194, fZ), während die Haftzotten (Abb. 194, 195, Hz) an den Wänden dieser Räume befestigt sind. Die Wandbekleidung dieser Räume besteht aus den Resten des Trophoblast, aus dem sog. basalen Ektoderm (Abb. 195, bEkt). Die Haftzotten werden mit dieser Wand oft durch säulenförmige Trophoblastmassen, sog. Zellsäulen, verbunden (Abb. 195, Zs).

Jede der ursprünglichen Primärzotten stellt demnach später ein reich verzweigtes, baumartiges Gebilde dar, welches man in Analogie mit den Zottenbüscheln einer Semiplacenta (s. S. 217) als *Kotyledo* bezeichnet. Die Placenta fetalis besteht aus 15—20 solcher *Kotyledonen*.

Als „*Kotyledonen*“ werden aber auch von manchen Forschern die schalenförmigen Räume (*κορυλλιδών* = Napf, Schale) der Decidua bezeichnet, in welche die Zottenbüschel hineinragen, also Teile der Placenta materna. Die Zahl dieser Räume ist eine schwankende, wenn sie auch im Mittel etwa 20 beträgt. Sie kann aber bis auf 0 herabsinken und auf weit über 30 ansteigen. Mit den *Lobi placentae* sind daher schon aus diesem Grunde die „*Kotyledonen*“ der Placenta materna nicht identisch.

Histologisch (Abb. 190) bestehen die Zotten aus einem zentralen Bindegewebe, welches von dem Zottenepithel umhüllt wird. Das Bindegewebe ist in den stärkeren (älteren) Zottenzweigen mehr fibrillär, in den schwächeren gallertig. Unter dem Epithel ist es etwas dichter. In dem Bindegewebe verlaufen die Blutgefäße (Abb. 196). Etwa 3—5 Arterien und 2—3 Venen entfallen auf jede *Kotyledo*. Die in die Zotten eintretenden Arterien lösen sich in Capillaren auf, welche besonders an den Zottenenden dicht unter dem Zottenepithel liegen und in die Zottenvenen übergehen. Das Zottenepithel besteht, wie das Chorionepithel, anfangs aus einer cytotrophischen Grund- und aus einer syncytialen Deckschichte mit einem als „Bürstensaum“ aufgefaßten Randabschnitte. In den frühen Stadien gehen von dem Syncytium verschieden lange, oft mit einem schmalen Abgangsstiele versehene Fortsätze — Syncytiumsprossen — aus, welche frei in den Bluträumen schweben, bzw. — bei den Haftzotten —

in die Decidua hineinragen (Abb. 195, Syspr, 201). Später schwinden die Zellen der Grundschiechte allmählich, so daß das Syncytium allein die Epithelhülle der Zotten darstellt. Infolge seiner durch das Wachstum der Placenta verursachten Dehnung schwindet dann auch das Syncytium stellenweise, wobei sich Fibrinoidstreifen ausbilden. — Durch Anhäufung von Kernen entstehen im Syncytium, besonders an den Zottenenden, die Proliferationsknospen oder -inseln), welche in die Zwischenzottenräume hineinragen und oft nur durch einen dünnen Stiel mit der Zotte zusammenhängen.

Die Placenta materna besteht aus einer Basalplatte (Abb. 194, Bpl) und aus den von dieser abgehenden Deciduapfeilern und Deciduasepten, Septa placentae (Abb. 194, Spl). Sie wird von einem Teile der Decidua basalis gebildet, welcher daher auch als Decidua placentalis bezeichnet wird.

Die Decidua basalis besteht wie die übrige Decidua aus einer Substantia compacta und aus einer Substantia spongiosa. Der Gehalt an Drüsen weist große Verschiedenheiten auf. Zumeist sind sie in geringerer Anzahl als in der übrigen Decidua vorhanden und können sogar in jungen Entwicklungsstadien ganz fehlen. Die Basalplatte ist ein Teil der Decidua basalis, welcher zwischen den Deciduazellen Fibrinoidstreifen und Trophoblastzellen enthält und von den Blutgefäßen durchzogen wird, welche das Blut zu den intervillösen Räumen führen, bzw. es von dort abführen — utero-placentare Arterien und Venen. Stellenweise senken sich Zotten in die Fibrinoidmasse der Basalplatte ein. In frühen Stadien, bis zur Mitte der Schwangerschaft, sind die Deciduapfeiler nachweisbar, d. h. Fortsätze der Basalplatte, welche gegen die Chorionplatte vorragen, sie jedoch nicht erreichen. Nach dem Schwunde dieser Pfeiler treten die Deciduasepten auf, d. h. mächtigere Fortsätze der Basalplatte, welche jedoch die Chorionplatte gleichfalls nicht erreichen. Die Entstehungsart dieser Pfeiler und Septen ist noch nicht festgestellt. Viele nehmen an, daß die Septen die Gebiete der Placenta materna voneinander — wenn auch nicht vollständig — abgrenzen, welche nach der Lösung der Placenta an ihrer uterinen Fläche als Placentallappen, Lobi placentae (Abb. 198) hervortreten. Diese Gebiete sollen den Kotyledonen der Placenta fetalıs entsprechen und sie werden auch selbst als Kotyledonen bezeichnet (vgl. S. 238).

Die Drüsen der Decidua beginnen sich vom 2. Monate an in parallel zur Uterusoberfläche verlaufende, von platten Epithelzellen bekleidete Schläuche umzuwandeln. Dieses Epithel geht später verloren. Nur in den zwischen den Muskeln befindlichen Drüsen-schläuchen bleibt das kubische Epithel erhalten.

Zwischen den Deciduasepten befinden sich die Zwischenzottenräume, die intervillösen Räume (Abb. 194, Zr, 201), in welche die freien Zotten hineinragen, während die Haftzotten mit der Basalplatte und mit den Septen verwachsen sind. Diese Räume sind, wie bereits erörtert wurde, aus den durch die Vorwucherung des Trophoblast eröffneten und sich ausweitenden Capillaren entstanden. Durch das Wachstum der Placenta sind diese Räume immer größer geworden. Die Gesamtheit dieser Räume wird auch als mütterlicher Blutraum oder als Placentarraum bezeichnet. Durch die in den Deciduasepten korkzieherartig gewunden verlaufenden uteroplacentaren Arterien (Abb. 194, A) wird das Blut in diese Räume gebracht. Die Blutabfuhr erfolgt durch die am Boden der Räume beginnenden uteroplacentaren Venen (Abb. 194, V), ferner durch den ausgeweiteten, zwischen dem Placentarrande und dem Chorion laeve befindlichen Randbezirk des Placentarraumes, den sog. Rand- oder Ringsinus, Sinus circularis (Abb. 194, R). Dieser ist allerdings nicht im ganzen Umfange der Placenta ausgebildet und fehlt sogar manchmal. Lücken in seiner Innenwand stellen die Verbindung mit den Zwischenzottenräumen her, während die abführenden Venen von den Lücken in der Außenwand

abgehen. — Die uteroplacentaren Gefäße verlieren bei ihrem Durchtritte durch die Basalplatte ihre Muskelschichte, bestehen daher nur aus einer Endothelwand und gehen, ohne Capillaren zu bilden, direkt in die intervillösen Räume über.

Mitten in den intervillösen Räumen liegen in frühen Entwicklungsstadien die sog. großzelligen Inseln, Zellinseln oder Zellknoten. Sie entstammen Trophoblastzellen, welche nicht in Zottenepithelzellen umgewandelt wurden.

In der Wand dieser Räume und auf den Zotten kommt es später, etwa von der Mitte der Schwangerschaft ab, zur Ablagerung von Fibrinoidstreifen. Unter der Chorionplatte lagert sich der hypochoriale oder LANGHANSsche Fibrinoidstreif ab (Abb. 194, hF). In der Decidua basalis, in geringer Entfernung vom intervillösen Raume bildet sich der NITABUCHsche, basale oder untere Fibrinoidstreif aus und unmittelbar am intervillösen Raume liegt der ROHRsche oder obere Fibrinoidstreif. Diese Streifen kommen nicht immer zugleich vor und sie sind ferner nicht in der ganzen Placenta ausgebildet. Dem hypochorialen Streifen kann aus dem Blute stammendes Fibrin aufgelagert sein. — Aus Fibrinoid bestehen auch die sog. weißen Infarkte, verschieden große, harte, weiße Knoten, welche aus Zottenepithel und aus den „Zellinseln“ — frei im intervillösen Raume liegenden oder an den Zottenenden hängenden Trophoblastzellen — entstehen. Die roten Infarkte entstehen wahrscheinlich durch Gerinnung in den intervillösen Räumen. In der Basalplatte, zwischen und unter den Drüsen der Substantia spongiosa, manchmal aber auch noch zwischen den Muskelfasern, liegen vielkernige Protoplasmamassen, sog. Riesenzellen der Placenta. Etwa im 4. Monate ist ihre Zahl am reichlichsten, um dann abzunehmen. Sie stellen abgesprengte Teile des Syncytium dar, entstanden aus den in die Decidua hineinwuchernden Fortsätzen des Syncytium.

Der Aufbau der Placenta ist nicht ganz sichergestellt. Nach einer anderen als der hier gegebenen Darstellung werden die Lappen der Placenta materna nur stellenweise und nur zufällig durch die Placentasepten abgegrenzt und diese Septen sollen überhaupt nicht regelmäßig vorkommen, vielmehr nur unregelmäßig angeordnete Gebilde darstellen, welche erst nach der Lösung der Placenta durch Druckwirkung und Faltung der uterinen Placentafläche entstehen. Sie sollen auch nicht von der Decidua, sondern vom Trophoblasten gebildet werden. Blutgefäße sollen in ihnen nicht enthalten sein und der Blutlauf im intervillösen Raume soll durch sie nicht wesentlich beeinflusst, vielmehr lediglich durch die als „Schwangerschaftswehen“ bezeichneten Uteruskontraktionen geregelt werden.

### Die Funktion der Placenta.

Der Gas- und Stoffaustausch zwischen dem mütterlichen und dem fetalen Blute spielt sich in den intervillösen Räumen ab. Diese werden rhythmisch erweitert und verengert. Doch ist die Blutbewegung in der Placenta eine langsame, daher für den Stoff- und Gasaustausch günstige. Der Kontraktion der fetalen Herzkammern entspricht eine Füllung der Zottenendzweige der Arteriae umbilicales und damit eine Verdickung der ganzen Zotten. Diese rhythmisch erfolgende Erweiterung der Zotten ist wohl die Hauptursache der Blutbewegung im Placentarraume.

Da die freien Zotten in die intervillösen Räume hineinragen und so vom mütterlichen Blute umspült werden, ist dieses von dem fetalen Blute nur durch das Zottenepithel getrennt, welchem die dünne, durchlässige Endothelwand der Zottengefäße dicht anliegt. Bei dem Gas- und Stoffaustausche zwischen dem mütterlichen und dem fetalen Blute spielen Diffusion und Osmose, welche nur beim Übertritte von Wasser und von Salzen in Betracht kommen, nicht die Hauptrolle. Das Zottenepithel verhält sich vielmehr so wie das

Epithel der Darmzotten, es wählt die Stoffe und verarbeitet sie in bestimmter Weise, um den schädlichen Übertritt nicht spezifischer Eiweißstoffe in den fetalen Körper zu verhindern (s. S. 221). Eiweiß, Fett, Kohlehydrate, Glykogen und Eisen (als Hämoglobin oder als dessen Abkömmlinge) gelangen in dieser Weise aus dem mütterlichen in den fetalen Kreislauf, während hoch zusammengesetzte Eiweißkörper nicht durch das normale Zottenepithel hindurchgelassen werden.

Andererseits können aber auch Stoffe aus dem fetalen in das mütterliche Blut gelangen. Dies ist notwendig, da auf diese Weise die im Embryo gebildeten schädlichen Stoffe, z. B. der Harn, aus dem embryonalen Körper entfernt werden müssen.

Der Gas- und Stoffaustausch in den intervillösen Räumen dient demnach der Atmung (Aufnahme von Sauerstoff aus dem mütterlichen und Abgabe von Kohlensäure aus dem fetalen Blute), der Ernährung und der Excretion.

Die Placenta dient aber auch als Durchtrittsstelle für gelöste Stoffe, welche sowohl von der Mutter zum Kinde als auch umgekehrt durch die Placenta gehen können.

Nicht jeder dieser Stoffe vermag jedoch die Placenta nach beiden Richtungen hin zu passieren. Trypanblau z. B. geht wohl von der Mutter zur Frucht, nicht aber umgekehrt über.

Da der Austausch von Stoffen ein gegenseitiger ist, kann sowohl eine Beeinflussung des Fetus durch das mütterliche, als auch eine Beeinflussung des mütterlichen Körpers durch das fetale Blut erfolgen: Mutter - Kind - Beziehungen, feto-maternale Organkorrelationen.

Durch die Schwangerschaft werden nämlich nicht bloß der Uterus, sondern auch noch andere Organe des mütterlichen Körpers verändert. Dies erfolgt durch Hormone, welche im Corpus luteum und später in der Placenta gebildet werden. Diese Hormone gelangen auch in das fetale Blut und rufen nun in dem fetalen Körper gleichartige Veränderungen wie in dem mütterlichen hervor: Fetale Schwangerschaftsreaktionen, Schwangerschaftsreaktion fetaler Organe. So entspricht den mannigfachen Veränderungen der Haut der Schwangeren das Auftreten von Milien, Comedonen u. dgl. in der Haut des Fetus; dem Wachstum der Milchdrüse des schwangeren Weibes der Umstand, daß die Milchdrüse des Neugeborenen, gleichviel ob weiblichen oder männlichen Geschlechtes, so gut entwickelt ist, daß sie zu sezernieren vermag (sog. Hexenmilch); dem Wachstum des schwangeren Uterus entspricht der relativ zu große und daher nach der Geburt sich verkleinernde Uterus der Neugeborenen; den Veränderungen der Hypophyse, Thyreoidea, der Keimdrüsen und anderer Organe der Schwangeren entsprechen die besonderen, nicht allein aus eigenem Wachstum entstandenen Ausbildungsarten dieser Organe beim Fetus sowie die Folgen der Hypertrophie dieser Organe (z. B. durch die Hypophyse bewirktes Gedunsensein des Gesichtes des Neugeborenen). Bei Erkrankungen der Mutter können auf diese Weise auch schädliche Folgen für den Fetus entstehen. So tritt bei mangelhafter Ausbildung der Thyreoidea der Mutter Myxödem beim Kinde auf; Tiere mit verkleinerter Schilddrüse bringen Junge mit abnormer Schilddrüse zur Welt u. a. m.

Andererseits liefert für die Beeinflussung des mütterlichen durch den fetalen Körper der Umstand einen klaren Beweis, daß man einen durch Entfernung des Pankreas beim Hunde künstlich erzeugten Diabetes durch die Schwangerschaft, aber nur für deren Dauer, beheben kann: Das im Fetus entstandene Pankreas beeinflußt durch sein auch in das mütterliche Blut gelangendes Sekret den Stoffwechsel der Mutter und heilt so den bei ihr künstlich erzeugten Diabetes.

In der Placenta selbst werden ferner durch innere Sekretion Stoffe gebildet, welche in die Blutbahn gelangen und formative Einflüsse ausüben. Im Uterus übernehmen sie u. a. die Rolle, welche bis dahin das Corpus luteum auf die Schleimhaut ausgeübt hat und etwa vom Ende des 2. Monates ab nicht mehr auszuüben imstande ist.

Die Funktion der Placenta ist demnach eine vielseitige: Die Placenta dient als Atmungs-, als Ernährungs-, als Ausscheidungsorgan, sowie als Organ mit innerer Sekretion und sie vermittelt den Übergang von Gasen ( $O_2$ ,  $CO_2$ ) und verschiedenen Stoffen von der Mutter zum Kinde und vom Kinde zur Mutter.

Die Blutbewegung ist in den intervillösen Räumen infolge der sehr großen Erweiterung der Gefäßbahn eine sehr langsame, jedenfalls eine viel langsamere als in den mütterlichen Gefäßen. Vielleicht wird die Blutbewegung durch Kontraktionen der Uterusmuskulatur (Schwangerschaftswehen) gefördert. Ebenso ist der Blutdruck in diesen Räumen ein sehr geringer. Durch die spätere Zunahme der erwähnten Fibrinoidstreifen und durch die Ablagerung von Fibrin werden die Kreislaufverhältnisse in den Zwischenzottenräumen ungünstig beeinflusst.

Die Gerinnung des Blutes in den intervillösen Räumen wird durch eine vom Syncytium ausgeübte Fermentwirkung verhindert, welche gegen Ende der Schwangerschaft abnimmt.

### Wachstum der Placenta.

Die Placenta wächst anfangs sehr rasch, so daß sie im 4. Monate ihre relativ größte Ausdehnung erreicht, indem sie ungefähr die Hälfte der Innenfläche des Corpus uteri einnimmt. In diesem Entwicklungsstadium ist sie aber noch dünn und geht daher an ihrem Rande ganz allmählich in das Chorion laeve über. Entsprechend der Form des Uteruskörpers ist ihre Innenfläche napfförmig vertieft. Im weiteren Verlaufe wächst die Placenta langsamer als der Uterus, sie nimmt also einen verhältnismäßig kleinen Bezirk im Uterus ein, verdickt sich aber um das 2—3fache. Die Grenze zwischen ihr und dem Chorion laeve tritt infolgedessen scharf hervor. Da sich der Uterus gegen Ende der Schwangerschaft streckt, streckt sich auch die Placenta, ihre Innenfläche plattet sich daher ab, aus der Napfform entsteht die Scheibenform der Placenta. — Die histologischen Vorgänge beim Wachstum der Placenta sind noch nicht genügend bekannt.

### Sitz der Placenta.

Der Sitz der Placenta wird durch die Implantationsstelle des Eies bestimmt. Entsprechend dieser Stelle befindet sich die Placenta am häufigsten an der vorderen oder hinteren Fläche des Corpus uteri, und zwar in dessen oberer Hälfte, weshalb sie oft auf den Fundus uteri übergreift. Doch kann sich die Placenta auch an jeder anderen Stelle des Uteruskörpers vorfinden. Deckt sie eine der beiden Tubenmündungen, so bezeichnet man sie als Tubeneckplacenta. Sitzt sie im unteren Abschnitte des Corpus uteri, so kann sie das Os uteri internum verdecken und heißt dann, da sie den Geburtsweg verlegt, Placenta praevia.

### Die Ablösung der Placenta.

Am Ende der normalerweise etwa 266 Tage (38 Wochen, 10 Mondmonate) dauernden Schwangerschaft wird die Placenta, nachdem das Kind geboren ist,

durch Kontraktionen der Uterusmuskulatur von ihrem Mutterboden abgelöst und, mit ihrer fetalen Fläche nach außen gekehrt, abgestoßen oder mit ihrem unteren Ende nach vorne aus dem Uterus geschoben. Hierbei kann zwischen der sich ablösenden Placenta und dem Uterus ein Bluterguß aus den eröffneten Blutgefäßen stattfinden: *Retroplacentares Hämatom*. Die Verblutung der Mutter aus diesen eröffneten Blutgefäßen wird durch die rasche und starke Kontraktion der Uteruswand verhindert. Die Ablösung, welche durch nekrobiotische Vorgänge vorbereitet wird, findet wahrscheinlich in dem oberen Abschnitte der *Substantia spongiosa*, unter der Basalplatte, statt. Ein Teil der *Decidua basalis* bleibt also im Uterus zurück, weshalb man auch an der *Decidua* eine *Pars caduca* und eine *Pars fixa* unterscheidet. Der zurückbleibende Teil stellt eine große Wundfläche dar, welche erst verheilen muß, bevor die Schleimhaut wieder ihre normalen Funktionen übernehmen kann.

Die Regeneration der epithelialen Elemente der Uterusschleimhaut erfolgt bei dieser Verheilung von dem Epithel der erhalten gebliebenen, tief in der *Substantia spongiosa* und in der *Muscularis* befindlichen Drüsenschläuche, die Regeneration der bindegewebigen Elemente überall an der Wundfläche, von den daselbst befindlichen *Deciduazellen* aus. Das Bindegewebe wird wieder dichter, die Uteruswand härter, ihre leichte Zusammendrückbarkeit schwindet.

## Die Nachgeburt.

Alles was nach der Geburt des Kindes mit der Placenta aus dem Uterus nach außen befördert wird, bezeichnet man als Nachgeburt, *Secundinae*. Zu ihr gehören: Die „reife“ Placenta; das Chorion mit den ihm anhaftenden Resten der *Decidua parietalis*; das Amnion; der nicht am Kinde verbliebene Rest des Nabelstranges und das Nabelbläschen. Amnion und Chorion mit den dem Chorion aufsitzenden Resten der *Decidua capsularis* bilden zusammen einen das Kind umhüllenden Sack, den Fruchtsack, der zumeist vor der Geburt einreißt, der aber auch ohne einzureißen gemeinsam mit dem Kinde nach außen befördert werden kann und dann künstlich eröffnet werden muß.

### Die reife Placenta.

Die am Ende einer normalen Schwangerschaft geborene „reife“ Placenta (Abb. 197, 198) stellt am häufigsten eine runde Scheibe von durchschnittlich 16—20 cm Durchmesser und 2,5—3 cm Dicke dar. Sie wiegt etwa 500 g. Auf Schnitten ist sie dunkelrot und schwammig. Man unterscheidet an ihr eine äußere, uterine oder mütterliche und eine innere, fetale oder Amnionfläche. Die innere, der Chorionplatte entsprechende Fläche (Abb. 197) erscheint infolge ihres Amnionüberzuges glatt und glänzend; durch das Amnion hindurch sind die über die Oberfläche vorragenden und sich auf dieser Fläche verzweigenden *Vasa umbilicalia* sichtbar. Die unregelmäßige, rotgraue, äußere, der Basalplatte entsprechende Fläche (Abb. 198) ist mit Blutgerinnseln bedeckt. Durch Furchen — *Sulci placentae* — wird sie in Felder, *Lobi placentae*, geteilt, welche den Ausbreitungsgebieten der *Kotyledonen* entsprechen sollen. In der Tat ist eine entsprechende Felderung schon am *Chorion frondosum*, noch vor Ausbildung der *Placenta materna* und damit der *Deciduasepten*, nachweisbar (Abb. 191).

Die Placenta kann auch noch eine andere Form als die einer runden Scheibe besitzen (ovale Scheiben-, Wurst-, Spindel-, Nierenform u. a. m.). Sie kann ferner geteilt sein (*Placenta bi-, tripartita, multilobulata*). Diese Formverschiedenheiten erklären sich aus Verschiedenheiten der Ausbildung des *Chorion frondosum*.

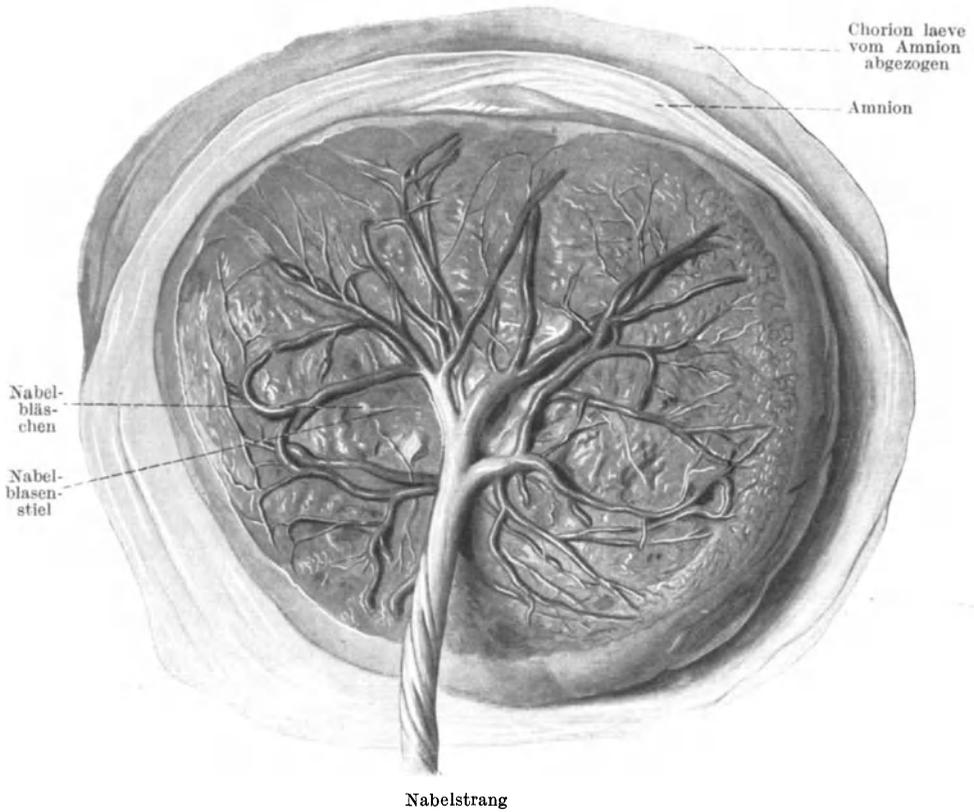


Abb. 197. Fetale Fläche einer reifen Placenta, Nabelstrang und Randteil des Fruchtsackes.

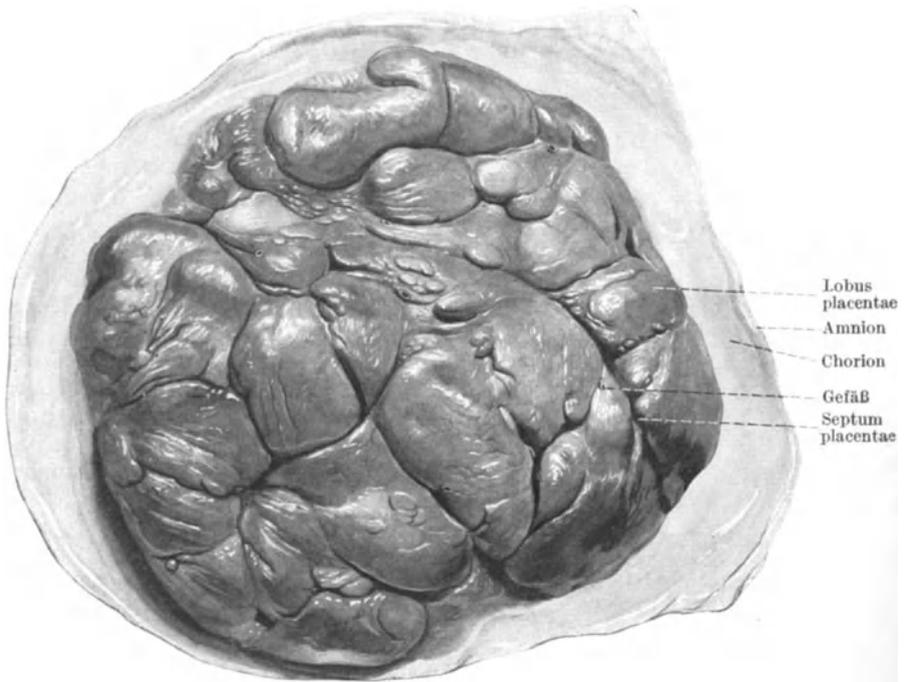


Abb. 198. Uterine Fläche einer reifen Placenta mit dem Randteile des Fruchtsackes.

Die Nabelgefäße werden der Placenta durch den Nabelstrang zugeführt, der sich, wie noch erörtert werden wird, in verschiedener Weise mit der Placenta verbindet.

Am Rande der Placenta legen sich Amnion (Abb. 197, 198) und Chorion laeve dicht aneinander und bilden so einen Sack, der mit der Placenta zusammenhängt. Die innere Wand dieses Sackes wird vom Amnion, die äußere durch das Chorion gebildet. Dieser Sack reißt an seinem dem inneren Muttermunde zugekehrten Pole bei der Geburt ein, um dem Kinde den Austritt aus dem Uterus zu ermöglichen.

### Das Chorion.

Das Chorion stellt eine dünne, leicht zerreißliche, rötliche Membran dar, welche an ihrer dem Amnion zugekehrten Fläche glatt ist. Die Außenfläche ist rauh, mit Blutgerinnseln und mit Resten der Decidua parietalis bedeckt. Histologisch (Abb. 202) besteht das Chorion aus Bindegewebe, aus vom Trophoblast stammenden Epithelzellen, aus rückgebildeten Zotten und aus Decidua-zellen. Um das Chorion darzustellen, muß es von dem seiner Innenfläche anliegenden Amnion abgezogen werden.

### Das Amnion.

Das durch Ablösung vom Chorion darstellbare Amnion ist eine dünne, durchsichtige und glänzende Membran, deren Außenfläche, wie die ihr zugekehrte Chorionfläche, feinfaserig erscheint und von dem Amnionbindegewebe gebildet

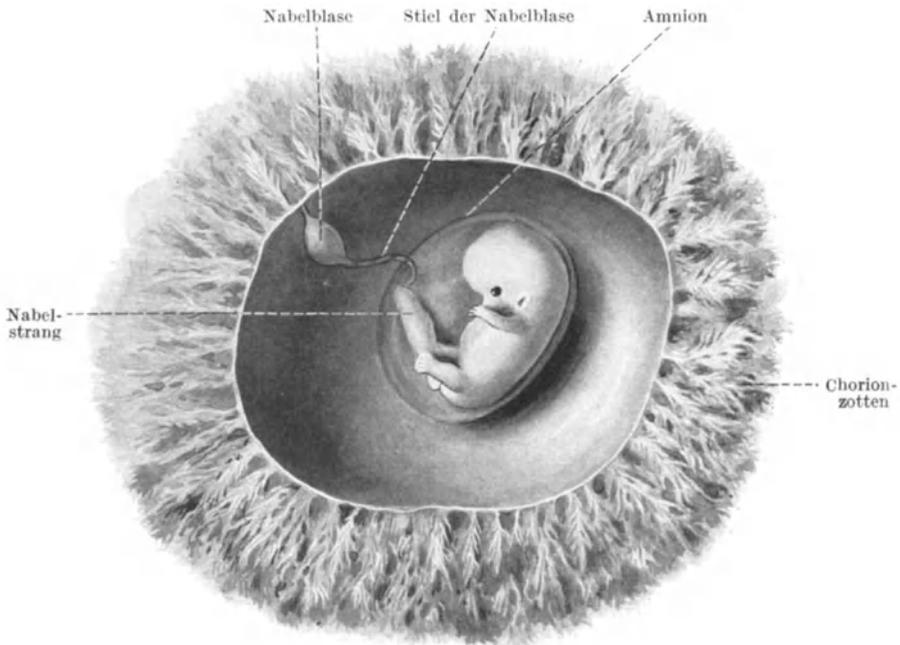


Abb. 199. Eroffneter Chorionsack mit dem darin befindlichen 17 mm langen Embryo. Der Amnionsack ist erhalten. 1,5fache Vergrößerung.

wird. Die Innenfläche ist glatt und von dem einschichtigen Amnionepithel ausgekleidet, das ursprünglich aus niedrigen, in der Mitte der Schwangerschaft aus kubischen und später aus höheren, auch aus zylindrischen Zellen besteht.

Vom 5. Monate ab soll das die Placenta überziehende Amnion zylindrische, das übrige — „freie“ — Amnion kubische Zellen besitzen. Die Epithelzellen enthalten reichlich Glykogen und besonders im freien Amnion größere Fetttropfen, was zur Annahme geführt hat, daß Fett durch das Amnion hindurchwandert und als Nahrung für den Embryo dient.

Als Amnionzotten bezeichnet man unregelmäßige, weißliche, verhornende und sich abschilfernde Wucherungen des Amnionepithels, die aber beim Menschen selten und dann zumeist nur im Bereiche der Placenta vorkommen.

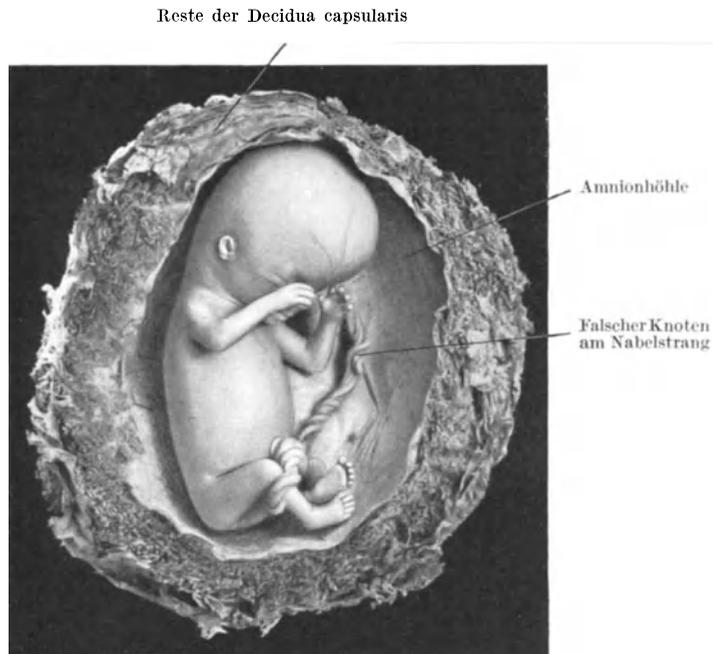


Abb. 200. Fetus von 58 mm Scheitel-Steiß-Länge in den eröffneten Fruchthüllen. Der Nabelstrang schlingt sich um den linken Unterschenkel.  $\frac{4}{5}$  natürliche Größe. Lichtbild von HOCHSTETTER.

Ursprünglich (Abb. 161—165, 224—230, 232) bildet das Amnion einen engen, dem Embryo dicht anliegenden, nicht mit dem Chorion verwachsenen Sack. Er kann, wie im Falle der Abb. 199 ungewöhnlich lange eng bleiben. Zumeist wächst er aber rasch, rascher als das Chorion, bildet daher bald einen weiten Sack (Abb. 186), der zumeist schon am Ende des 2. Monats mit dem Chorion verwächst, so daß dann der Embryo in einer weiten, vom Amnion und Chorion umwandeten Höhle liegt (Abb. 200). Die Höhle des Amnionsackes, die Amnionhöhle, füllt sich allmählich mit dem Amnion- oder Fruchtwasser, Liquor amnii. Seine Abscheidung erfolgt, da das Amnion keine Blutgefäße besitzt und da die Druckverhältnisse im Amnionsacke hierfür ungünstig sind, nur in unbedeutendem Maße durch Transsudation, wohl aber hauptsächlich als aktive, durch das Amnionepithel bewirkte Absonderung. Es ist eine wasserhellé oder schwach gelbliche, alkalisch reagierende Flüssigkeit, welche nur 1% feste Bestandteile enthält: Eiweißstoffe, Salze, abgestoßene Epithelzellen der Haut, Haare, Hautdrüsensekret u. dgl. Seine Menge ist im 6. Monate am größten, etwa 1 Liter, nimmt aber bis zum Ende der Schwangerschaft um die Hälfte ab und unterliegt großen Schwankungen. Zu geringe Menge

(Oligohydramnie) soll die Ausbildung von Verklebungen zwischen dem Amnion und dem Embryo, „amniotische Stränge“, verursachen. Durch die bei Beginn der Geburt einsetzenden starken Kontraktionen des Uterus („Wehen“) wird ein so starker Druck auf den Amnion-Chorionsack ausgeübt, daß er sich dort, wo er keine Stütze an der Uteruswand findet, also in den inneren Muttermund vorwölbt und dann einreißt, wodurch ein Teil des Fruchtwassers („Vorwasser“) nach außen entleert wird. Die folgenden Wehen üben nunmehr auf den Fetus selbst einen Druck aus, wodurch dessen Geburt herbeigeführt wird. Hierbei wird auch der Rest des Fruchtwassers ausgepreßt. — Ein Teil des Fruchtwassers wird vom Fetus verschluckt.

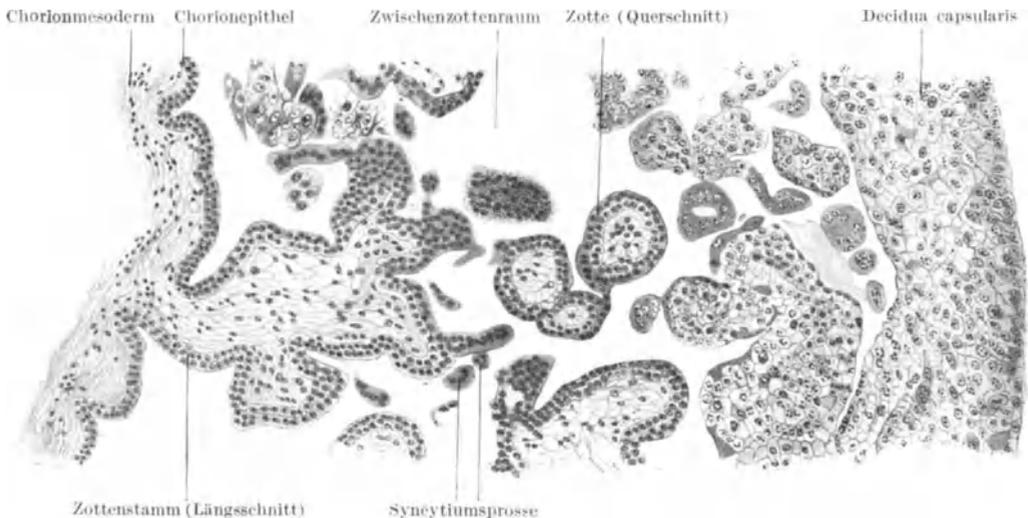
Auch Harn kann sich im Amnionwasser vorfinden, wenn er vom Fetus aus dessen Harnblase ausgepreßt wurde. — Gegen die Natur des Fruchtwassers als Ausscheidungsprodukt der fetalen Niere spricht der Umstand, daß es schon vor Beginn der Nierentätigkeit vorhanden ist und chemisch anders als der Harn zusammengesetzt ist.

Bei eineiigen Zwillingen ist das Fruchtwasser oft in dem einen Amnion vermehrt (Hydramnion), in dem anderen vermindert. Dies erklärt sich aus der rascheren Entwicklung eines der beiden Zwillinge und aus den zwischen ihren Blutkreisläufen bestehenden Anastomosen.

Die Bedeutung des Fruchtwassers besteht darin, daß es den Fetus vor Austrocknung, vor Druck und vor mechanischen Schädigungen schützt, daß das freie Schwimmen des Fetus im Amnionwasser die Formentfaltung des fetalen Körpers begünstigt und daß ferner die Nabelschnur und die Placenta vor Druck durch den Fetus bewahrt und so Störungen des Blutlaufes in ihren Gefäßen verhindert werden.

### Der Fruchtsack.

Der Fruchtsack besteht aus dem Amnion, dem Chorion und den dem Chorion anhaftenden Resten der Decidua capsularis. Das Amnion legt sich erst gegen



Ende des 2. Monates dem Chorion an. Dieses ist ursprünglich überall, also auch an den dem Fruchtsacke entsprechenden Stellen mit Zotten besetzt (Abb. 199, 200, 201), welche gegen die das Chorion umhüllende Decidua capsularis (Abb. 200) vordringen, so daß ein Schnitt durch diesen Teil des „Eies“ in frühen Stadien

ein ganz ähnliches Bild ergibt (Abb. 201) wie ein Schnitt durch den basalen, zur Bildung der Placenta bestimmten Teil des Eies (Abb. 195). Doch unterscheidet sich die Decidua capsularis von der Decidua basalis von Anfang an durch den geringen Gehalt an Blutgefäßen. Durch die hierdurch bewirkte schlechtere Ernährung der Decidua capsularis sowie durch die Dehnung, welche

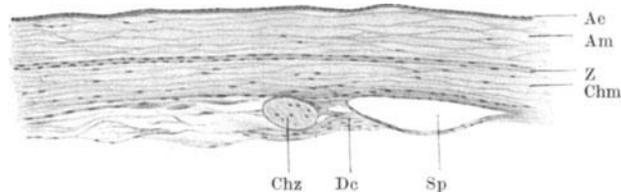


Abb. 202. Schnitt durch den Fruchtsack im 4. Monate der Schwangerschaft. Ae, Am Amnionepithel, -bindegewebe; Chm Chorionmesoderm; Chz Rest einer rückgebildeten Chorionzotte; De Rest der Decidua capsularis; Sp Spaltraum, vielleicht ein Rest eines Zwischenzottenraumes; Z Zwischengewebe zwischen Amnion und Chorion. 70fache Vergrößerung. Nach GROSSER.

das sich vergrößernde Ei auf die Decidua ausübt, kommt es zu Rückbildungsvorgängen, so daß man bei einem Schnitte durch den Fruchtsack bereits im 4. Monate der Schwangerschaft das in der Abb. 202 wiedergegebene Bild erhält: Von den Zotten, von der Decidua capsularis und von den Zwischenzottenräumen sind nur noch spärliche Reste vorhanden, so daß also der Fruchtsack histologisch im wesentlichen nur aus dem Epithel und Bindegewebe des Chorion und Amnion besteht.

### Das Nabelbläschen, Vesicula umbilicalis.

Der im Vergleiche mit dem Embryo ursprünglich relativ große (vgl. 206 und Anmerkung auf S. 212) Dottersack oder die Nabelblase, Vesica umbilicalis (Abb. 160—168, 172—174, 199, 203) ist kugelig und besitzt durch die Ausbildung von Blutinseln (Abb. 166, 167, 168, 224) und Blutgefäßen eine höckerige bzw. streifige Oberfläche (Abb. 203). Später — bei verschiedenen Embryonen zu verschiedenen Zeiten — kommt es, infolge von Resorption des Inhaltes der Blase, zu Schrumpfungen (Abb. 172, 228) und zur Verkleinerung der Blase, die nunmehr als Nabelbläschen, Vesicula umbilicalis, bezeichnet wird. Gleichzeitig damit verengert sich das Verbindungsstück dieser Blase mit dem Embryo, der Dottersackstiel oder Dotterstiel, zu dem immer schmaler, gleichzeitig aber auch länger werdenden Nabelblasenstiel. Der Dotterstiel (Abb. 279) enthält in seiner Mitte den Dotter- oder Nabelgang, Ductus vitello-intestinalis oder omphalo-entericus (Abb. 233, 234), welcher die Verbindung des Entoderms des embryonalen Körpers mit dem Entoderm des Dottersackes vermittelt, also einen von entodermalem Epithel ausgekleideten Gang darstellt. In dem diesen Gang umhüllenden Mesoderm verlaufen je zwei Arteriae und Venae omphalo-mesentericae, welche sich auf der Oberfläche des Dottersackes verzweigen und so den Dottersackkreislauf (vgl. Abb. 154) bilden. Die Abgangsstelle des Dotterganges vom Darne des Embryo bildet den Darmnabel (vgl. Abb. 157, 233, 235, Dn).

Im Vergleiche mit dem Amnionsacke ist der Dottersack zunächst kleiner (Abb. 96 a, b).

Die Namen Nabel-, Dottergang und Dottersackstiel, Dotterstiel werden manchmal in gleichem Sinne gebraucht, obzwar der „Dottergang“ nur den im Inneren des Dottersackes befindlichen, vom Entoderm stammenden epithelialen Anteil, der „Dottersackstiel“ aber den ento- und mesodermalen Anteil, also den ganzen Stiel darstellt.

Die Nabelblase befindet sich ursprünglich in dem vom Magma reticulare erfüllten Raume, zwischen dem Amnion und dem Chorion (Abb. 159). Wenn

sich später die Amnionhöhle vergrößert (Abb. 206) und so das Amnion überall auf das Chorion zuwächst und sich ihm schließlich anlegt, drängt es auch die Nabelblase gegen das Chorion, an welchem sie dann zwischen Amnion und Chorion liegen bleibt. Der Dottersackstiel muß sich dementsprechend verlängern und so lang werden, als es der jeweiligen Entfernung der Nabelblase vom Nabel des Embryo entspricht. Diese Verlängerung ist mit einer Verschmälerung des Stieles verbunden. Da sich auch die Nabelblase stetig verkleinert, wird sie zum Nabelbläschen und dieses hängt nunmehr durch einen schmalen, langen Nabelbläschenstiel mit dem Embryo zusammen (Abb. 199, 203).

Am häufigsten bleibt das Nabelbläschen am Chorion laeve und auf der fetalen Fläche der Placenta (Abb. 197), selten am Nabelstrange liegen. Durch die Einlagerung des Bläschens und seines Stieles unter dem Amnion kann dieses etwas emporgehoben und so die SCHULTZE'sche Amnionfalte gebildet werden, welche als allerdings nicht ganz zuverlässiges Hilfsmittel bei der Aufsuchung des Bläschens benützt werden kann.

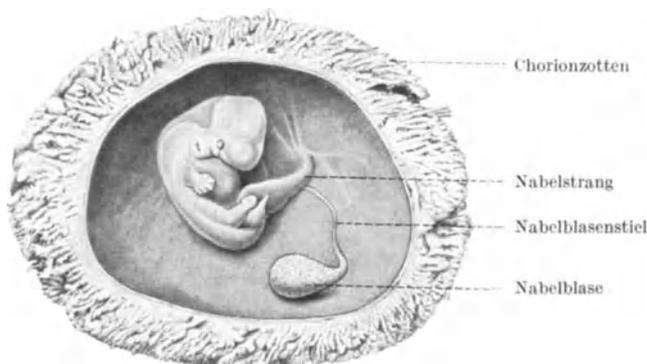


Abb. 203. Embryo von 11 mm größter Länge in dem eröffneten Chorionsacke. Das Amnion ist entfernt worden, um den Embryo frei ersichtlich zu machen.

In der Mitte oder zu Ende des 2. Monates ist die Nabelblase am größten, ihr Durchmesser beträgt 5—10 mm (vgl. Abb. 199 und 203). Gegen das Ende der Schwangerschaft stellt sie nur mehr ein plattes, rundes oder ovales, weißlich oder gelblich gefärbtes Körperchen von verschiedener, zumeist von 1—5 mm Länge dar. Nur im ersten Monate ist sein Inhalt dickflüssig, später wird er dünnflüssig und klar, um dann wieder einzudicken, so daß das „Bläschen“ zum Schlusse nicht hohl, sondern zumeist solid ist, daher den Namen eines Bläschens nicht verdient.

Diese Zustandsänderungen hängen mit der Funktion der Nabelblase zusammen. Der zunächst dickflüssige Inhalt entsteht durch Ansammlung von Nahrungsstoffen für den Embryo, welche der entodermale Überzug des Dottersackes aus der Umgebung entnimmt und durch Sekretion in den Dottersack leitet. Diese Sekretion wird wahrscheinlich durch die drüsenartigen Ausfaltungen des Entoderms besorgt oder gefördert. Wenn sich dann durch die Ausbildung der Dottersackgefäße der Dotterkreislauf ausbildet, wird der Inhalt des Dottersackes durch die Zufuhr von Blut vermittels der Dottersackarterien sowie durch die resorptive Tätigkeit der Entodermzellen verflüssigt und dann den Dottersackvenen zugeführt, welche ihn zum Embryo leiten. Nach Resorption der flüssigen Bestandteile bilden sich die Dottersackgefäße zurück und das solide Nabelbläschen enthält nunmehr außer Fett und Zelldetritus nur noch feste Bestandteile (Kalkablagerungen) als Rückstand seines ursprünglichen Inhaltes.

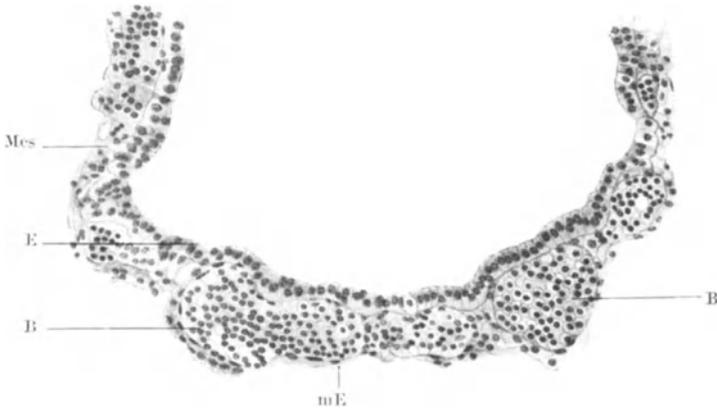


Abb. 204. Schnitt durch die Wand der Nabelblase eines 5 mm langen menschlichen Embryo. B Blutinsel bzw. Blutgefäß; E entodermales Epithel; mE mesodermales Epithel; Mes embryonales Bindegewebe. 150fache Vergrößerung.

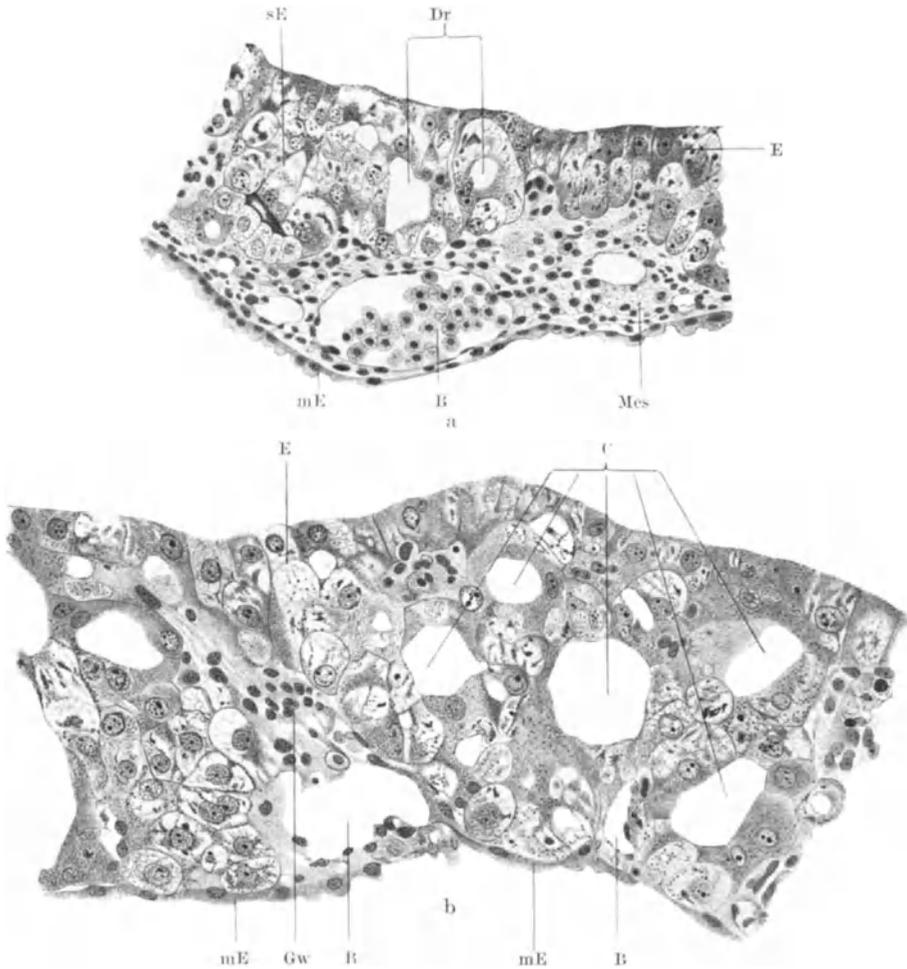


Abb. 205. Schnitte durch die Nabelblasenwand eines 10 mm langen menschlichen Embryo. C Cysten; Dr angeschnittene Drüsenschlauche; sE solide Epithelknospe; Gw angeschnittene Blutgefäßwand; die übrigen Bezeichnungen wie bei Abb. 204. a bei 255facher, b bei 330facher Vergrößerung.

Die Wand der Nabelblase (Abb. 204, 205) besteht aus entodermalem Epithel und einer mesodermalen, der Splanchnopleura entsprechenden Hülle. Das Epithel ist anfangs platt oder kubisch (Abb. 204), später besteht zwischen dem unter der Embryonalanlage und dem peripherwärts gelegenen Teile ein Unterschied, indem bald der eine, bald der andere platt oder kubisch ist. Nach der Abgliederung des Dotterganges vom Darmepithel beginnt das Dottersackepithel zu wuchern und hierauf teils drüsen-, schlauch- und kryptenartige Ausstülpungen (Abb. 205 a), teils solide Epithelknospen zu bilden, welche sich abschnüren und in Cysten umformen können (Abb. 205 b). Auch intraepitheliale Cysten können vorkommen. Die Ausbildung des Epithels ist stellenweise so mächtig, daß ihm gegenüber das Mesoderm ganz zurücktritt und die Nabelblasenwand fast ganz epithelial zu sein scheint (Abb. 205 b). Doch flacht sich das Epithel bald wieder ab und kann bereits nach der 7. Woche rückgebildet sein.

In dem aus epitheloiden Zellen bestehenden Mesoderm der Dottersackwand treten frühzeitig Blutinseln und die ersten Blutgefäße auf (Abb. 204, 205, B), welche in den Embryo hineinwachsen. Die äußere Lage der Mesodermzellen (Abb. 204, 205, mE) wird teils durch platte, langgestreckte, teils durch halbkugelig vorspringende Zellen gebildet, welche zu einer einschichtigen Epithellage zusammengeschlossen sind.

Die mächtige Ausbildung des Epithels der Nabelblasenwand und die engen Lagebeziehungen zwischen diesem Epithel und den Blutgefäßen gestatten die Vermutung, daß die Nabelblasenwand in diesem Entwicklungsstadium ein Organ mit innerer Sekretion darstellt.

Die Funktion des Dottersackes besteht zunächst in der Bildung von Blut durch Vermittlung der Blutinseln. Diese Tätigkeit reicht jedoch nur bis zum Ende des 2. Monates. Der Dottersack dient ferner als Organ der Ernährung (s. das oben Gesagte). Das zu Ende des 1. Monates reich ausgebildete Blutgefäßnetz dient der Zufuhr des neugebildeten Blutes und des resorbierten Inhaltes der Nabelblase zum Embryo. Auch diese Tätigkeit geht bald, gleichfalls im 2. Monate, zu Ende. Ob das gewucherte Dottersackepithel dann auch noch die von manchen Forschern angenommene innersekretorische Tätigkeit entfaltet, ist sehr fraglich.

Nach Rückbildung der Blutgefäße in der Dottersackwand verliert diese ihr höckeriges bzw. streifiges Aussehen, so daß die Oberfläche des Nabelbläschens eine glatte wird.

### **Der Nabelstrang, Funiculus umbilicalis.**

Der Nabelstrang oder die Nabelschnur, Funiculus umbilicalis, stellt die Verbindung zwischen dem Embryo und der Placenta her. An seiner Bildung beteiligen sich der Haft- und der Dottersackstiel, sowie das Amnion.

Der Haftstiel (Abb. 159) verbindet ursprünglich das Hinterende des Embryo mit dem Chorion. Dadurch, daß später das Schwanzende des Embryo frei vorwächst, wird der Haftstiel vom hinteren Ende des Embryo auf dessen ventrale Fläche verschoben, er wird zum Bauchstiele (Abb. 172). In den Bauchstiel ragt wie in den Haftstiel (Abb. 165, 166, 168) die Allantois vor, an deren Seite je zwei Arteriae und Venae umbilicales verlaufen und die Verbindung zwischen den Gefäßen des Embryo und des Chorion bzw. der Placenta herstellen.

Der Dottersackstiel geht ursprünglich in einiger Entfernung vom Bauchstiele von der ventralen Fläche des Embryo (bzw. vom Darms des Embryo) ab. In ihm ziehen außer dem Ductus omphalo-entericus je zwei Arteriae und

Venae omphalo-mesentericae vom Embryo zum Dottersacke bzw. vom Dottersacke zum Embryo (Abb. 279, 356, 357).

Wenn sich nun die Amnionhöhle vergrößert und das Amnion hierbei auch ventralwärts um den Embryo vorwächst, werden Bauchstiel und Dottersackstiel bis zur gegenseitigen Berührung einander genähert und gleichzeitig vom Amnion umhüllt (Abb. 206). Das auf diese Weise entstandene Gebilde ist der Nabelstrang, dessen Name davon herrührt, daß seine Abgangsstelle von der Bauchwand des Embryo dem späteren Nabel entspricht. Der Anfangsteil des Bauchstieles wird dabei zur Bildung der vorderen Bauchwand unterhalb des Nabels verwendet. Querschnitte durch diesen Teil der Bauchwand ergeben daher (Abb. 324), daß in ihr die Allantois mit den sie begleitenden Blutgefäßen enthalten ist.

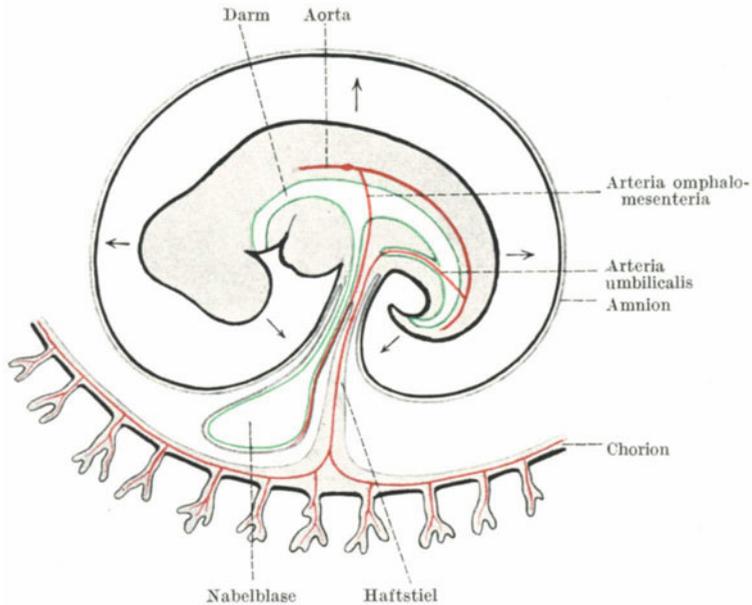


Abb. 206. Schema der Bildung des Nabelstranges. Die Pfeile geben die Wachstumsrichtung des Amnionsackes an.

Seiner Entstehung entsprechend enthält der Nabelstrang ursprünglich die Inhaltsgebilde des Dotter- und des Bauchstieles, also den Ductus omphalo-entericus und die Vasa omphalo-enterica sowie die Allantois und die Vasa umbilicalia. Außerdem ragt in den Nabelstrang die Leibeshöhle (Bauchhöhle) des Embryo vor. Sie bildet im Anfangsstücke des Nabelstranges eine Höhle, das Nabelstrangcölo m (Abb. 207 a, b, 277, 280, 281, 560, 662), das sich als immer schmaler werdender Spalt in den Nabelstrang fortsetzt. Der Dottergang stellt einen von entodermalem Epithel ausgekleideten Gang vor (Abb. 279, 293), welcher entsprechend der Verlängerung des Nabelstranges immer länger und enger wird. Er liegt näher der Oberfläche des Nabelstranges. Die vom Enddarme ausgehende, mehr zentral im Nabelstrange gelegene Allantois (Abb. 206) ist von einschichtigem, niedrigem Epithel umkleidet.

Diese Inhaltsgebilde des Nabelstranges sind in einem eigenartigen Gewebe eingeschlossen (Abb. 207), welches aus dem Mesoderm des Bauch- und des Dottersackstieles entstanden ist, nämlich in einem Gallertgewebe, in der sog.

WHARTONSchen Sulze, einem gallertigen Bindegewebe mit sternförmigen Zellen, spärlichen Fasern und weiten Intercellularräumen. Seine äußere Umhüllung wird durch das Amnion — Amnionscheide — gebildet, weshalb die Oberfläche des Nabelstranges ebenso glatt und glänzend erscheint wie die gleichfalls vom Amnion bekleidete fetale Fläche der Placenta.

Nicht alle ursprünglich im Nabelstrange vorhandenen Gebilde erhalten sich.

Nach Verschuß des „Darmnabels“ (S. 192, 195, 248, 282) bei Embryonen von ungefähr 4 mm Länge, verliert der Dottergang den Zusammenhang mit dem Entoderm. Noch im 2. Monate bildet er aber einen langen, dünnen Epithelschlauch. Die Epithelwände dieses engen Rohres verschmelzen jedoch bald stellenweise miteinander, so daß der Gang an diesen Stellen seine Lichtung verliert und einen soliden abgeplatteten Epithelstrang darstellt. Dadurch, daß diese soliden Epithelstränge, die sog. Epithelperlen, zerfallen und verschwinden, bilden sich Unterbrechungen des Ganges aus, die immer zahlreicher und länger werden, bis der Dottergang schließlich ganz schwindet. Zu gleicher Zeit bilden sich auch die den Dottergang begleitenden Vasa omphalo-mesenterica zurück. Reste des Ganges und der Gefäße sind in den ersten Monaten stets noch vorhanden, besonders in den Anfangsteile des Nabelstranges (Abb. 207 b). Auch im reifen Nabelstrange können sich Reste der Gefäße vorfinden.

In ähnlicher Weise treten bei Embryonen von etwa 10 mm größter Länge Unterbrechungen der Lichtung im Allantoisgange auf. Um die Mitte des 2. Monates bildet er einen soliden, frei im Nabelstrange endenden Epithelstrang — Allantoisstrang —, welcher dann in einzelne Stücke zerfällt. Aus kubischem Epithel bestehende Bläschen oder Schläuche können sich als Reste des Ganges noch im 4. Monate im Nabelstrange vorfinden. Später findet man nur noch kleine, dünne, solide Epithelstränge, ähnlich denen des Dotterganges vor, sog. Epithelperlen, die auch noch im reifen Nabelstrange vorhanden sein können. Alle diese Überreste der Allantois sind von konzentrischen Lagen des Bindegewebes umgeben.

Das Nabelstrangcölo m dient zur Aufnahme des Dottersackstieles und des im 2. Monate sich ausbildenden Nabelschnurbruches (Abb. 219, 281, 207 b, 560), d. h. des Heraustretens von Darmschlingen aus der Bauchhöhle. Diese Schlingen schlüpfen im 3. Monate wieder in die Bauchhöhle zurück, worauf eine Wucherung des Gewebes um das Nabelstrangcölo m, in welchem sich unterdessen auch der Dottersackstiel rückgebildet hat, eintritt. Durch diese Wucherung, sowie durch die Zusammenschmürung im Bereiche des Nabelringes wird das Nabelstrangcölo m zum Schwunde gebracht und durch Gallertgewebe ersetzt.

Von den vier Nabelgefäßen bildet sich die rechte Vena umbilicalis zurück, so daß schließlich als funktionierende Inhaltsgebilde des Nabelstranges zwei Arteriae umbilicales und nur eine Vena umbilicalis zurückbleiben.

Auf Querschnitten durch den reifen Nabelstrang (Abb. 207) findet man demgemäß an der Außenfläche das niedrige einschichtige, stellenweise auch mehrschichtige Epithel, darunter die dünne Bindegewebsschicht des Amnion und als Hauptmasse des Stranges das Gallertgewebe, in dessen Mitte die weite, dünnwandige Vena umbilicalis und neben ihr die engeren, dickwandigen Arteriae umbilicales liegen. Die Ringmuskulatur der Gefäße ist sehr gut ausgebildet und enthält, besonders in den Arterien, dicke, längsverlaufende Muskelzellen. Bei der Kontraktion springen diese Stellen polsterartig vor, wodurch der nach der Geburt notwendige Verschuß dieser Gefäße begünstigt wird.

Um die Blutgefäße, wie auch um die Reste der Allantois ist das Bindegewebe in konzentrischen Lagen angeordnet. Diese konzentrische Lagerung ist auch an der Oberfläche des Nabelstranges vorhanden. Hier können sich mit Gallerte gefüllte unregelmäßige Spalträume vorfinden.



Abb. 207 a.

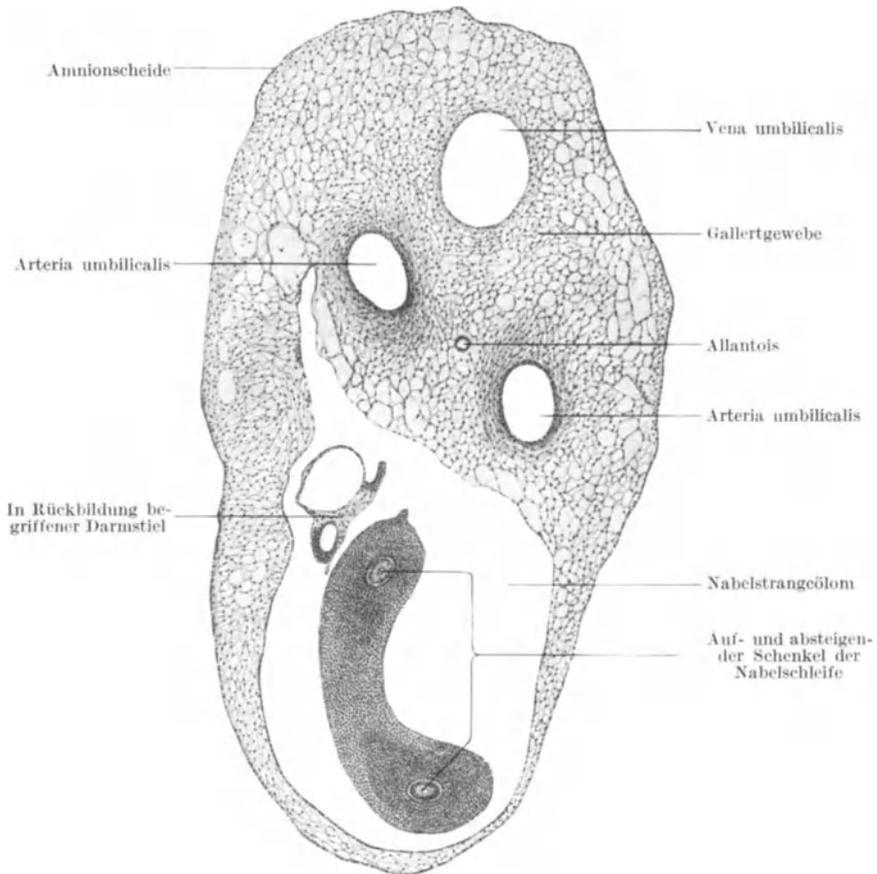


Abb. 207 b. (Beschriftung siehe Abb. 207 c.)

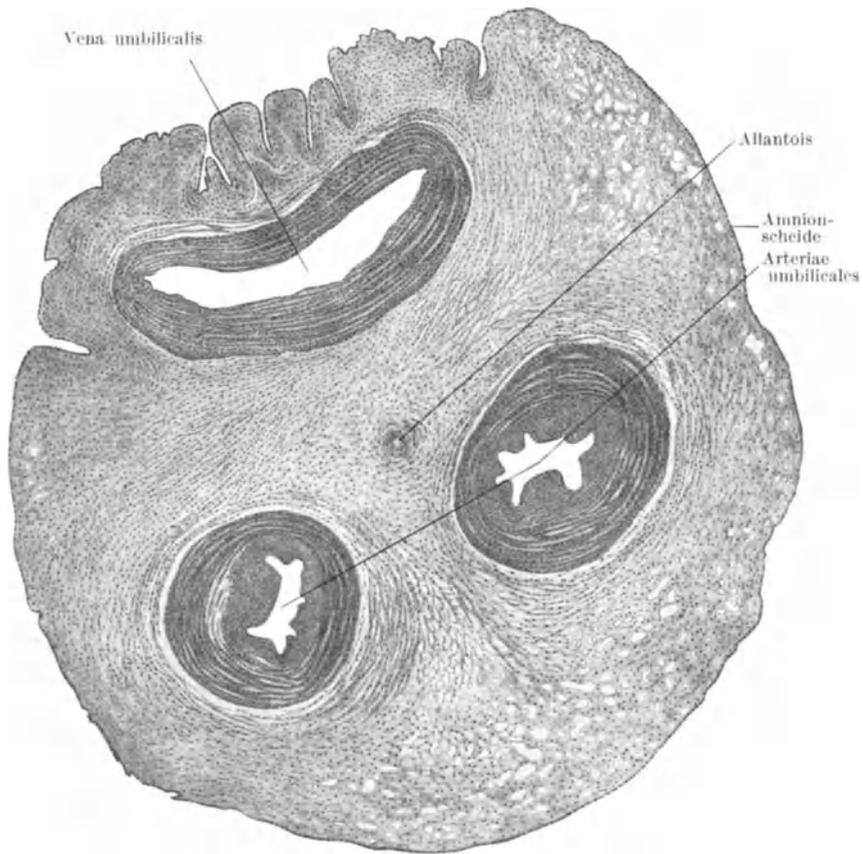


Abb. 207 c. Querschnitte durch drei verschieden alte Nabelstränge. a von einem 7 mm, b von einem 16 mm langen Fetus, c von einem Neugeborenen. a bei 65facher, b bei 33facher, c bei 15facher Vergrößerung. Bei a und b geht der Schnitt durch den Anfangsteil, bei c durch die Mitte des Nabelstranges.

Je nach dem Alter des Fetus und je nach der Stelle, an welcher der Schnitt durch den Nabelstrang hindurchgeht, findet man im Nabelstrange auch noch die Reste der früher besprochenen Gebilde.

Der Nabelstrang des geburtsreifen Fetus ist etwa 1,5 cm dick und im Mittel 50 cm lang, kann aber auch nur wenige Millimeter oder bis 150 cm lang sein. Diese verschiedenen Längenverhältnisse sind eine Folge des verschiedengradigen Eigenwachstums der den Nabelstrang aufbauenden Gebilde. Der Haftstiel ist immer sehr kurz — bei geringem Eigenwachstum der Nabelgefäße und des Gallertgewebes entsteht daher ein kurzer Nabelstrang. Normalerweise ist aber das Eigenwachstum so bedeutend, daß der Nabelstrang stets viel länger wird, als es der Entfernung zwischen dem Fetus und der Placenta entspricht. Längen, welche über das Mittelmaß hinausgehen, entsprechen einem abnorm gesteigerten Eigenwachstum der Gewebszellen des Nabelstranges. Dadurch, daß der Nabelstrang eine größere Länge besitzt als es der Entfernung des Nabels von der Placenta entspricht, können einestheils die Bewegungen des Fetus unbehindert erfolgen und üben andererseits diese Bewegungen keinen ungünstigen Einfluß auf die im Nabelstrange enthaltenen Blutgefäße (durch Spannung, Verdrehung) aus.

Die Verlängerung des Nabelstranges muß auch der in ihm enthaltene Dottergang mit machen. Dessen Verlängerung geht jedoch gleichzeitig mit den bereits geschilderten Rückbildungsvorgängen einher.

Durch die mit einer glatten, glänzenden Oberfläche (Amnionepithel) versehene Gallertmasse des Nabelstranges schimmern die Blutgefäße hindurch. Stets weist der Strang eine Drehung auf (Abb. 197), und zwar zumeist entgegengesetzt zur Richtung des Uhrzeigers (vom Nabel aus betrachtet). Die Zahl der Drehungen ist eine sehr verschiedene. Man nimmt an, daß diese Drehungen frühzeitig durch das ungleiche Längenwachstum der Nabelarterien entstehen, das selbst wieder durch kleine Unterschiede im Durchmesser der beiden Arterien und durch die hieraus in ihnen sich ergebenden Druckunterschiede verursacht werden soll. Diese langsam und allmählich beim Wachstum des Nabelstranges erfolgenden Drehungen ziehen auch gleichartige passive Drehungen des Embryo nach sich, da dieser ja an dem Nabelstrange hängt, sonst aber frei und fast schwerlos im Fruchtwasser schwimmt. In späteren Entwicklungsstadien kann aber auch der Fetus aktiv eine Drehung des Nabelstranges bewirken, und zwar dann, wenn er durch Drehungen des mütterlichen Körpers zu einer Drehung veranlaßt wurde.

Die Länge des Nabelstranges hat zur Folge, daß er Windungen und Schleifen bildet, welche an den verschiedensten Stellen — besonders oft um den Hals (Abb. 193) — um den fetalen Körper herumgehen (vgl. Abb. 193 und 200) und schwere Folgen nach sich ziehen können, wenn sie sich dem betreffenden Körperteile eng anlegen und dadurch schädliche Druckwirkungen hervorrufen. Schlüpft der Fetus durch eine derartige Schlinge des Nabelstranges hindurch und wird die Schlinge dann durch Bewegungen des Fetus fest zugezogen, so entstehen die wahren Knoten des Nabelstranges. Durch Schlingenbildung der Arterien, durch stärkeres Wachstum einzelner Stellen oder vielleicht auch durch Rückdrehung des bereits gedrehten Nabelstranges entstehen die bloße Verdickungen darstellenden falschen Knoten (Abb. 200).

Die Verbindung des Nabelstranges mit der Placenta erfolgt entweder in der Mitte der Placenta — *Insertio centralis* — oder an deren Rande — *Insertio marginalis*. In einzelnen Fällen reicht der Nabelstrang nicht bis zur Placenta, zieht vielmehr zum Chorion, wo er in einiger Entfernung vom Rande der Placenta endet. Die Nabelgefäße ziehen von dieser Endstelle des Nabelstranges, vom Chorion und Amnion, wie von einem zarten Schleier umhüllt, zur Placenta: *Insertio velamentosa*. Während die beiden erst-erwähnten Insertionsarten leicht durch die konzentrisch bzw. exzentrisch um die Anheftung des Haftstieles am Chorion erfolgende Ausbildung der Placenta fetalis erklärbar sind, wird die *Insertio velamentosa* wahrscheinlich durch die abnorme Ausbildung des Haftstieles selbst verursacht.

## Eihüllen und Placenta bei Mehrlings- und Mehrfachbildungen.

Bei der Besprechung der ein- und mehreiigen Zwillinge (S. 88, 165) ist bereits erwähnt worden, daß sich diese zum Teile auch durch das Verhalten ihrer fetalen Hüllen voneinander unterscheiden.

Aus der Entstehungsart der aus mehr als einer Eizelle entstehenden, also mehreiigen Zwillinge und Mehrlinge folgt, daß bei ihnen ebenso viele Placenten, Nabelstränge, Chorien und Amnien vorhanden oder mindestens angelegt werden müssen, als Eier befruchtet wurden. Denn jedes dieser Eier bildet sein eigenes Amnion und Chorion und von jedem Chorion aus kann eine Placenta

angelegt werden. Erfolgt jedoch die Implantation der Eier nahe beieinander, so können sich die Placenten mit ihren Rändern berühren oder zu einer gemeinsamen Placenta verschmelzen, zu welcher jedoch ebenso viele Nabelstränge ziehen als Embryonen vorhanden sind. In solchen Fällen kann es auch zur Bildung einer gemeinsamen, zwei Chorionsäcke umhüllenden Decidua capsularis kommen, während sonst jedes Chorion seine eigene Decidua capsularis besitzt. Bei gemeinsamer Decidua capsularis können auch die dann eng beieinander liegenden Chorionsäcke an ihrer Berührungsstelle miteinander verwachsen, hier einreißen und so zu einem gemeinsamen Chorion verschmelzen. Die mehreiigen Zwillinge oder Mehrlinge werden dann — also erst nachträglich — monochorial.

Handelt es sich jedoch um eineiige Zwillinge oder Mehrlinge, so müssen in jenen Fällen, bei welchen jedes der Individuen aus einem Embryonal-knoten entsteht, ebenso viele Amnien und Nabelstränge als Individuen vorhanden sein. Nachträglich können diese eineiigen Mehrlinge auch monamniotisch werden, da die eng aneinanderliegenden Amnionsäcke an der Berührungsstelle miteinander verwachsen, dann einreißen und so zu einem einheitlichen Amnion-sacke zusammenfließen können. Das Chorion muß, da es dem für die Embryo-nalknoten gemeinsamen Trophoblast entstammt, stets und von allem Anfange an, einfach sein. Diese eineiigen Zwillinge bzw. Mehrlinge sind daher von vornherein monochorial. Daraus folgt, daß auch nur eine Decidua capsularis und gewöhnlich auch nur eine Placenta angelegt wird, zu welcher aber so viele Nabelstränge ziehen, als Embryonen vorhanden sind. Mehr als eine Placenta kann angelegt werden, wenn sich auf dem gemeinsamen Chorion an zwei voneinander getrennten Stellen Gruppen von Kötyledonen entwickeln. Doch verschmelzen diese Placenten später miteinander, da sie nahe beieinander liegen.

In bezug auf das Amnion und den Nabelstrang verhalten sich demnach diese eineiigen und die mehreiigen Zwillinge und Mehrlinge gleich: Sie haben so viele Amnien und Nabelstränge als Embryonen vorhanden sind. Nachträglich können allerdings bei den eineiigen Mehrlingen die Amnien, falls sie nahe beieinander liegen, miteinander zu einem Amnion verschmelzen. Das Chorion ist bei den eineiigen Zwillingen und Mehrlingen stets einfach, sie sind also monochorial; bei den mehreiigen Zwillingen und Mehrlingen dagegen werden ebenso viele Chorien angelegt als Eier befruchtet werden. Die Chorien können aber später miteinander verschmelzen, die mehreiigen Zwillinge und Mehrlinge können daher nachträglich monochorial werden. Die Placenta wird bei den mehreiigen Mehrlingen stets mehrfach angelegt, es kann aber zu Verschmelzungen kommen. Diese Verschmelzung kann auch bei eineiigen Mehrlingen eintreten, wenn bei ihnen — entgegen der Regel — mehr als eine Placenta angelegt wird.

Wie früher (S. 88) erörtert wurde, besteht auch beim Menschen die Möglichkeit, daß sich auf einem Embryonal-knoten mehr als ein Primitivstreif, also mehr als eine Embryonalanlage entwickelt, so daß auch auf diese Weise — vorausgesetzt, daß diese Embryonalanlagen weit auseinander liegen und daher nicht miteinander zu einer Doppel-, bzw. Mehrfachbildung verschmelzen — eineiige Zwillinge und Mehrlinge entstehen können. Diese müßten, da sie bloß aus einem Embryonal-knoten entstehen, im Gegensatze zu den aus mehr als einem Embryonal-knoten entstehenden eineiigen Zwillingen und Mehrlingen von allem Anfange an eine gemeinsame Amnionhöhle besitzen. Monochorial wären sie wie die andere Art von eineiigen Mehrlingen.

Eine gemeinsame Amnionhöhle findet sich bei eineiigen Zwillingen in etwa 5 von hundert Fällen vor.

In neuerer Zeit wird auf Grund statistischer Berechnungen und der äußeren Merkmale gewisser Zwillinge behauptet, daß auch eineiige Zwillinge dichorial sein können. Dies ließe sich nur mit Hilfe der Annahme erklären, daß sich in diesen Fällen die befruchtete Eizelle von vornherein oder während der ersten Furchungsteilungen in zwei totipotente Hälften geteilt hat, welche sich selbständig weiter entwickeln und daher auch zwei Keimblasen bilden. Jede dieser Keimblasen würde dann aus ihrem Embryonalknoten einen Embryo mit seinem Amnion und aus ihrem Trophoblasten ein Chorion hervorgehen lassen.

Da die Doppel- und Mehrfachbildungen aus einem Embryonalknoten entstehen, besitzen sie auch nur ein Amnion und ein Chorion.

## **Veränderungen im Bereiche der Uterusmuskulatur, der Cervixschleimhaut, des Eileiters, der Scheide und anderer Organe während der Schwangerschaft.**

Die Vergrößerung des Uterus durch das wachsende „Ei“ erfordert auch eine Zunahme der Uterusmuskulatur, die außerdem funktionell, als Mittel zur Ausstoßung der reifen Frucht aus der Gebärmutter, notwendig ist. Diese Zunahme erfolgt nicht durch Zunahme der Zahl, sondern durch Zunahme der Größe der Muskelzellen und diese wiederum erfolgt nicht als passive Dehnung durch das wachsende Ei, sondern durch Anpassung des Wachstums der Muskelzellen an das Wachstum des Eies. Während die Länge der Muskelzellen bei Nichtschwangeren 50—90  $\mu$ , die Dicke 2,5—4  $\mu$  beträgt, sind die Muskelzellen am Ende der Schwangerschaft 500—800  $\mu$  lang, 5—6  $\mu$  dick und 8—10  $\mu$  breit. Die Kerne der Zellen dagegen bleiben sich gleich oder vergrößern sich nur unbedeutend (Abb. 208), so daß also eine Verschiebung des Kernplasmaverhältnisses zugunsten des Plasmas erfolgt. Bei der während der Geburt erfolgenden starken Zusammenziehung der Zellen betragen diese Maße 180 bis 200 bzw. 20 und 30—35  $\mu$ , die Muskelzellen verkürzen sich also, verdicken und verbreitern sich jedoch gleichzeitig. Nach der Geburt kehren sie zu ihrer normalen Größe zurück. Vielleicht kommt es hierbei auch zur Auflösung einzelner Muskelzellen. Dieses Wachstum der Muskelzellen wird durch die während der Schwangerschaft eintretende Auflockerung und leichte Verschieblichkeit des Bindegewebes des Uterus begünstigt. Sie erfolgt daher auch erst dann, wenn sich diese Verschieblichkeit bereits ausgebildet hat.

Auch durch den menstruellen Zyklus erfahren die Muskelzellen Veränderungen, indem sie sich vom prämenstruellen Stadium an bis zum Eintritte der Blutung verlängern, um sich dann, wie nach der Geburt, rasch zu verkürzen. Wie betreffs der Schleimhaut, so besteht demnach auch betreffs der Muskulatur des Uterus ein Parallelismus zwischen den Vorgängen bei der Menstruation und bei der Schwangerschaft. Ähnliches gilt auch, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, von den Veränderungen, welche im Eileiter, in der Scheide und wahrscheinlich auch in den anderen Organen während der Menstruation und Schwangerschaft eintreten.

Die Cervixschleimhaut erfährt während der Schwangerschaft durch reichlichere Durchblutung eine seröse Durchtränkung und Auflockerung. Es kommt ferner zu einer Vergrößerung ihrer Drüsen, welche reichlicher sezernieren. Das Epithel der Schleimhaut bleibt aber erhalten, so daß es nach der Geburt nicht wie im Corpus uteri neu gebildet werden muß, außer an jenen Stellen, an welchen es bei der Ausstoßung der Frucht verletzt wurde.

Auch zur Schleimhaut des Eileiters erfolgt während der Schwangerschaft eine vermehrte Blutzufuhr, welche eine seröse Durchtränkung zur Folge hat. Die histologischen Veränderungen der Schleimhaut während der Menstruation und während der Schwangerschaft sind noch nicht genau bekannt. Betreffs des Epithels wird angegeben, daß es im prämenstruellen Stadium niedriger

als sonst ist und daß sich dieser Zustand durch den Eintritt einer Schwangerschaft erhält, daß ferner die nicht flimmernden Epithelzellen fingerförmige Fortsätze über die Oberfläche des Epithels aussenden, die bis zu den Enden der Flimmerhaare der benachbarten Flimmerzellen vorragen. Das Bindegewebe soll manchmal deciduaähnlich werden, wobei sich jedoch ein Unterschied zwischen einer Substantia compacta und spongiosa nicht ausbilden kann, da die Drüsen fehlen.

Sehr auffällig sind die Veränderungen im Bereiche der Scheide. Das Epithel, welches sich auch im prämenstruellen Stadium verdickt, erfährt durch die Schwangerschaft eine ganz bedeutende Verdickung, weniger durch Zellvermehrung (in seiner Keimschichte) als durch Zellvergrößerung. Im Bindegewebe vergrößern sich die Zellen gleichfalls, die Fasern vermehren und verdicken sich, sind aber aufgelockert, so daß ihre Zwischenräume weiter werden. Auch die Muskelzellen werden größer, ohne daß sie sich jedoch vermehren. Durch die Auflockerung des zwischen ihnen befindlichen Bindegewebes rücken sie auseinander. Das Gesamtergebnis dieser Veränderungen besteht darin, daß die Scheide weiter, länger und dehnbarer wird, wie dies für ihre Rolle bei der Geburt notwendig ist.

Im Bereiche des Peritoneaeums und der Lymphknoten des Uterus und seiner Umgebung können sich stellenweise deciduaähnliche Wucherungen ausbilden.

Die durch das Wachstum des Uterus notwendige entsprechende Vergrößerung der Bauchwand erfolgt nicht passiv durch Dehnung, sondern durch eigenes Wachstum, weshalb die Bauchwand auch nicht gespannt ist, sondern weich bleibt.

Zahlreiche andere Organe des Körpers — vielleicht alle — werden durch die Schwangerschaft in verschiedenem Grade beeinflußt. So die Milchdrüsen, das Herz, die Niere, der Ureter, die Schilddrüse, die Hypophyse, in deren drüsigem Anteile sich besondere Zellen ausbilden, und anderes mehr. Es werden wahrscheinlich nicht bloß jene Organe zum Wachstum angeregt, welche einer Vergrößerung während der Schwangerschaft bedürfen, sondern alle Körperorgane, wenn auch in verschiedenem Grade. Die Anregung erfolgt durch die im wachsenden Keime, sowie durch die in der Placenta gebildeten wachstumfördernden Stoffe (Hormone). Man spricht daher auch von einem während der Schwangerschaft erfolgenden allgemeinen Wachstum, von einer „Verjüngung“ des weiblichen Körpers.

## Die Ausbildung der Körperform menschlicher Keime.

Wie bereits geschildert wurde (S. 214), erlangt der menschliche Keim etwa in der 4. Woche eine Körperform, welche als die Grundform des menschlichen Embryo bezeichnet werden kann, insofern sie bereits die typischen Merkmale dieses Embryo aufweist. Allerdings besteht zwischen dieser Grundform und derjenigen

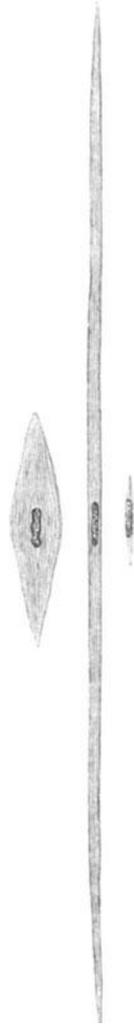


Abb. 208. Bei gleicher (200facher) Vergrößerung dargestellte Muskelzellen des Uterus. Links eine Zelle aus einer nicht schwangeren Gebärmutter; in der Mitte eine Zelle vom Ende der Schwangerschaft, vor der Geburt; rechts eine Zelle kurz nach der Geburt.  
Nach STIEVE.

des Embryo einer dem Menschen nahestehenden Säugetierart noch kein wesentlicher Unterschied, so daß es unter Umständen nicht auf den ersten Blick hin möglich ist, einen menschlichen Embryo dieses Stadiums von einem derartigen Säugetierembryo zu unterscheiden. Doch bestehen schon in diesem Stadium Merkmale, welche diese Unterscheidung für den Kenner ermöglichen (Ausbildungsart des Gehirnes, des Auges u. a. m.).

Die Länge, welche der embryonale Körper am Ende des 1. Monats erreicht, beträgt etwa 8 mm, die Zahl der Urwirbel etwa 40. Die Gesamtkrümmung des embryonalen Körpers beginnt sich in der 4. Schwangerschaftswoche zu verringern, der Kopf nimmt nach allen Richtungen an Größe zu. An der äußeren Oberfläche des Körpers treten um diese Zeit verschiedene Gebilde hervor: Am Kopfe eine der Augenblase entsprechende halbkugelige Vorwölbung (Abb. 209), in

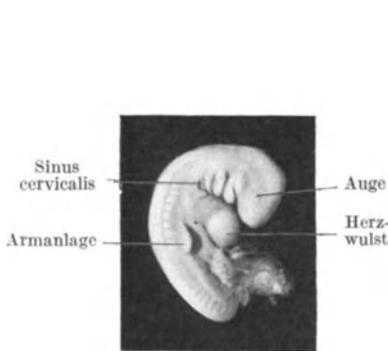


Abb. 209. Menschlicher Embryo, größte Länge 4,8 mm. Lichtbild von HOCHSTETTER.

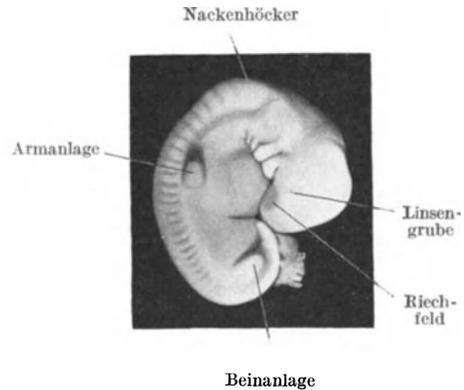


Abb. 210. Menschlicher Embryo, größte Länge 5,98 mm. Lichtbild von HOCHSTETTER.

welcher sich später eine Einbuchtung, die Linsen-grube, ausbildet (Abb. 210); caudal und ventral vom Auge liegt der Oberkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens (Abb. 211, O), vom Unterkieferfortsatz (U) durch eine Furche — den seitlichen Teil der Mundspalte — getrennt; hierauf folgen der zweite bis vierte Kiemenbogen, von welchen die beiden letzteren etwas tiefer als die beiden vorderen liegen; die Kiemenbogen werden voneinander durch die Kiemenfurchen (äußere oder ektodermale Kiemenfurchen, äußere Schlundfurchen) getrennt. Caudal und unter den Kiemenbogen liegt der Herzwulst, an welchem man den Vorhofs- und Kammerteil des Herzens erkennen kann; an der Seite des Rumpfes springen die Gliedmaßenanlagen als stummelförmige Anhänge hervor, wobei die Armanlage stets der Beinanlage in der Entwicklung voraneilt; der ursprünglich lange Schwanz liegt dem aus der Ventralfläche des Embryo breitbasig hervorkommenden Nabelstrange bald links (Abb. 209, 211), bald rechts (Abb. 210, 212 u. a.) an. Die Gliederung des Rumpfes in Urwirbel ist deutlich erkennbar. Obzwar die im nachfolgenden besprochenen Besonderheiten bereits an diesen jungen Embryonen wahrnehmbar sind, sollen sie an einem etwas älteren — 8,5 mm langen — Embryo vorgeführt werden (Abb. 211 a, b). Der vorderste Abschnitt des Kopfes bildet den ventralwärts vortretenden Stirnhöcker (StH), welcher dorsalwärts durch eine seichte Furche von dem Scheitelhöcker (SH) getrennt ist. Hinter diesem befindet sich eine Einschnürung, auf welche ein dorsalwärts gewölbter Kopfteil folgt, welcher das Rhombencephalon (Rh) enthält. Da sich die Decke dieses Hirnteiles nicht wie die übrigen Wandabschnitte des Hirnrohres verdickt, sondern zu einer dünnen, epithelialen Lamelle gestaltet, schimmert durch sie und durch das sie

umhüllende Ektoderm die Fossa rhomboidea hindurch. Auch hierin kommt der Umstand deutlich zum Ausdruck, daß in diesen früheren Entwicklungsstadien die Form des Kopfes fast ausschließlich durch die Form des Gehirnes bewirkt wird, da der Kopf fast bis zur Gänze vom Gehirne gebildet wird. Die einzelnen Abschnitte des Gehirns lassen sich daher auch in der äußeren Form des Kopfes erkennen. Hinter dem Rhombencephalon übergeht der Kopf mit der Nackenbeuge, welche als Nackenhöcker (NH) vorspringt, in den Rumpf, ein Hals ist also noch nicht ausgebildet.

Im ventralen Abschnitte des Kopfes bemerkt man unter dem Auge (A) eine Grube (R), die Riechgrube, deren Anlage bereits in einem früheren Stadium (Abb. 210) als Riechfeld oder Riechplatte erkennbar ist. Hinter der durch die Augenblase verursachten Vorwölbung der Seitenwand des Kopfes (A)

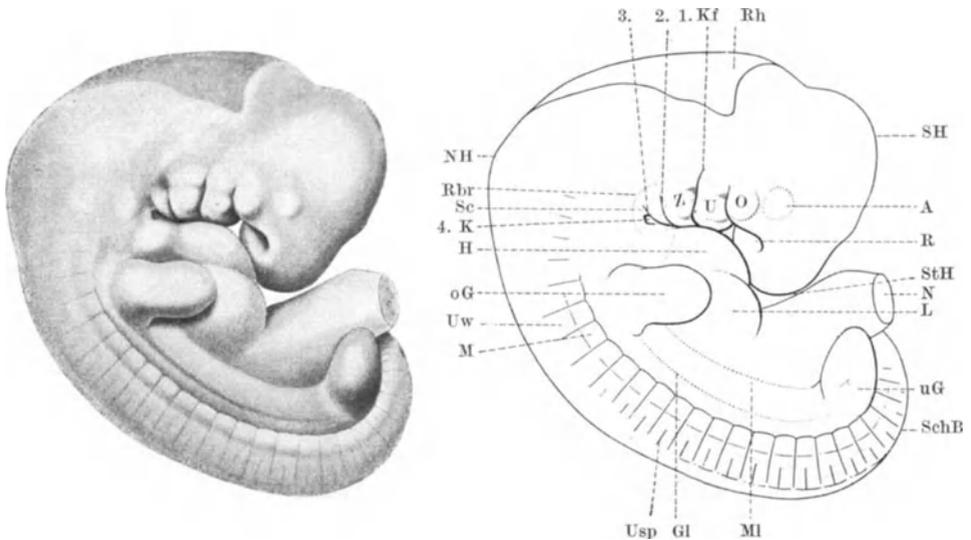


Abb. 211. Menschlicher Embryo, größte Länge 8,5 mm. a Bild des Embryo. b Umrißzeichnung und Bilderklärung: A Auge; oG, uG obere, untere Gliedmaße; Gl Gliedmaßenleiste; H Herz; 4. K 4. Kiemenbogen; 1., 2., 3. Kf 1. bis 3. Kiemenfurche; L Leber; M Mittelplatte des Urwirbels; Mi Milchleiste; N Nabelstrang; NH Nackenhöcker; O Oberkieferfortsatz; R Riechgrube; Rb Retrobranchialleiste; Rh Rhombencephalon; Sc Sinus cervicalis; SH Scheitelhöcker; StH Stirnhöcker; U Unterkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens; Uw Urwirbel; Usp Urwirbelspalt; Z Zungenbeinbogen.

folgen die Kiemenbogen, von welchen der erste, der Kieferbogen, in einen Ober- (O) und Unterkieferfortsatz (U) geteilt ist; der zweite Kiemenbogen (Z) wird als Zungenbein- oder Hyoidbogen bezeichnet; der 3. und 4. sind die Branchial- oder Kiemenbogen im engeren Sinne. Sie sind von vornherein kleiner als der vor ihnen gelegene Zungenbeinbogen und bilden, da sie im Wachstum gegenüber den vor ihnen befindlichen Kiemenbogen immer mehr zurückbleiben, später den Boden einer Grube: Halsbucht, Sinus cervicalis (Abb. 211 Sc, 212). Dorsal werden die Kiemenbogen von einer zumeist erst am Zungenbeinbogen beginnenden und nicht immer deutlichen, bis über die Halsbucht hinausreichenden niedrigen Vorwölbung (Rbr) umgriffen, von der sog. Retrobranchialleiste (Retromandibularleiste). Über dem ersten Kiemenbogen bildet das Ganglion Gasseri eine Vorwölbung (Abb. 212, GG), über dem zweiten Kiemenbogen senkt sich das Ektoderm zur Gehörgrube ein und schimmert später das Gehörbläschen durch das Ektoderm hindurch (Abb. 211), allerdings etwas weiter nach vorne, über der ersten Kiemenfurche, da sich der erste Kiemenbogen

caudalwärts verbreitert. In dem dorsalen Abschnitte des Rumpfes schimmern durch das Ektoderm hindurch die Urwirbel (Uw) und durch eine Querfurche von ihnen getrennt, die Mittelplatten (M), welche ventralwärts in das Gebiet der nicht segmentierten Seitenplatten übergehen. Die Urwirbel (richtiger: die Sklerotome der Urwirbel) sind durch eine seichte Furche, durch den Ursegmentspalt (Usp) oder Intersegmentspalt in eine kraniale und eine caudale Hälfte geteilt. Die plattenförmigen Extremitätenanlagen sind durch eine später verschwindende niedrige Leiste, WOLFFSche, Gliedmaßen- oder Extremitätenleiste (Gl), miteinander verbunden (vgl. Abb. 155). Medial von ihr bildet sich die Milchleiste (Ml) aus. Der unter den Kiemenbögen befindliche Wulst besteht nunmehr aus einer kranialen und aus einer caudalen Abteilung (H, L), von welchen

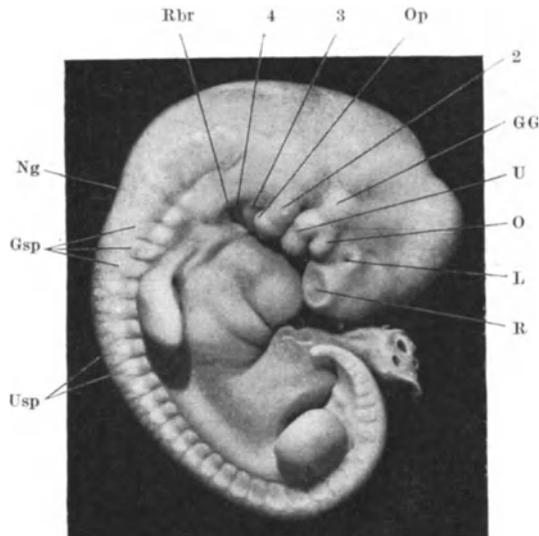


Abb. 212. 7,8 mm langer menschlicher Embryo. GG Ganglion Gasseri; Gsp Ganglion spinale; L Abschnürungsstelle der Linse; Ng Nackengrube; Op Operculum; 2–4 2. bis 4. Kiemenbogen; die übrigen Bezeichnungen wie früher. Lichtbild von HOCHSTETTER.

die erste durch das Herz, die zweite durch die sich entwickelnde Leber gebildet wird: Herz- und Leberwulst. Der caudal vom Leberwulste gelegene Abschnitt der Bauchwand wird von der Abgangsstelle des Nabelstranges (N) vom Embryo eingenommen.

Obzwar der Embryo der Abb. 212 etwas kürzer (7,8 mm) als der vorige ist, ist er ihm dennoch in der Entwicklung um einiges voraus — ein Beispiel dafür, daß die Größe der Embryonen kein absolutes Maß ihres Entwicklungsgrades darstellt. Die Länge der Embryonen hängt übrigens auch von der Krümmung des Embryo ab und da die Krümmung in gewissen Entwicklungsstadien stärker als in den vorangegangenen ausgebildet ist, kann ein älterer Embryo eine kleinere „größte Länge“ aufweisen als ein jüngerer, schwächer gekrümmter. Die Riechgrube (R) ist bei dem Embryo der Abb. 212 größer als bei dem Embryo der Abb. 211; in den Augenbecher hat sich die Linse bereits eingesenkt (L); erster und zweiter Kiemenbogen sind nicht mehr einfache Ausbuchtungen der Körperwand, sondern weisen durch Einschnürungen und Wülste eine Gliederung in mehrere Abschnitte auf; von dem hinteren unteren Rande des Zungenbeinbogens beginnt ein Fortsatz, der Opercularfortsatz, das Operculum (Op),

auszuwachsen und so den vorderen Teil des dritten Kiemenbogens zu verdecken. Dritter und vierter Kiemenbogen sind bereits in die tief gewordene Halsbucht versenkt. Diese Bucht wird dorsal von der Retrobranchialleiste (Rb) umsäumt. Am Rumpfe schimmern durch die Urwirbel die bereits gebildeten Spinalganglien (Gsp) hindurch. Der Schwanz ist lang und liegt hier der rechten Seite des Nabelstranges an. Die Gliedmaßen sind stummelförmig und an der oberen ist bereits eine Gliederung zu erkennen. Die Längsachse der Gliedmaßen verläuft ursprünglich in kraneo-caudaler Richtung (vgl. Abb. 213, 214, 216).

Bei dem 9 mm langen Embryo der Abb. 213 ist die Riechgrube nicht sichtbar, da sie jetzt mehr medialwärts liegt. In der äußeren Lamelle des Augenbeckers (P) ist bereits Pigment angebildet, wodurch die eigenartige Konturlinie des Augenbeckers deutlich hervortritt. Sie ist ventralwärts offen, entsprechend der hier befindlichen fetalen Augenspalte.

Im Augenbecher liegt die bereits vom Ektoderm abgeschnürte Linse (L). Über der ersten Kiemenfurche schimmert das Gehörbläschen (G) durch das Ektoderm hindurch. Der Opercularfortsatz (Op) des zweiten Kiemenbogens hat die Halsbucht überwachsen, so daß der dritte und vierte Kiemenbogen nicht mehr sichtbar sind. Caudal vom Nackenhöcker ist eine, übrigens schon bei dem vorigen Embryo erkennbare Einschnürung sichtbar, die Nackengrube (Ng), die erste Andeutung einer Halsbildung. An der oberen Gliedmaße ist bereits der Ellbogen und dadurch eine Gliederung in Ober- und Unterarm ausgebildet und die plattenförmige Anlage der Hand, die Handplatte (Hp), entwickelt. An der unteren Gliedmaße ist diese Gliederung erst angedeutet. Der Leberwulst ist größer geworden.

Bei dem 10 mm langen Embryo der Abb. 214 schimmern am Vorderkopfe die in Bildung

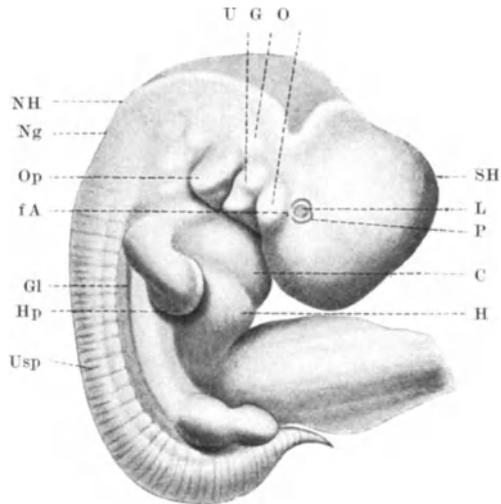


Abb. 213. 9 mm langer menschlicher Embryo. fA fetale Augenspalte; C Herz; G Gehörbläschen; H Leber; Hp Handplatte; L Linse; P Pigmentschicht der Retina; die übrigen Bezeichnungen wie früher.

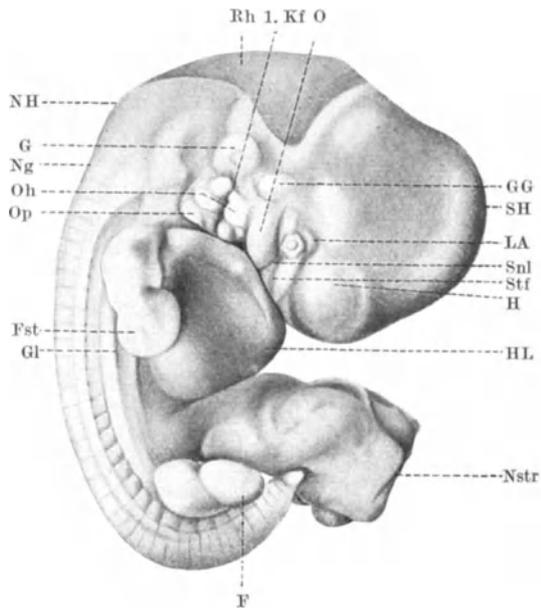


Abb. 214. 10 mm langer menschlicher Embryo. F Fußplatte; Fst Fingerstrahl; H durchscheinende Großhirnhemisphäre; HL Herzleberwulst; 1. Kf 1. Kiemenfurche; LA Lidanlage; Nstr Nabelstrang; Oh Ohrhöcker; Rh Rautenhirn; Snl Sulcus nasolacimalis; Stf seitlicher Stirnfortsatz; die übrigen Bezeichnungen wie früher.

begriffenen Großhirnhemisphären (H) hindurch; der vorderste Kopfteil bildet den Stirnwulst; sein lateraler Abschnitt ist der seitliche Stirnfortsatz

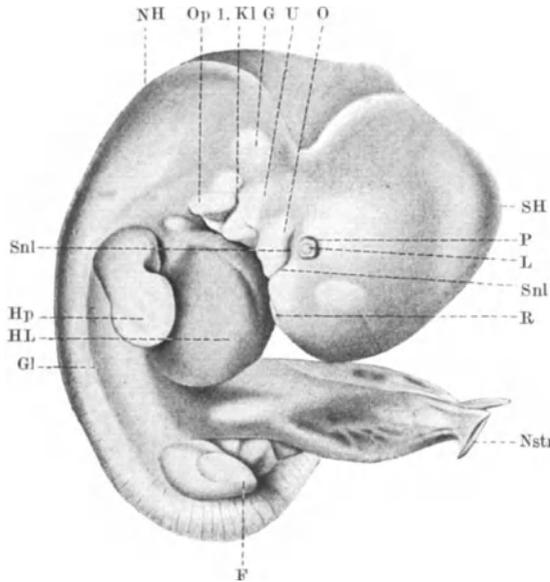


Abb. 215. 11 mm langer menschlicher Embryo. L Linse; P Pigmentschicht der Retina; R Riechgrube; die übrigen Bezeichnungen wie früher.

satz des zweiten Kiemenbogens beginnt mit verwachsen, wodurch die Halsbucht vollkommen verdeckt wird.

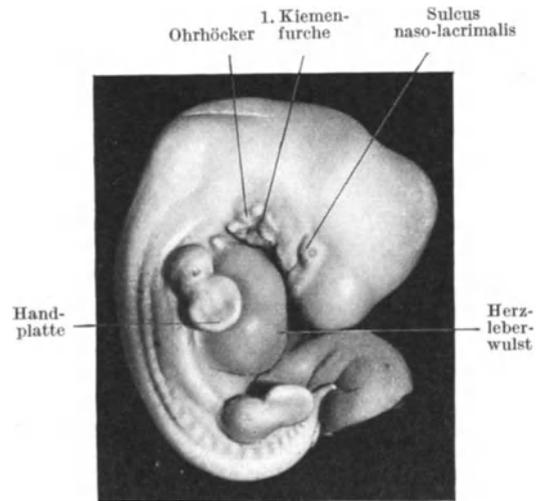


Abb. 216. 11,8 mm langer menschlicher Embryo. Lichtbild von HOCHSTETTER.

Die zwischen diesen beiden Fortsätzen befindliche, zum Auge führende Furche (Snl) ist die Augennasenfurche, Tränenfurche, Sulcus naso-lacrimalis. Das Auge besitzt eine fünfeckige Kontur und tritt nicht mehr so stark wie früher über die Oberfläche des Kopfes hervor. Dorsal vom Oberkieferfortsatze des ersten Kiemenbogens schimmert das Ganglion Gasseri (GG), dorsal von der ersten Kiemenfurche das Ohrbläschen (G) hindurch. Am hinteren Rande des ersten und am vorderen Rande des zweiten Kiemenbogens sind je drei Höcker, die Ohrhöcker (Oh) ausgebildet, welche die erste Kiemenfurche zwischen sich fassen. Der Opercularfortsatz der seitlichen Körperwand zu der oberen Gliedmaße ist die Handplatte sehr breit geworden und läßt bereits die Anlage der Finger als Fingerstrahlen (Fst) in sich erkennen. Die zwischen ihnen befindlichen verdünnten Teile der Handplatte werden als „Schwimmhaut“ bezeichnet. An der unteren Gliedmaße beginnt sich die Fußplatte zu bilden. Die Leber bildet nunmehr einen größeren, stärker vorragenden Wulst als das Herz, beide Wülste sind zu einem mächtigen Herzleberwulst verschmolzen, in welchen sich der Vorderkopf tief eingräbt.

Bei dem 11 mm langen Embryo der Abb. 215 ist der Rand der Riechgrube sichtbar, da der Kopf in diesem Abschnitte weniger weit entwickelt ist als bei dem vorigen größeren Embryo. Die erste Kiemenfurche ist in Umbildung zur äußeren

Ohröffnung begriffen, der Opercularfortsatz fast ganz mit der seitlichen Körperwand verwachsen. Die Verhältnisse am Rumpfe stimmen mit jenen des vorigen Embryo im wesentlichen überein.

Bei dem folgenden Embryo (Abb. 216) fällt am Kopfe vor allem die Umbildung in der Kiemenbogengegend auf. Die erste Kiemenfurche ist zur äußeren Ohröffnung vertieft, der zweite Kiemenbogen geht nunmehr ohne Grenze in die seitliche Körperwand über. Die scharf vom Unterarme abgesetzte Handplatte besitzt Fingerstrahlen, während die Zehenstrahlen in der noch kleinen Fußplatte noch nicht sichtbar sind. Der Schwanz verdünnt sich in seinem Endabschnitte zum „Schwanzfaden“, der manchmal mit einem „Schwanzknöpfchen“ endet. Während der bei älteren Embryonen erfolgenden weiteren Rückbildung des Schwanzes springt dieser eine Zeitlang als Steißhöcker am hinteren Rumpfende vor, bis auch dieser Höcker verschwindet (vgl. Abb. 210—217, 221, 222, 231, 278, 499, 544, 545, 550, 552, 553). An den Gliedmaßenanlagen sind bereits Ellbogen und Knie, Hand und Fuß, jedoch noch nicht Schulter und Hüfte zu erkennen.

Ein Überblick über die bisher besprochenen Embryonen lehrt, daß der Kopf relativ stärker als der Rumpf wächst, so daß sich allmählich das Verhältnis zwischen der Masse des Kopfes und des Rumpfes zugunsten des Kopfes umkehrt. Hierbei zeigt sich ferner, daß der Vorderkopf ursprünglich kleiner als der Hinterkopf ist (Abb. 209, 210), daß dann aber die Masse des Vorderkopfes jene des Hinterkopfes übertrifft. Dies ist vor allem die Folge der stärkeren Entwicklung des Vorderhirnes, das bei den Säugetieren mächtiger als bei den anderen Wirbeltieren und beim Menschen wiederum mächtiger als bei irgendeinem anderen Säugetiere ist.

Bei dem etwa 8 Wochen alten, 17,03 mm langen Embryo der Abb. 217 ist dieses neue Massenverhältnis zwischen Kopf und Rumpf bereits ausgebildet. Stirn- und Scheitelabschnitt des Kopfes gehen nunmehr ohne eine deutliche Grenze ineinander über, während der Scheitelabschnitt des Kopfes vom Hinterkopfe durch eine seichte Furche getrennt wird. Um das Auge beginnen sich die Lider auszubilden; die Nase tritt bereits als kleiner, von der Stirne durch eine tiefe Furche geschiedener Höcker vor; von den Kiemenbogen ist nichts mehr wahrnehmbar, sie sind in die Bildung des Kopfes und Halses einbezogen worden; die äußere Ohröffnung ist von einer Falte, der Ohrfalte, umgeben; der Nackengrube entspricht ventralwärts eine schmale, zwischen Kopf und Rumpf eingeschobene Zone, der vordere Abschnitt des Halses; der mächtig vorgewölbte Rumpf wird hauptsächlich vom Bauche gebildet, von dessen vorderer Wand, tief unter dem späteren Niveau des Nabels, der Nabelstrang abgeht. Die nunmehr quergestellten oberen Gliedmaßen liegen dem Rumpfe an; die Handplatte beginnt sich ventral zu drehen; aus ihr beginnen die Fingerenden vorzuwachsen und so frei zu werden; die unteren Gliedmaßen gehen noch schief nach abwärts vom Rumpfe ab, wobei sie ihre medialen Flächen einander zukehren; in der Fußplatte werden die Zehenstrahlen erst sichtbar, die Entwicklung der unteren Gliedmaße ist also gegenüber jener der oberen im Rückstande; der Schwanz ist bereits fast ganz rückgebildet; die Gliederung des Rumpfes durch die Urwirbel ist nicht mehr sichtbar, da die Urwirbel schon differenziert sind.

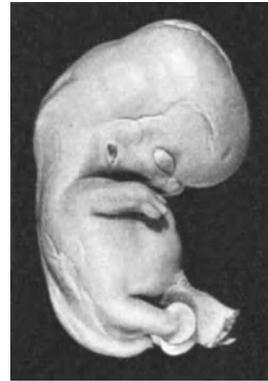


Abb. 217. 17,03 mm langer menschlicher Embryo. Lichtbild von HOCHSTETTER.

Der 18,40 mm lange Embryo der Abb. 218 läßt bereits an seinem Kopfe einen Hirn- und einen Gesichtsteil unterscheiden; man erkennt, daß der Hirnteil ungleich größer im Verhältnis zum Gesichtsteile ist als später; die niedrige breite Nase kehrt ihre Öffnungen nach vorne, der Mundspalt ist breit



Geschlechtshöcker

Abb. 218. 18,4 mm langer menschlicher Embryo. Lichtbild von HOCHSTETTER.

und reicht infolgedessen weit gegen die Ohröffnung vor; der Oberkiefer überragt den Unterkiefer; während an der ventralwärts umgelegten Hand die Finger bereits ausgebildet sind, ist an der unteren Gliedmaße noch eine Fußplatte vorhanden, in welcher die Zehenstrahlen miteinander durch eine „Schwimmhaut“ verbunden sind. Die Stellung der beiden Gliedmaßen unterscheidet sich in diesen Entwicklungsstadien von der späteren Stellung sehr wesentlich dadurch, daß die Ellbogen caudal-, die Knie kranialwärts gerichtet sind. Unter dem Nabelstrange, zwischen und über den Oberschenkeln, ist der Geschlechtshöcker sichtbar. Von diesem Entwicklungsstadium ab läßt sich schon an den äußeren Geschlechtsorganen das Geschlecht des Embryo bestimmen, das einige Zeit früher nur durch die mikroskopische Untersuchung der inneren Geschlechtsorgane (Keimdrüsen) festgestellt werden konnte.

Embryonen dieses Alters — Ende des 2. Monates — besitzen bereits einen ausgesprochen menschlichen Habitus. Ihre Gesamtkrümmung ist geringer geworden, da sich der Rücken allmählich gestreckt und der Kopf aufgerichtet hat. Die kennzeichnenden Merkmale dieses Entwicklungsstadiums sind an einem etwas älteren, 25,08 mm langen, von drei verschiedenen Seiten her aufgenommenen Embryo dargestellt (Abb. 219a, b, c). Die Seitenansicht (Abb. 219a) zeigt die geringe Gesamtkrümmung des Körpers; den großen Kopf mit dem kleinen Gesichtsteile und dem zurückstehenden Unterkiefer; den kurzen Hals; die kleine Brust; den großen Bauch; den mächtigen Anfangsteil des Nabelstranges, in welchem Darmschlingen, der „normale Nabelschnurbruch“, enthalten sind; die charakteristische Stellung der Gliedmaßen: Die obere Gliedmaße ist proniert und liegt der Bauchwand an; die Handteller und die Fußsohlen sind einander zugewendet; Daumen und große Zehe stehen kranialwärts. Die Vorderansicht (Abb. 219b) zeigt, daß das Gesicht mit seiner breiten Nase und den weit auseinander stehenden Augen nunmehr, infolge der im Gange befindlichen Aufrichtung des Kopfes, von vorne und von unten sichtbar ist; die eigenartige Stellung der Gliedmaßen kommt noch besser als in der Seitenansicht zum Ausdruck. Die Rückansicht (Abb. 219c) gibt den bereits ausgebildeten Hals und als besonders auffällig die Verengung des caudalen Rumpfabchnittes — als Folge des noch sehr kleinen Beckens — wieder.

Die Raumverhältnisse im Uterus erwecken bei späteren Entwicklungsstadien (vgl. Abb. 193, 200) den Eindruck, als ob diese Stellung der Gliedmaßen eine durch diese Raumverhältnisse erzwungene sei. Ein Blick auf die Bilder junger Embryonen lehrt jedoch, daß diese Stellung der Gliedmaßen schon durch die Form und Stellung der Gliedmaßenanlage selbst gegeben ist, und zwar in einem Entwicklungsstadium, in welchem sich der Embryo in einem verhältnismäßig großen und mit viel Flüssigkeit gefüllten Amnionsacke frei von jedem Drucke entwickelt. Später steht der Fetus in dem relativ engen Fruchtsacke unter einem gewissen Drucke und dieser beeinflusst wohl auch die Stellung der Gliedmaßen (namentlich der unteren), er ist jedoch nicht die alleinige Ursache dieser Stellung.

Wenn auch die Embryonen am Ende des 2. Monats einen typisch menschlichen Habitus besitzen, so ist doch das Größenverhältnis zwischen den einzelnen Teilen ihres Körpers ein ganz anderes als bei älteren Feten und beim fertigen Körper. Im 3. Monate bildet sich ein Größenverhältnis zwischen

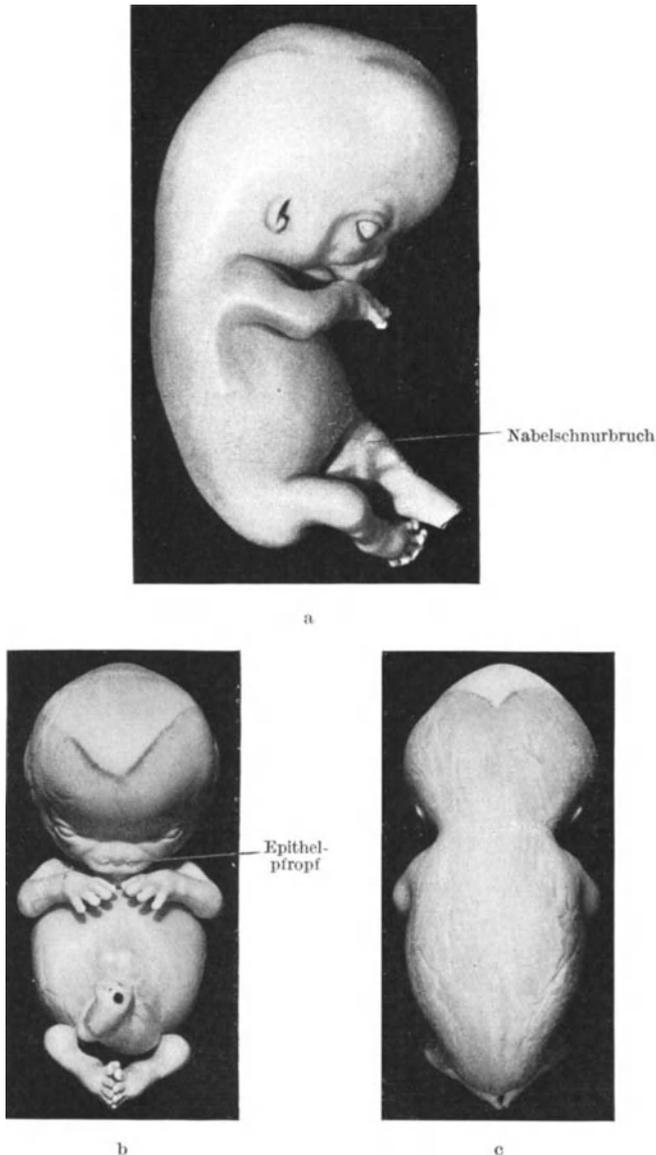


Abb. 219. 25,08 mm langer menschlicher Embryo in Seiten-, Vorder- und Rückenansicht.  
Nach HOCHSTETTER.

den Körperteilen aus, wie es für den Fetus kennzeichnend ist: Der Kopf ist groß, seiner Form nach brachycephal; am Rumpfe überwiegt der Bauch, das Becken dagegen ist sehr klein; die unteren Gliedmaßen sind relativ kurz; der Mittelpunkt des Rumpfes und des ganzen Körpers befindet sich über dem Nabel.

Ein der ersten Hälfte des 3. Monates entstammender Embryo (Abb. 220) läßt diese Verhältnisse erkennen. Der Rumpf wächst in dieser Zeit in die Länge, wobei er sich abflacht; das Größenverhältnis zwischen Kopf und Rumpf beginnt sich daher wieder zugunsten des Rumpfes zu verschieben. Am Kopfe tritt der Stirnteil stark hervor; die Augen werden von den Lidern umwachsen, welche sich in der Lidnaht miteinander vereinigen; aus den Nasenöffnungen ragen Epithelpfröpfe hervor, welche diese Öffnungen eine Zeitlang verschließen; der Unterkiefer beginnt vorzuwachsen; die Mundspalte verschmälert sich; an den Fingern und Zehen sind bereits die Nagelglieder sichtbar (über die weitere Ausbildung der Gliedmaßen s. S. 778); an der Hohlhand und an der Sohlenfläche des Fußes sind Tastballen ausgebildet, d. h. hügelartige Vorrangungen

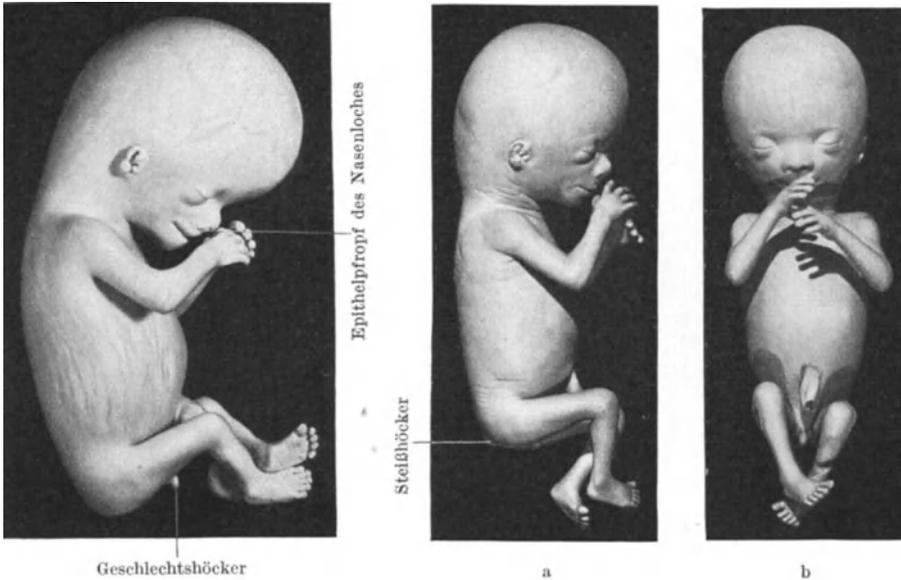


Abb. 220. 44 mm langer menschlicher Embryo. Lichtbild von HOCHSTETTER.

Abb. 221. 84 mm langer menschlicher Embryo in Vorder- und Seitenansicht. Lichtbild von HOCHSTETTER.

der Haut der Hohlhand und der Fußsohle an den Endgliedern der Finger und Zehen, sowie entsprechend den Köpfen der Metacarpen und Metatarsen; sie bilden sich bald zurück (Abb. 220, 221 a); der Schwanz ist vollkommen geschwunden. — Am Ende des 3. Monates (Abb. 221 a, b) sind alle wesentlichen Merkmale der äußeren Körperform des Fetus ausgebildet und es beginnen nunmehr auch individuelle Merkmale aufzutreten.

Von den später am Fetus sich ausbildenden Verhältnissen seien hier nur folgende erwähnt:

Schon im 3. Monate erscheinen in der unteren Stirngegend (Augenbrauen) die ersten Haare. Im 4. Monate breiten sich die Haaranlagen immer mehr auf der Körperoberfläche aus, um die Lanugo, das Wollhaarkleid des Fetus zu bilden. Die Nasenlöcher werden nach Schwund des Epithelpfropfes wieder geöffnet; an der stark vortretenden Oberlippe bildet sich die mediane Lippenfurche, das Philtrum, aus; das Kinn tritt infolge des Vorwachsens des Unterkiefers besser hervor; die Tastballen beginnen sich rückzubilden.

Im 5. Monate sind die Wollhaare fast am ganzen Körper ausgebildet. Mit ihrer Entwicklung setzt auch jene der Talgdrüsen ein. Das Sekret dieser Drüsen

bildet mit abgestoßenen Epidermiszellen an einzelnen Körperstellen einen dünnen Überzug, die Fruchtschmiere, Vernix caseosa, Käsefirnis. Die Entwicklung der Muskulatur ist so weit gediehen, daß die bereits im 4. Monat auftretenden Kindesbewegungen auch von der Mutter gefühlt werden.

Im 6. Monate sind die Augenbrauen und Lidhaare gut ausgebildet; das Gesicht verschmälert sich; die Vernix caseosa wird reichlicher abgesondert; die Haut wird runzelig und mattrot; der Nabel rückt stetig nach aufwärts.

Im 7. Monate wird die früher runzelige und mattrote Haut durch das Auftreten von Fett glatter, dicker und weißlich; die Augen werden infolge der Lösung der Lider wieder sichtbar.

Die Entwicklung des Fetus ist um diese Zeit so weit gediehen, daß der Fetus unter gewissen Bedingungen auch außerhalb der Gebärmutter zu leben vermag, wenn auch die im 7. Monate geborenen Kinder nur selten am Leben bleiben. Dagegen kann von den im 8. Monate geborenen (40—45 cm Länge, 1800 bis 2000 g Körpergewicht) mehr als die Hälfte am Leben erhalten werden.

Die äußeren Veränderungen sind in den drei letzten Monaten wenig auffällig. Durch die fortschreitende Fettzunahme wird der ganze Körper dicker, die Haut weißlicher. Während die Kopfhare immer länger werden, beginnen die Wollhaare am übrigen Körper auszufallen. Die Körperproportionen ändern sich im wesentlichen nur hinsichtlich des Größenverhältnisses zwischen Kopf und Rumpf, zwischen oberer und unterer Gliedmaße, wobei jedoch die unteren Gliedmaßen auch am reifen Kinde scheinbar die Länge der oberen noch nicht erreichen, weil man nämlich bei der oberen Gliedmaße unwillkürlich auch die Länge der Hand hinzurechnet, während man die Länge der unteren Gliedmaße gleich der Entfernung zwischen Hüftgelenk und Ferse setzt. Der Nabel rückt ferner fast bis zur Körpermitte nach aufwärts.

Der prozentuelle Anteil der organischen und anorganischen Bestandteile des Körpers ist, wie aus der nachstehenden Tabelle hervorgeht, in den verschiedenen Entwicklungsphasen verschieden. Bemerkenswert ist hierbei der hohe Wassergehalt der Gewebe im Anfange der Entwicklung, der allmählich abnimmt: die späte Entwicklung des erst für den Neugeborenen als Wärmeregulationsorgan besonders wichtigen Fettgewebes und die — zur Zeit der Ausbildung des Knochengewebes — zwischen dem 4. und 7. Monate einsetzende Steigerung der Aschenbestandteile (anorganische Salze).

Alter	Gewicht	Wasser	Fett	Eiweiß	Asche
1½ Monate	0,97 g	97,5%	—	—	0,001%
4 „	46,5 g	91,3%	0,5%	5,2%	0,99%
7 „	924 g	83,2%	2,6%	10,8%	2,65%
Neugeborenen	3294 g	74—66%	9,1%	11,8%	2,55%

Die Körpertemperatur des Fetus ist um einige Zehntelgrade höher als die der Mutter.

Muskelbewegungen sind schon im 2. Monate möglich, sie sind jedoch wenig ausgiebig, unregelmäßig, nicht koordiniert und erfolgen in langsamer Weise. Objektiv nachweisbar werden sie erst in der Mitte der Schwangerschaft. Arm- und Beinbewegungen erfolgen bereits bei 10 cm langen, die Streckung der Wirbelsäule, die Öffnung des Mundes, die Hebung der Rippen bei etwa 15 cm langen Embryonen. Rhythmische Bewegungen der Atemmuskeln (48 in der Minute) sind bereits im 5. Monate vorhanden. Schluckbewegungen sind möglich und bei Reizung können Schreie ausgestoßen werden.

Pulsationen des Herzens (60—70 in der Minute) können bereits bei 1,5 cm langen Embryonen vorkommen. Die Herztöne sind vom Ende des 5. Monats an hörbar; die Schlagfolge des Herzens beträgt 130—145 in der Minute und soll bei weiblichen Feten etwas höher sein als bei männlichen.

## Messung und Altersbestimmung der Embryonen.

Wie bereits erwähnt und durch Beispiele belegt wurde, kann der Ausbildungsgrad der äußeren Körperform und der Körperorgane zweier Embryonen von gleicher Länge verschieden und andererseits trotz verschiedener Länge gleich sein. Es gibt eben schon bei Embryonen auch Riesen und Zwerge. Wenn daher auch die Größenverhältnisse der Embryonen keinen absolut sicheren Maßstab für die Beurteilung des Entwicklungsgrades darstellen, sind sie dennoch für die Mehrzahl der Embryonen mit Vorteil verwendbar.

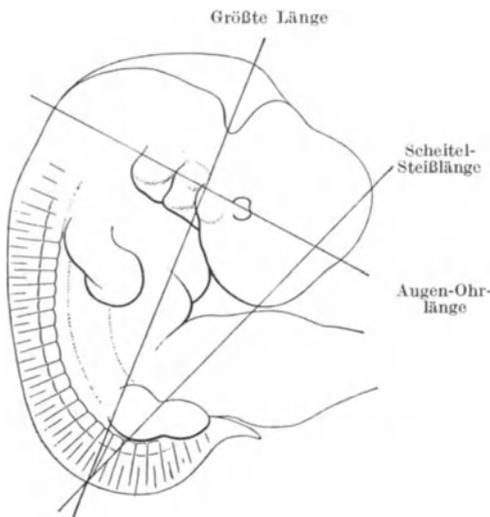


Abb. 222. Maße jungerer menschlicher Embryonen.



Abb. 223. Messung älterer Embryonen.

Bei jungen Embryonen (Abb. 222) bestimmt man: Die größte Länge, d. h. die Entfernung zwischen den am weitesten voneinander entfernten Punkten; dies sind zumeist das Vorderende des Rhombencephalon und die Schwanzbeuge. Ferner die Scheitel-Steißlänge, d. h. die Entfernung der Scheitel von der Schwanzbeuge; die Augen-Ohrlänge, gegeben durch eine Linie, welche durch die Mitte der Linse und durch die äußere Ohröffnung (Mitte der ersten Kiemenfurche) hindurchgeht. Das hintere Ende dieser Linie entspricht der Grenze zwischen Gehirn und Rückenmark. Die Verbindungslinie zwischen dieser Stelle und der Schwanzbeuge gibt ein ungefähres Maß der Wirbelsäulenlänge.

Entsprechend der Änderung der Kopfform verschiebt sich die Scheitel-Steißlinie bei älteren Embryonen nach hinten und kommt daher hinter das Auge zu liegen (Abb. 223). Die Scheitel-Steißlänge oder Sitzhöhe entspricht daher bei älteren Embryonen (Feten) einer Linie, welche vom Scheitel zwischen Auge und Ohr zum unteren Ende des Rumpfes verläuft. Außer dieser Sitzhöhe bestimmt man bei Feten auch noch die Standhöhe oder Scheitel-Ferslänge, indem man zur Entfernung des Scheitels vom Hüftgelenke noch die

Längenmaße zwischen Hüftgelenk, Knie und zwischen Knie und Ferse hinzuaddiert (Abb. 223). Eine Streckung der unteren Gliedmaße ist hierzu nicht notwendig und muß auch vermieden werden.

Da zwischen der Scheitel-Steiß- und der Scheitel-Ferslänge eine bestimmte Beziehung besteht, kann man diese Längen bestimmen, auch wenn nur eine von ihnen bekannt ist. Kennt man z. B. die Scheitel-Steißlänge, so kann man die Scheitel-Ferslänge mittels der folgenden Formel bestimmen:  $Sch-F-L = \frac{3 \text{ Sch-St-L} - 3}{2}$ . Bei bekannter Scheitel-Ferslänge bestimmt man die Scheitel-Steißlänge mittels der Formel:  $Sch-St-L = \frac{2 \text{ Sch-F-L} + 3}{3}$ .

Wenn keine anders lautende Angabe gemacht wird, so ist in diesem Buche unter „Länge“ bei kleineren Embryonen die größte Länge, bei älteren Embryonen die Scheitel-Ferslänge gemeint.

Obzwar, wie früher erörtert wurde (S. 66), eine genaue Altersbestimmung menschlicher Embryonen schon deshalb nicht möglich ist, weil man den Zeitpunkt der Befruchtung und damit den Beginn der Entwicklung nicht genau bestimmen kann, vermag man dennoch das ungefähre Alter der Embryonen anzugeben. Diese Bestimmung erfolgt vor allem auf der Grundlage von Ermittlungen, welche durch Vergleiche mit Embryonen gewonnen wurden, bei welchen der Zeitpunkt der Befruchtung durch besondere Umstände (z. B. einmalige Begattung) ziemlich genau festgestellt werden konnte. Als wichtigste Hilfsmittel dieser Altersschätzung dient hierbei die Länge der Embryonen. Diese beträgt bei Embryonen am Ende des ersten Monats 8 mm, am Ende des zweiten Monats 2 cm. Im zweiten Monate ist das Wachstum relativ am größten. Am Ende des dritten Monats beträgt die Sitzhöhe 7 cm, die Standhöhe 9 cm; am Ende des vierten und fünften Monats betragen diese Maße 13 und 16 bzw. 20 und 25 cm. Die Standhöhe nimmt dann von Monat zu Monat um etwa 5 cm zu, beträgt also am Ende der folgenden Monate 30, 35, 40, 45 und 50 cm. Am Ende des fünften Monats beträgt das Gewicht des Fetus 300—500 g, am Ende des sechsten Monats 700—1000 g, um dann von Monat zu Monat um etwa  $\frac{1}{2}$  kg zuzunehmen, so daß also das reife Kind im Durchschnitte etwa 3 kg wiegt.

Die Gesamtlänge des Fetus (in Zentimetern) ist demnach im 3., 4. und 5. Monate gleich dem Quadrate der Monatszahl, in den folgenden Monaten gleich dem 5fachen der Monatszahl. Nach einer etwas genaueren Berechnung ist das Monatsalter = Standhöhe (bei gestreckten Beinen)  $\times 0,2$  oder = Sitzhöhe  $\times 0,3$ , wobei bei Zahlen unter 10 cm zur Monatszahl 1 zu addieren ist. Monatsalter:  $0,2$  (oder  $\times 5$ ) = Standhöhe, Monatsalter:  $0,3$  (oder  $\times 3\frac{1}{3}$ ) = Sitzhöhe; bei Embryonen der 3 ersten Monate sind 4 cm abzuziehen.

Zweiter Teil.

## **Die Entwicklung der Organe.**

Wie früher erörtert wurde, entstehen die Organe — mit Ausnahme der Linse und des Glaskörpers, welche eine Sonderstellung einnehmen — teils aus dem embryonalen Bindegewebe allein, also als desmogene Organe, teils als epithelogene Organe aus dem Zusammenwirken von epithelialen und embryonalbindegewebigen Zellen. Das Mesoderm beteiligt sich demnach in Form des embryonalen Bindegewebes an der Bildung sämtlicher Organe mit Ausnahme der Linse und des Glaskörpers. Sowohl bei den desmogenen, wie auch bei den epithelogenen Organen besitzt demnach die Organanlage einen mesodermalen Anteil. Der epitheliale Anteil der Organanlage eines epithelogenen Organs stammt dagegen von einem der drei Keimblätter ab. Da er nun das bestimmende Element bei der Entwicklung der epithelogenen Organe darstellt, kann man das betreffende Organ jenem Keimblatte zurechnen, welchem dieses Epithel entstammt. Die desmogenen Organe wiederum sind naturgemäß dem mittleren Keimblatte zuzuzählen. In diesem Sinne kann man daher Organe des äußeren, inneren und mittleren Keimblattes unterscheiden.

Diese Sonderung der Organe nach ihrer Herkunft aus den drei Keimblättern deckt sich jedoch nicht mit den Organsystemen und Geweben, welche man am fertigen Körper unterscheidet. Die epithelialen Organanlagen der Atmungs- und Verdauungsorgane z. B. werden zwar vorwiegend vom Ento-, zum Teile aber auch vom Ektoderm, jene der Harn- und Geschlechtsorgane sogar von allen drei Keimblättern beigestellt. Wenn daher in diesem Buche — um das genetische Prinzip zu wahren — die Organentwicklung nicht nach den Organsystemen, sondern nach der Beziehung der Organe zu den Keimblättern — in dem angegebenen Sinne — geschildert werden wird, so muß in einzelnen Fällen von diesem Darstellungsprinzip abgewichen und auf die Organsysteme Rücksicht genommen werden. Dies gilt z. B. von der Entwicklung der Zähne und der Adenohypophyse: Obzwar der epitheliale Anteil dieser Organe ektodermaler Herkunft ist, werden sie dennoch — um die Darstellung nicht zu zersplittern — bei der Entwicklung der Organe des inneren Keimblattes (Verdauungsorgane) besprochen werden. Diese Rücksichtnahme auf die Organsysteme ist bei manchen Organen (z. B. Zunge, Harnorgane) um so notwendiger, als deren epithelialer Anteil zwei Keimblättern entstammt.

Da alle epithelogenen Organe, also auch jene, deren Epithel aus dem Ektoder oder Entoderm stammt, neben ihrem epithelialen auch einen embryonalbindegewebigen, also mesodermalen Anteil besitzen, muß bei der Schilderung der Entwicklung dieser Organe auch das mittlere Keimblatt berücksichtigt werden. Hierbei werden demnach Entwicklungsvorgänge, welche zwei Keimblätter betreffen, gleichzeitig geschildert.

Die Darstellung der Organentwicklung hat zunächst die Schilderung der Ausbildung der äußeren Form des betreffenden Organes — die Morphogenese — zum Ziele. Die Ausbildung des geweblichen Aufbaues des Organes — die Histogenese — kann hier nur in ihren Grundzügen erörtert werden. Denn eine genaue Schilderung wäre nur unter gleichzeitiger Besprechung der Struktur des fertigen Organes möglich.

Da die Ermittlung der Morphogenese der Organe in den entscheidenden frühen Entwicklungsstadien wegen der Kleinheit der Untersuchungsobjekte präparatorisch nicht möglich ist, müssen die betreffenden Embryonen in lückenlose Reihen von Schnitten zerlegt und das Verhalten der Organe in diesen Schnitten untersucht werden. An der Hand derartiger Schnittbilder muß demnach auch die Darstellung der Organogenese erfolgen. Hierbei ist zu beachten, daß diese Schnittbilder naturgemäß nicht bloß den Ausbildungsgrad des gerade in

Erörterung stehenden, sondern auch anderer Organe zeigen. Ferner ist zu ihrem Verständnisse die Schnittrichtung und die äußere Form des betreffenden Embryo zu berücksichtigen. Ein wichtiges Hilfsmittel für die Erforschung der Morphogenese der Organe bilden die aus den Schnittrihen gewonnenen vergrößerten plastischen (Modelle) und graphischen Rekonstruktionen der einzelnen Organe.

## Die Entwicklung der Organe des inneren Keimblattes.

Die Leistungen des inneren Keimblattes betreffen nach dem früher über sie Gesagten (S. 143) vor allem die Verdauungs- und Atmungs-, ferner die Harnorgane. Hierzu kommt noch die Chorda dorsalis, das erste Stützorgan des Körpers. Da sie jedoch ein morphologisch und funktionell besonderes Gebilde darstellt und ihr Schicksal von dem der übrigen Abkömmlinge des inneren Keimblattes wesentlich abweicht, wird ihre Entwicklung an anderer Stelle, und zwar bei der Wirbelentwicklung, geschildert werden. Aus didaktischen Gründen muß ferner die Entwicklung der aus dem Enddarme (Kloake) hervorgehenden Gebilde gemeinsam mit der Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane erörtert werden.

Das innere Keimblatt stellt ursprünglich eine aus einer einfachen Lage niedriger Zellen bestehende Epithellamelle dar. Sobald die Differenzierung der Organe in diesem Epithel einsetzt, ändert sich dieses einheitliche Aussehen, indem die Zellen stellenweise höher werden, sich vermehren, mehrere Lagen bilden u. a. m. Es entstehen ferner Ein- und Ausfaltungen, sowie solide Zellspresse, welche sich von ihrem Mutterboden ablösen und im embryonalen Bindegewebe an andere Körperstellen wandern bzw. verlagert werden können.

Der ursprünglichen morphologischen Gleichartigkeit entspricht auch eine potentielle Gleichwertigkeit der Entodermzellen, so daß also jede Zellgruppe des Entoderms ursprünglich alle die verschiedenen Zellarten zu liefern vermag, welche das Entoderm überhaupt entwickelt. Dieses Stadium dauert jedoch nur sehr kurze Zeit, da die Differenzierung der Entodermzellen in Zellen des Darmepithels, der Leber, des Pankreas u. a. m. sehr frühe einsetzt. Für die Amphibien konnte man nachweisen, daß die Entodermzellen bereits im Stadium der Neurula differenziert sind.

Der mesodermale Anteil der Organe des inneren Keimblattes stammt im Bereiche des vor den Ursegmenten befindlichen Körperabschnittes von dem unsegmentierten Kopfmesoderm, im Bereiche der Ursegmente von der visceralen Seitenplatte und im hintersten Abschnitte des Rumpfes von dem Mesoderm der Rumpfschwanzknospe ab.

## Die Ausbildung des Darmrohres.

Das innere Keimblatt stellt ursprünglich eine einschichtige Epithellamelle dar, welche in dem flachen, schuhsohlenförmigen Embryonalschilde unter dem äußeren und mittleren Keimblatte flach ausgebreitet ist und sich seitlich und ventral als Wand des „Dottersackes“ fortsetzt (Abb. 153, 161, 164, 165, 168). Der flache Embryonalschild wandelt sich, wie früher geschildert wurde, dadurch zum embryonalen Körper um, daß sich seine Zellen vermehren und über den Dottersack vorwachsen (Abb. 157). In die auf diese Weise sich ausbildenden Teile des embryonalen Körpers wächst nun auch das Entoderm vor, jedoch nicht in Form einer einfachen Lamelle, sondern derart, daß es im vorderen und hinteren Abschnitte des embryonalen Körpers alsbald eine nach vorne bzw. nach hinten geschlossene Bucht bildet, während es im mittleren Körperabschnitte gegen den Dottersack zu weit offen bleibt. Die Buchten werden als vordere und hintere

Darmbucht, sobald sie etwas größer geworden sind, als vorderes und hinteres Darmrohr, als Vorder- und Hinterdarm (auch als Kopf- und

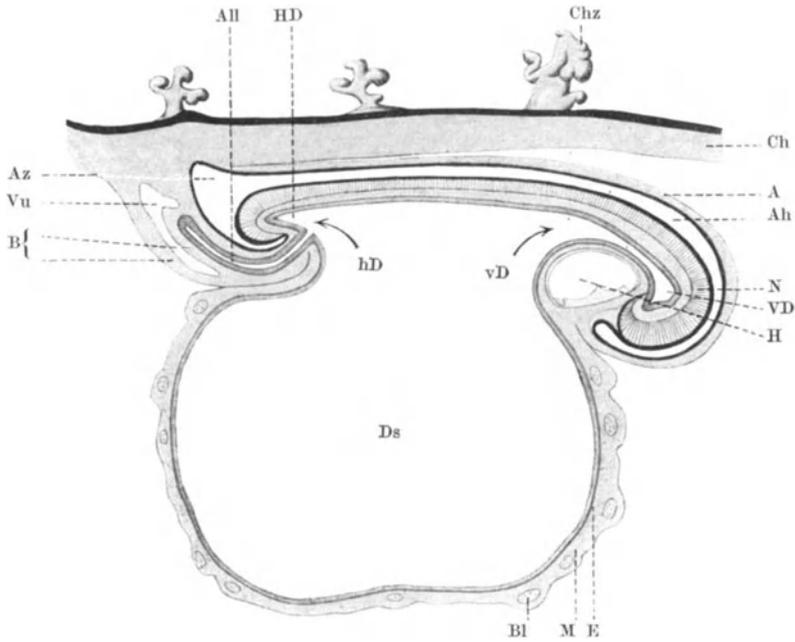


Abb. 224. Schematisierter medianer Längsschnitt durch den Embryo der Abb. 170. Mit Benutzung einer Abbildung von KROEMER. A Amnion; Ah Amnionhöhle; All Allantois; Az Amnionzipf; B Bauchstiel; Bl Blutinsel; Ch Chorion; Chz Chorionzotte; vD, hD vordere, hintere Darmforte; HD Hinterdarm; VD Vorderdarm; Ds Dottersack; E Entoderm; H Herz; M Mesoderm; N Nervenplatte; Vu Vena umbilicalis.

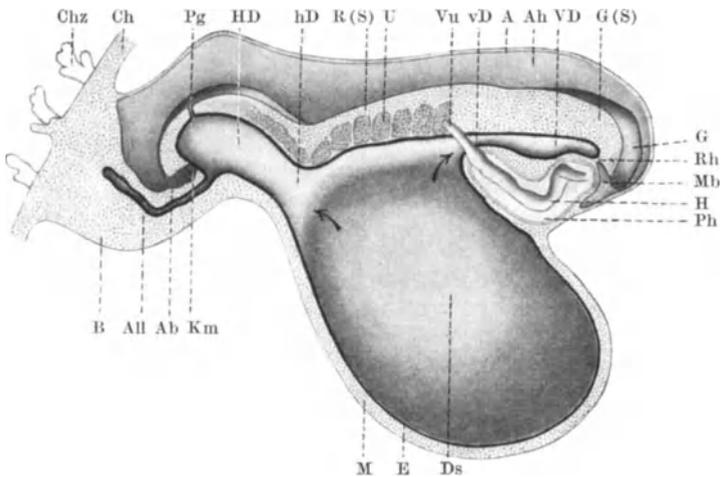


Abb. 225. Medianer Längsschnitt durch den Embryo der Abb. 171. Mit Benutzung einer Abbildung von ETERNOD. Ab Afterbucht; G Gehirn; G (S) Gehirn-Schnittfläche; Km Kloakenmembran; Mb Mundbucht; Pg Primitivgrube; Ph Perikardialhöhle; R (S) Schnittfläche des Rückenmarkes; Rh Rachenhaut; U Urwirbel. Die übrigen Bezeichnungen wie bei der vorigen Abbildung.

Schwanzdarm) bezeichnet. Entsprechend dem stärkeren Wachstum des Vorderendes des Embryo ist der Vorderdarm von vornherein länger als der Hinterdarm.

Auf den Längsschnitten (Abb. 224, 225) durch die in den Abb. 170 und 171 dargestellten Embryonen sind diese Darmteile (VD, HD) sichtbar und ein Vergleich des jüngeren mit dem älteren Embryo lehrt, daß sich der zuerst sehr kurze

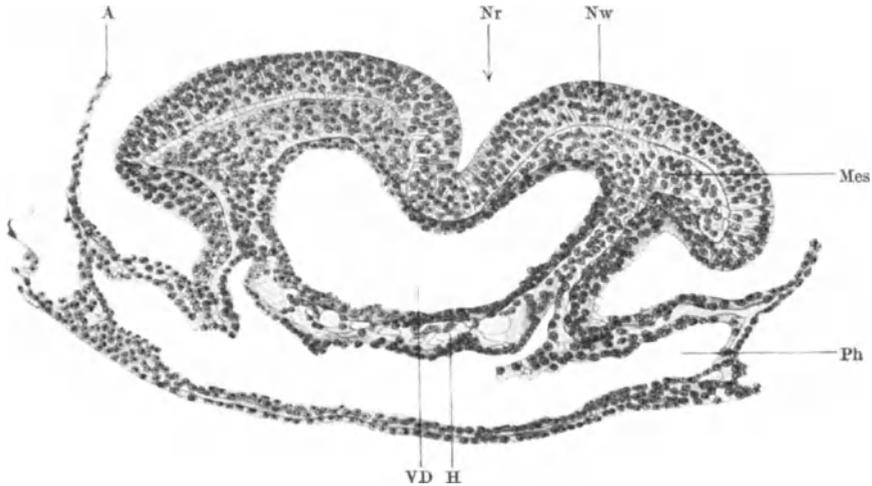


Abb. 226. Querschnitt durch das Kopfende eines menschlichen Embryo mit 4 Urwirbelpaaren A Amnion; Mes Mesoderm; Nr Nervenrinne; Nw Nervenwulst; Ph Perikardialhöhle; H Herzanlage VD Vorderdarm. 122fache Vergrößerung.

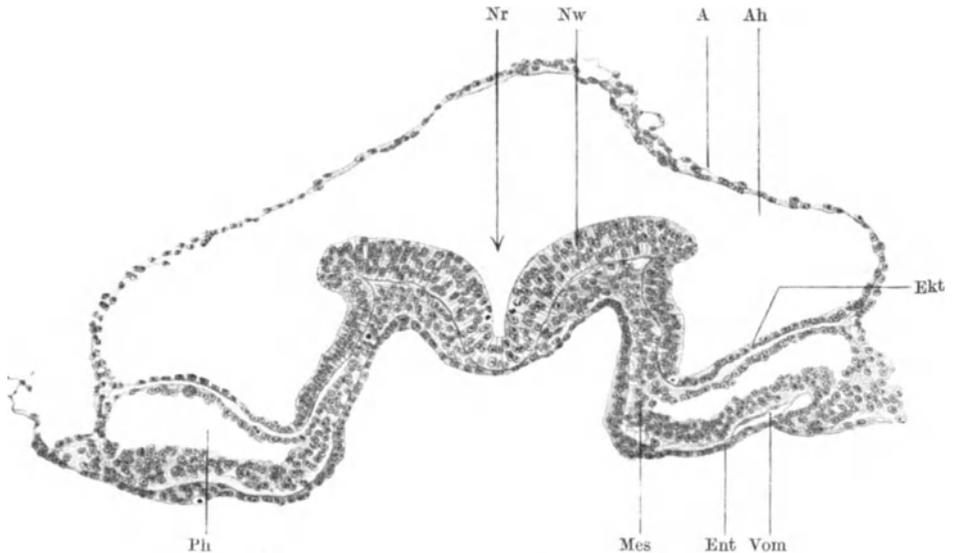


Abb. 227. Querschnitt durch die Gegend der vorderen Darmpforte des vorigen Embryo. Ah Amnionhöhle; Ekt Ektoderm; Ent Entoderm; Vom Vena omphalo-mesenterica. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Abb. 226. 118fache Vergrößerung.

und enge Hinterdarm rasch erweitert. Die Zugangsstellen aus dem ventralwärts, gegen den Dottersack, noch weit offenen Darmabschnitte in diese Röhren werden als vordere und hintere Darmpforte (vD, hD) bezeichnet. In der Abb. 171 b sind diese Pforten an der Ventralseite des Embryo sichtbar. Von der ventralen Wand des Hinterdarmes ist bereits die Allantois (All) in den Haftstiel (H) eingewachsen.

Die Abb. 226—230 stellen Querschnitte durch den in der Abb. 169 wieder-  
gegebenen Embryo dar. Auf dem Querschnitte durch das Vorderende des

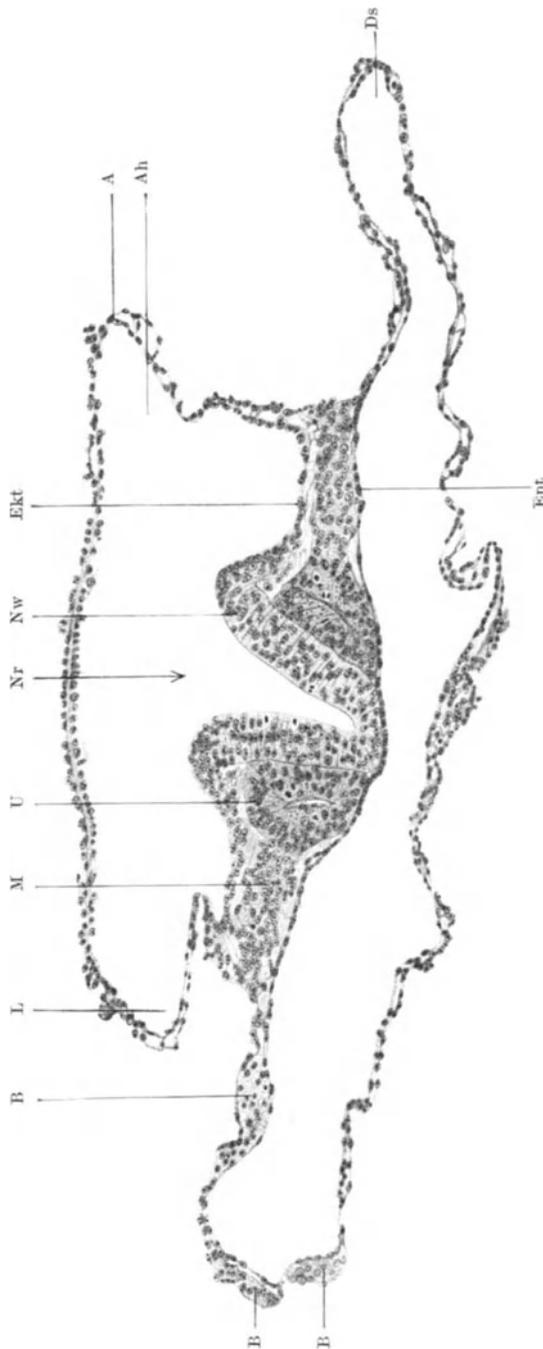


Abb. 228. Querschnitt durch die Mitte des vorigen Embryo und durch seinen — stark geschrumpften — Dottersack. B Blutinsel; Ds Dottersack; L extraembryonale Leibeshöhle; M Mittelplatte; U Urwirbel. 140fache Vergrößerung.

Embryo (Abb. 226) ist der Vorderdarm (VD) als Röhre sichtbar, umhüllt von dem Mesoderm des Kopfes, welches unter dem Vorderdarm die Perikardialhöhle

bildet und dorsal von der Hirnanlage überdeckt wird. Der folgende Schnitt trifft den Embryo unmittelbar hinter der vorderen Darmforte, zeigt also bereits

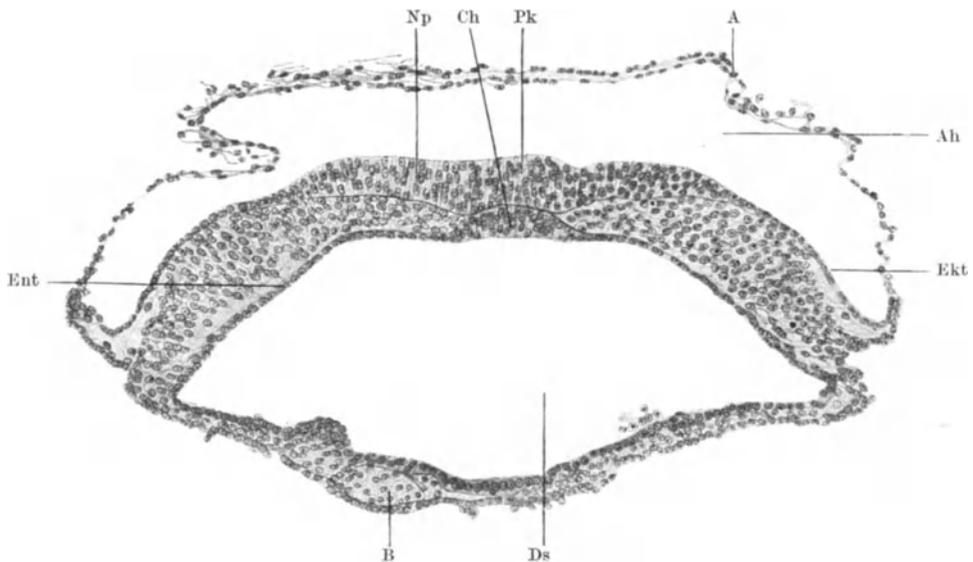


Abb. 229. Querschnitt durch die Gegend der hinteren Darmforte des vorigen Embryo. Ch Chordaplatte; Np Nervenplatte; Pk Primitivknoten. Die übrigen Bezeichnungen wie bei den früheren Abbildungen. 120fache Vergrößerung.

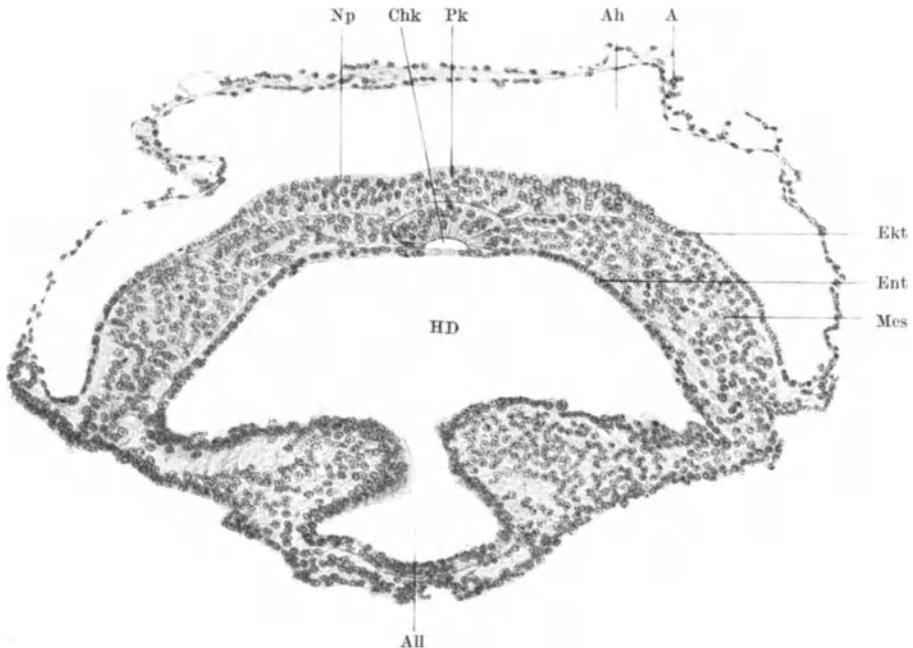


Abb. 230. Querschnitt durch das Hinterende des vorigen Embryo. All Allantois; Chk Chordakanal; HD Hinterdarm. 120fache Vergrößerung.

den ventral offenen Darmabschnitt. Die Abb. 228 stellt einen durch die Mitte des Embryo hindurchgehenden Schnitt samt dem (in diesem Falle geschrumpften)

Dottersacke dar und zeigt das im embryonalen Körper flach ausgebreitete und sich in den Dottersack fortsetzende Entoderm. Der Schnitt der Abb. 229 trifft bereits die hintere Darmpforte, jener der Abb. 230 den Hinterdarm mit der von ihm abgehenden Allantois. In der dorsalen Wand des Darmes dieser Schnitte ist die Chordaplatte (Abb. 229, Ch) bzw. der Chordakanal (Abb. 230, Chk) sichtbar.

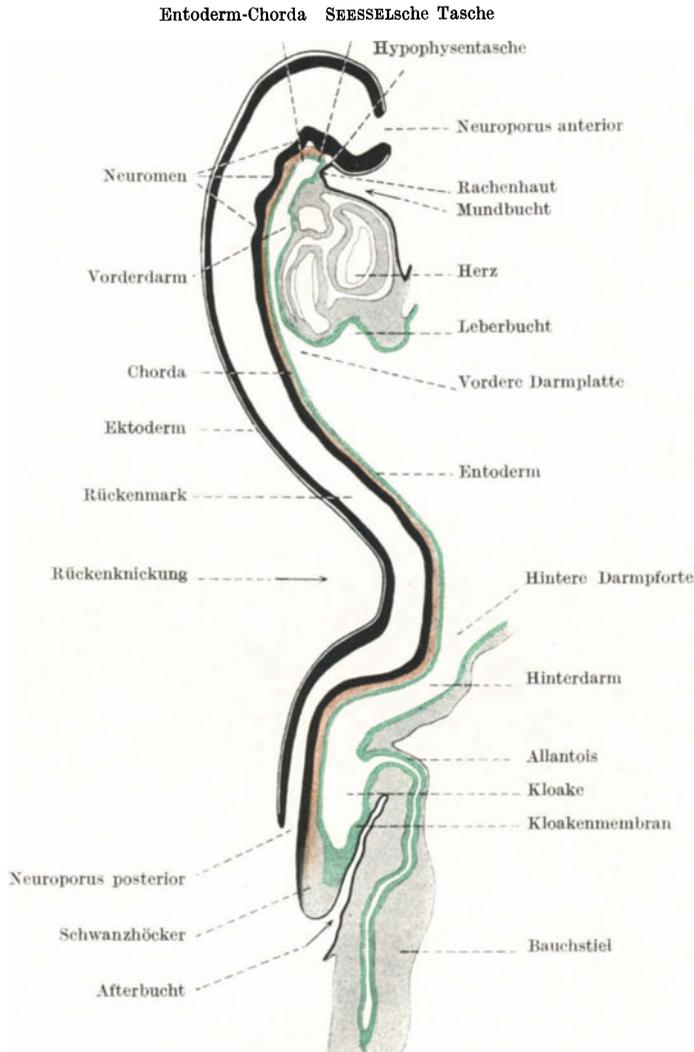


Abb. 231. Medianer Längsschnitt (Profilrekonstruktion) durch einen menschlichen Embryo mit 18 Urwirbelpaaren.

Mit der fortschreitenden Verlängerung des embryonalen Körpers verlängert sich auch der Vorder- und Hinterdarm (Abb. 231). Diese Verlängerung erfolgt nicht bloß dadurch, daß sich der Vorderdarm entsprechend dem Vorwärtswachsen des Kopfes kranialwärts und der Hinterdarm entsprechend dem Rückwärtswachsen des hinteren Rumpfes caudalwärts vergrößert, sondern es rücken auch entsprechend dem früher Gesagten (S. 195) vordere und hintere

Darmpforte einander immer näher (Abb. 233). Dadurch wird der ventralwärts offene Darmabschnitt immer mehr eingeengt und zum Rohre geschlossen. Die Näherung der Darmpforten entspricht dem immer tiefer werdenden Einschneiden der vorderen und hinteren Grenzrinne (S. 195, Abb. 156, 169, 170). Gleichzeitig schneiden auch die seitlichen Grenzrinnen (Abb. 169, 170) tiefer ein, wodurch

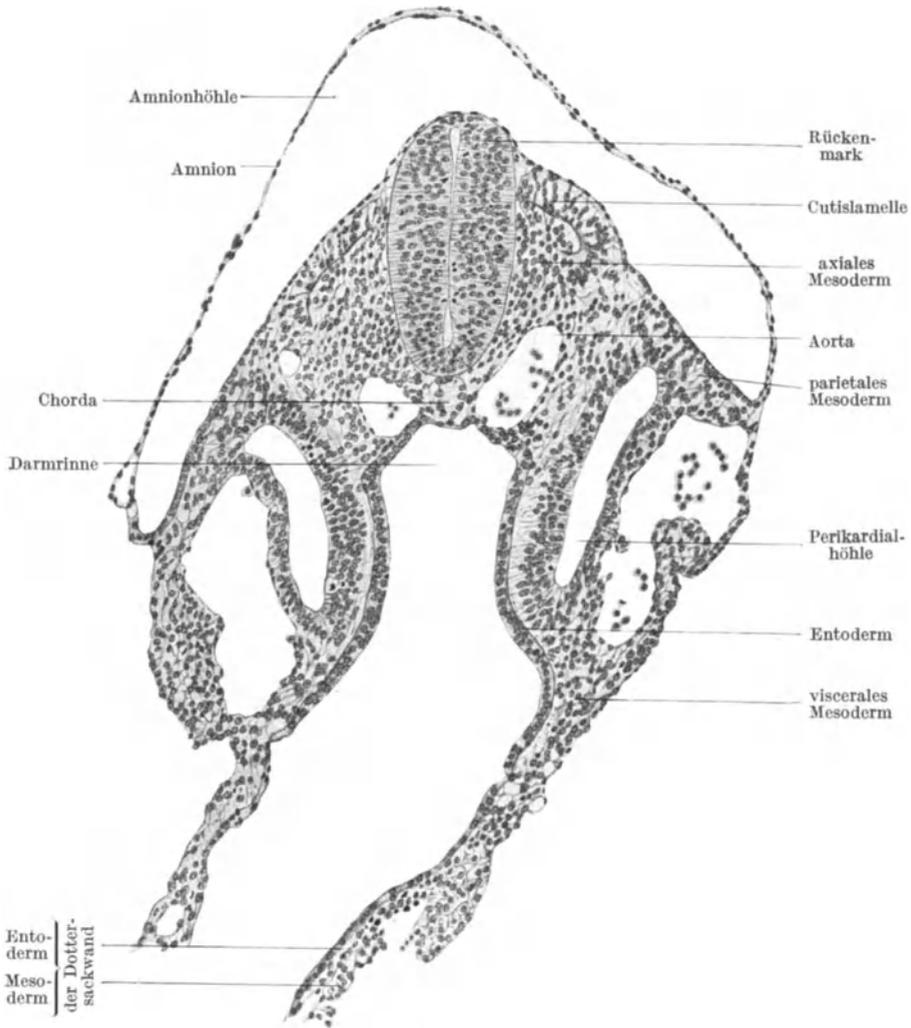


Abb. 232. Querschnitt durch den vorigen Embryo. 116fache Vergrößerung.

das Entoderm im Bereiche der Nabelrinne (S. 195) seitlich gehoben und steil gestellt wird. In seiner dorsalen Mitte tritt dies zuerst ein, hier entsteht daher eine Rinne, die Darmrinne (Abb. 171 b, 232). Der Darm bildet in der Körpermitte einen gegen den Dottersack zu offenen Kanal mit steilen Seitenwänden (Abb. 232). Den Rest dieser ursprünglich breiten, sich aber immer mehr einengenden Verbindung zwischen dem Darne und dem Dottersacke bildet der bereits erörterte Dottergang, der Ductus omphalo-entericus (Abb. 206, 233, 234, 277, 591, 592). Seine Abgangsstelle vom Darmrohre ist der Darmnabel

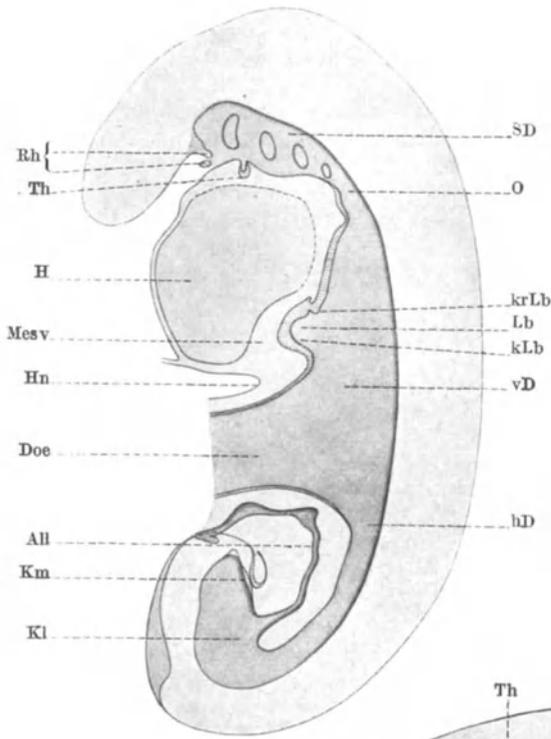


Abb. 233. Graphische Rekonstruktion (medianer Sagittalschnitt) des Darms eines menschlichen Embryo mit 23 Urvirbelpaaren. All Allantois; Doe Ductus omphalo-entericus; hD, vD hintere, vordere Darmforte; H Herzbeutelhöhle; Hn Hautnabel; Kl Kloake; Km Kloakenmembran; LB Leberbucht; kLb, krLb caudale, kraniale Leberausbuchtung (Ductus cysticus, Ductus hepaticus); Mesv Mesogastrium ventrale; O Oesophagus; Rh Rachenhaut; SD Schlunddarm mit den eingezeichneten Öffnungen der Schlundtaschen; Th Thyreoidea. 30fache Vergrößerung. Nach THOMPSON.

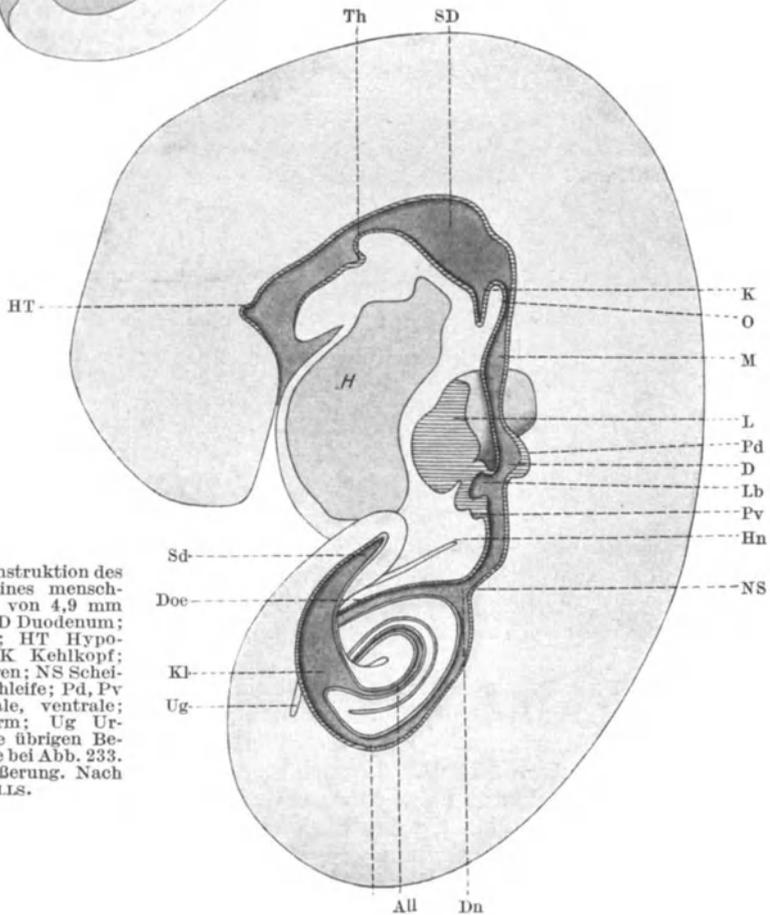


Abb. 234. Rekonstruktion des Darmkanales eines menschlichen Embryo von 4,9 mm größter Länge. D Duodenum; Dn Darmnabel; HT Hypophysentasche; K Kehlkopf; L Leber; M Magen; NS Scheitel der Nabelschleife; Pd, Pv Pankreas dorsale, ventrale; Sd Schwanzdarm; Ug Urnierengang. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Abb. 233. 20fache Vergrößerung. Nach INGALLS.

(Abb. 234, Dn), welchem außen der Hautnabel entspricht (Abb. 233, Hn). Der Darmnabel ist durch die Änderung des Epithelcharakters scharf gekennzeichnet (Abb. 235): Ohne Übergang stoßen hier die hohen mit länglich-ovalen Kernen versehenen Zellen des Darmepithels an die niedrigen, rundkernigen Epithelzellen des Dotterganges. Auch das Epithel des Mesenterium (Abb. 235, Ce) ändert in der Höhe des Darmnabels seinen Charakter, indem seine Zellen plötzlich flach werden und sich von den unter ihnen gelegenen Bindegewebszellen wenig unterscheiden.

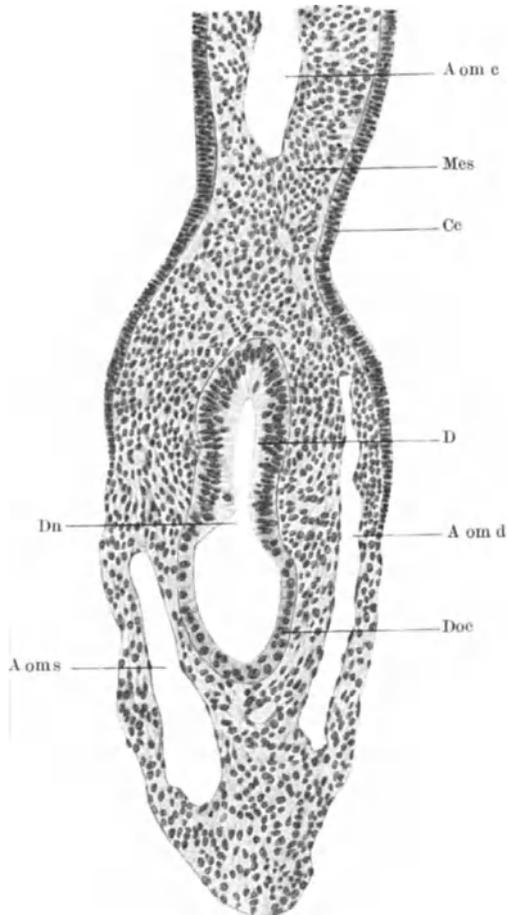


Abb. 235. Querschnitt durch das Mesenterium und durch das Darmrohr eines 3,6 mm langen menschlichen Embryo an der Abgangsstelle des Dotterganges vom Darne. A om c, d, s Arteria omphalo-mesenterica communis, dextra, sinistra; Ce Cölomepithel am Mesenterium; D Darm; Dn Darmnabel; Doe Ductus omphaloentericus; Mes Mesoderm des Mesenterium. 176fache Vergrößerung.

Der Ductus omphalo-entericus schnürt sich hierauf — und zwar sehr bald, spätestens bei Embryonen von etwa 8 mm, gewöhnlich schon bei ungefähr 4 mm langen Embryonen — am Darmnabel vom Darne ab, so daß nunmehr das Darmrohr ventralwärts überall geschlossen ist (Abb. 277, 593) und Vorder- und Hinterdarm unmittelbar, ohne wie bis dahin durch eine ventralwärts offene Darmzone voneinander geschieden zu sein, ineinander übergehen. An diesem einheitlichen, nach vorne und hinten blindgeschlossenen Rohre lassen sich Grenzmarken für bestimmte Abteilungen (sog. Vorder-, Mittel- und

Enddarm) nur willkürlich angeben, so daß demnach eine Unterteilung in bestimmte durch natürliche Grenzmarken voneinander geschiedene Abschnitte nicht durchführbar ist. Als eine derartige Grenzmarke könnte noch am ehesten die Abgangsstelle des Dotterganges vom Darmrohre, also der Darmnabel, verwendet werden, dem aber später gleichfalls kein als Grenzmarke verwendbarer Punkt entspricht, da die Stelle des Darmnabels mitten im Ileum gelegen ist.

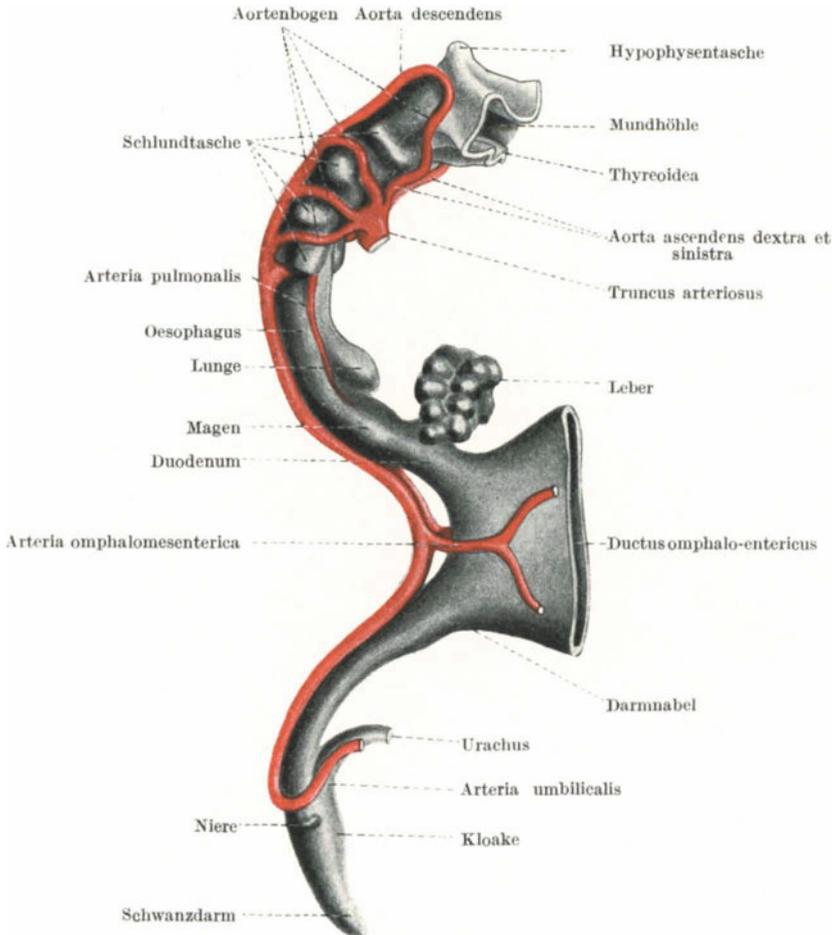


Abb. 236. Schematisiertes Modell des Darmrohres und der Hauptarterien eines menschlichen Embryo der 3. Woche. Nach His.

Trotz des Fehlens natürlicher Grenzmarken lassen sich jedoch sehr bald am Darmrohre einige durch ihre verschiedene Weite voneinander abgrenzbare Abschnitte unterscheiden, deren Schicksale auch verschiedene sind. Das zunächst noch blind geschlossene (Abb. 225, 231), später in die primäre Mundhöhle übergehende (Abb. 236) Vorderende erweitert sich alsbald (Abb. 225, 231, 233, 234) und läßt von seinen Seitenwänden die Schlund- oder Kiementaschen (Abb. 236) abgehen. Es wird daher als Schlund- oder Kiemendarm bezeichnet. Ventral von ihm liegt der Truncus arteriosus mit den von ihm abgehenden Aortae ascendentes, seitlich zwischen den Schlundtaschen verlaufen die

Kiemenbogenarterien (Aortenbogen) zu den dorsal dem Darne aufliegenden Aortae descendentes (Abb. 236); das folgende Darmstück liefert dorsal den Oesophagus, ventral die Kehlkopf-Luftröhren-Lungenanlage; es folgen Magen und Duodenum, von dessen ventraler Wand die Leber (Abb. 236, 231, 233, 234, Lb) entsteht, während die dorsale Wand den Hauptteil des Pankreas liefert. Von dem folgenden bis zur Abgliederungsstelle des Dotterganges, also bis zum Darmnabel, reichenden Darmabschnitte entsteht das Jejunum und ein Teil des Ileum, von dem caudalwärts vom Darmnabel befindlichen Darmabschnitte der Rest des Ileum, das Caecum mit dem Processus vermiformis, das Colon und das Rectum bis zur Linea sinuosa. Dieser Abschnitt des Darmrohres, welcher vorerst caudalwärts geschlossen ist, also blind endet, erweitert sich frühzeitig in seinem caudalen Abschnitte (Abb. 225, 231, 233, 234,

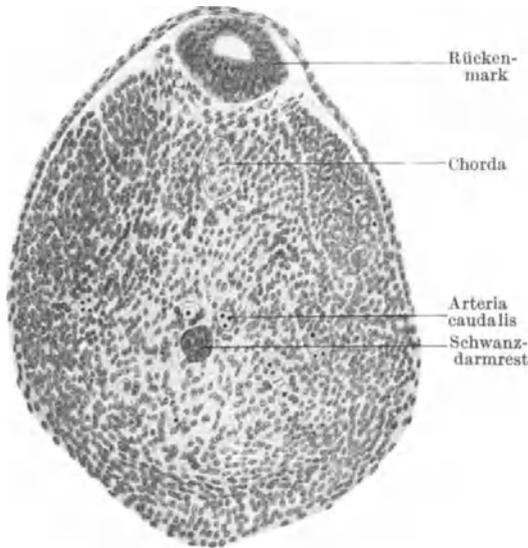


Abb. 237. Querschnitt durch das Schwanzende eines 12,5 mm langen menschlichen Embryo. 140fache Vergrößerung.

236, 277, 280, 490, 281, 592) und wird, da in ihm auch der Ausführungsgang der Urniere einmündet (Abb. 234, 277, 285, 498, 502, 536, 540, 152) als Kloake (genauer: entodermale Kloake) bezeichnet. Er wächst mit seinem sich stark verengenden Endabschnitte in den sich verlängernden Schwanz des Embryo bis zu dessen Spitze hinein und endet so caudalwärts als Schwanzdarm (Abb. 234, 236, 591). Da die Afteröffnung später im Bereiche der Kloake entsteht, entwickelt sich der Schwanzdarm caudal vom Anus, weshalb er auch als postanaler Darm bezeichnet wird. Dieser Endabschnitt des embryonalen Darmrohres beteiligt sich am Aufbaue des fertigen Darmes nicht, beginnt sich vielmehr schon bei 6 mm langen Embryonen rückzubilden, indem er sich in einen engen epithelialen Gang umwandelt, dessen Epithelwände in kranio-caudaler Richtung stellenweise miteinander verkleben, so daß die Lichtung des Ganges schwindet (Abb. 277, Sd) und er auf dem Querschnitte (Abb. 237) als kleine solide Zellmasse erscheint. Der Gang wird auf diese Weise in einen soliden Epithelstrang umgewandelt, welcher von einer kleinen Ausbuchtung — Schwanzdarmdivertikel — der hinteren Wand des caudalen Kloakenabschnittes ausgeht (8 mm lange Embryonen). Dieses Divertikel verschiebt sich dann etwas kranialwärts und ist noch bei 10 mm langen Embryonen vorhanden. Der solide Epithelstrang zerfällt hierauf in einzelne Zellstränge. Diese werden dann nacheinander in unregelmäßiger Aufeinanderfolge resorbiert — z. B. ist in der Abb. 280 nur noch ein solcher Strang vorhanden — und so der Schwanzdarm zu Anfang des 2. Monates vollständig zum Schwunde gebracht. Erhalten gebliebene Reste dieser Zellmassen können, wenn sie in Wucherung geraten, zur Entstehung von Abnormitäten Anlaß geben.

234, 236, 277, 280, 490, 281, 592) und wird, da in ihm auch der Ausführungsgang der Urniere einmündet (Abb. 234, 277, 285, 498, 502, 536, 540, 152) als Kloake (genauer: entodermale Kloake) bezeichnet. Er wächst mit seinem sich stark verengenden Endabschnitte in den sich verlängernden Schwanz des Embryo bis zu dessen Spitze hinein und endet so caudalwärts als Schwanzdarm (Abb. 234, 236, 591). Da die Afteröffnung später im Bereiche der Kloake entsteht, entwickelt sich der Schwanzdarm caudal vom Anus, weshalb er auch als postanaler Darm bezeichnet wird. Dieser Endabschnitt des embryonalen Darmrohres beteiligt

### Die Ausbildung der primären Mundhöhle und der Mundöffnung.

Wenn das Vorderende des embryonalen Körpers über den Dottersack vorwächst, muß sich ventral von ihm eine Bucht ausbilden, welche von Ektoderm ausgekleidet ist (Abb. 225, 231, 174, 589). Sie wird als Mundbucht bezeichnet. Dem Grunde dieser von ektodermalem Epithel ausgekleideten Bucht liegt die vordere Wand des Darmes, also das entodermale Epithel unmittelbar, also ohne Zwischenschaltung von Mesoderm, an. Diese Stelle entspricht bei den Vogelkeimscheiben dem bereits früher erwähnten (S. 110, Abb. 81) mesodermfreien Keimbezirke, in welchem Ekto- und Entoderm unmittelbar aneinander liegen. Infolge des Fehlens einer mesodermalen Trennungsschicht zwischen den beiden von verschiedenen Keimblättern stammenden Epithellamellen am Grunde der Mundbucht stellen diese beiden Lamellen zusammen eine scheinbar einfache Membran dar,

welche als Rachenhaut, Rachenmembran, Membrana bucco-pharyngea (Abb. 225, 231, 239, Rh, 573, 575) bezeichnet wird und welche einerseits den Grund der Mundbucht, andererseits die Vorderwand des Darmrohres bildet. Die ursprünglich seichte Mundbucht (Abb. 225, 241) vertieft sich durch das fortschreitende Wachstum des Kopfes immer mehr und mehr und wird so zu einer Höhle umgestaltet. Den Eingang in diese Höhle bildet die unverhältnismäßig breite primäre oder primitive Mundspalte. Die Begrenzung dieser Spalte stellen fünf Wülste dar (Abb. 238, 413). Oben tritt das vordere Kopfende als „Stirnwulst“ oder „Stirnnasenfortsatz“ vor, seitlich bzw. ventral umgrenzen jederseits der Ober- und Unterkieferfortsatz des ersten Kiemenbogens den Spalt. Auf Längsschnitten (Abb. 239) erkennt man, daß die Abgangsstelle der Rachenhaut von der dorsalen Wand der Mundbucht etwa dort liegt, wo das vordere, krückenförmig umgebogene Ende der Chorda dorsalis in das Entoderm übergeht. Diese Stelle bildet ferner die Grenze zwischen zwei Buchten. Die eine wird von der dorsalen Wand der Mundbucht, also vom Ektoderm (Abb. 234, 239, 240, 277, HT), die andere von der dorsalen Darmwand, also vom Entoderm gebildet, und zwar dort, wo die Rachenhaut in diese Wand übergeht (Abb. 239, 240, ST). Aus der ektodermalen Bucht entsteht der drüsige Abschnitt der Hypophyse, die Adenohypophyse, weshalb diese Bucht als Hypophysentasche, RATHKESche Tasche oder, da sie gegen das Infundibulum des Gehirnes hin wächst, als Infundibulartasche bezeichnet wird. Die andere, bald verschwindende Tasche ist wahrscheinlich ohne organogenetische Bedeutung und wird als SEESSELsche Tasche bezeichnet. Während sich die Hypophysentasche immer mehr vertieft (Abb. 242) und später vom Dache der Mundhöhle ablöst, flacht sich die SEESSELsche Tasche immer mehr ab, bis sie verschwindet.

In der Rachenhaut treten sehr bald nach ihrer Bildung, und zwar schon in der dritten Woche, an einzelnen Stellen in unregelmäßiger Weise Lücken auf (Abb. 233, 240, 241, 268), welche miteinander verschmelzen und so die Rachenhaut zum Schwunde bringen (Abb. 242). Die Folge davon ist, daß sich nunmehr das Darmrohr nach vorne zu öffnet, daß also der Mundspalt zur Mundöffnung wird. Am Rande der einstigen Rachenhaut verschmelzen das Ektoderm der Mundbucht und das Entoderm des Vorderdarmes miteinander. An der dorsalen

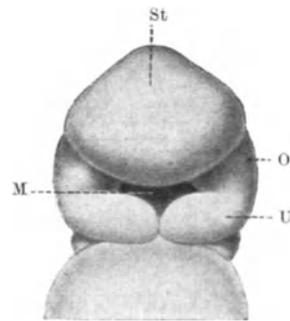


Abb. 238. Vorderansicht des Kopfes eines menschlichen Embryo von etwa 20 Tagen. M Mundspalt; O, U Ober-, Unterkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens; St Stirnwulst. 88fache Vergrößerung.  
Nach C. RABL.

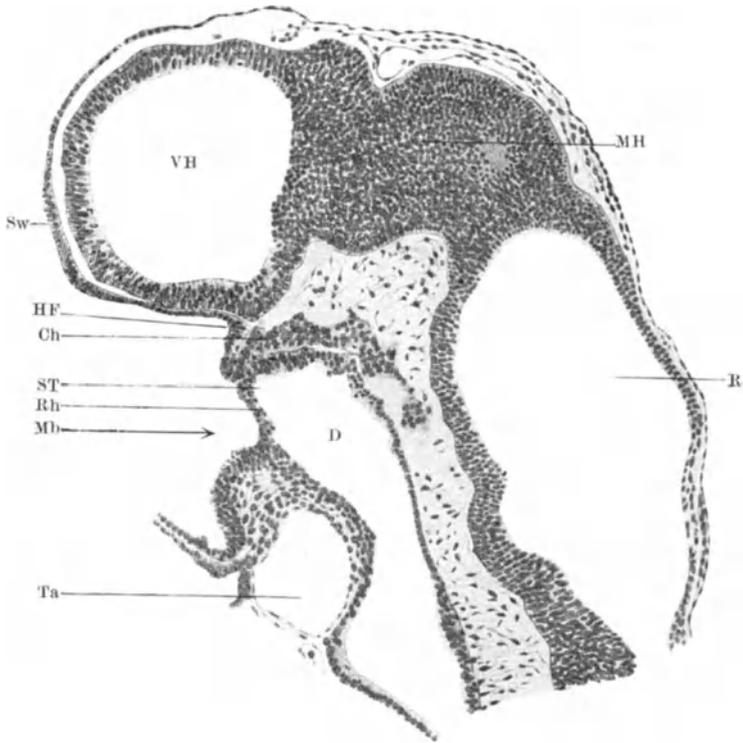


Abb. 239. Längsschnitt durch das Vorderende eines Kaninchenembryo. Ch Chorda dorsalis; D Vorderdarm; HF Hypophysenfurche; Mb Mundbucht; MH angeschnittene Wand des Mittelhirnes; R Rautenhirn; Rh Rachenhaut; ST Sesselsche Tasche; Sw Stirnwalst; Ta Truncus arteriosus; VH Vorderhirn. 90fache Vergrößerung.

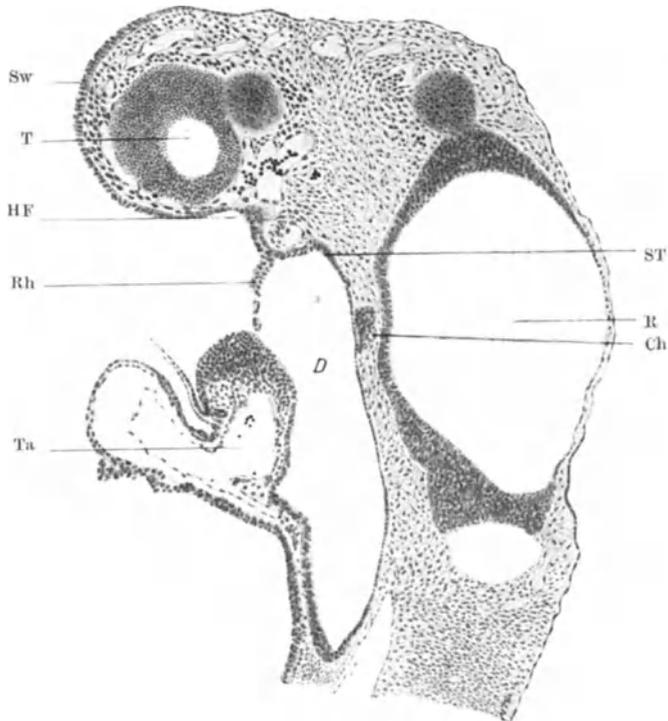


Abb. 240. Längsschnitt durch das Vorderende eines Kaninchenembryo. T Telencephalon. Die übrigen Bezeichnungen wie bei der vorigen Abbildung. 57fache Vergrößerung.

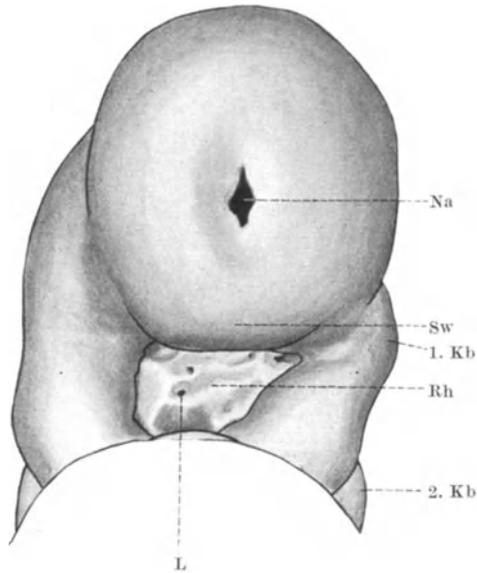


Abb. 241. Modell des Vorderendes eines menschlichen Embryo mit 18 Urwirbelpaaren. L Lucken in der Rachenhaut; Na Neuroporus anterior; Rh Rachenhaut; Sw Stirnwulst; 1., 2. Kb 1., 2. Kiemenbogen. Modell des Wiener embryologischen Institutes, hergestellt von H. STERNBERG.

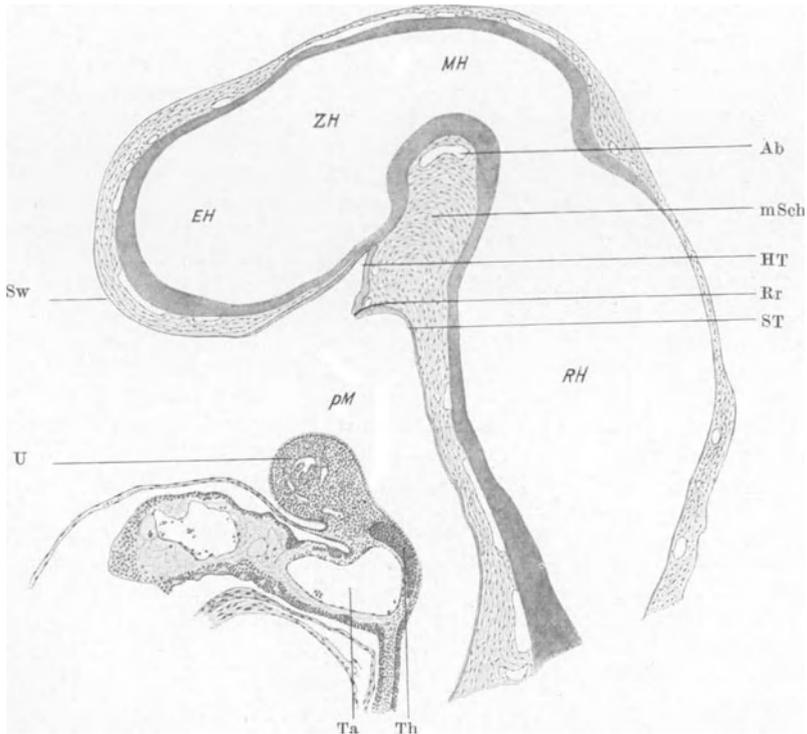


Abb. 242. Längsschnitt durch das Vorderende eines Kaninchenembryo. Ab Arteria basilaris; EH Endhirn; HT Hypophysentasche; MH Mittelhirn; mSch mittlerer Schädelbalken; pM primäre Mundhöhle; RH Rautenhirn; Rr Rachenhautrest; ST SEESELSche Tasche; Sw Stirnwulst; Ta Truncus arteriosus; Th Anlage der Glandula thyroidea; U ventrales Ende des Unterkieferfortsatzes; ZH Zwischenhirn. 40fache Vergrößerung.

Wand der Mundhöhle kann sich noch längere Zeit eine quer verlaufende Epithelleiste als Rest der Rachenhaut erhalten (Abb. 242, Rr, 264): Rachenhautrest oder primitives Gaumensegel. Durch den Schwund der Rachenhaut ist eine Höhle entstanden, in welcher die frühere Mundbucht und der Vorderdarm ineinander übergehen: primäre oder primitive Mundhöhle (Abb. 242, pM, 264).

Dieser Name wird auch für die tiefer gewordene Mundbucht, also für das Stadium vor dem Durchbruche der Rachenhaut verwendet, was sich jedoch nicht empfiehlt.

Aus dieser primären Mundhöhle entsteht die bleibende, sog. sekundäre Mundhöhle, der Schlund und ferner die Nasenhöhle (soweit sie nicht aus dem Riechsacke gebildet wird) mit ihren Nebenhöhlen. Da das Epithel der primären Mundhöhle teils vom Ektoderm (Mundbucht), teils vom Entoderm (Vorderdarm) abstammt, fragt es sich, wie die Grenze zwischen dem ekto- und dem entodermalen Epithel im fertigen Schädel verläuft, welche Teile der aus der primären Mundhöhle hervorgehenden Schädelhöhlen also vom Ektoderm, und welche vom Entoderm bekleidet werden. Beim Embryo entspricht diese Grenzlinie dem Rande der Rachenhaut. Da die Rachenhaut vertikal steht (Abb. 239), verläuft auch diese Grenzlinie so, daß ihr dorsaler und ventraler Abschnitt in derselben Frontalebene untereinander liegen. Später kommt es aber zu Verschiebungen innerhalb der Mundhöhle, wobei die ventral gelegenen Gebilde nach vorne, die dorsal gelegenen nach hinten verschoben werden. Diese Verschiebungen muß auch die Grenzlinie zwischen Ekto- und Entoderm mitmachen. In welchem Ausmaße dies der Fall ist, läßt sich jedoch nicht ermitteln. Wahrscheinlich ist die Ebene der Rachenhaut in den fertigen Schädel derart zu projizieren, daß sie nicht wie ursprünglich vertikal, sondern schief steht, und zwar von vorne-unten nach hinten-oben geneigt. Ihr vorderes Ende soll am Boden der Mundhöhle unmittelbar hinter dem Unterkiefer, ihr oberes Ende am hinteren oberen Rande der Choanen unter dem Keilbeinkörper liegen. Diese Stellen würden also dorsal und ventral die Grenzpunkte zwischen Ekto- und Entoderm bezeichnen. Wie diese Grenzlinie aber an den beiden Seitenflächen der Mund- und Nasenhöhle, sowie am Boden der Nasen- und am Dache der Mundhöhle verläuft, ist nicht bekannt. Immerhin kann gesagt werden, daß das Epithel im Vestibulum und im vorderen Abschnitte des Cavum oris, sowie in der Nasenhöhle (vielleicht mit Ausschluß von deren hinterstem Abschnitte) ektodermaler Herkunft ist. Dies gilt auch von dem Epithel des Zungenkörpers, nicht aber von jenem des Zungengrundes.

Aus diesem ektodermalen Epithel der Mundbucht entstehen die verschiedenen Epithelarten, welche sich in den genannten Abschnitten der Mund- und Nasenhöhle vorfinden, also unter anderem sowohl geschichtetes Pflasterepithel, als auch geschichtetes Cylinder- und auch mehrreihiges flimmerndes Cylinderepithel; ferner das Epithel der Drüsen dieser Höhlen, unter anderem auch jenes der großen Speicheldrüsen; die Zellen der Adenohypophyse und endlich der Schmelz der Zähne. Nicht geringer ist die Wandlungsfähigkeit des entodermalen Epithels des Darmrohres, da aus ihm sowohl die verschiedenen Epithelarten, welche die einzelnen Darmabschnitte bekleiden, als auch so verschiedenartige Zellen, wie z. B. jene der Glandula thyreoidea, der Thymus, der Epithelkörperchen, der Leber und des Pankreas entstehen.

### Die Sonderung der Lippen und Kiefer.

Der obere und der untere Rand der Mundöffnung werden ursprünglich von einer einheitlichen, nicht in Lippe und Kiefer geschiedenen mesodermalen Gewebsmasse gebildet, welche außen von Ektoderm bekleidet ist (Abb. 242).

Der obere Rand wird in der Mitte vom Stirnwulste, der seitliche Rand von den Ober-, der untere Rand von den Unterkieferfortsätzen des 1. Kiemenbogens gebildet (Abb. 238).

Frühestens bei Embryonen von 11 mm größter Länge treten nun an den einander zugekehrten Flächen dieser Ränder der Mundöffnung, welche man auch schon kurz als „Kiefer“ zu bezeichnen pflegt, Epithelwucherungen auf (Abb. 243, Zo, Zu,) von welchen die obere mehr nach außen gelegen ist, daher — als Ganzes — einen größeren Bogen umschreibt als die untere. Diese Wucherungen senken sich dann etwas ein (Abb. 243, Zu, 257) und bilden so die Zahnfurche. Durch Wucherung des Epithels wird jedoch diese Furche nicht bloß abgeflacht, sondern zu einer Erhebung, zum Zahnwall, gestaltet. Vom Grunde der Zahnfurche bzw. des Zahnwalles sprossen zwei solide Epithelleisten in das

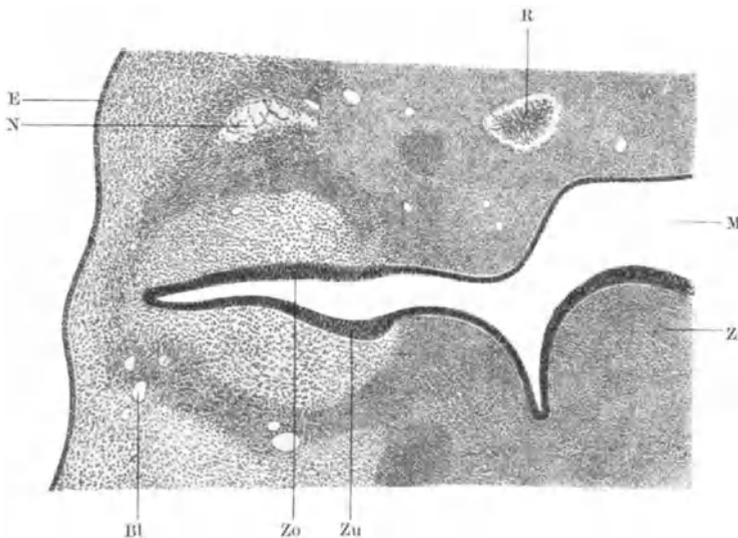


Abb. 243. Teil eines Querschnitts durch die Mundhöhle eines 13,5 mm langen menschlichen Embryo. Bl Blutgefäße; E Ektoderm; M Mundhöhle; N Ramus maxillaris nervi trigemini; R angeschnittene Wand des Riechsackes; Z Zunge; Zo, Zu obere, untere Zahnanlage. 54fache Vergrößerung.

Mesoderm ein (Abb. 244, 245, 256), eine äußere, fast senkrecht einsprossende und eine innere, im Winkel von etwa  $45^{\circ}$  schief mundhöhlenwärts gerichtete. Im Oberkiefer sprossen diese Epithelleisten naturgemäß in der Richtung nach aufwärts, im Unterkiefer nach abwärts in das Mesoderm ein. Die äußere Epithelleiste kann, da sie die Lippe vom Kiefer abgrenzt, als Lippenfurchenleiste oder als Lippenleiste (labiokingivale Leiste), die innere, von welcher aus die epithelialen Zahnanlagen entstehen, als Zahnleiste (Schmelzleiste, dento-kingivale Leiste, Schmelzkeim) bezeichnet werden. Die im Oberkiefer gelegenen Leisten werden die „oberen“, die im Unterkiefer befindlichen die „unteren“ genannt.

Die ursprünglich solide Lippenleiste wird nun dadurch, daß ihre zentralen Zellen zerfallen, in eine immer tiefer werdende Furche — Lippenfurche, Vorhofsfurche, Sulcus labialis, vestibularis — umgewandelt. Die Lippenleiste wird daher auch als Vorhofs- oder Vestibularleiste bezeichnet. Vor der Vorhofsfurche liegt die Gewebsmasse der Lippe, hinter ihr das spätere Zahnfleisch und der Kiefer, weshalb die Lippenfurche auch als Sulcus labiokingivalis oder alveololabialis bezeichnet wurde. Die

Furche entspricht dem späteren Vestibulum oris, ihr Grund dem Fornix vestibuli. Da sich die Furche in der Mitte des Ober- und Unterkiefers weniger tief als an den Seiten einsenkt (Abb. 246), springt hier ihr Grund später als Frenulum labii superioris (Abb. 437) bzw. inferioris vor.

### Die Entwicklung der Zähne.

Die fertigen Zähne besitzen als Grundsubstanz das Zahnbein (Elfenbein, Dentin, Substantia eburnea); im Bereiche der Zahnkrone lagert dem Zahnbeine der Zahnschmelz (Email, Substantia adamantina) und im Bereiche der Zahnwurzeln das Zahnzement (Substantia ossea) auf, welches selbst wieder von der weichen Wurzelhaut (Periosteum dentale s. alveolare) umhüllt wird. Die Höhlung der Zähne, die Pulpahöhle, Cavum dentis, wird von der Pulpa dentis ausgefüllt, in welcher die Gefäße und Nerven der Zähne liegen.

Von diesen Bestandteilen der Zähne entsteht der Zahnschmelz aus dem Ektoderm, alle übrigen Bestandteile aus dem Mesoderm. Da der Zahnschmelz das härteste Gewebe des Körpers darstellt, entsteht somit dieses Hartgewebe aus dem epithelialen Ektoderm, während alle übrigen Hartgebilde des Körpers aus dem embryonalen Bindegewebe, also aus dem mittleren Keimblatte hervorgehen. Dieser epitheliale ektodermale Anteil der Zahnanlagen übt außerdem auch auf die Ausbildung des mesodermalen Anteiles der Zahnanlagen den formbestimmenden Einfluß aus.

Beim Menschen entwickeln sich zwei Generationen von Zähnen, die Milch- und die bleibenden Zähne.

#### a) Die Entwicklung der Milchzähne.

Die erste Anlage der Zähne bildet die bereits erwähnte Epithelwucherung (Abb. 243, 256, 257) und die von ihr, bzw. vom Grunde der Zahnfurche (Abb. 250, ZF) im 2. Monate ausgehende Zahnleiste (Abb. 244, 248—250 ZL, 430, 428). Diese besteht — als Einsenkung der tiefsten, cylindrischen Zellen des Ektoderms — zuerst aus cylindrischen Zellen und stellt ein glattrandiges Epithelband dar, welches das Mesoderm des oberen und des unteren Randes (Kiefers) der Mundöffnung in seiner ganzen Länge durchzieht (Abb. 245). Durch Zellvermehrung entstehen später in dem der Zahnfurche näheren Teile der Zahnleiste Falten und Fortsätze, so daß hier die Fläche der Leiste unregelmäßige Vorsprünge erhält (Abb. 248). In dem im Mesoderm zu tiefst gelegenen Teile der Leiste vermehren sich die Zellen gleichfalls und platten sich hierbei ab. Bei Embryonen von etwa 25 mm Länge vermehren sich die Zellen an einzelnen Stellen des Leistenrandes besonders lebhaft. Diese Stellen senken sich daher tiefer in das Mesoderm ein, so daß nunmehr der Rand der Zahnleiste einen wellenförmigen Verlauf erhält (Abb. 246). Bei 32 mm langen Embryonen bilden sich an diesen Stellen an der labialen (äußeren) Fläche der Zahnleiste kolbenförmige Anschwellungen aus, welche sich über den Rand der Leiste hinweg bis auf deren linguale Fläche ausdehnen (Abb. 246). In jeder Kieferhälfte entstehen fünf solche Anschwellungen, im ganzen also 20. Sie stellen die epithelialen, ektodermalen Anlagen der Milchzähne dar und werden als Schmelz- oder Zahnknospen bezeichnet. In ihnen ist das sog. knospenförmige Stadium der Zahnentwicklung gegeben. Diese Knospen wandeln sich unter steter Vergrößerung in der Mitte des 3. Schwangerschaftsmonates in kappen-, dann in glockenförmige Gebilde um — Glockenstadium der Zahnanlagen — und werden nunmehr als Schmelzorgane bezeichnet (Abb. 244). Die Öffnung dieser Glocken ist schräg lippenwärts,

also nach außen gewendet (Abb. 246). Im Grunde dieser Öffnungen wuchern die Epithelzellen besonders lebhaft und bilden so den Schmelzknoten, welcher durch die Schmelzrinne von dem übrigen Teile des Schmelzorganes abgetrennt wird. Schon in diesem Entwicklungsstadium beginnt sich ein Unterschied in der Form dieser Schmelzorgane auszubilden und damit die spätere Form der Zähne anzudeuten.

Da die Schmelzorgane mitten im Mesoderm liegen, muß ihre Vergrößerung und Formgestaltung auch das Mesoderm beeinflussen. Die Umbildung der knospen- in die glockenförmige Anlage der Schmelzorgane geschieht durch entsprechendes Vorwachsen des Randteiles der Knospen, wobei ein Teil des Mesoderms von den Knospen umwachsen wird und so in das Innere des glockenförmigen Schmelzorganes gerät. Er stellt den mesodermalen Anteil der Zahnanlage dar und wird als Zahnpapille bezeichnet (Abb. 244, 248, Zp). Die

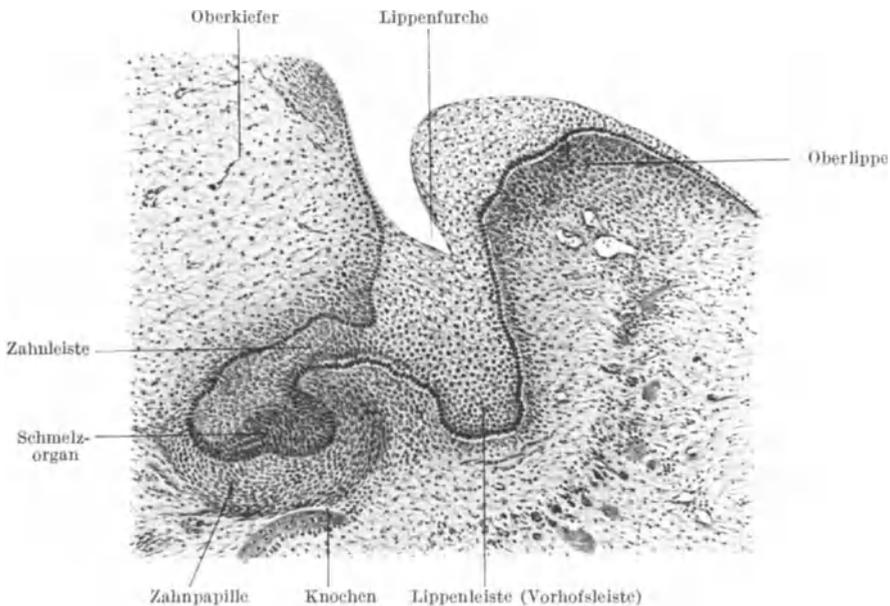


Abb. 244. Längsschnitt durch die Oberkiefer- und Oberlippenanlage eines 5,2 cm langen menschlichen Embryo. Beginn der Bildung der Lippenfurche in der Lippenleiste. 73fache Vergrößerung.

embryonalen Bindegewebszellen der Zahnpapille sind dichter aneinander gedrängt als im übrigen Mesoderm, wahrscheinlich deshalb, weil das Schmelzorgan einen Druck auf sie ausübt und vor allem, weil sie sich lebhaft vermehren. So werden die Zahnpapillen aus dem Mesoderm der Kiefer durch die Schmelzorgane förmlich herausmodelliert, so daß die Schmelzorgane als die Gußformen der späteren Zähne bezeichnet werden können (Abb. 247, 248).

Auch das die Schmelzorgane umhüllende embryonale Bindegewebe unterliegt offenbar einem formativen Einflusse dieser Organe. Seine Zellen ordnen sich, indem sie sich gleichzeitig vermehren und dichter aneinander drängen, zu einer das Schmelzorgan umgebenden Hülle an, welche als Zahnsäckchen, Sacculus dentalis oder als peridentelle Membran bezeichnet wird (Abb. 248, 250, Zs). Diese Hülle wird, so lange das Schmelzorgan mit der Zahnleiste zusammenhängt, durch die Verbindungsbrücke (Abb. 248, 249, Vbr) zwischen Zahnleiste und Schmelzorgan unterbrochen. Nach dem Schwunde dieser

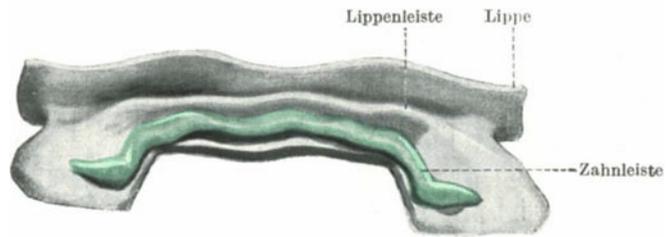


Abb. 245. Modell der Lippen- und Zahnleiste des Unterkiefers eines 2,5 cm langen menschlichen Embryo. Nach RÖSE.

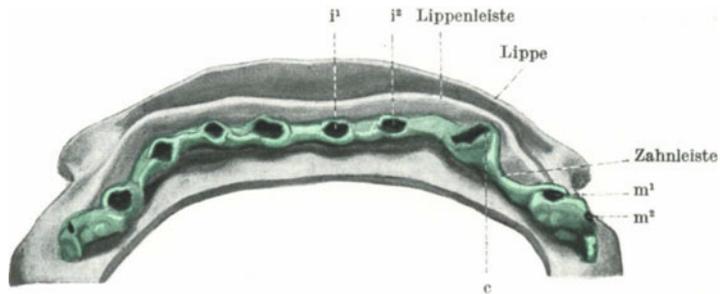


Abb. 246. Modell der Zahnleiste des Oberkiefers eines 4 cm langen menschlichen Embryo.  $i^1$ ,  $i^2$ ,  $c$ ,  $m^1$ ,  $m^2$  Schmelzorgane der einzelnen Milchzähne. Nach RÖSE.

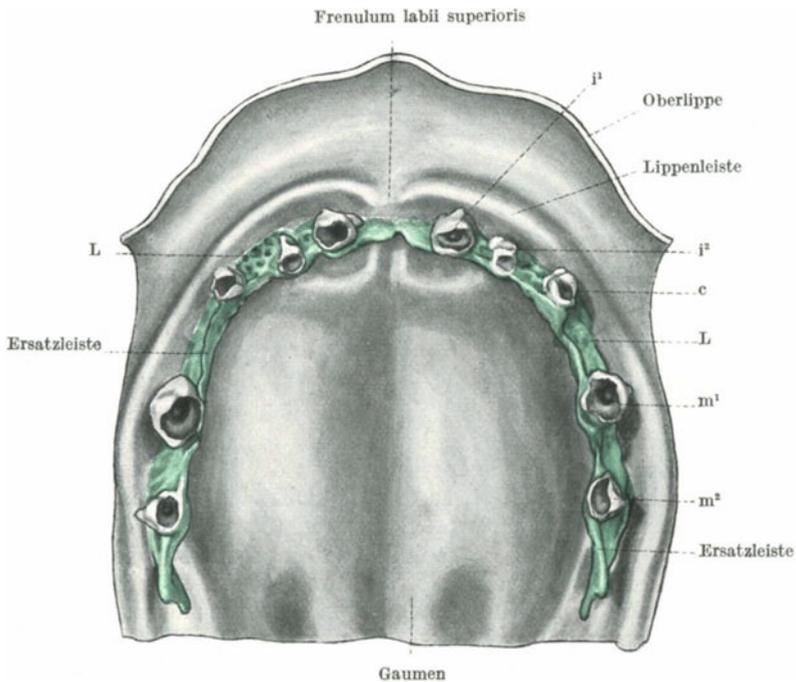


Abb. 247. Modell des Oberkiefers eines 11,5 cm langen menschlichen Embryo. L Lücken in der Zahnleiste. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Abb. 245 und 246. Nach RÖSE.

Verbindungsbrücke bildet jedoch das Zahnsäckchen eine geschlossene Hülle um das ganze Schmelzorgan.

Von seiten des Mesoderms wird demnach zur Bildung des Zahnes die Zahnpapille und das Zahnsäckchen beige stellt.

Die Schmelzorgane richten sich, sobald sie eine gewisse Größe erreicht haben, aus ihrer schrägen Lage auf und stellen sich mit ihrer Längsachse parallel zur Zahnleiste (Abb. 247). Etwa in der Mitte des 4. Monats beginnen sie sich von der Zahnleiste abzuschneiden, wobei sie mit ihr zunächst noch durch einen dünnen Verbindungsstrang (Abb. 248, 249, Vbr) am „Kolbenhalse“ zusammenhängen.

Dieser Zusammenhang kann auch durch mehr als einen Verbindungsstrang besorgt werden. In der Abb. 248 sind zwei derartige Stränge vorhanden, von welchen aber der eine (Vbr, a) gerade nur angeschnitten, nicht voll getroffen ist.

Nach Schwund dieses Verbindungsstranges liegen die Zahnanlagen frei im Mesoderm. Die Ablösung von der Zahnleiste beginnt bei den Schneidezähnen (Embryonen von 10 cm Länge) und schreitet hierauf über die Eckzähne zu den Milchmahlzähnen (12 cm lange Embryonen) fort.

Schon vorher haben die Schmelzorgane die der späteren Form des betreffenden Zahnes entsprechende Gestalt angenommen (Abb. 247, 248), haben also z. B. auch mehr als eine Wurzel gebildet. Die Verlängerung der Schmelzorgane erfolgt vor allem durch Vorwachsen ihres den Zahnwurzeln entsprechenden Abschnittes, der sog. Epithelscheide, in welcher sich ja, wie bereits früher erörtert wurde (S. 180, Abb. 144 d), die Wachstumszone des Zahnes befindet.

Die mikroskopische Untersuchung der Zahnanlagen lehrt (Abb. 248, 250), daß die äußere Wand des Schmelzorganes von einem einschichtigen Epithel gebildet wird, dessen Zellen kubisch sind, gegen den Wurzelteil der Zahnanlage aber höher werden. Sie gehen am Umschlagsrande (Abb. 248, 250, Ur) der äußeren in die innere Wand des Schmelzorganes in das die Innenfläche dieses Organes auskleidende Epithel über. Dieses besteht aus hohen Cylinderzellen, welche gegen den Umschlagsrand zu immer niedriger werden (vgl. Abb. 144 d). Das die äußere Wand des Schmelzorganes bildende Epithel wird als äußeres Epithel des Schmelzorganes, äußeres Schmelzepithel (Abb. 248, 250, äS) bezeichnet, seine Zellen sind die äußeren Schmelzzellen. Das Epithel an der Innenfläche des Organes ist das innere Schmelzepithel oder kurzweg Schmelzepithel (Abb. 248, 250, iS), seine Zellen sind die inneren Schmelzzellen. Da aus diesem Epithel der Schmelz des Zahnes entsteht, heißt es auch Schmelzmembran, Membrana adamantina und seine Zellen sind die Schmelzbildner, die Amelo- oder Adamantoblasten. Der Raum zwischen dem äußeren und inneren Schmelzepithel wird von der Schmelzpulpa eingenommen (Abb. 248—250, Sp), einer eigenartigen Gewebsmasse, welche beim Wachstum der Schmelzorgane dadurch entsteht, daß die zwischen dem äußeren und dem inneren Schmelzepithel befindlichen Zellen durch eine kolloidartige, an Menge zunehmende Substanz immer weiter auseinander gedrängt werden, dabei aber durch lange Fortsätze miteinander in Verbindung bleiben. Dadurch entsteht ein zartes weitmaschiges Netzwerk, dessen Zellen wegen ihrer Gestalt als „Sternzellen“ bezeichnet werden. Beim Wachstum der Schmelzorgane wird ihr der späteren Zahnwurzel entsprechender Abschnitt stark in die Länge gezogen, ihr äußeres und inneres Schmelzepithel kommen dicht aneinander zu liegen (Abb. 144 d, 250), so daß die Schmelzpulpa in diesem Wurzelabschnitte der Zahnanlage fehlt.

Unmittelbar über dem inneren Schmelzepithel liegen die Zellen der Schmelzpulpa dichter aneinander und bilden so das Stratum intermedium (Abb. 248, Si). Gleichfalls durch eine dichtere Lagerung der Pulpazellen wird der die Mitte

des Schmelzorganes einnehmende Schmelzstrang (Abb. 248, Sstr) gebildet. Er fehlt den Schneidezähnen oder er ist bei ihnen in so geringem Maße wie in der Abb. 248 entwickelt und ist am besten bei den bleibenden Mahlzähnen (bei Embryonen von 24 cm Gesamtlänge) ausgebildet. Seine Entwicklung beginnt erst nach dem Schwunde des Schmelzknotens. Wahrscheinlich ist der Schmelzstrang ein Stützorgan für die Schmelzpulpa.

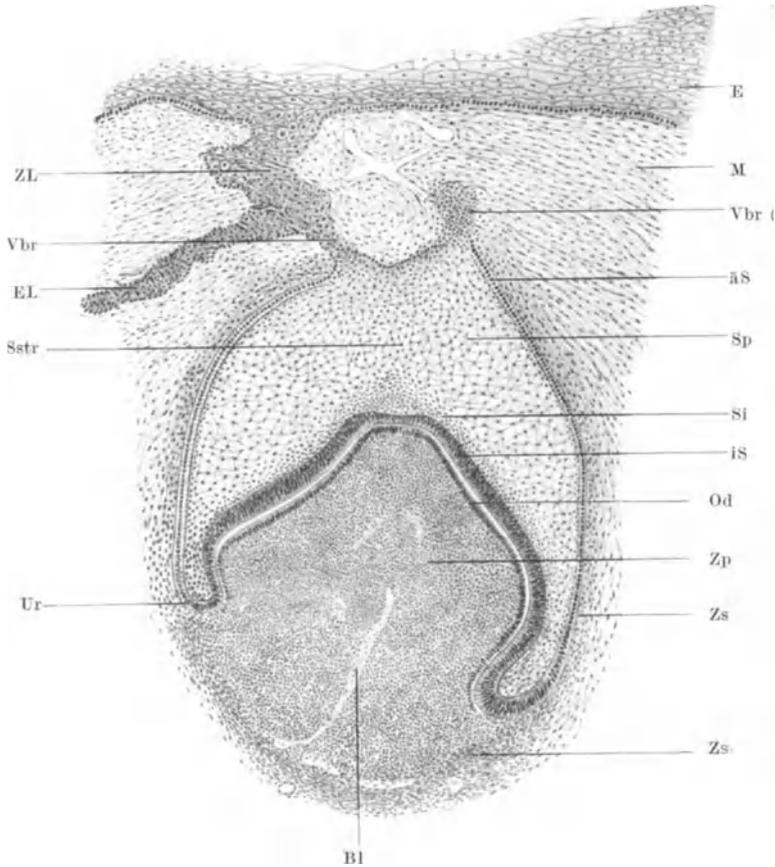


Abb. 248. Schnitt durch die Zahnanlage des oberen medialen Schneidezahnes eines 14 cm langen menschlichen Embryo. Bl Blutgefäß; E Ektoderm (Epithel des Kieferrandes); EL Ersatzleiste; M Mesoderm; Od Odontoblasten; aS, iS äußeres, inneres Schmelzepithel; Si Substantia intermedia; Sp Schmelzpulpa; Sstr Schmelzstrang; Ur Umwachsungsrand; Vbr (a) angeschnittene zweite Verbindungsbrücke zwischen dem Schmelzorgane und der Zahnleiste; Vbr (a) angeschnittene zweite Verbindungsbrücke; ZL Zahnleiste; Zp Zahnpapille; Zs Zahnsäckchen. 70fache Vergrößerung.

Die Zahnpapille (Abb. 244, 248, 250, Zp) besteht aus dichtgedrängten in lebhafter Teilung befindlichen embryonalen Bindegewebszellen, zwischen welche frühzeitig Blutgefäße (Abb. 248, Bl) und Nervenfasern einwachsen.

Die Ausbildung der Hartgebilde der Milchzähne beginnt zu Ende des 5. Monates an der Spitze der Zahnpapillen, und zwar mit der Entwicklung des Dentins. Sie wird damit eingeleitet, daß sich — im 4. Monate — die von dem Schmelzorgane umfaßten und den Zellen des inneren Schmelzepithels unmittelbar anliegenden oberflächlichsten Zellen der Zahnpapille unter Verlust ihres Teilungsvermögens in hohe, Cylinderzellen ähnelnde Zellen umwandeln (Abb. 248, 250, Od). Es ist dies bei der Entwicklung des Menschen der einzige

Fall einer Umwandlung von embryonalen Bindegewebszellen in eine derartige Zellform. Da diese Zellen das Zahnbein aus sich entstehen lassen, werden sie als Zahnbeinbildner, Elfenbeinzellen, Odontoblasten und die ganze Zellage als Membrana eboris bezeichnet. An der dem Schmelzepithel zugekehrten Oberfläche dieser Zellen wird das Zahnbein als homogenes Häutchen (Prädentin) abgeschieden, das später dicker wird und eine fibrilläre Struktur erhält. Da diese Abscheidung an den Spitzen der Zahnpapillen beginnt (Abb. 250, D), erfolgt sie bei mehrhöckerigen Zahnkronen an jedem Höcker für sich. Die so gebildeten „Dentinkeime“ verschmelzen dann miteinander und das dicker gewordene, fibrillär strukturierte Zahnbein ruht nun als Dentinkappe oder Dentinscherbe der Zahnpapille auf (Abb. 249, D). Das Dickenwachstum dieser Scherben erfolgt appositionell durch stetige Abscheidung neuen Dentins an der Oberfläche der Odontoblasten, welche — im Gegensatze zu den Osteoblasten — an Ort und Stelle liegen bleiben und nicht in das Zahnbein — wie die Knochenzellen in die Knochen — hineingeraten.

Dagegen kommen die gegen das Schmelzepithel gerichteten Fortsätze der Odontoblasten als „Zahnfasern“ in die Zahnkanälchen des Dentins zu liegen. Die übrigen Fortsätze dieser Zellen treten in das Gewebe der Zahnpapille ein.

Die Vergrößerung der Scherben erfolgt dadurch, daß sich das Schmelzorgan selbst vergrößert, wobei die Umwandlung der oberflächlichen Zellen der Zahnpapille in Odontoblasten von der Spitze der Papillen gegen den Wurzelabschnitt der Zahnanlage fortschreitet.

Nach Bildung des Dentins der Zahnkrone wird auf die gleiche Weise das Dentin der Wurzel gebildet: Das Schmelzorgan wächst tiefer in das Mesoderm ein und modelliert dadurch aus dem Mesoderm den Wurzelabschnitt der Zahnpapille — bei mehrwurzeligen Zähnen mehrere solche Wurzelabschnitte; die dem Schmelzepithel anliegende Zellage dieser Papille wandelt sich in Odontoblasten um und diese liefern das Dentin der Wurzel. Bei dieser Verlängerung verengern sich die Schmelzorgane wurzelwärts und bilden so an ihrer engsten Stelle das Foramen apicis dentis. Dieser den Wurzelabschnitt der Papille umfassende Teil des Schmelzorganes, dem, wie früher erwähnt wurde, die Schmelzpulpa fehlt, wird als Epithelscheide oder als Wurzelscheide bezeichnet.

Entsprechend der Dickenzunahme des Dentins wird später die Zahnpapille — und damit das Cavum dentis — immer mehr und mehr eingeengt, die Odontoblasten werden dadurch aneinander gepreßt und zum Teile übereinander geschichtet. Die Zahnpapille bleibt jedoch als Pulpa dentis in der Zahnhöhle erhalten. Sie ist zeitlebens fähig, Dentin zu bilden und das Cavum dentis wird bis zum 40. Lebensjahre durch Ablagerung neuer Dentinschichten ständig verengt. Ebenso wird bei der Abnutzung der Zähne an den gefährdeten Stellen neues Dentin — „Ersatzdentin“ — gebildet und dadurch die Freilegung der Pulpa dentis verhindert.

Die Ausbildung des Schmelzes beginnt erst nachdem bereits die Dentinbildung eingesetzt hat. Sie erfolgt durch die Zellen des inneren Schmelzepithels, durch die Schmelzzellen oder Adamantoblasten. Jedoch kommen als Schmelzbildner nicht alle Zellen des Schmelzepithels in Betracht. Gegen die Wurzel zu wird das Schmelzepithel immer niedriger und besteht daher im Bereiche der „Epithelscheide“ der Wurzel aus abgeflachten Zellen (Abb. 144 d, 250). Diese Zellen liefern keinen Schmelz, sondern nur die der Zahnkrone entsprechenden Zellen des Schmelzepithels, welche daher allein als Schmelzzellen bezeichnet werden können.

Diese Schmelzbildner sind sehr hohe (im Durchschnitte 0,1 mm) und nur etwa 0,01 mm breite, sehr regelmäßig angeordnete Zellen (Abb. 248, 250, iS). Jede von ihnen erzeugt in ihrem dem Dentin zugekehrten Abschnitte eine

an Menge stetig zunehmende zunächst homogene, weiche Masse, welche später verkalkt. Durch diese Absonderung und nachträgliche Verkalkung werden die hohen Schmelzprismen gebildet, von welchen ein jedes je einer Schmelzzone entspricht (Abb. 250, Spr). Die fest miteinander zusammenhängenden Schmelzprismen bilden zusammen die Schmelzscherbe (Abb. 249, S), welche selbst wieder mit der Dentinscherbe fest verbunden ist und mit ihr zusammen die Zahnscherbe bildet.

Wie die Dentinbildung schreitet auch die Schmelzbildung von der Spitze der Zahnpapille gegen die Seiten hin fort. Bei mehrhöckerigen Zahnkronen

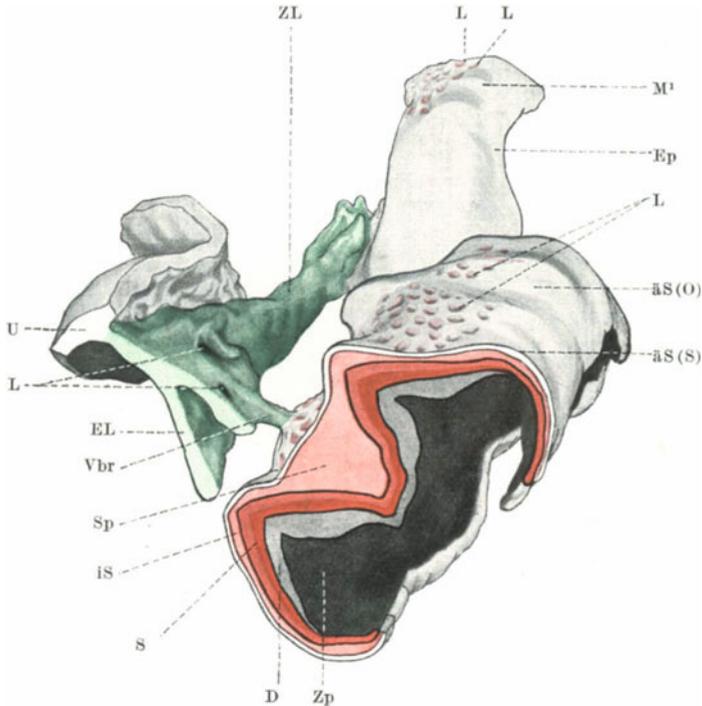


Abb. 249. Modell des hinteren Abschnittes der Zahnleiste und ihrer Zahnanlagen im Unterkiefer eines Fetus kurz vor der Geburt. Die Anlage des zweiten Milchmahlzahnes ist durchschnitten. D Dentin; EL Ersatzleiste; Ep Epithelplatte, durch Verlängerung des hinteren Endes der Zahnleiste entstanden; L Lucken; M¹ Anlage des ersten bleibenden Mahlzahnes; S Schmelz; aS (O) Oberfläche, aS (S) Schnittfläche des äußeren Schmelzepithels; U Epithel des Unterkiefers. Die übrigen Bezeichnungen wie bei den vorigen Abbildungen.

wird demgemäß — wie bei der Dentinbildung — jedem Höcker entsprechend eine Schmelzscherbe gebildet, welche dann mit den auf den anderen Höckern gebildeten Scherben verschmilzt. Die Verschmelzungsstellen zwischen diesen Scherben können als Einkerbungen — „Schmelzfissuren“ — erhalten bleiben.

Während bei der Dentinbildung die das Dentin bildenden Zellen erhalten bleiben und so die Dentinbildung auch im späteren Leben ermöglichen, bleiben die Schmelzzellen als solche nicht erhalten. Nach Abschluß ihrer Umwandlung in Schmelzprismen ist daher eine Neubildung von Schmelz, also ein Größerwerden der Zahnkrone, nicht mehr möglich. Die Schmelzscherben müssen demnach schon die Größe und Form des späteren Zahnes besitzen.

An seiner äußeren Oberfläche wird der neugebildete Zahnschmelz von dem dünnen, homogenen Schmelzoberhäutchen, Cuticula dentis, überzogen, welches jedoch bald verschwindet. Es ist ungewiß, ob in ihm die zuletzt gebildete,

nicht weiter differenzierte Schichte des Schmelzes oder der letzte verhornte Rest der Schmelzzellen vorliegt.

Zwischen der Entwicklung des Schmelzes und der Schmelzpulpa besteht offenbar eine ursächliche Beziehung. Darauf deutet schon der Umstand hin, daß die Schmelzbildung nur in jenem Abschnitte der Schmelzorgane vor sich geht, in welchem die Schmelzpulpa vorhanden ist: Im Bereiche der Epithelscheide, welche keine Schmelzpulpa besitzt, findet keine Schmelzbildung statt. Ferner ist die Schmelzpulpa bei Beginn der Schmelzbildung — bei den Milchzähnen im 5. und 6. Monate — am stärksten entwickelt, während sie später in demselben Maße abnimmt, als sich die Schmelzbildung ihrem Ende nähert. Man kann daher annehmen, daß die Schmelzzellen das Material zur Bildung der Schmelzprismen aus der kolloidartigen Substanz in der Schmelzpulpa beziehen. Dieses Kolloid wird von den Zellen der Schmelzpulpa aus Stoffen gebildet, welche sie dem Blute der zahlreichen um das Schmelzorgan befindlichen Gefäße entnehmen. Nach Abschluß der Schmelzbildung verschwindet die Schmelzpulpa vollständig.

Auch das äußere Schmelzepithel unterliegt der Rückbildung, die aber bald, noch vor jener der Schmelzpulpa beginnt. Sie tritt zuerst im Bereiche der Krone in der Form auf, daß die Zellen an einzelnen Stellen des Epithels immer niedriger werden, dann schwinden, so daß die Schmelzpulpa durch diese Lücken hindurchschimmert (Abb. 249, L). In diese Lücken dringt das umgebende Gewebe des Zahnsäckchens vor. Die zwischen den Lücken befindlichen Zellen des Epithels können unregelmäßige Wucherungen bilden, verschwinden dann aber gleichfalls, so daß schließlich an der Außenfläche der Schmelzpulpa, und zwar noch vor deren Rückbildung, kein Epithel mehr vorhanden ist (Abb. 250) und die Schmelzpulpa unmittelbar vom Zahnsäckchen eingehüllt wird. Nur im Bereiche des Umschlagsrandes der Epithelscheide erhält sich ein Rest des äußeren Schmelzepithels (Abb. 250, äS).

Das Zahnsäckchen stellt eine die Zahnanlage einhüllende Verdichtung des embryonalen Bindegewebes dar, welche an der Basis der Zahnanlage in das hier blutgefäßreiche Bindegewebe der Zahnpapille übergeht (Abb. 248, 250, Zs). Gegen die Zahnkrone zu wird das Gewebe des Zahnsäckchens immer lockerer, so daß es dem Zahne bei seinem Durchbruche wenig Widerstand entgegensetzt. Der der Zahnwurzel entsprechende Abschnitt des Zahnsäckchens ist dagegen fester gewebt und liefert mit seinen inneren Lagen das Zement, mit seinen äußeren Lagen das Periodontium, d. h. die Wurzelhaut des Zahnes und das Periost der Alveole (Abb. 250).

Die Entwicklung der Zahnwurzeln beginnt erst spät, kurz vor dem Beginne des Zahndurchbruches. Erst lange nach diesem endet sie. Die äußere Form der Zahnwurzel wird dadurch gebildet, daß sich die Wurzelscheide in entsprechender Weise verlängert, hierbei aus dem Mesoderm den apicalen Teil der Zahnpapille herausmodelliert, deren Odontoblasten dann das Zahnbein der Wurzel bilden. Diese Epithelscheide wird nun stellenweise, und zwar zuerst in ihren der Zahnkrone näheren Abschnitten, von den vorwuchernden Zellen der inneren Lage des Zahnsäckchens durchbrochen und so allmählich in einzelne Zellgruppen, in die sog. MALLASSEZSchen Epithelnester, aufgelöst, welche miteinander ein weitmaschiges Netzwerk bilden, das sich zeitlebens erhält. Die in dieses Netzwerk eingedrungenen Zellen des Zahnsäckchens werden nunmehr zu Zementbildnern, zu Zementoblasten und entfalten nun eine den Knochenbildungszellen ähnliche Tätigkeit, indem sie nach Art der perichondralen Verknöcherung Zement auf das Zahnbein ablagern. Der Vorgang der Zementbildung schreitet in der Richtung vom Zahnhalse zur Spitze der Zahnwurzel hin fort. Gegen die Zahnkrone zu erstreckt sich die Zementbildung bis über

den Rand des Zahnschmelzes, so daß das Dentin an keiner Stelle frei zutage tritt; gegen die Wurzelspitze hin greift das Zement über das Wurzelende in die Zahnhöhle über, so daß die Wurzelspitze ganz aus Zement besteht. Bei der Zementbildung können einzelne Zementblasten in dem neugebildeten Zement in kleinen Höhlen — Zementhöhlen — eingeschlossen werden und bilden dann die sog. Zementkörperchen.

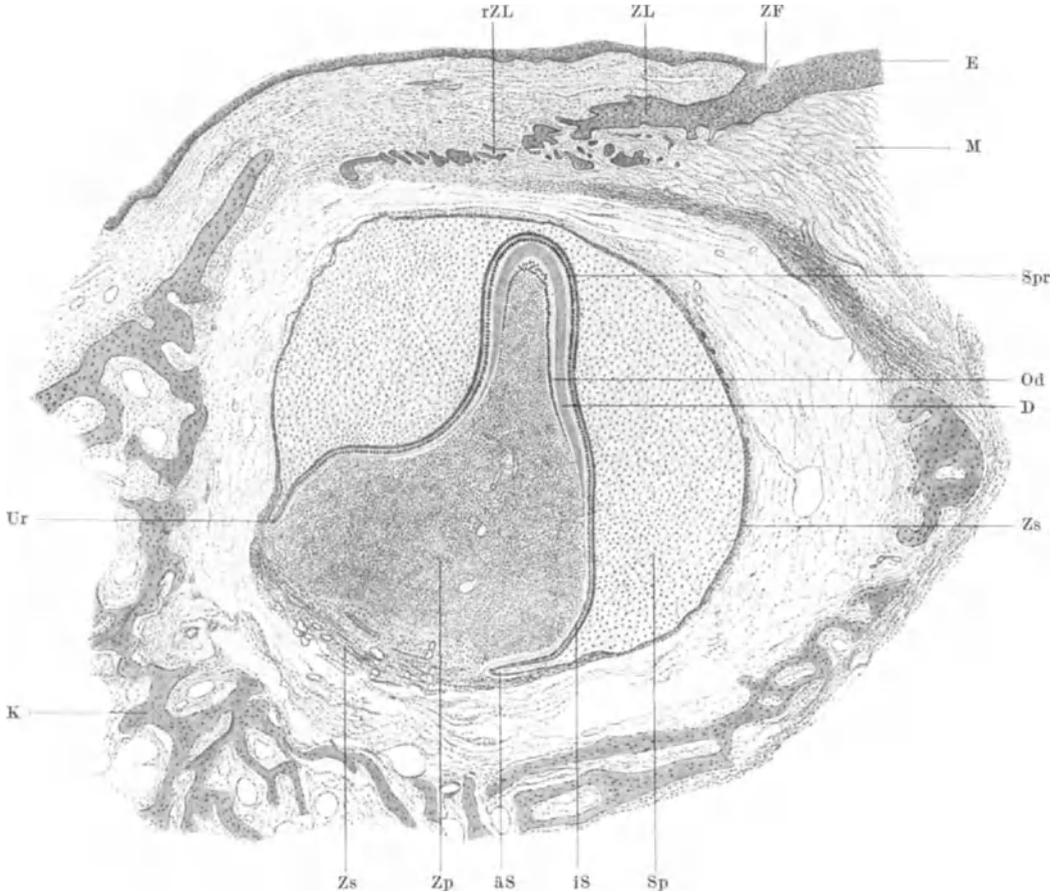


Abb. 250. Querschnitt durch die Zahnanlage eines 32 cm langen menschlichen Embryo. K Knochen; Spr in Bildung begriffene Schmelzprismen; ZF Zahnfurche; rZL Reste der in Rückbildung begriffenen Zahnleiste. Die übrigen Bezeichnungen wie früher. 30fache Vergrößerung.

Die Bildung des Zementes und des Periodontium beginnt erst beim Durchbruche der Zähne, also erst nach der Geburt. Da Zement und Periodontium den Zahn in der Alveole befestigen, liegen die Zähne vor der Ausbildung des Zementes und des Periodontium locker in ihren Höhlen und können daher leicht aus ihnen entfernt werden.

Die Entwicklung der bleibenden Zähne aus ihren noch zu schildernden Anlagen erfolgt in der gleichen Weise wie sie hier von den Milchzähnen beschrieben wurde. Diese Entwicklungsart der Zähne liefert ein gutes Beispiel für die Rolle, welche dem epithelialen und dem embryonal-bindegewebigen Anteile einer Organanlage bei der Ausbildung des Organes zufällt (S. 174). Unverkennbar tritt hervor, daß dem epithelialen Anteile der Zahnanlage, dem Schmelzorgane,

der bestimmende Einfluß zukommt. Denn das Schmelzorgan liefert nicht nur den Schmelz, es bestimmt auch die Größe und die Gestalt des werdenden Zahnes. Dem embryonalen Bindegewebe fällt hierbei eine mehr passive Rolle zu: Das Schmelzorgan modelliert aus dem Mesoderm den für die Größe und Gestalt des Zahnes notwendigen Anteil an embryonalem Bindegewebe heraus, zuerst den für die Krone und dann — durch Vorwachsen der Epithelscheide — jenen für die Wurzel. Zu dieser aus den beobachtbaren Tatsachen unmittelbar zu folgender Funktion des Schmelzorganes gesellt sich aller Wahrscheinlichkeit nach noch eine andere, nicht weniger wichtige. Es ist bereits darauf hingewiesen worden, daß außer im Bereiche der Zahnpapillen nirgends sonst im menschlichen Körper eine Umwandlung von embryonalen Bindegewebszellen in Cylinderzellen ähnliche Elemente, wie es die Odontoblasten sind, vorkommt. Aber diese Umwandlung findet nur dort statt, wo die Zellen der Zahnpapille den Zellen des Schmelzepithels unmittelbar anliegen und sie erfolgt daher im Bereiche der Wurzel erst dann, wenn die Epithelscheide vorgewachsen ist und dadurch auch im Wurzelbereiche die Bindegewebszellen der Zahnpapille dem inneren Schmelzepithel anliegen. Es handelt sich hier offenbar um mehr als bloß örtliche Beziehungen: Die Zellen des inneren Schmelzepithels üben wahrscheinlich auf die ihnen anliegenden oberflächlichen Zellen der Zahnpapille einen formativen Reiz aus, welcher die in diesen Zellen enthaltene Potenz zur Umwandlung in Odontoblasten zur Entfaltung bringt. Ohne diesen Reiz ist eine derartige Umwandlung bei der normalen Entwicklung nicht möglich und daher erfolgt sie nur bei den oberflächlichen, dem Schmelzepithel anliegenden Zellen der Zahnpapille, obzwar nach dem früher über die Potenzen der Zellen Gesagten angenommen werden kann, daß auch die anderen embryonalen Bindegewebszellen die gleiche Potenz latent enthalten. Bestätigt wird diese Annahme dadurch, daß man in abnormen Entwicklungsprodukten (*Inclusio fetuformis*) wiederholt zahlreiche — bis 300 — Zähne verschiedenster Form gefunden hat: Hier ist offenbar die in den verschiedensten embryonalen Bindegewebszellen latent enthaltene Potenz zur Dentinbildung an zahlreichen Stellen geweckt und so die Bildung einer Vielzahl von Zähnen veranlaßt worden. Aber auch in diesen Fällen mußte die Potenzauslösung in den Bindegewebszellen durch epitheliale Schmelzzellen erfolgen, denn ohne Schmelzorgane ist eine Zahnbildung nicht möglich. Abnorm viele Schmelzorgane mußten daher bei diesen abnormen Entwicklungsformen gebildet worden sein und diese erst lösten in verschiedenen, normalerweise kein Dentin liefernden Bindegewebszellen die Zahnbeinbildung aus. Primär ist also in diesen Fällen die Bildung einer Vielzahl von Schmelzorganen, d. h. die unter dem Einflusse abnormer Reize erfolgende Entfaltung von latent im Ektoderm schlummernden Potenzen. Diese vielen Schmelzorgane müssen auch von solchen Gruppen von Ektodermzellen aus entstanden sein, welche normalerweise keine Schmelzorgane liefern. Daß nun dem Ektoderm überhaupt, nicht bloß jenem des Kieferrandes, die Fähigkeit zur Bildung von Schmelzorganen zukommt, dafür liefert der Umstand einen genügenden Beweis, daß sich bei vielen Tierarten normalerweise auch von anderen Stellen des Ektoderms als von den Kieferrändern aus Zähne entwickeln, so daß man bei diesen Tieren Gaumen-, Zungen- und Hautzähne unterscheidet.

Mit der Annahme eines von den inneren Schmelzzellen auf die Zellen der Zahnpapille ausgeübten formativen Reizes steht die Tatsache in bestem Einklange, daß die Schmelzbildung erst dann beginnt, wenn die Dentinbildung bereits im Gange ist: Die Schmelzzellen können naturgemäß einen formativen Reiz auf andere Zellen nur ausüben, wenn sie selbst noch nicht zu Schmelzprismen differenziert sind. Und da andererseits die einmal ausgelöste Dentinbildung trotz der ihr zeitlich folgenden Schmelzbildung fort dauert, handelt es

sich bei der Wirkung der Schmelzzellen lediglich um einen Auslösungsreiz: sie regen die Umwandlung der Zellen der Zahnpapille zu Odontoblasten an; sobald aber diese Umwandlung erfolgt ist, betätigen sich die Odontoblasten zwangsläufig, ohne weiterer Reize zu bedürfen.

Die Entwicklung der Zahnanlage erfolgt demnach hinsichtlich ihres epithelialen Anteiles, hinsichtlich des Schmelzorganes, als Selbstdifferenzierung, hinsichtlich ihres embryonal - bindegewebigen Anteiles aber als abhängige Differenzierung. Der epitheliale Anteil der Zahnanlage übt daher den bestimmenden Einfluß auf die Ausbildung der ganzen Anlage aus.

Es ist möglich, daß das Schmelzorgan auch noch auf den zweiten bindegewebigen Anteil der Zahnanlage, nämlich auf das Zahnsäckchen einen ähnlichen Einfluß ausübt. Es ist nämlich auffällig, daß sich das Zahnsäckchen nur in jenem Abschnitte spezifisch differenziert, welcher der Epithelscheide auflagert, nicht aber in jenem, welcher das zum Untergange bestimmte äußere Schmelzepithel umhüllt. Diese Tatsache scheint dafür zu sprechen, daß die

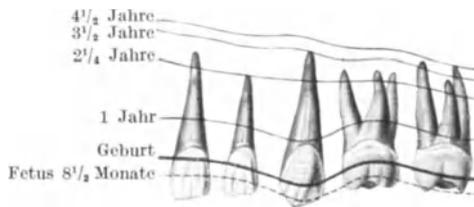


Abb. 251. Schema der Ausbildung (Verkalkung) der Milchzähne. Nach RAUBER-KOPSCH.

Epithelzellen der genannten Epithelscheide formativ auf die ihnen anlagernden Bindegewebszellen des Zahnsäckchens einwirken und dadurch deren Umbildung in Zementoblasten verursachen. Hierauf deutet auch der morphologische Unterschied hin, der zwischen den äußeren Schmelzzellen der Zahnkrone und der Zahnwurzel besteht.

Haben die Milchzähne eine gewisse Größe erreicht, so erfolgt ihr Durchbruch. Durch die zunehmende Verlängerung der Wurzel wird der Zahn vorwärtsgeschoben, er durchbricht mit seiner Krone den Rest des Schmelzorganes, das Zahnsäckchen und endlich das Zahnfleisch. Hierbei muß es zur Zerstörung und Resorption von Gewebe kommen. Der Durchbruch selbst ist ein komplizierter Vorgang, der zwar wesentlich durch den Wachstumsdruck des sich vergrößernden Zahnes bewirkt wird, für den aber auch noch andere Umstände, wie der Gegendruck der seitlich vom Zahne liegenden Knochenwände, die Vergrößerung der Kiefer und der Druck der Kaumuskulatur in Betracht kommen. Der Durchbruch erfolgt im Mittel — es bestehen individuelle Schwankungen — bei den mittleren Schneidezähnen im 6.—9., bei den seitlichen im 8.—11. Monate, bei den Eckzähnen im 16.—20., bei den vorderen Milchmahlzähnen im 12.—16., bei den hinteren im 20.—26. Monate. Die Zähne des Unterkiefers brechen etwas früher durch als die entsprechenden Zähne des Oberkiefers.

Die durchgebrochenen Milchzähne stehen zunächst dicht aneinander. Da sich aber die Kiefer verlängern, werden die Zähne auseinandergerückt, so daß Zwischenräume zwischen ihnen entstehen. Die Milchzähne können sich nicht vergrößern, um diese Zwischenräume auszufüllen, so daß diese Räume mit dem Wachstum der Kiefer immer größer werden. Sie werden später von den durchgebrochenen großen bleibenden Zähnen ausgefüllt.

Die Verkalkung (Abb. 251) beginnt im 5. Fetalmonate mit den Schneidezähnen, dann folgen der vordere Mahl-, der Eck- und zuletzt der hinter Mahlzahn.

Ihre volle Wurzellänge erreichen die Schneidezähne erst im 2. oder 3., der Eckzahn im 4., der vordere Mahlzahn im 3. oder 4., der hintere Mahlzahn im 5. oder 6. Jahre. Das Milchgebiß ist demnach erst im 6. Jahre voll ausgebildet.

### b) Die Entwicklung der bleibenden Zähne.

Sobald die Schmelzorgane der Milchzähne gebildet sind, hört das Wachstum der Zahnleiste auf und es treten nunmehr in ihrem der Mundhöhle näheren Abschnitte Zerfallsvorgänge auf, infolge welcher Lücken in der Zahnleiste entstehen (Abb. 247, 248, L). Durch diese in der Richtung von vorne nach hinten allmählich auftretenden und an Zahl zunehmenden Lücken wird der genannte Abschnitt der Zahnleiste in ein Netzwerk von Epithelsträngen (Abb. 250, rZL) zerlegt, welches nur noch an einzelnen Stellen mit dem Mundhöhlenepithel und mit den Schmelzorganen zusammenhängt. Auch diese Verbindungen gehen schließlich zugrunde und von dem epithelialen Netzwerk erhalten sich nur einzelne zerstreut im Kiefermesoderm liegende Zellhaufen, welche als Epithelperlen oder *SERRES*sche Körper bezeichnet werden. Durch Flüssigkeitsansammlung in ihrem Inneren können sie zu Cysten werden. Beim Neugeborenen sind sie regelmäßig im Zahnfleisch vorhanden. Es ist möglich, daß sie im späteren Leben Zähne aus sich entstehen lassen und so Anlaß zu einer neuen Zahnfolge geben.

Da man sie früher für Drüsen hielt, wurden sie *Glandulae dentales* oder *tartaricae* genannt.

Der zutiefst in das Mesoderm eingesenkte Abschnitt der Zahnleiste, also ihr freier Randteil, wird von diesen Rückbildungsvorgängen nicht betroffen, erhält sich vielmehr als solider Epithelwulst, den man als Ersatzleiste bezeichnet (Abb. 247).

Auch der hintere Randabschnitt der Zahnleiste bleibt massiv (Abb. 247) und beginnt bei Embryonen von etwa 14 cm frei in das Mesoderm nach hinten auszuwachsen. Dadurch entsteht im Mesoderm des hinteren Abschnittes der Kiefer eine breite, im Gegensatze zu dem übrigen senkrecht stehenden Abschnitte der Zahnleiste fast wagrecht gestellte, leicht medianwärts konkave Epithelplatte, welche mit dem Mundhöhlenepithel nicht in Verbindung steht (Abb. 249, Ep). Sie schwillt bei 16 cm langen Embryonen (17. Woche) zur Anlage des ersten bleibenden Mahlzahnes an (Abb. 249, M<sup>1</sup>), wuchert dann über diese Anlage hinaus weiter vor, um sich im 9.—10. Fetalmonate neuerlich an ihrem hinteren Ende — zur Anlage des zweiten bleibenden Mahlzahnes — zu verdicken. Durch weiteres Auswachsen entsteht endlich an ihrem hintersten Ende im 5. Lebensjahre die Anlage des letzten Mahlzahnes. Somit entwickeln sich die bleibenden Mahlzähne von der Zahnleiste aus, so daß sie — genetisch — zu den Milchzähnen zu gehören scheinen. Doch lösen sie sich viel später als die Milchzähne von der Zahnleiste ab — der erste Mahlzahn bei 25 cm langen Embryonen, die beiden anderen, ihrer Entstehungszeit entsprechend, viel später. Sie gehören somit — zeitlich — der zweiten Zahnfolge an.

Im Gegensatze hierzu entstehen die übrigen bleibenden Zähne von der Ersatzleiste; sie sind zum Ersatze der vor ihnen entstandenen und auch vor ihnen gelegenen Milchzähne bestimmt, weshalb man sie auch als Ersatzzähne bezeichnet. Die bleibenden Mahlzähne dagegen haben keine Vorgänger und da sich ihre Anlagen von der Zahnleiste selbst, im Anschlusse, förmlich

als Zuwachs an die Milchzahnanlagen entwickeln, wurden sie auch als Zuwachszähne bezeichnet.

Die Anlagen der Ersatzzähne entstehen zungenwärts von den Schmelzorganen der Milchzähne aus der Ersatzleiste in derselben Weise wie die Milchzähne: An der äußeren Fläche der Ersatzleiste bildet sich unter den Schmelzorganen der Milchzähne eine knospenförmige Anlage, welche sich in eine Glockenform, also in ein „Schmelzorgan“ umwandelt und hierbei das anliegende Mesoderm als „Zahnpapille“ in sich einfaßt. Aus den so gebildeten Schmelzorganen und Zahnpapillen der Ersatzzähne sowie aus den sie umhüllenden, in gleicher Art wie bei der Anlage der Milchzähne entstandenen Zahnsäckchen erfolgt die Ausbildung der einzelnen Bestandteile der bleibenden Zähne und ihrer Alveolen in der gleichen Weise wie bei den Milchzähnen.

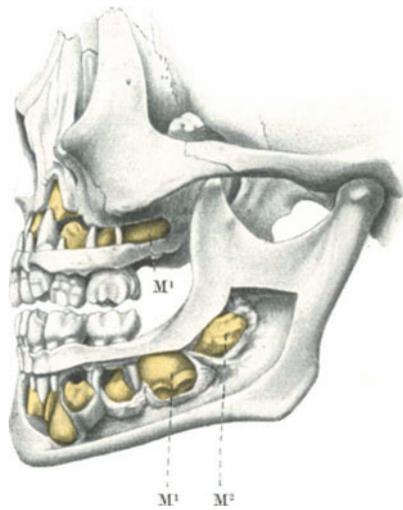


Abb. 252. Seitenansicht der unteren Hälfte des Gesichtschädels eines 5jährigen Kindes. Die Wurzeln der Milchzähne und die Anlagen der bleibenden Zähne sind frei gelegt. Die bleibenden Zähne sind durch Gelbfärbung bezeichnet. M<sup>1</sup>, M<sup>2</sup> Anlagen des bleibenden 1. und 2. Mahlzahnes.

Diese Anlagen der Ersatzzähne treten nicht wie die der Milchzähne gleichzeitig, sondern nacheinander auf, und zwar jene der Schneidezähne bei Embryonen von 28 cm, jene der Eckzähne bei 30 cm, die der ersten Backenzähne zur Zeit der Geburt, die der zweiten Backenzähne erst im 10. Lebensmonate. Zur Zeit der Geburt sind demnach in den Kiefern außer den verschieden weit entwickelten Milchzähnen auch die Anlagen der Schneide-, Eck- und ersten Mahlzähne enthalten, sowie die in Bildung begriffenen ersten Backenzähne.

Im 6. Lebensjahre befinden sich in den Kiefern 48 verknöcherte Zähne — 20 Milchzähne und 28 bleibende Zähne — sowie die vier noch nicht verkalkten, also rein zelligen Anlagen der dritten Mahlzähne. Das Lageverhältnis zwischen den Milchzähnen und den Anlagen der bleibenden Zähne erhellt aus der Abb. 252.

Nach Bildung der Anlagen der Ersatzzähne verfällt die Ersatzleiste dem gleichen Schicksale wie die Zahnleiste.

Die Ersatzzähne üben bei ihrem Größerwerden einen Druck auf die vor ihnen gelegenen Milchzähne aus. Durch diesen Druck, sowie durch Resorptionsvorgänge werden zunächst die Scheidewände zwischen den Milch- und den

Ersatzzähnen zum Schwunde gebracht, hierauf auch die Wurzel und die Pulpa der Milchzähne resorbiert. Die Resorption wird von besonderen Zellen, den Osteoklasten, besorgt und wahrscheinlich durch die Abgabe von kalklösenden Substanzen aus den strotzend gefüllten Blutgefäßen des Zahnsäckchens unterstützt. Die Reste der von den Osteoklasten zerstörten Gewebe werden durch Phagocyten entfernt. Das übrige Gewebe wird durch ähnliche Vorgänge aufgelockert, so daß der durchbrechende Zahn auf keinen besonderen Widerstand stößt und Platz für sich vorfindet. Von dem ausfallenden Milchzahne ist schließlich nur noch die Krone vorhanden, welche locker im Gewebe sitzt und daher von dem durchbrechenden Ersatzzahne leicht abgehoben werden kann. — Auch bei dem Durchbruche der Ersatzzähne wirken jedoch, wie bei jenem der Milchzähne, außer den genannten auch noch andere, uns nicht bekannte Umstände mit.

Die bleibenden Mahlzähne brauchen, da sie keine Vorgänger besitzen, bei ihrem Durchbruche keine Zähne zu verdrängen, machen jedoch hierbei Drehungen und Lageveränderungen durch. Die oberen Mahlzähne entwickeln sich nämlich im Tuher maxillare (Abb. 252), da im Processus alveolaris des Oberkiefers noch nicht genug Platz für sie vorhanden ist. Sie müssen daher später in die Ebene der übrigen Zähne hinabrücken, was beim ersten Mahlzahne im 3., beim zweiten im 7.—8. Jahre und beim dritten noch später erfolgt. Im Unterkiefer liegen die Anlagen der Mahlzähne zunächst in der Wurzel des Processus coronoides (Abb. 252) und sie müssen daher gleichfalls, wie die Mahlzähne des Oberkiefers, unter Drehung in die Reihe der übrigen Zähne herabrücken. Diese Bewegungen sind jedoch im wesentlichen passive: Es sind Verschiebungen, welche durch das Wachstum der Umgebung der Zahnanlagen, also der Kiefer und der Processus alveolares, veranlaßt werden.

Betreffs der Durchbruchszeit der Ersatz- und der bleibenden Mahlzähne bestehen, wie bei den Milchzähnen, nicht unerhebliche individuelle Schwankungen. Sie hängen vor allem davon ab, daß der Durchbruch erst dann erfolgen kann, wenn der Kiefer genügend groß geworden ist, um den Zähnen den notwendigen Platz zu bieten und ferner davon, daß der Kiefer genügend widerstandsfähig sein muß. Doch eilen auch hier die Zähne des Unterkiefers jenen des Oberkiefers ein wenig voraus, während zwischen den beiden Hälften eines Kiefers im allgemeinen kein Unterschied besteht. Als Durchschnittswerte lassen sich die folgenden Durchbruchszeiten anführen:

Mittlere Schneidezähne .....	7.— 8. Jahr
seitliche Schneidezähne .....	8.— 9. „
Eckzähne .....	11.—13. „
vordere Backenzähne .....	9.—11. „
hintere Backenzähne .....	11.—13. „
erste Mahlzähne .....	6.— 7. „
zweite Mahlzähne .....	12.—14. „
dritte Mahlzähne („Weisheitszähne“)	... 18.—30. „

Die Verkalkung (Abb. 253) beginnt nur beim ersten Mahlzahne schon vor der Geburt, bei den Schneide- und Eckzähnen im 1., bei den vorderen Backenzähnen zu Beginn des 2., bei den hinteren Backenzähnen etwa in der Mitte des 2., bei den zweiten Mahlzähnen etwa im 3. und bei den dritten Mahlzähnen erst nach dem 5. Jahre.

Die volle Wurzellänge erreichen die Schneidezähne im 10., die Eckzähne im 13., die Backenzähne im 12., die ersten Mahlzähne im 10.—12., die zweiten Mahlzähne im 14.—17. und die dritten Mahlzähne nach dem 19. Jahre.

Die Bildung der Alveolen, sowohl der Milch- als auch der bleibenden Zähne erfolgt durch die Zellen der äußeren Lage der Zahnsäckchen, wobei wiederum der Unterkiefer dem Oberkiefer etwas vorausleitet. Die Anregung zur Alveolenbildung erhalten die betreffenden Zellen des Zahnsäckchens von der Zahnanlage, es stellt daher die Alveolenbildung einen abhängigen Differenzierungsvorgang dar. Dagegen erfolgt die Bildung des Processus alveolaris als Selbstdifferenzierung aus dem Mesoderm der Kiefer. Doch übt auch die Eigenart des Schädelwachstums auf die Ausbildung der Kiefer und damit auf die Lage der Zähne einen gewissen Einfluß aus.

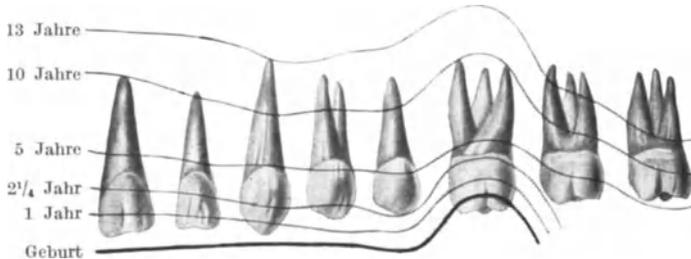


Abb. 253. Schema der Ausbildung (Verkalkung) der bleibenden Zähne. Nach RAUBER-KOPSCH.

Die Alveolen der Milchzähne werden durch die durchbrechenden bleibenden Zähne zum Teile zerstört und neue Alveolen geschaffen. Es spielen daher bei der Entwicklung der Alveolen nicht bloß Neubildungs-, sondern auch Resorptionsvorgänge eine Rolle.

Der Ersatz der Milchzähne durch die bleibenden Zähne wird als Zahnwechsel, jede der beiden Zahnfolgen oder Zahngenerationen als Zahnung oder Dentition bezeichnet, und zwar das Milchgebiß als erste oder lacteale, das bleibende oder Dauergebiß als zweite oder permanente Dentition. Diese den meisten Säugetieren zukommende Aufeinanderfolge zweier Zahnungen wird als Diphyodontie (*δίς* zweifach, *φρεῖν* erzeugen, *ὀδούς*, *ὀδόντος* Zahn) bezeichnet im Gegensatze zu der bei den meisten niederen Wirbeltieren bestehenden Polyphyodontie, bei welcher die Zahl der während des ganzen Lebens aufeinanderfolgenden Zahnungen bis auf 100 steigen kann, sowie im Gegensatze zu der bei den Walen und Zahnarmen bestehenden Monophyodontie, bei welcher die zuerst gebildeten Zähne zeitlebens erhalten bleiben. Die Polyphyodontie wird als der ursprüngliche Zustand aufgefaßt, wofür als Stütze auch der Umstand angeführt wird, daß die Polyphyodontie mit Homodontie, d. h. mit Gleichartigkeit der Zahnform verbunden ist, während die Verschiedenheit der Zahnform, die Heterodontie, erst bei den Säugetieren auftritt.

Die früher erwähnten Wucherungen an der Innenfläche der Zahnleiste, sowie entsprechende Fortsatzbildungen an der Ersatzleiste wurden in völlig hypothetischer Weise als Zeichen einer „prä-lactealen“ und „post-permanenten“ Dentition hinzustellen versucht.

Die Ursache für das Vorhandensein der Diphyodontie liegt wohl in dem Umstande, daß zwar schon das jugendliche Individuum für seine Ernährung Zähne benötigt, daß aber für die vielen und großen Zähne des bleibenden Gebisses noch kein genügender Platz in dem kindlichen Kiefer vorhanden ist. Infolgedessen entwickelt sich zuerst das Milchgebiß, das weniger und kleinere Zähne als das bleibende Gebiß besitzt. Erst wenn die Kiefer genügend groß geworden sind und sie sowohl wie das ganze Schädelgerüst die für die Tätigkeit der Zähne des Dauergebisses notwendige Festigkeit gewonnen haben, tritt die zweite Zahnung auf.

Mehrfache Zahnung kann beim Menschen durch die Retention von Zähnen (Milch- und bleibenden Zähnen), d. h. dadurch vorgetäuscht werden, daß die Zähne an ihrem Durchbruche zur normalen Zeit durch mangelhafte Wachstumsenergie, durch Raumangel oder durch ungünstige Lage verhindert, daß sie „retiniert“ werden und erst viel später, nach Ausbildung des übrigen Gebisses, durchbrechen, so daß anscheinend eine dritte Zahnung erfolgt. Doch liegen Angaben vor, welche sich in dieser Weise nicht erklären lassen, vielmehr dafür sprechen, daß beim Menschen, wenn auch nur ausnahmsweise und manchmal erst im Greisenalter, eine dritte, ja sogar mehrere Zahnungen auftreten. Die Möglichkeit hierzu bieten im Kiefer liegenbleibende Reste der Zahnleiste oder überzählig gebildete Schmelzorgane, welche durch irgendwelche im späteren Leben auf sie einwirkende Reize veranlaßt werden, die in ihnen schlummernden Potenzen zu entfalten, also neue Zähne zu bilden. Daß in diesen Fällen tatsächlich Stoffe im Organismus kreisen, welche auf die Ektodermzellen (also auch auf die Zellen der Zahnleiste) als Reize einwirken, dafür spricht der Umstand, daß diese mehrfachen Dentitionen oft mit dem Auftreten neuer Haare oder mit gesteigertem Haarwachstum einhergehen.

Der Ausdruck „Retention“ sollte seinem Wortsinne nach nur für jene Fälle verwendet werden, bei welchen ein Zahn retiniert, zurückgehalten, d. h. also überhaupt verhindert wird durchzubrechen. Für den verspäteten Durchbruch von Zähnen wäre der Ausdruck: Retardation am Platze.

Der komplizierte Vorgang bei der Entwicklung der Zähne führt naturgemäß oft zur Ausbildung von Anomalien. Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung der Zahl der Schmelzorgane können das Entstehen einer Mehr- oder Minderzahl von Zähnen bewirken. Unter den Fällen von Minderzahl sind besonders häufig jene, welche die seitlichen oberen Schneidezähne und die dritten Mahlzähne betreffen. Überzählige Zähne kommen besonders im Oberkiefer vor, und zwar sind es zumeist die Schneide- und Backenzähne. Anomalien der Größe, Form und Struktur der Schmelzorgane rufen entsprechende Anomalien der Zähne hervor. Endlich können Stellungsanomalien der Zahnanlagen entsprechende Anomalien der Stellung (Drehung) oder der Lage der Zähne (Zähne in der Wand der Nasenhöhle, der Kieferhöhle u. a. m.) bewirken.

### Die Entwicklung der Zunge.

Ihrer Lage entsprechend entwickelt sich die Zunge am Boden der primären Mundhöhle. Dieser wird von den ventralen Abschnitten der Kiemenbogen gebildet, welche sich bei ihrem Wachstum in ventraler und kranialer Richtung verlängern. Bei Embryonen von etwas über 2 mm Länge entsteht vorne in der Mitte des Mundhöhlenbodens, unmittelbar hinter der Vereinigungsstelle der Unterkieferfortsätze des ersten Kiemenbogens, durch Mesodermwucherung ein unpaarer Wulst, der mittlere Zungenwulst, *Tuberculum linguale mediale*, *Tuberculum impar* (Abb. 254, 260). Etwas später entsteht vor ihm an jeder der beiden der Mundhöhle zugekehrten Flächen der Unterkieferfortsätze auf die gleiche Weise ein Wulst, der seitliche Zungenwulst, *Tuberculum linguale laterale* (Abb. 254 b). Indem sich die beiden seitlichen Zungenwülste vergrößern (Abb. 254 b), fassen sie das *Tuberculum linguale mediale* zwischen sich und verschmelzen mit ihm zu einem einheitlichen Gebilde. Die beiden seitlichen Zungenwülste vergrößern sich hierbei weit stärker als der mittlere Zungenwulst und verschmelzen, aufeinander zuwachsend, in der Mittellinie, entsprechend dem späteren *Sulcus medianus linguae*, miteinander. An der Verschmelzungsstelle zwischen ihnen und dem *Tuberculum impar* bildet sich der epitheliale Belag der einander zugekehrten Flächen der Wülste zurück,

so daß die darunter befindlichen Mesodermmassen der Wülste zu einer einheitlichen Masse embryonalen Bindegewebes zusammenfließen, in welcher jedoch die Verwachsungsstelle auch später als *Septum linguae* (Abb. 428, 429) erkennbar

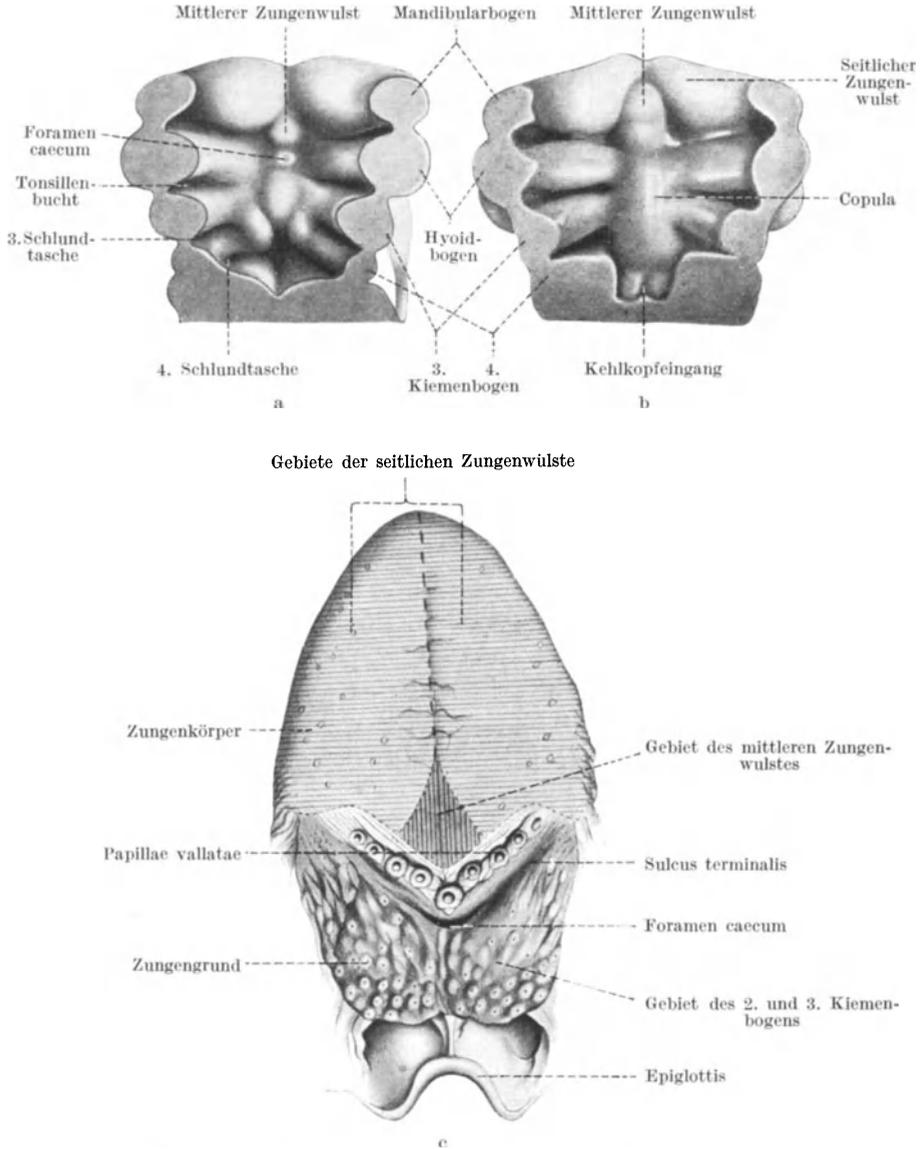


Abb. 254. a, b Rekonstruktion des Bodens der Mundhöhle eines 4,5 und 6 mm langen menschlichen Embryo. Nach den Modellen von PETER. c Oberflächenbild der menschlichen Zunge. Die den Zungenwülsten entsprechenden Gebiete sind durch verschiedene Schraffierung gekennzeichnet.

bleibt. Der Anteil, welcher den drei Zungenwülsten am Aufbau der Zunge zukommt, wird an der fertigen Zunge (Abb. 254 c) nach hinten durch eine Linie begrenzt, welche vor und parallel der Reihe der Papillae vallatae verläuft. Da die Zungenwülste in dem vor der Rachenhaut gelegenen, also ektodermalen

Gebiete der primären Mundhöhle entstehen, ist demnach das Epithel der Zungenspitze und des Zungenkörpers bis zu dieser Grenzlinie ektodermaler, das dahinter gelegene Gebiet des Zungenkörpers und des ganzen Zungengrundes dagegen entodermaler Herkunft. Die Papillae vallatae liegen daher bereits in dem entodermalen Gebiete. Im ektodermalen Gebiete fällt den seitlichen Zungenwülsten der weitaus größere Anteil zu, der mittlere Zungenwulst kommt nur für einen kleinen, in der Mitte zwischen den seitlichen Zungenwülsten und vor dem Foramen caecum befindlichen Abschnitt der Zunge in Betracht.

Das Foramen caecum wird noch vor der Bildung der Tuberculum linguale mediale angelegt. An der Grenze zwischen den ventralen Enden der 1. und 2. Kiemenbogen, hinter der Bildungsstätte des Tuberculum impar, senkt sich nämlich das entodermale Epithel in die Tiefe, wodurch eine median gelegene Grube entsteht (Abb. 254a, 264). Von ihr aus entsteht die Glandula thyreoidea, nach deren Abschnürung diese Stelle als Foramen caecum erhalten bleibt.

Hinter dieser Stelle vereinigen sich die ventralen Endstücke der beiden zweiten Kiemenbogen in einem medianen Wulste, der Copula (Abb. 254 b, 260, 336). In diesen Wulst übergehen auch die verdickten ventralen Endstücke der folgenden Kiemenbogen. Aus diesen Gebilden entsteht der hinter der Grenzlinie der Zungenwülste gelegene Abschnitt der Zunge, also vor allem der Zungengrund (Abb. 254 c).

Die Zungenwülste entstammen dem 1., die übrigen Bestandteile der Zungenanlage dem 2. und 3., vielleicht auch dem 4. Kiemenbogen. Aus dieser Beteiligung mehrerer Kiemenbogen an der Bildung der Zunge erklärt sich die Art der Zungeninnervation. Jedem Kiemenbogen kommt nämlich ein bestimmter Nerv zu, und zwar dem 1. der Nervus trigeminus, dem 2. der N. facialis, dem 3. der N. glossopharyngeus, dem 4. und den folgenden Kiemenbogen der N. vagus. Vom N. trigeminus erhält nun die Zunge den N. lingualis, vom N. facialis (N. intermedius) die Chorda tympani-Zweige, vom N. glossopharyngeus und vagus Zweige zu den Papillae vallatae, foliatae und zum Epithel des Zungengrundes. Manches aus der Art dieser Innervation, wie z. B. das Übergreifen der Zweige des N. glossopharyngeus auf das Gebiet vor dem 3. Kiemenbogen, erklärt sich damit, daß die Kiemenbognerven auch in die Nachbargebiete eindringen und daß ferner später Verschiebungen der Kiemenbogensgewebsbezirke erfolgen.

Wie das Epithel, so entstammt auch das Mesoderm der Zungenanlage mehreren Kiemenbogen, es bildet aber naturgemäß nach der Verschmelzung der einzelnen Teile der Zungenanlage eine einheitliche Masse.

Es ist noch strittig, ob sich die Muskulatur der Zunge (Abb. 664) an Ort und Stelle, also aus dem embryonalen Bindegewebe der Zungenanlage entwickelt, oder ob sie im Bereiche der ersten Urwirbel entsteht und dann erst in die Zunge einwandert. Schon am Anfange des 2. Monates ist die Zungenmuskulatur vorhanden. Der motorische Nerv der Zunge, der N. hypoglossus, wandert jedenfalls in die Zunge ein. Falls die Zungenmuskulatur außerhalb der Zunge entsteht, würde der N. hypoglossus zuerst in sie hineinwachsen und dann mit ihr in die Zunge gelangen. Im Gegenfalle würde es sich um ein aktives Einwandern des Nerven handeln.

Das Epithel der Zungenschleimhaut besteht zunächst aus einer einfachen Lage kubischer Zellen, wird dann 2—3 schichtig und enthält am Zungenrunde stellenweise Flimmer- und Becherzellen. Um das Ende des 2. Monates wandelt es sich an der Zungenspitze und am Zungenrücken in geschichtetes Pflasterepithel um, während es am Zungenrunde noch zweischichtig ist.

Von den Zungenpapillen sind bereits zu Ende des 2. Monates die Anlagen der Papillae fungiformes, vallatae und oft auch der Papillae foliatae vorhanden.

Die Papillae filiformes dagegen werden erst bei etwa 45 mm langen Embryonen angelegt und kommen erst bei 7 cm langen Embryonen auf der Zungenoberfläche zum Vorschein. Während diese Papillen einfach durch Vorwucherung des Epithels und des Bindegewebes an den betreffenden Stellen entstehen, kommt bei der Bildung der anderen Papillenarten außer dieser Wucherung auch noch ein anderer Umstand in Betracht: Die Bildung von Geschmacksknospen unter dem Einflusse von Nervenzweigen.

Die Papillae fungiformes, welche am frühesten angelegt werden, entstehen an Stellen des Epithels, an welchen sich — wahrscheinlich unter dem Einflusse von bis zum Epithel vordringenden Nervenzweigen — eine Geschmacksknospe entwickelt hat. Diese wird nun mit dem sie umgebenden Epithelgebiete über das Niveau der Zungenoberfläche emporgehoben und so eine Papille gebildet. Durch Wucherung ihres Bindegewebes und ihres Epithelmantels erhält dann die Papille ihre spätere Gestalt. Nach der Säuglingszeit erhalten sich die Geschmacksknospen nur auf den Papillae fungiformes der Spitze und der Ränder der Zunge.

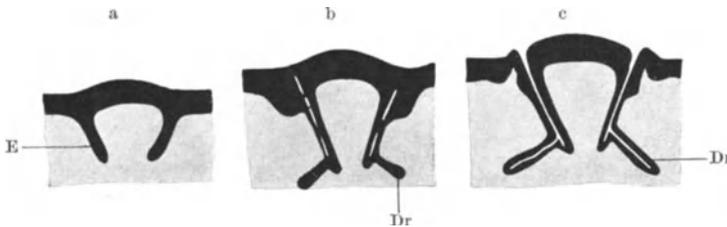


Abb. 255. Schematische Darstellung der Entstehungsart der Papillae vallatae. Dr Drüsenanlage; E EpithelEinstülpung. Nach GRÄBERG.

Die Papillae foliatae, welche zumeist erst bei Embryonen von 30—70 mm angelegt werden, entwickeln sich in Form von Epithelleisten, zu welchen Zweige des N. glossopharyngeus hinziehen und auf welchen sich einzelne Geschmacksknospen entwickeln.

Die Anlagen der Papillae vallatae erscheinen bereits bei Embryonen von 20—30 mm Länge in Form von ringförmigen Epithelwucherungen. Diese Wucherungen erfolgen im Anschlusse an das Vorwachsen von verdickten Zweigen („Nervenkeulen“) des N. glossopharyngeus an diese Epithelstellen. Bei 17 cm langen Feten tritt in diesen Epithelringen eine lebhafte Zellvermehrung ein und es senken sich von diesen Stellen aus solide Epithelringe in das Mesoderm ein, welche sich nach abwärts zu verengern (Abb. 255 a). Dadurch bilden sich im Mesoderm abgestutzte Kegel aus, deren Wand aus Epithel besteht und deren Innenraum von embryonalem Bindegewebe ausgefüllt ist. Im 4. Monate senden die Epithelwände dieser Kegel von ihren unteren Abschnitten seitliche Fortsätze aus (Abb. 255 b), aus welchen dann durch Sprossenbildung und Aushöhlung seröse Drüsen entstehen. Gleichzeitig treten in den Epithelwänden selbst Spalträume auf, welche sich miteinander vereinigen (Abb. 255 b, c) und dadurch einen nach oben offenen Graben um den zentralen Teil des Kegels bilden. Dieser zentrale Teil ist die Papilla vallata. In den basalen Teilen des Grabens, sowie auch auf der Oberfläche der Papille, entwickeln sich in dem mehrschichtig gewordenen Epithel die Anlagen der Geschmacksknospen, wobei wahrscheinlich die an diese Epithelstellen herantretenden Fasern des N. glossopharyngeus einen formativen Einfluß ausüben. Die Anlagen dieser Geschmacksknospen bestehen zunächst aus gleichartigen Zellen, erst in der zweiten Hälfte des Fetallebens sondern sich diese Zellen in Sinnes- und Stützzellen. Da die Knospen wohl in die Dicke, aber wenig in die Länge wachsen, das sie umgebende Epithel aber

stetig an Dicke zunimmt, liegen die Knospen später in einer trichterförmigen Einsenkung, in dem Geschmacksporus. Die Zahl der Knospen nimmt später ab. Noch vor der Geburt schwinden die auf der Oberfläche der Papillae vallatae befindlichen Knospen.

Geschmacksknospen entstehen nicht bloß auf den Papillen, bzw. an jenen Stellen der Zungenoberfläche, an welchen sich später Papillen ausbilden. Bei Embryonen von 16–30 mm Länge finden sich am Zungenrunde zahlreiche Geschmacksknospen ähnliche Gebilde, „primitive Geschmacksknospen“, vor, die jedoch bald verschwinden. Im übrigen werden Geschmacksknospen nicht bloß auf der Zunge, sondern auch im unteren Abschnitte des Schlundes, an der Kehlkopffläche der Epiglottis, bei manchen Säugetieren auch noch an anderen Stellen, z. B. am Eingange des Pharynx (Igel), des Oesophagus (Spitzmaus), im Canalis incisivus (Ratte) ausgebildet. Die Geschmacksknospen sind, soweit sie hinter der in der Abb. 254 angegebenen Grenzlinie entstehen, entodermaler Herkunft. Da sich aber auch an den Papillae fungiformes Geschmacksknospen entwickeln, diese Papillen aber auf ektodermalem Gebiete entstehen, so muß man annehmen, daß die Geschmacksknospen sowohl vom Ekto-, als auch vom Entoderm gebildet werden.

Die Drüsen der Zunge beginnen sich im 2.–3. Monate zu entwickeln. Als solide Epithelsprosse entstehen zuerst die Schleimdrüsen, und zwar vorerst die an der Unterfläche der Zunge ausmündenden, dann (bei 90 mm) die des Zungenrundes. Die serösen Drüsen entstehen bei 120 mm langen Embryonen von den Papillae vallatae aus (Abb. 255 b) und foliatae aus. Die verschiedenen Arten der Endstücke aller dieser Drüsen lassen sich jedoch erst zu Ende des Fetal-lebens unterscheiden.

Die Entwicklung der Tonsilla lingualis beginnt erst nach jener der Schleimdrüsen der Zungenwurzel. In dem diese Drüsen umgebenden sich verdichtenden Bindegewebe treten im 5. Monate zahlreiche Lymphocyten auf, deren Menge rasch zunimmt. Doch ist der Ausbildungsgrad der Zungentonsille noch beim Neugeborenen ein sehr verschiedener und die Krypten scheinen sich erst um die Zeit der Geburt auszubilden. Der Umwandlung in lymphadenoides Gewebe verfällt später auch der vordere Abschnitt der Papilla foliata.

Die Lage der Zunge in frühen Stadien unterscheidet sich von der späteren dadurch, daß die Zunge sehr hoch steht, zuerst bis an das Dach der primären Mundhöhle, dann bis an die von diesem Dache nach abwärts wachsende Nasenscheidewand reicht, wobei sie seitlich zwischen den Gaumenplatten eingepreßt ist (Abb. 256, 427, 428). Erst bei der Bildung des Gaumens rückt die Zunge nach abwärts in ihre spätere Lage, wobei sie sich abflacht und verbreitert, da ihre Raumentfaltung nach den beiden Seiten nicht mehr durch die Gaumenleisten beeinträchtigt wird (Abb. 429–431).

### Die Entwicklung der Drüsen der Mundhöhle.

Die kleinen Drüsen der Mundhöhle (Glandulae labiales, buccales, palatinae) entwickeln sich vom 4. Monate an als solide Epithelsprosse, welche sich später aushöhlen. Die an der Innenseite der Lippen und Wangen befindlichen Talgdrüsen entwickeln sich erst zur Zeit der Pubertät.

Viel früher als die kleinen beginnen die großen Drüsen der Mundhöhle ihre Entwicklung. Bei 13–14 mm erscheint die Anlage der Glandula submandibularis, bei 15 mm die Glandula parotis, bei 19 mm die Glandula sublingualis major, bei 21–25 mm die Glandulae sublinguales minores. Die Entstehungsweise dieser Drüsen ist die gleiche: Eine solide, in das Mesoderm versenkte

Epithelleiste treibt an ihrem Ende solide Epithelsprosse aus, welche den Drüsenkörper bilden. Die Epithelleiste wird ausgehöhlt und so zum Ausführungsgange gestaltet. Die Aushöhlung setzt sich dann auf die Epithelsprosse fort.

Die Glandula parotis entsteht von einer seitlichen Rinne — Suleus parotideus — aus, welche sich seitlich vom Mundwinkel im Epithel entwickelt. Diese Rinne schließt sich zu einem Rohre, das nunmehr im Mesoderm liegt und nur vorne mit dem Epithel der Mundhöhle zusammenhängt. Dieses Epithelrohr wächst nun in seitlicher Richtung im Mesoderm weiter und dringt über die

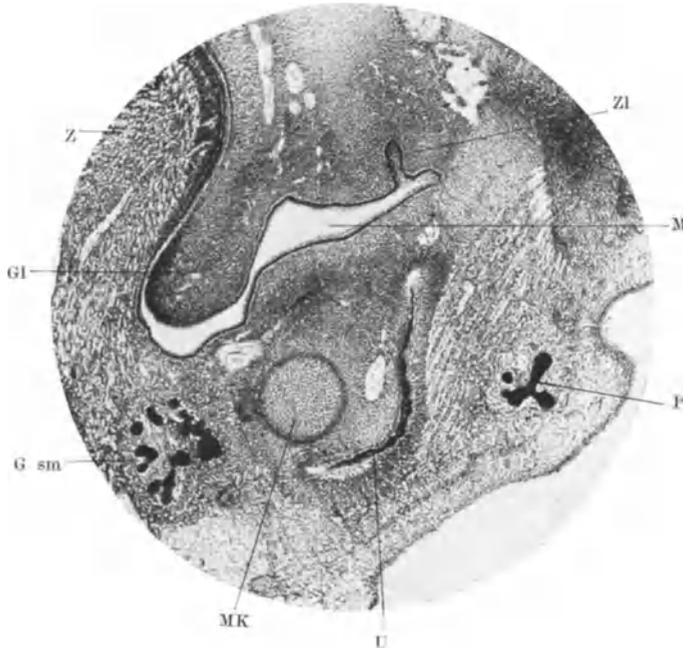


Abb. 256. Teil eines Frontalschnittes durch den Kopf eines menschlichen Embryo von etwa 20 mm größter Länge. Gl Gaumenleiste; Gl sm Glandula submandibularis; M Mundhöhle; MK MECKELscher Knorpel; P Parotis; U Knochen des Unterkiefers; Z Zunge; Zl Zahnleiste. 37fache Vergrößerung.

äußere Fläche des Musculus masseter vorwachsend bis zur äußeren Ohröffnung vor. In dem daselbst befindlichen Bindegewebe beginnt das hintere Ende des Epithelrohres zahlreiche solide, später hohl werdende Epithelsprosse (Adenomenen) auszutreiben (Abb. 256, 428, 430), welche sich vergrößern und selbst wieder Sprosse treiben. Das embryonale Bindegewebe, in welchem diese Aussprossung erfolgt, unterscheidet sich alsbald von dem benachbarten Mesoderm, da es zellreicher und feinmaschiger wird. Wahrscheinlich erfolgt diese Änderung durch den formativen Einfluß der Epithelsprosse. Die gleiche Veränderung des embryonalen Bindegewebes erfolgt auch bei der Entwicklung der anderen Speicheldrüsen (Abb. 257—259). In ihrer Gesamtmasse bilden die von dem Epithelrohre aus entstandenen Sprosse den Drüsenkörper der Parotis, der bereits im 3. Monate in seiner Grundform fertiggestellt ist, wenn auch seine Vergrößerung noch weiterhin statthat und die Aushöhlung der Epithelsprosse bis zum 7. Monate fort dauert. Das Epithelrohr selbst wird nach seiner Aushöhlung zum Ductus parotideus. Treibt es einen seitlichen Sproß aus, so entsteht eine kleine Parotis accessoria in derselben Weise wie die Hauptdrüse. Dadurch, daß der Mundwinkel später seine Lage ändert und medialwärts vorrückt,

während die Abgangsstelle des Ductus parotideus vom Mundhölenepithel unverändert bleibt, werden Mundwinkel und Einmündungsstelle des Ductus parotideus voneinander getrennt.

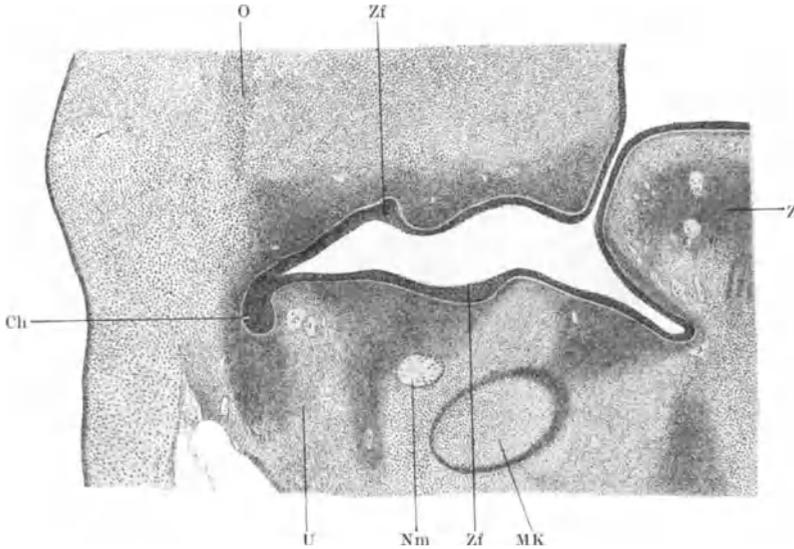


Abb. 257. Teil eines Frontalschnittes durch den Kopf eines 13 mm langen menschlichen Embryo. Ch CHIEVITZSches Organ; MK MECKEL'Scher Knorpel; Nm Nervus mandibularis; O Oberkiefer; U Unterkiefer; Z Zunge; Zf Zahnfurche. 48fache Vergrößerung.

Die histologische Ausbildung der Parotis, wie auch der anderen großen Speicheldrüsen, wird erst einige Zeit nach der Geburt — vielleicht im Zusammenhange mit der Notwendigkeit der Speichelbildung für die Verarbeitung der Nahrung — beendet.

Bei Embryonen von 20 mm aufwärts findet sich in der Wangenschleimhaut bereits ein solider Epithelstrang oder ein mit Epithel ausgekleideter Gang vor, welcher in der Nähe der Einmündungsstelle des Ductus parotideus vom Epithel ausgeht, zunächst nach aufwärts, dann im Bogen medial- und ventralwärts verläuft und mit einer kolbigen Verdickung endet (Abb. 257). Nach kurzem Bestande bildet er sich zurück. Dieses rudimentäre Organ wird als Ramus mandibularis ductus parotidei oder als CHIEVITZSches Organ bezeichnet.

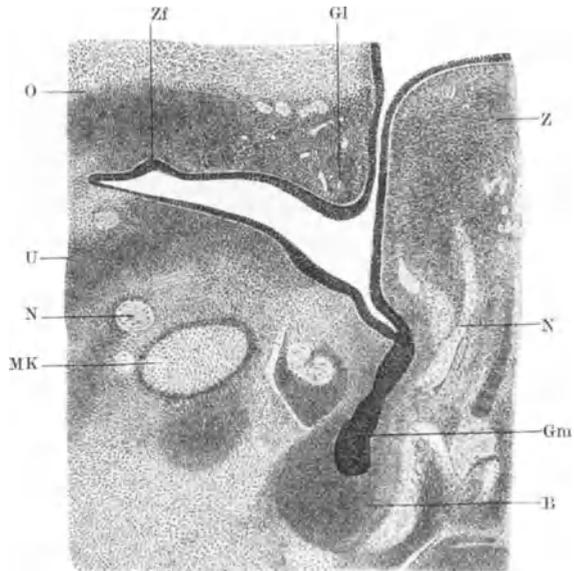


Abb. 258. Von demselben Objekte wie Abb. 257. B Bindegewebslager für die aussprossende Drüsenanlage; GI Gaumenleiste; Gm Anlage der Glandula submandibularis; N Nerv. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Abb. 257. 48fache Vergrößerung.

Dieses rudimentäre Organ wird als Ramus mandibularis ductus parotidei oder als CHIEVITZSches Organ bezeichnet.

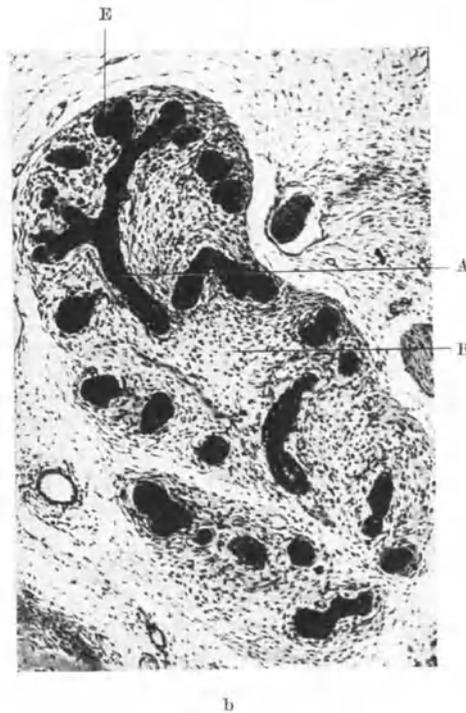
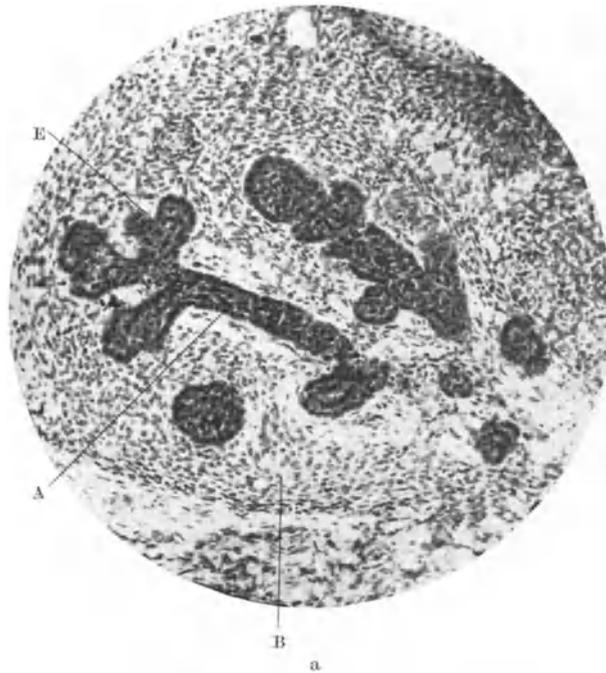


Abb. 259 a und b. Zwei Entwicklungsstadien der Glandula submandibularis. a von einem 20 mm, b von einem 65 mm langen menschlichen Embryo. A Ausführungsgang; B Bindegewebslager; E Epithelsprossen (Adenomeren) a 118 fache, b 76 fache Vergrößerung.

Die *Glandula submandibularis* entsteht aus einer Epithelverdickung in der Furche zwischen der Zunge und dem Mundhöhlenboden (*Sulcus alveololingualis*, Abb. 427, 431). Diese Epithelleiste schnürt sich vom Mundhöhlenepithel in kranialer Richtung ab und bleibt mit ihm nur mit ihrem vorderen Ende in Zusammenhang. Im Mesoderm wächst sie hierauf als ein an seinem Ende kolbig verdickter Epithelstrang (Abb. 258) nach hinten in die *Regio submandibularis* ein, wo ihr Endstück, ebenso wie jenes der *Parotis*, solide Sprosse treibt (Abb. 259, 256, 428), aus welchen später der Drüsenkörper entsteht. Dieser Drüsenkörper ist infolge der reichen Sprossenbildung ursprünglich größer als jener der *Parotis*. Durch Aushöhlung wird dieser Epithelstrang zum Ausführungsgange der Drüse. Die Aushöhlung schreitet dann auf die Epithelsprosse fort. Das vordere Ende des Ausführungsganges muß, da es ursprünglich hinter der Stelle der *Caruncula sublingualis* liegt, bis zu dieser vorgeschoben werden.

Seitlich von der *Glandula submandibularis* entstehen in der Furche zwischen der Zunge und dem Mundhöhlenboden mehrere (5—14) solide Epithelleisten, welche in das Mesoderm einwachsen. Die vorderste dringt nach hinten bis zur *Fovea sublingualis* vor, wo sie solide Epithelsprosse treibt, welche den Körper der *Glandula sublingualis major* bilden. Auf gleiche Weise entstehen von den übrigen Epithelleisten kleinere Drüsen, die *Glandulae sublinguales minores*, welche mit der größeren Drüse von einer gemeinsamen Bindegewebslage umhüllt werden und daher einen anscheinend einheitlichen Drüsenkörper darstellen. Nach erfolgter Aushöhlung wird die vordere Epithelleiste zum *Ductus sublingualis major*, die übrigen werden zu den *Ductus sublinguales minores*. Bei der Vorschiebung des *Ductus submandibularis* wird die Mündung des *Ductus sublingualis major* in den *Ductus submandibularis* aufgenommen.

### Die Entwicklung der Adenohypophyse.

Die erste Anlage der Adenohypophyse erscheint als eine vor dem Ansatz der Rachenhaut am Dache der Mundbucht, also auf ektodermalem Gebiete, befindliche Querfurche — Hypophysenfurche (Abb. 239, 240, HF). Sie vertieft sich in ihrer Mitte rasch, so daß schon bei 3 mm langen Embryonen eine Hypophysentasche (RATHKESche Tasche) vorhanden ist (Abb. 242, 234, 236, 260, 264, 336, 413). Unmittelbar hinter der Abgangsstelle dieser Tasche vom Dache der Mundbucht (hinter dem sog. Hypophysenmunde) befindet sich die Rachenhaut (Abb. 239, 240), bzw. nach deren Schwund das primitive Gaumensegel (Abb. 242, 260, 264) und das vordere Ende der *Chorda dorsalis* (Abb. 239). Hinter der Ansatzstelle der Rachenhaut, also bereits auf entodermalem Gebiete, befindet sich die SEESSELSche Tasche (Abb. 239, 240, 242, 260). Während diese Tasche von vornherein nur seicht ist und sich später immer mehr abflacht, bis sie ganz verschwindet, wird die vom Ektoderm gebildete Hypophysentasche immer tiefer. Gleichzeitig bildet sich die Mundbucht in die primäre Mundhöhle um, die Abgangsstelle der Tasche wird infolgedessen immer mehr in die Tiefe verlegt und befindet sich am Dache der primären Mundhöhle (Abb. 234, 236, 260). Ihre vordere Wand liegt dem Boden des primären Vorder- bzw. später des Zwischenhirnes dicht an (Abb. 239, 242, 260, 264). Dem Wachstum dieses Hirnteiles entsprechend wächst auch die Hypophysentasche in die Länge. Sie bildet dann eine tiefe und breite Tasche, deren vordere Wand dicker als die hintere ist (Abb. 260). In dem Maße, als sich dann später Mesoderm zwischen der Hirnwand und dem Mundhöhlendache ansammelt, wird die Tasche immer länger, gleichzeitig aber im Bereiche ihres Anfangsteiles schmaler. Sie gliedert sich daher jetzt in zwei Abschnitte, in einen mit dem Mundhöhlenepithel zunächst noch in Verbindung bleibenden, aber immer enger werdenden

Hypophysengang oder Hypophysenstiel und in einen dem Zwischenhirnboden anliegenden, breiten Sack, den Hypophysensack (Abb. 261, 262, 280, 636).

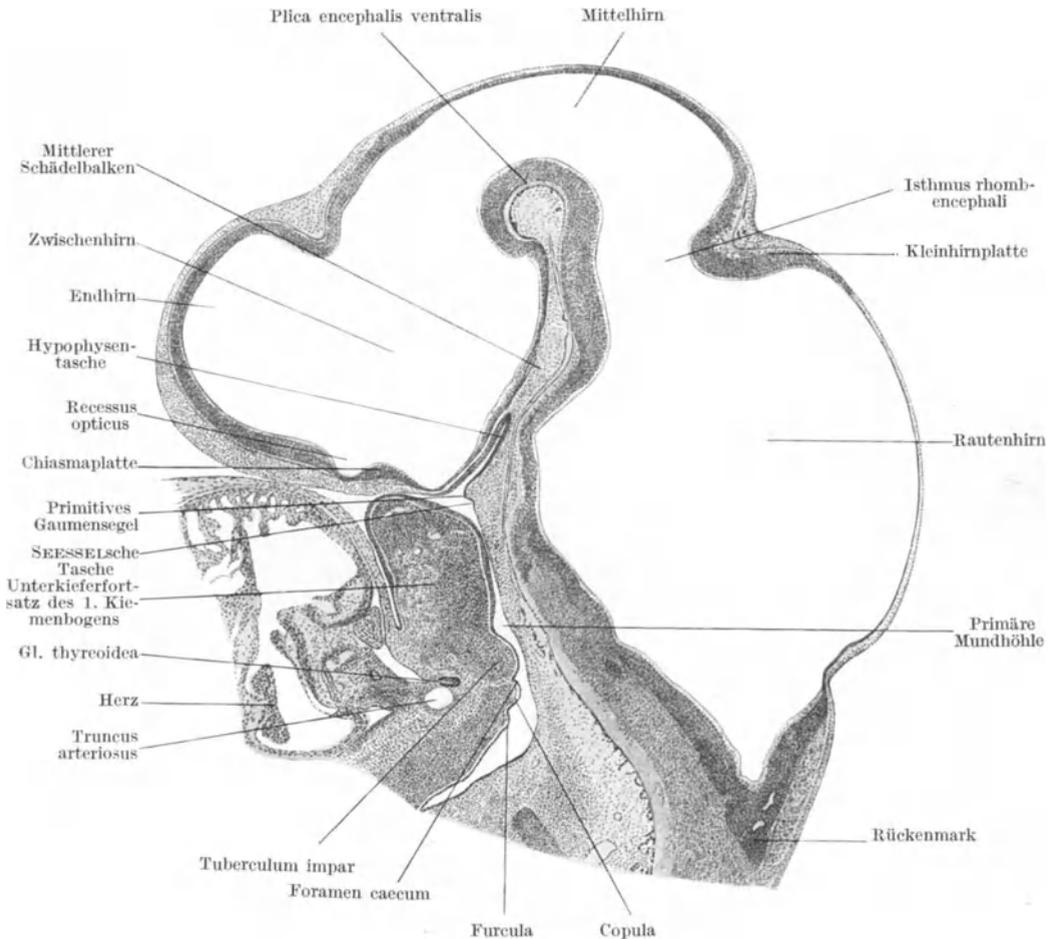


Abb. 260. Längsschnitt durch den Kopf eines 7 mm langen menschlichen Embryo. 27fache Vergrößerung.

Diese Gebilde liegen in dem zwischen dem Dache der primären Mundhöhle und dem Gehirne befindlichen Mesoderm. Dem Dache der primären Mundhöhle entspricht später die obere Wand der Nasenhöhle, der Abgangsstelle des Hypophysenganges vom Mundhöhlendache der obere hintere Rand der Nasenscheidewand. Das Mesoderm, in welchem der Hypophysengang verläuft, liefert den Körper des Keilbeines, in dessen Fossa hypophyseos der Hypophysensack zu liegen kommt. Der Hypophysengang bildet sich normalerweise zurück, indem er sich stark verengt, seine Lichtung verliert und schließlich (zu Ende des 2. Monats) verschwindet (Abb. 262, 636). Nur sein oberster Abschnitt behält den Zusammenhang mit dem Hypophysensacke bei und kann sich als ein kleiner Anhang an ihm erhalten. Ebenso erhält sich das Anfangsstück des Ganges am Dache der Mundhöhle und liefert die Rachendachhypophyse (Abb. 636).

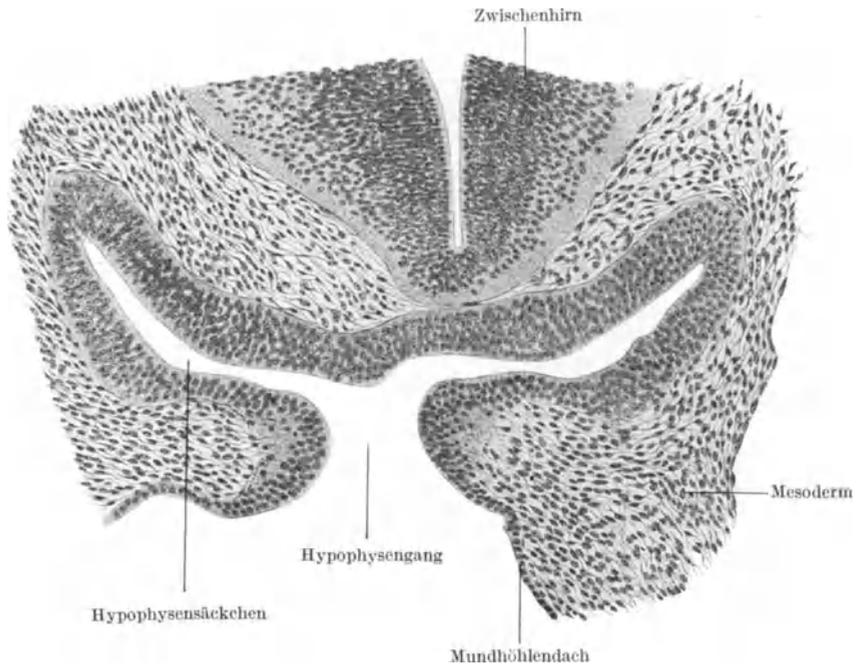


Abb. 261. Querschnitt durch die Adenohypophyse eines 10 mm langen menschlichen Embryo. 154fache Vergrößerung.

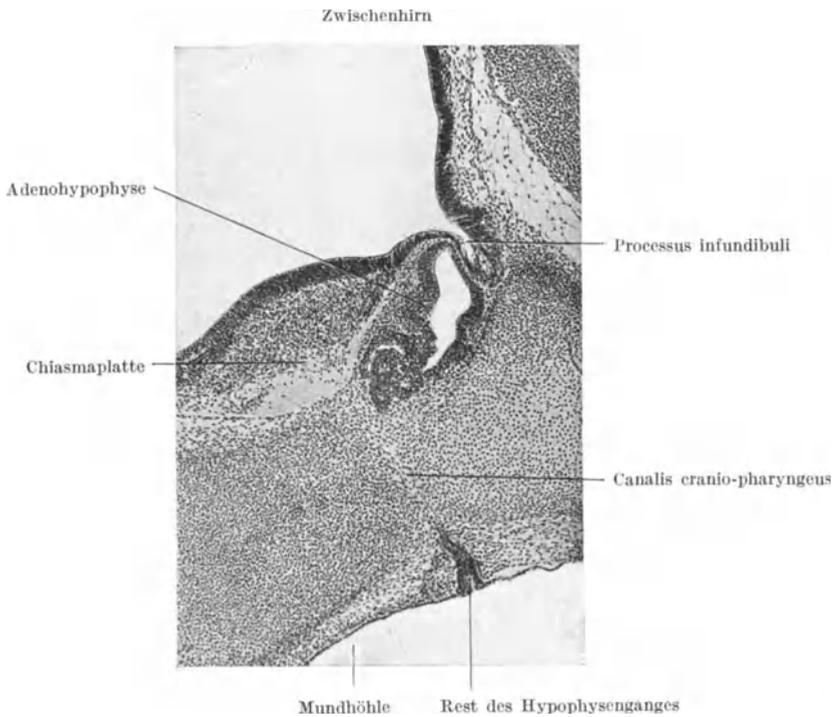


Abb. 262. Medianer Langsschnitt durch den Hirnanhang eines menschlichen Embryo von 20,9 mm Scheitel-Steiß-Länge bei 50facher Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

Ausnahmsweise können sich Teile des Ganges und der den Gang bergende Kanal im Keilbeinkörper — als *Canalis craniopharyngeus* — erhalten (Abb. 262).

Der Hypophysensack bildet sich zur Adenohypophyse aus. An seinem oberen Rande besitzt er einen Einschnitt, die *Incisura infundibularis*, durch welche der vom Gehirne nach abwärts wachsende *Processus infundibuli* an die hintere Fläche des Hypophysensackes gelangt und sich dort zur Neurohypophyse umbildet. Die vordere Wand des Hypophysensackes verdickt sich

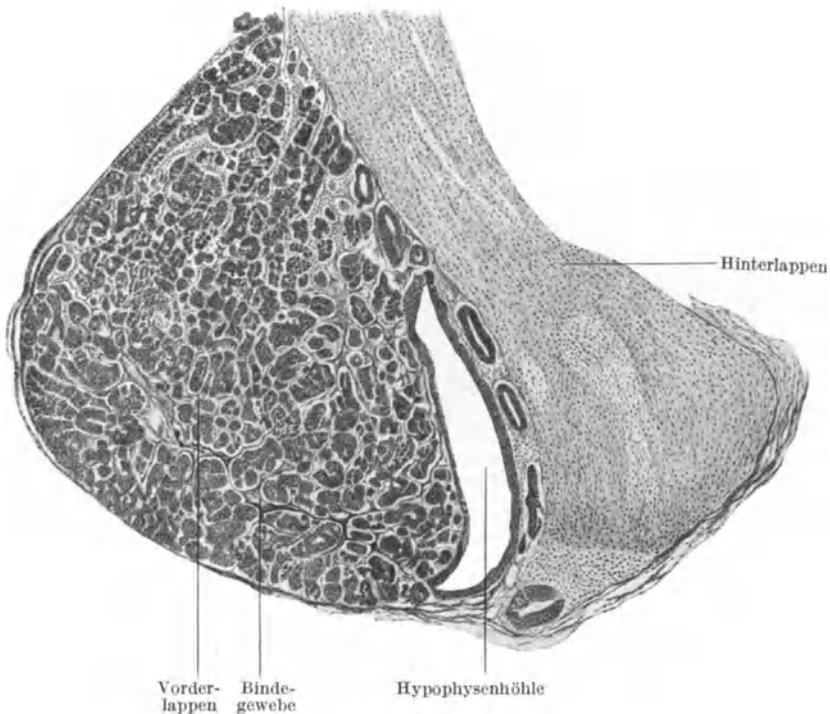


Abb. 263. Längsschnitt durch die Hypophyse eines 28,5 cm langen menschlichen Embryo. 45fache Vergrößerung.

in ihrer Mitte zu einem Wulste; auch die seitlichen Teile der Vorderwand und namentlich die nach vorne umgebogenen Seitenränder des Hypophysensackes verdicken sich. Von diesen verdickten Wandteilen werden nun epitheliale Sprosse ausgetrieben, welche vielfach verästelte und miteinander zusammenhängende Epithelstränge bilden. Frühzeitig gelangt embryonales Bindegewebe zwischen diese Epithelsprosse, um das gefäßreiche Bindegewebe der Adenohypophyse zu liefern. So entsteht der Vorderlappen, die *Pars anterior* der Hypophyse (Abb. 263). — Der obere Abschnitt des Hypophysensackes umgreift mit zwei nach rückwärts gewendeten Aussackungen die Wurzel des *Processus infundibuli* (Abb. 363). Aus diesem Abschnitte entsteht der schmale nach aufwärts ziehende Fortsatz der *Pars anterior*, der *Processus infundibularis hypophyseos* (Abb. 354), welcher später der vorderen Fläche der Wurzel der Neurohypophyse anliegt. Der übrige Teil der Adenohypophyse liegt der Vorderfläche der Neurohypophyse dicht an. Der zwischen der vorderen und hinteren Wand des Hypophysensackes befindliche Hohlraum bleibt zunächst als sog. Hypophysenhöhle erhalten (Abb. 263). Von seiner hinteren Wand gehen hierauf zahlreiche Ausstülpungen aus, welche zu Drüsen werden (Abb. 263).

Solche Ausstülpungen dringen auch in die Neurohypophyse ein, der sie jedenfalls, wie die Hinterwand der Hypophysenhöhle selbst, dicht anliegen. Da das Sekret dieser Drüsen nur in die Hypophysenhöhle abfließen kann, diese selbst aber keinen Abfluß besitzt, kommt es zu einer Stauung und dadurch zur Bildung von Cysten (RATHKE'schen Cysten). Die Hypophysenhöhle wird immer enger. Die Drüsen schnüren sich ab und werden zu schilddrüsenähnlichen Blasen. Die aus diesen Drüsenblasen und aus den Cysten bestehende, aus der Hinterwand der Hypophysenhöhle entstandene Gewebsmasse bildet den Zwischenlappen, die Pars intermedia der Hypophyse.

Der Hinterlappen, die Pars posterior oder Neurohypophyse entsteht vom Gehirne aus (S. 423).

### Die Entwicklung der Schilddrüse.

Die Schilddrüse gehört zu den am frühesten sich entwickelnden Organen. Ihre Anlage erscheint schon in der 3. Woche bei Embryonen von etwa 18 Urwirbelpaaren als eine Einsenkung — das spätere Foramen caecum — des vorher

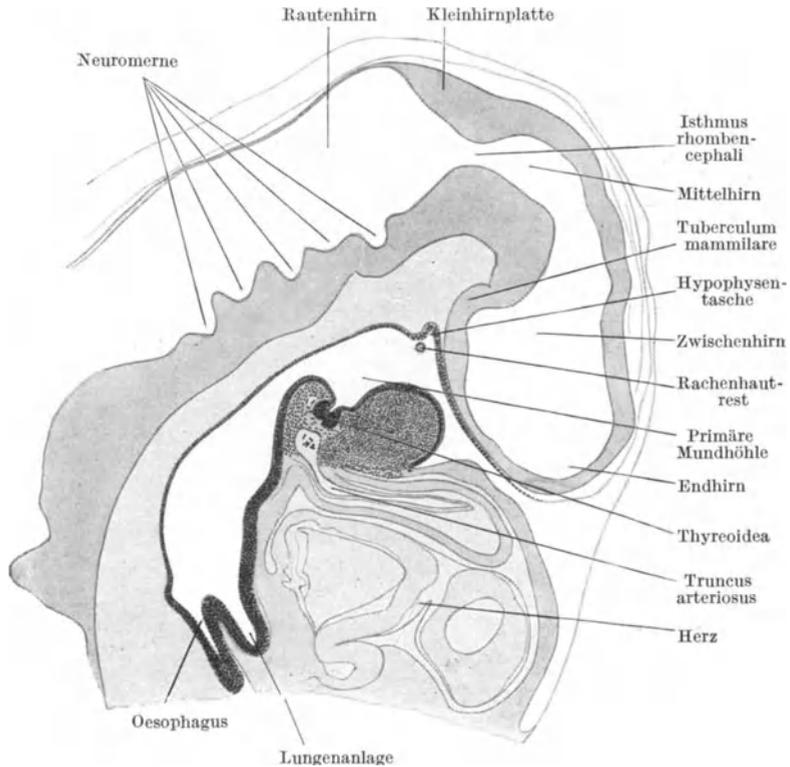


Abb. 264. Längsschnitt durch das Vorderende eines 5 mm langen menschlichen Embryo. 40fache Vergrößerung.

ein wenig höher gewordenen Epithels einer bestimmten Stelle des Mundhöhlenbodens. Diese Stelle liegt in der Medianebene (Abb. 233, 234, 236), an der Grenze zwischen dem Unterkieferfortsatze des 1. und dem ventralen Endstücke des 2. Kiemenbogens. Vor dieser Stelle bildet sich später das Tuberculum impar aus, hinter ihr befindet sich die Copula (Abb. 254, 264). Dieses Epithelgebiet liegt bereits hinter der Rachenhaut, so daß also die Schilddrüse aus dem

Entoderm entsteht. Durch Wucherung des eingesenkten Epithels entsteht hierauf ein Epithelhöcker, das *Tuberculum thyroideum*, das eine verschiedene Gestalt besitzen und auch bereits eine Andeutung von zwei Lappen aufweisen kann (Abb. 264). — Bei manchen Tieren bildet sich dieses *Tuberculum* von vornherein ohne vorherige Einsenkung des Mundbodenepithels aus (Abb. 242). — Diese Anlage liegt dem Teilungswinkel des *Truncus arteriosus*

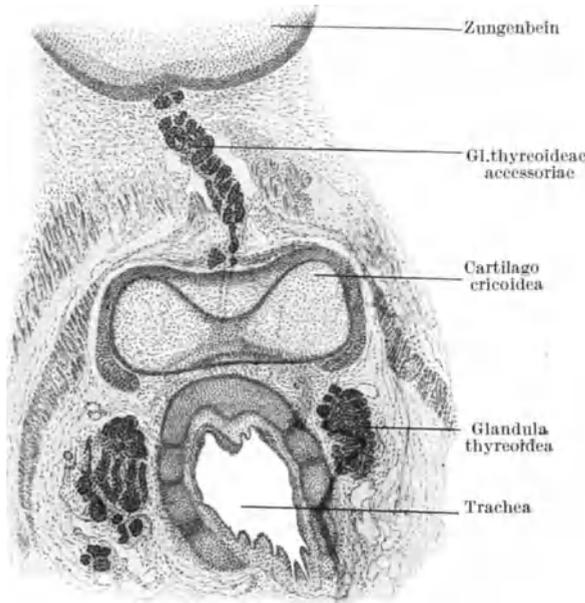


Abb. 265. Schiefer Frontalschnitt durch den Hals eines 6,5 cm langen menschlichen Embryo. Die untere Hälfte des Halses ist gegen die obere so stark gekrümmt, daß die Trachea fast quer im Schnitte getroffen erscheint. Zwischen dem Ringknorpel und dem Zungenbeine befinden sich Lappchen von Schilddrüsen: *Glandulae thyroideae accessoriae superiores*. 33fache Vergrößerung.

auf (Abb. 260, Ta). Sie löst sich hierauf als solider oder eine kleine Höhlung besitzender Körper von ihrem Mutterboden ab, senkt sich in das darunter gelegene Mesoderm ein und verschiebt sich im Mesoderm mit dem *Truncus arteriosus* caudalwärts (Abb. 270, 280). Die Spur dieser Wanderung bleibt im Mesoderm eine Zeitlang noch erkennbar (Abb. 260). Die Ablösung vom Mutterboden erfolgt jedoch zumeist nicht sofort, sondern die Thyreoideaanlage bleibt mit ihm bei 3—7 mm langen Embryonen durch einen epithelialen Strang, den *Ductus thyroglossus*, in Verbindung (Abb. 271, 272, 281). Die Stelle, von welcher dieser Strang in der Mundhöhle abgeht, befindet sich auf

der Oberfläche der unterdessen gebildeten Zunge und stellt hier das *Foramen caecum* dar (Abb. 277, 281), das also dem Entstehungsorte der Schilddrüse entspricht.

Der *Truncus arteriosus* verschiebt sich mit dem Herzen caudalwärts. Diese Verschiebung macht die Thyreoideaanlage mit (Abb. 269, 273, 277), bis sie an die Stätte der späteren Lage ihres Mittellappens, also vor die oberen Luftrohrerlinge, gelangt. Sie stellt in dieser Zeit ein aus Zellsträngen bestehendes median gelegenes Gebilde dar. Dieses beginnt nun nach beiden Seiten hin Zell sprossen auszusenden (Abb. 271), aus welchen die beiden Seitenlappen der Drüse entstehen, während das Mittelstück im Wachstum zurückbleibt und später den *Isthmus glandulae thyroideae* bildet. Mittelstück und Seitenlappen bestehen ursprünglich aus dichtgedrängten Epithelsträngen. In diesen entstehen, zunächst an der Peripherie der Lappen, Höhlungen, so daß die Stränge ein perlchnurartiges Aussehen erhalten. Entsprechend den Perlen dieser Schnüre werden dann die Stränge in einzelne Zellgruppen zerlegt, welche die Anlagen der Follikel darstellen (Abb. 265). Doch können die Höhlungen in den Follikeln auch viel später, erst in den ersten Lebensjahren, auftreten. Anzeichen einer Sekretion in den Epithelsträngen sollen schon zu Beginn des 3. Monates vorhanden sein.

Der Ductus thyreoglossus bildet sich in den meisten Fällen zurück, indem er bei 5 mm langen Embryonen seine Lichtung verliert, also ein solider Epithelstrang wird, welcher bei etwa 7 mm langen Embryonen in einzelne Zellstränge zerfällt, von denen sich bei 16 mm langen Embryonen nur noch Reste vorfinden. Auch sie gehen zumeist zugrunde; doch können sich Teile des Ganges erhalten. Erhalten gebliebene caudale Endstücke des Ductus bilden den Lobus pyramidalis der Schilddrüse (Abb. 272). Aus anderen stellenweise erhalten bleibenden Abschnitten des Ductus können sich kleine Schilddrüsen in der Zunge, vor dem Zungenbein, vor der Cartilago thyroidea u. a. m. entwickeln: obere Nebenschilddrüsen, Glandulae thyroideae accessoriae superiores (Abb. 265). Setzen Teile der Drüsenanlage die Wanderung caudalwärts über die normale Lagerungsstelle hinaus (bis zum Aortenbogen) fort, so können sich aus ihnen die unteren Nebenschilddrüsen entwickeln. Während die oberen Nebenschilddrüsen entsprechend ihrer Herkunft aus dem median verlaufenden Ductus thyreoglossus stets in der Mitte des Halses liegen, können die unteren Nebenschilddrüsen sowohl in der Mitte als auch seitlich liegen, je nachdem ob sie vom Isthmus oder von einem der Seitenlappen abgesprengt wurden. Aus solchen Nebenschilddrüsen können Cysten und Kröpfe entstehen. — Verlötet der Ductus thyreoglossus an einer Stelle mit der Haut und bricht die Verlötnngsstelle durch, so entwickelt sich eine mediane Halsfistel. — Schreitet die Rückbildung des Ductus über das normale Maß hinaus fort, so fehlt der Isthmus glandulae thyroideae, während die Seitenlappen vorhanden sind. Dieser Vorgang ist bei den Vögeln normal. Das Vorhandensein von Seitenlappen ist natürlich nur möglich, wenn die Rückbildung des Isthmus erst nach Aussprossung der Seitenlappen erfolgt ist.

### Die Entwicklung des lymphoepithelialen Schlundringes.

Der lymphoepitheliale Schlundring (Rachenring) setzt sich aus der Tonsilla lingualis, palatina und pharyngea zusammen. Die Entwicklung der lymphoepithelialen Gebilde ist überall die gleiche: Zahlreiche Lymphocyten treten an den betreffenden Stellen im Epithel und Bindegewebe auf und verändern dadurch den Gewebscharakter. Diese Lymphocyten stammen wohl nicht oder nicht durchwegs aus dem Blute, sie entstehen vielmehr auch an Ort und Stelle, aus den Zellen des embryonalen Bindegewebes.

Die Ausbildung der Tonsilla lingualis ist bereits geschildert worden. Die Umwandlung in Lymphoepithel an den Stellen der Tonsilla palatina und pharyngea beginnt früher als am Zungenrunde, und zwar schon im 6. Monate.

Die Gaumenmandel, Tonsilla palatina entstammt dem erhalten bleibenden Reste der zweiten Schlundtasche. Die dorsale Ecke dieser Tasche bleibt als eine kleine Ausbuchtung der seitlichen Schlundwand erhalten: primäre Tonsillenbucht, Sinus tonsillaris. Durch Wucherung des Mesoderms am Mundhöhlenboden entsteht (Embryonen von 17 mm) ein Höcker, welcher medialwärts in diese Grube vordringt und sie daher zum Teile ausfüllt: Tonsillenhöcker, Tuberculum tonsillare. Aus seiner Abplattung entstehen die Plica triangularis, semilunaris, prae- und supratonsillaris. In der Mitte des 3. Monates bildet sich in der Tonsillenbucht eine Falte — Plica intratonsillaris — aus, welche die Bucht in zwei „Tonsillarrecesse“ teilt, d. h. in eine obere vordere und eine untere hintere Bucht. Vom Boden und von der Außenwand dieser Buchten wuchern im 3.—4. Monate solide, später hohl werdende Epithelsprosse in das embryonale Bindegewebe ein (Abb. 266), um welche sich dann das lymphatische Gewebe ausbildet. So entstehen zwei Tonsillenlappen, welche im späteren Leben nicht voneinander abgegrenzt sein

müssen, da die Plica intratonsillaris immer niedriger wird und ganz verschwinden kann. Auch die Plica triangularis wird immer flacher, erhält sich jedoch als die kleine Plica supratonsillaris, welche die Fossa (Recessus) supratonsillaris überbrückt. Bleibt sie ganz erhalten, so überbrückt sie als Plica praetonsillaris die Fossa praetonsillaris. — Die Tonsille selbst wird durch einwachsende Bindegewebssepten in Lappen (Balghöhlen) geteilt. — Dort wo

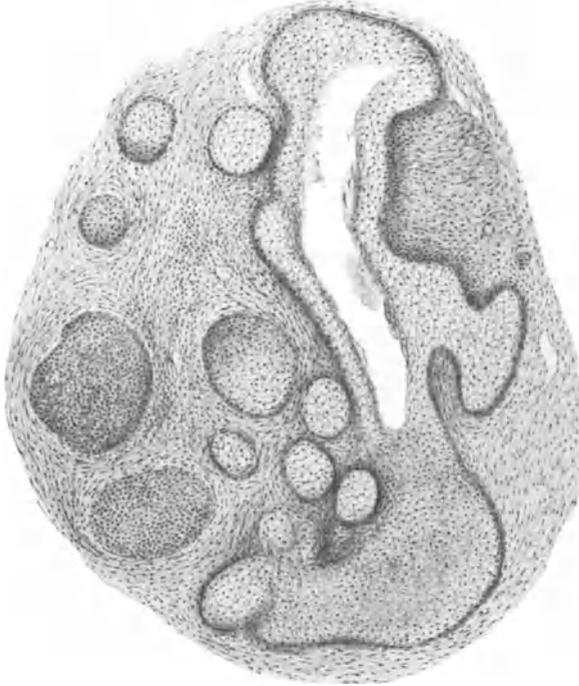


Abb. 266. Schnitt durch die Tonsillenbucht eines 28,5 cm langen menschlichen Fetus. 88fache Vergrößerung.

sich das lymphatische Gewebe ausbildet, vermehren sich vorerst die Bindegewebszellen. Aus ihnen entsteht ein Teil der Lymphocyten.

Die Rachenmandel *Tonsilla pharyngea* bildet sich im 4. Monate in einer Reihe von Schleimhautfalten aus, welche radiär gegen eine als *Recessus medianus pharyngis* bezeichnete, jedoch nicht immer vorhandene Einsenkung der medianen Schlundwand verlaufen. Diese Einsenkung ist die tiefste und am längsten bestehen bleibende Bucht der Rachenmandel.

Hinter dem mittleren Teile der *Tonsilla pharyngea* entwickelt sich manchmal eine unpaare Ausstülpung der Schlundwand, die *Bursa pharyngea*. Sie entsteht von einer verdickten Epithelstelle aus,

mit welcher die *Chorda dorsalis* zusammenhängt (Abb. 623). Diese Verbindung mit der *Chorda* ist wohl die Ursache dafür, daß die Schlundwand an dieser Stelle zu einem engen Kanale ausgezogen wird, welcher bis an die Schädelbasis reicht. Noch beim Erwachsenen steht daher die *Bursa pharyngea* mit dem vor dem *Tuberculum pharyngeum* befindlichen Perioste der Schädelbasis in Zusammenhang.

Der lymphoepitheliale Schlundring ist beim Neugeborenen im Bereiche der Rachenmandel meist gut, sonst in nur geringem Maße ausgebildet, erfährt jedoch schon im 1. Lebensjahre eine rasche Ausbildung, welche im 4. Jahre ihren Höhenpunkt erreicht.

### Schlunddarm, Schlundtaschen, Kiemenbogen, Kiemenfurchen und Halsbucht.

Der vorderste, hinter der Rachenhaut befindliche Abschnitt des Darmrohres erhält die ihn kennzeichnende äußere Gestalt vor allem dadurch, daß sich an seinen beiden Seitenwänden in bilateral-symmetrischer Weise durch Zellvermehrung und Zellbewegung seitlich und dorsalwärts gerichtete Ausstülpungen

(Abb. 236, S. 267,  $S_{1-3}$ , 457) ausbilden, welche in das Mesoderm eindringen, es verdrängen und so bis gegen das Ektoderm vorrücken. Diese Ausstülpungen werden als Schlundtaschen, -buchten oder -furchen, auch als Kiemen- oder Branchialtaschen oder als innere Kiemenfurchen bezeichnet, weil sich an ihnen bei den mittels Kiemen atmenden Tieren die inneren Kiemen ausbilden. Gegen die bereits seitlich vorgewachsenen Schlundtaschen senkt sich dann das Ektoderm mit den bereits erwähnten Kiemenfurchen (auch äußere Kiemenfurchen) ein (Abb. 267, Kf). Das Auswachsen, also die Vergrößerung und Vertiefung der Schlundtaschen, erfolgt durch Zellvermehrung am Grunde der Taschen. Mit diesem Grunde nähern sich die entodermalen Taschen dem Ektoderm und dringen, da sie das Mesoderm zur Seite schieben, bis an den Grund der Kiemenfurchen, also bis unmittelbar an das Ektoderm vor, mit welchem sie dann zu einer epithelialen Verschlussmembran, der Membrana obturans s. branchialis (Abb. 267, 268 Mo, 443) verschmelzen. Nur wenn diese aus Ekto- und Entoderm bestehende Membran einreißt, entsteht eine Kiemen- oder Schlundspalte. Derartige Spalten bilden sich normalerweise nur bei den Kiemenatmern (vgl. Abb. 155), sowie bei den Sauropsiden, dagegen nicht bei den Säugetieren aus. Nur ausnahmsweise tritt bei Säugetieren der Durchbruch einer Verschlussmembran ein,

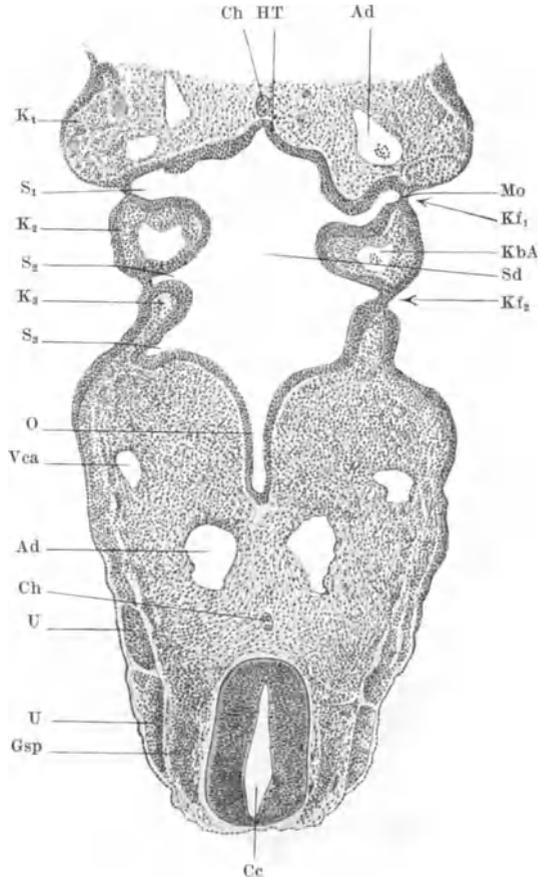


Abb. 267. Schiefer Horizontalschnitt durch die Kiemenbogen eines 4 mm langen menschlichen Embryo. Ad Aorta descendens; Ch Chorda dorsalis; Cc Canalis centralis des Rückenmarkes; Gsp Ganglion spinale; HT Hypophysentasche; K 1-3 1. bis 3. Kiemenbogen; KbA Kiemenbogenarterie; Kf 1, 2 1., 2. Kiemenfurche; Mo Membrana obturans; O Oesophagus; S 1-3 1. bis 3. Schlundtasche; Sd Schlunddarm; U Urwirbel; Vca Vena cardinalis anterior. 60fache Vergrößerung.

besonders selten beim Menschen und dann zumeist nur im Bereiche der zweiten Schlundtasche (Abb. 174). Nur in solchen abnormen Fällen darf man daher beim Menschen von „Kiemenspalten“ sprechen.

Die Gewebsmassen, welche sich zwischen je zwei Schlundtaschen und je zwei Kiemenfurchen befinden, sowie die unmittelbar vor der ersten und hinter der letzten Schlundtasche und Kiemenfurchen gelegenen Gewebsmassen werden als Kiemenbogen, Schlund-, Visceral- oder Branchialbogen bezeichnet (Abb. 173, 267). Diese Gewebsmassen werden aus allen drei Keimblättern gebildet, bestehen aber ihrer Hauptmasse nach aus Mesoderm, das nach außen hin von Ektoderm, nach den übrigen Seiten von Entoderm überzogen ist. Das

Mesoderm des 1. Kiemenbogens setzt sich nach vorne in das Kopfmesoderm, das des letzten Kiemenbogens nach hinten in das Rumpfmesoderm fort. Wegen seiner Beziehung zu den Kiemenbogen wird dieser vorderste Abschnitt des Darmrohres als *Kiemendarm*, wegen seiner späteren Bestimmung als *Schlunddarm* bezeichnet. Seine ventrale Wand stellt das zwischen den Abgangsstellen der beiderseitigen Schlundtaschen befindliche Gebiet vor, weshalb sie *Area mesobranchialis* genannt wird.

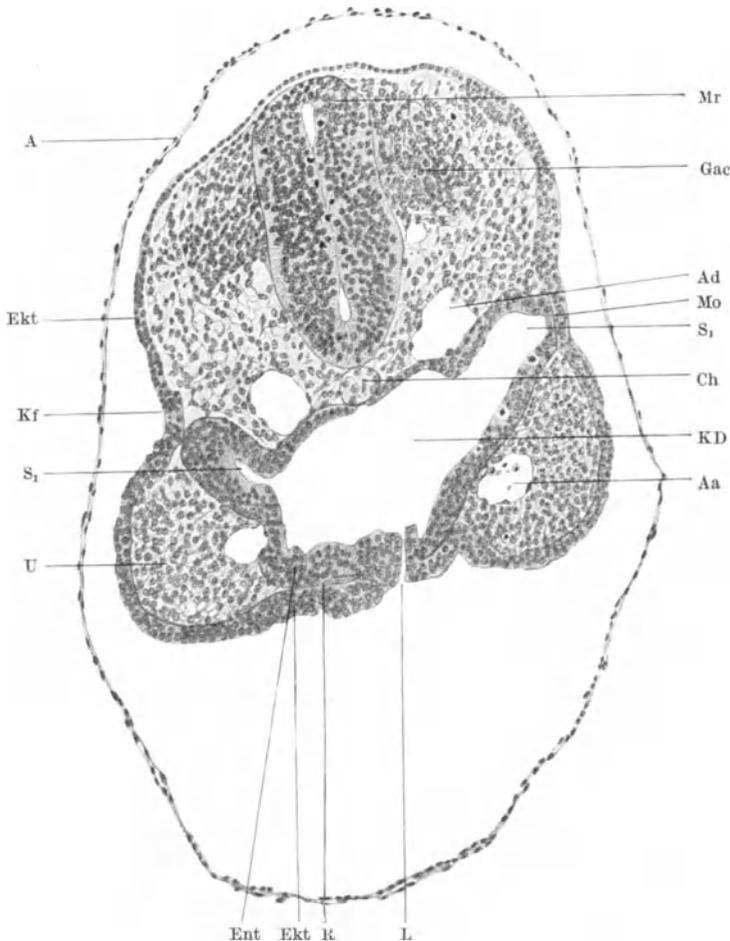


Abb. 268. Schiefschnitt durch die erste Schlundtasche eines menschlichen Embryo mit 18 Urwirbelpaaren. A Amnion; Aa, Ad Aorta ascendens, descendens, Ch Chorda; Ekt Ektoderm; Ent Entoderm; Gac Ganglion acousticum; Kf Kiemenfurche; KD Kiemendarm; L Lücke in der Rachenhaut; Mo Membrana obturans; Mr Medullarrohr; R Rachenhaut; S<sub>1</sub> erste Schlundtasche; U Unterkieferfortsatz. 120fache Vergrößerung.

Der erste und der zweite Bogen werden zusammen auch als *Visceralbogen* im engeren Sinne, die übrigen als *Branchial- oder Kiemenbogen* (im engeren Sinne) bezeichnet. Nach dieser Zählung besäßen z. B. die Selachier 5—7, fast alle übrigen Wirbeltiere 2—3, der Mensch 2 Kiemenbogen, alle Wirbeltiere außerdem aber auch noch 2 *Visceralbogen*, nämlich den Kiefer- und den Zungenbeinbogen. Diese Unterscheidung zwischen *Visceral-* und *Kiemenbogen* stützt sich darauf, daß die *Kiemenbogen* (im engeren Sinne) außer ihrer Beteiligung an der Bildung des *Visceralskelettes* auch noch die Träger der Kiemen (*Branchien*) sind, während die *Visceralbogen* nur zur Bildung des *Visceralskelettes* des Schädels herangezogen werden.

Die Zahl der Kiemenbogen und dementsprechend auch die Zahl der Schlundtaschen variiert bei den Wirbeltieren nur wenig: Während bei *Amphioxus* mehr als 100 Kiementaschen vorhanden sind, sinkt ihre Zahl bei den Cyclostomen auf 12, bei den Selachiern auf 6—8 (Abb. 155) herab und beträgt bei allen übrigen Wirbeltieren 5. Auch beim Menschen werden 5 Schlundtaschen angelegt, die 5. allerdings nur als ein kleiner Fortsatz der 4. Tasche (Abb. 271, S<sub>5</sub>). Da die Zahl der Kiemenbogen naturgemäß um 1 größer ist als jene der Schlundtaschen, kämen dem Menschen 6 Kiemenbogen zu. Allein die beiden letzten Kiemenbogen sind nur unvollkommen ausgebildet und von außen her überhaupt nicht sichtbar. Da ferner beim Menschen nur vier Kiemenfurchen ausgebildet werden (Abb. 211, 267) sind außen nur vier Kiemenbogen sichtbar (Abb. 209, 210, 599). Der erste führt den Namen Kieferbogen oder Mandibularbogen und zerfällt in einen Ober- und Unterkieferfortsatz (Abb. 211b, 212, 174); der zweite ist der Zungenbein- oder Hyoidbogen; die folgenden sind die Branchialbogen oder Kiemenbogen im engeren Sinne.

In jedem dieser Kiemenbogen entwickelt sich aus dem Mesoderm der Kiemenbogenknorpel und Kiemenbogenmuskel; in jeden Kiemenbogen dringt ein bestimmter Hirnnerv ein und jedem Kiemenbogen entspricht eine Kiemenbogenarterie, welche, da sie im Bogen von der Aorta ascendens zur Aorta descendens zieht, als Aortenbogen, besser — mit Ausnahme des linken vierten Bogens — als Arterienbogen bezeichnet wird (Abb. 236, 590). Der Knorpel des 1. Kiemenbogens ist der im Unterkieferfortsatze sich ausbildende MECKELsche Knorpel (Abb. 461, 638), der des 2. Kiemenbogens ist der Zungenbein- oder REICHERT'sche Knorpel; die folgenden Knorpelstücke haben keinen besonderen Namen. Der Nerv des 1. Kiemenbogens ist der Nervus trigeminus, welcher an den Oberkieferfortsatz seinen Ramus maxillaris, an den Unterkieferfortsatz seinen Ramus mandibularis abgibt; zum 2. Kiemenbogen zieht der N. facialis, zum 3. der N. glossopharyngeus, zu den übrigen Kiemenbogen der N. vagus.

Die Schlundtaschen treten frühzeitig auf, die erste bei Embryonen von etwa 5 Urwirbelpaaren; bei Embryonen von etwa 20 Urwirbelpaaren sind bereits vier Schlundtaschen vorhanden, während sich die fünfte bei Embryonen von etwa 5 mm größter Länge entwickelt.

Wie weit nach vorne das Gebiet der Schlundtaschen reicht, ergibt sich aus der Abb. 268. Sie stellt einen allerdings schiefen Querschnitt durch den in der Abb. 241 wiedergegebenen Vorderkopf dar. Die erste Schlundtasche (S<sub>1</sub>) befindet sich, wie man aus der Abbildung erschließen kann, dicht hinter der Rachenhaut (R), in welcher man eine der früher geschilderten und in der Abb. 241 sichtbaren Lücken (L) erblickt. Nach hinten reicht das Gebiet der Schlundtaschen bis zur Abgangsstelle des Larynx und Oesophagus vom Pharynx (Abb. 236, 267, 270, 271).

Da die Verlaufsrichtung der Schlundtaschen keine parallele ist, werden sie auf Schnitten nicht in gleicher Weise getroffen, so daß ein Schnitt durch die Gegend der Schlundtaschen z. B. das in der Abb. 269 wiedergegebene Bild darbietet.

In dem Maße, als sich das Vorderende des Embryo vergrößert, daher auch in die Breite wächst, müssen sich auch die Kiemenbogen verbreitern, d. h. es muß das zwischen der Wand des Kiemendarmes und dem Ektoderm der Seitenfläche des embryonalen Körpers befindliche Mesoderm an Masse zunehmen. Infolgedessen müssen sich auch die Schlundtaschen verlängern. Sie stellen jetzt Anhangsgebilde der Seitenwände des Kiemendarmes dar (Abb. 271, linke Seite), welche mit einer Öffnung an der seitlichen Darmwand beginnen (Abb. 233, 271), dann einen schmalen Gang — Ductus pharyngo-branchialis — darstellen (Abb. 271) und sich hierauf in ihrem seitlichen, dem Ektoderm

zugekehrten Endabschnitte zu einem Sacke verbreitern. Von dieser Ausbildungsstufe ab bezeichnet man die Schlundtaschen auch als sekundäre Taschen. Die fünfte Tasche bildet lediglich eine caudalwärts gerichtete Aussackung des Ductus pharyngo-branchialis der 4. Tasche (Abb. 271, S<sub>5</sub>), weshalb dieser Ductus auch als Ductus pharyngo-branchialis communis bezeichnet wird.

Die mit der Verbreiterung der Kiemenbogen verbundene mächtigere Ausbildung des Mesoderms hat auch zur Folge, daß das Mesoderm zwischen die beiden Epithellamellen der Membrana obturans vordringt und infolgedessen

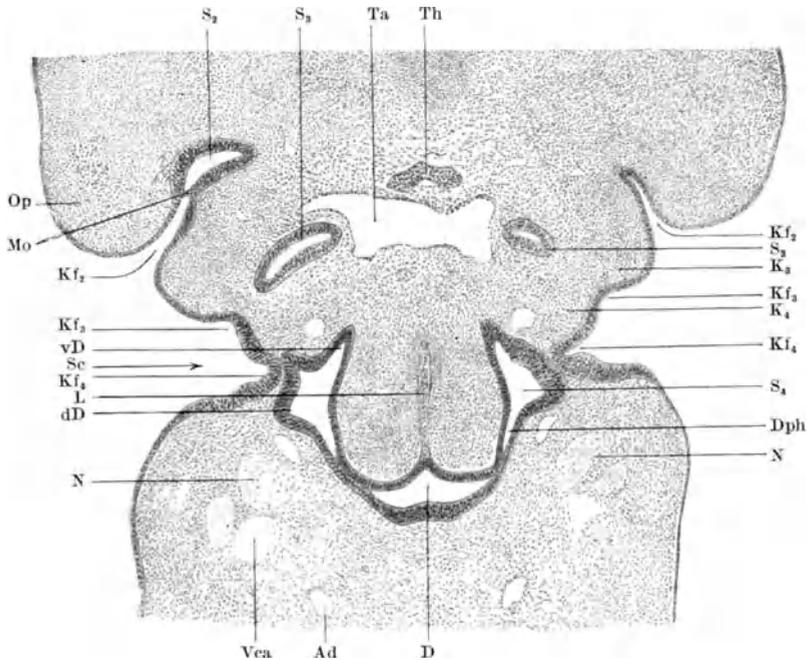


Abb. 269. Schnitt durch die Kiemenbogenregion eines 3,5 mm langen menschlichen Embryo. Ad Aorta descendens; D Kiemendarm; Dph Ductus pharyngobranchialis der 4. Schlundtasche; dD, vD dorsales, ventrales Divertikel dieser Tasche; Kf 2, 3, 4 2. bis 4. Kiemenfurche; L Anschnitt des Kehlkopfinganges; Mo Membrana obturans; Op Operculum; N Nerv; Sc Sinus cervicalis; S 2-4 2. bis 4. Schlundtasche; Ta Truncus arteriosus; Th Thyroidea; Vca Vena cardinalis anterior. 55fache Vergrößerung.

die Schlundtaschen vom Ektoderm abdrängt. Bei der ersten Schlundtasche erfolgt dies unmittelbar, bei den folgenden mittelbar, durch die Ausbildung der Halsbucht, des Sinus cervicalis. Wie bereits bei der Beschreibung der Ausbildung der äußeren Körperform menschlicher Embryonen erörtert wurde, bleiben der 3. und der 4. Kiemenbogen im Wachstum gegenüber dem 1. und 2. Kiemenbogen, sowie auch gegen ihre eigene Umgebung zurück, weshalb sie in den Grund einer hinter dem 2. Kiemenbogen sich ausbildenden Grube, Halsbucht, Sinus cervicalis, zu liegen kommen (Abb. 211, 212, 269, Sc). Der caudale Abschnitt des 2. Kiemenbogens wächst hierauf caudalwärts zu einem Fortsatze aus, dem Kiemendeckel, Operculum oder Opercularfortsatz (Abb. 213-215, 269, 270, 271). Der zunächst nach außen hin weit offene Sinus cervicalis wird von diesem caudalwärts vorwachsenden Fortsatze in zunehmendem Maße verdeckt und so die Eingangsstelle in den Sinus zu einem immer enger werdenden Gange, zum Ductus cervicalis, umgewandelt, dessen äußere Öffnung als Furche — Halsfurche, Sulcus cervicalis —

erscheint (Abb. 270, 271, Dc und Sc). Durch das Weiterwachsen des Operculum wird schließlich auch diese Furche zum Schwunde gebracht, das Operculum verschmilzt mit der seitlichen Körperwand, welche dann keine Kiemenfurchen mehr (außer der ersten) aufweist und so die unmittelbare Fortsetzung des 2. Kiemenbogens darstellt (Abb. 216). Aus der nunmehr von der Außenwelt abgeschlossenen Halsbucht ist ein mitten im Mesoderm der seitlichen Körperwand liegendes, von ektodermalem Epithel bekleidetes Bläschen — *Vesicula cervicalis* — entstanden, welches der 3. Schlundtasche seitlich

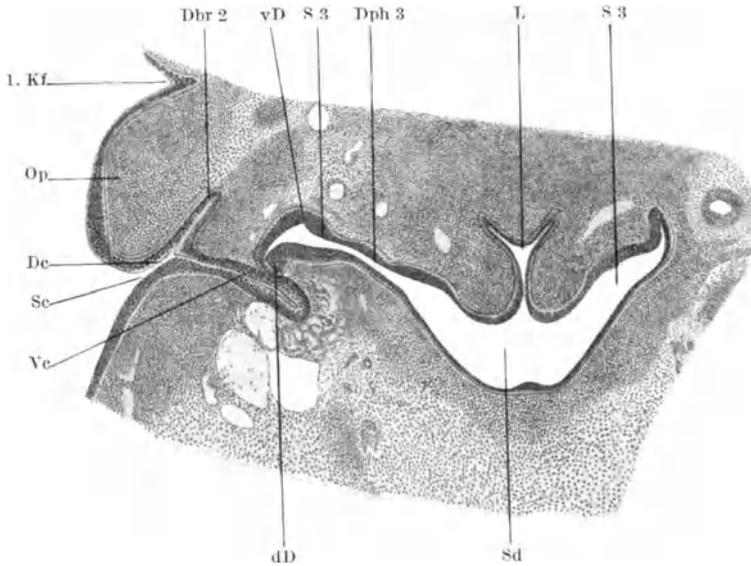


Abb. 270. Schnitt durch die 3. Schlundtasche und durch die Halsbucht eines 7 mm langen menschlichen Embryo. Da der Querschnitt schief steht sind diese Gebilde nur auf der einen Seite voll getroffen. Dbr 2 Ductus branchialis secundus; Dc Ductus cervicalis; Dph 3 Ductus pharyngobranchialis der 3. Schlundtasche; dD, vD dorsales, ventrales Divertikel dieser Tasche; 1. Kf 1. Kiemenfurche; L Kehlkopf; Op Operculum; S 3 3. Schlundtasche; Sc Sinus cervicalis; Sd Schlunddarm; Ve Vesicula cervicalis. 54fache Vergrößerung.

anliegt (Abb. 270, 271, Vc). Die am Grunde der Halsbucht befindliche 2. und 4. Kiemenfurche (Abb. 269, Kf<sub>2</sub>, Kf<sub>4</sub>) werden in zwei enge epitheliale (ektodermale) Gänge — Ductus branchialis secundus und quartus — umgewandelt (Abb. 270, 271, Db), welche von der Vesicula cervicalis zur 2., bzw. zur 4. Schlundtasche ziehen.

Mit dem fortschreitenden caudalwärts gerichteten Längenwachstum des embryonalen Körpers müssen sich auch der Sinus cervicalis und die aus ihm entstandenen Gebilde caudalwärts verschieben. Die Verschiebung des Sinus cervicalis erfolgt längs einer Linie, welche dem vorderen Rande des Musculus sternocleidomastoideus entspricht. Diese Linie gibt also die Verwachsungslinie des caudal vorrückenden Operculum mit der Seitenwand des embryonalen Körpers an. Das zwischen den beiderseitigen Verwachsungslinien befindliche Gebiet des Halses, das mittlere Halsdreieck, wird daher — in seiner oberen Wandschichte (Haut, Platysma) — vom Operculum, also vom 2. Kiemenbogen gebildet, weshalb auch der in dieser Wandschichte gelegene Muskel, das Platysma, vom Nerven des 2. Kiemenbogens, vom N. facialis, versorgt wird. Die unter dieser oberen Wandschichte in der Tiefe des Halses gelegenen Gebilde entstehen zum Teile aus den dem zweiten folgenden Kiemenbogen.

Normalerweise bilden sich die aus dem Sinus cervicalis entstandenen Gebilde, also die Vesicula cervicalis und die beiden Ductus branchiales, zurück und

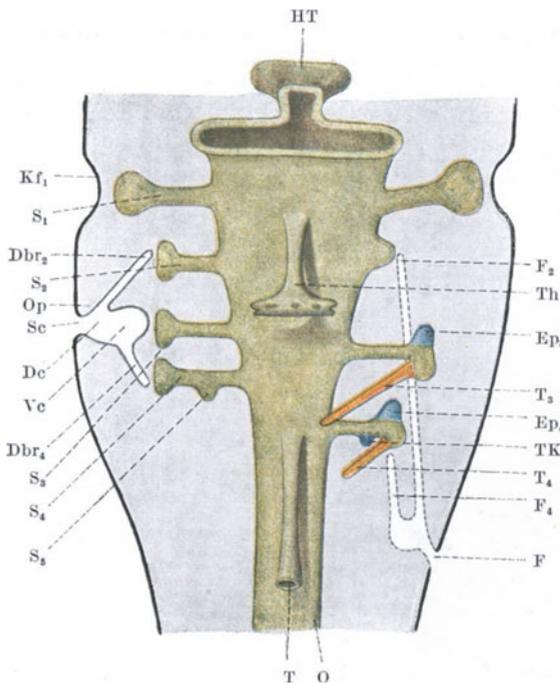


Abb. 271. Schematische Darstellung des Schlunddarmes, der Schlundtaschen und ihrer Abkömmlinge sowie der Halsbucht und der seitlichen Halsfistelgänge. Links (vom Beschauer aus) ein frühes, rechts ein späteres Entwicklungsstadium mit einer hypothetischen seitlichen Halsfistel. Dbr<sub>2,4</sub> Ductus branchialis secundus, quartus; Dc Ductus cervicalis; Ep 3, 4 Epithelkörper der 3., 4. Schlundtasche; F seitliche Halsfistel; F 2 bzw. 4 zur 2. bzw. 4. Schlundtasche ziehender Fistelgang; HT Hypophysentasche; Kf<sup>1</sup> 1. Kleinfurche; O Oesophagus; Op Operculum; S 1–5 1. bis 5. Schlundtasche; Sc Sulcus cervicalis; T Trachea; Th Thyreoidea; T 3 bzw. 4 von der 3. bzw. 4. Schlundtasche abgehendes Thymusdivertikel; TK telobranchialer Körper; Vc Vesicula cervicalis. Ektoderm schwarz, Entoderm grün, Mesoderm grau.

verschwinden spurlos, noch ehe die Bildung des mittleren Halsdreiecks vollendet ist.

Störungen dieser Entwicklungsvorgänge können in verschiedener Art eintreten. So kann die Verwachsung des Opercularfortsatzes mit der seitlichen Körperwand an irgendeiner Stelle unterbleiben, d. h. es erhält sich an dieser Stelle eine dem Ductus cervicalis entsprechende Öffnung. Diese Öffnungen müssen nach dem früher Gesagten stets am vorderen Rande des Musculus sternocleidomastoideus liegen. Man bezeichnet sie zum Unterschiede von den früher erwähnten (S. 321) medianen Halsfisteln als seitliche Halsfisteln oder Halskiefenfisteln (Fistulae colli congenitae, branchio-gene Fisteln). Hat sich auch die Vesicula cervicalis erhalten, so führt die Fistel in einen in der Tiefe des Halses liegenden Hohl sack. Erhält sich einer der Ductus branchiales, so gelangt man durch die Fistelöffnung in einen Kanal — „Fistelgang“ —, der bis in die Lichtung des

Darmrohres oder der Luftröhre führen kann. Befindet sich die Fistel in der unteren Hälfte des vorderen Randes des Musculus sternocleidomastoideus, so verläuft dieser Kanal nach aufwärts (Abb. 271, 272), sonst mehr quer. Die Schlundtaschen verschieben sich nämlich nicht in gleichem Grade caudalwärts wie der Opercularfortsatz und dessen Verwachsungsstelle mit der Körperwand. Bleibt daher die Vesicula cervicalis mit einem oder mit beiden Ductus branchiales erhalten, so verschiebt sie sich mit dem Operculum caudalwärts weiter fort als die Schlundtaschen und die Ductus branchiales müssen daher, da ihr blindes Endstück den mehr kranialwärts verbliebenen Schlundtaschen anliegt, in kranialer Richtung verlaufen (Abb. 272). Reißen die einander anliegenden Wände der Schlundtasche und des Ductus branchialis ein, so öffnet sich an dieser Stelle das Darmrohr in den Ductus branchialis und daher durch die Fistelöffnung frei nach außen („vollständige“ Halsfistel im Gegensatz zu der blind endenden „unvollständigen“ oder „äußeren“ Halsfistel). Da der 2. Schlundtasche beim Erwachsenen der Sinus tonsillaris entspricht, führt eine Halsfistel mit erhaltenem Ductus branchialis secundus im

Bereiche der Tonsillarbuchst in den Schlundraum. Da ferner die Arteria carotis externa ventral, die Arteria carotis interna dorsal von den Schlundtaschen liegt, muß der Fistelgang (= Ductus branchialis) zwischen diesen beiden Gefäßen verlaufen (Abb. 272). Der Öffnung der 3. Schlundtasche entspricht am fertigen Darmrohre die Furche vor, der Öffnung der 4. Tasche die Furche hinter der Plica nervi laryngei superioris im Sinus piriformis. Ein Durchbruch der Vesicula cervicalis in die ihr anliegende 3. Schlundtasche

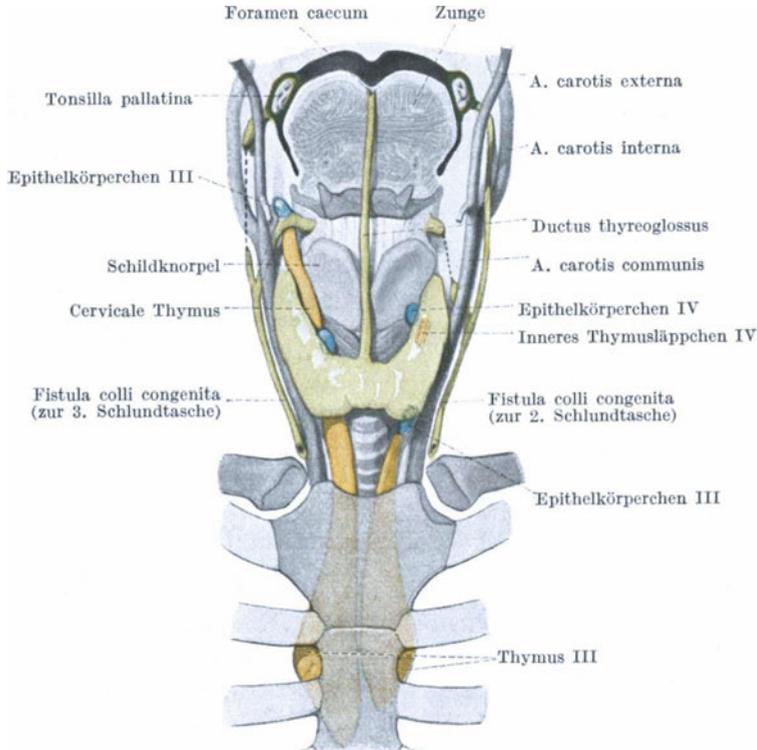


Abb. 272. Schematische Darstellung des normalen und des abnormen Verhaltens der Schlundtaschenorgane beim Erwachsenen. Auf der linken Körperseite ist ein dem Ductus branchialis secundus entsprechender, auf der rechten ein zur 3. Schlundtasche ziehender Fistelgang vorhanden. Auf der rechten Körperseite ist das Thymushorn (cervicale Thymus) erhalten und das Epithelkörperchen der 3. Schlundtasche nicht nach abwärts gerückt; auf der linken Körperseite ist ein Teil der aus der 4. Schlundtasche stammenden Thymusanlage an der Thyreoidea als „inneres Thymuslappchen“ erhalten geblieben. Nach BRAUS.

wird daher zu einer Eröffnung des vor der Plica nervi laryngei, ein Durchbruch des Ductus branchialis quartus in die 4. Schlundtasche zu einer Eröffnung des hinter der Plica befindlichen Raumes im Sinus piriformis führen.

Nach einer anderen, und zwar der bisher üblichen Erklärungsart entstehen diese Fistelgänge dadurch, daß eine Schlundtasche mit dem Ektoderm der betreffenden Kiemenfurche am Grunde des Sinus cervicalis verwächst und nun mit dem Sinus cervicalis nach abwärts rückt, also caudalwärts in die Länge gezogen wird. Das den Fistelgang auskleidende Epithel wäre danach das entodermale Epithel einer Schlundtasche, während es nach der früher gegebenen Erklärungsart ektodermaler Natur wäre, weil es von der Vesicula cervicalis oder von den Ductus branchiales stammt. Bei Zurückführung der Fistelgänge auf Schlundtaschen würde ferner die Fistelöffnung in der Halshaut einer Kiemen-

spalte entsprechen, da diese Öffnung eine durchbrochene Membrana obturans darstellen müßte. — Obzwar auch diese Annahme denkbar ist, so erscheint dennoch die erstbesprochene Erklärungsart als die wahrscheinlichere, weil sie weniger Hilfsannahmen als die an zweiter Stelle angeführte erfordert.

Aus erhalten bleibenden Teilen der Vesicula cervicalis, der Ductus branchiales und der Schlundtaschen können sich ferner mit Flüssigkeit erfüllte Gebilde — Cysten — oder durch Zellwucherung — Geschwülste — entwickeln. Man bezeichnet diese Gebilde, weil sie sich aus Elementen der Kiemenbogen, der Branchien, entwickeln als branchiogene Cysten, bzw. als branchiogene Tumoren.

### Die Differenzierung der Schlundtaschen. Die branchiogenen Organe.

Die Schlundtaschen unterscheiden sich ursprünglich im wesentlichen nur durch ihre caudalwärts abnehmende Größe voneinander, nicht so sehr durch ihre Gestalt (Abb. 271, linke Seite, Abb. 457): Jede Schlundtasche, mit Ausnahme der 5., beginnt mit einer Öffnung in der Seitenwand des Pharynx, bildet dann den Ductus pharyngo-branchialis und übergeht hierauf in den ausgeweiteten seitlichen Endabschnitt. Das Schicksal dieser ursprünglich einander ähnlichen Gebilde ist jedoch ein verschiedenes (Abb. 271, rechte Seite).

Die 5. Schlundtasche stellt nur eine Aussackung der vierten Tasche dar.

Die erste Schlundtasche ändert zwar ihre Verlaufsrichtung und ihre Größenverhältnisse, behält jedoch im wesentlichen ihre Gestalt bei. Ihre pharyngeale Öffnung wird zum Ostium pharyngeum tubae, ihr Ductus pharyngo-branchialis zur Tuba auditiva und ihr Endabschnitt zum primären Cavum tympani (Abb. 458). Entsprechend dieser Bestimmung wird daher die erste Schlundtasche auch Tubotympanaltasche genannt.

Die zweite Schlundtasche wächst dagegen nicht wie die erste mit dem embryonalen Körper mit, sie bleibt vielmehr im Wachstum derart zurück, daß sie später nur als eine kleine Aussackung der seitlichen Schlundwand unterhalb des Ostium pharyngeum tubae erscheint (Abb. 271) und schließlich fast völlig in der Schlundwand aufgeht. Nur ihr dorsaler Abschnitt bleibt erhalten und bildet die Tonsillenbucht (Abb. 271, 254 a, b), deren weitere Schicksale bereits geschildert wurden (S. 321).

Das Schicksal der drei folgenden Schlundtaschen ist insofern ein gemeinsames, als sie als „Taschen“ zugrunde gehen, jedoch vorher durch Differenzierung bestimmter Abschnitte ihres Epithels Organe ausbilden, welche sämtlich Drüsen mit innerer Sekretion darstellen. Diese paarigen Organe werden als Schlundtaschenabkömmlinge, als branchiogene Organe bezeichnet.

Die Differenzierung der 3. und 4. Schlundtasche erfolgt nach dem gleichen Typus (Abb. 271): In dem seitlichen, erweiterten Endabschnitte dieser beiden Taschen entstehen zu Ende des 1. Monates je zwei Ausfaltungen, eine dorsale und eine ventrale; die dorsalen liefern die Beischilddrüsen oder Epithelkörperchen, die ventralen sind die Thymusanlagen. Die dorsalen, richtiger: dorso-lateralen Ausfaltungen wandeln sich alsbald in eine solide Zellmasse um (Abb. 273), deren Epithelzellen hell erscheinen, vakuolisiert und schwer färbbar sind; die ventralen Ausfaltungen behalten ihr Lumen bei und stellen einen dünnwandigen Epithelschlauch dar, dessen Zellen granuliert, kleiner und leichter färbbar sind als die der dorsalen Aussprossung. Mit ihrer Längsachse stellen sich diese ventralen Aussprossungen der Schlundtaschen zunächst fast quer, dann mehr parallel zur Längsachse des Darmrohres ein. Sie verlängern sich hierbei caudalwärts (Abb. 271). Ihrem späteren Schicksale entsprechend können

sie als Thymusfortsätze der 3. und 4. Schlundtasche bezeichnet werden. Sowohl die dorsalen, als auch die ventralen Aussprossungen sind an der 3. Schlundtasche größer als an der 4., was mit dem Größenverhältnisse dieser beiden Taschen übereinstimmt.

Im Laufe des 2. Monates bilden sich nun die Ductus pharyngo-branchiales zurück, so daß die seitlichen Abschnitte der Schlundtaschen mit den von ihnen aussprossenden Fortsätzen den Zusammenhang mit dem Schlunde verlieren (Embryonen von etwa 14 mm Länge). Sie wandern nun caudal- und medialwärts weiter, wobei dem kranialen Ende des schlauchförmigen Thymusfortsatzes

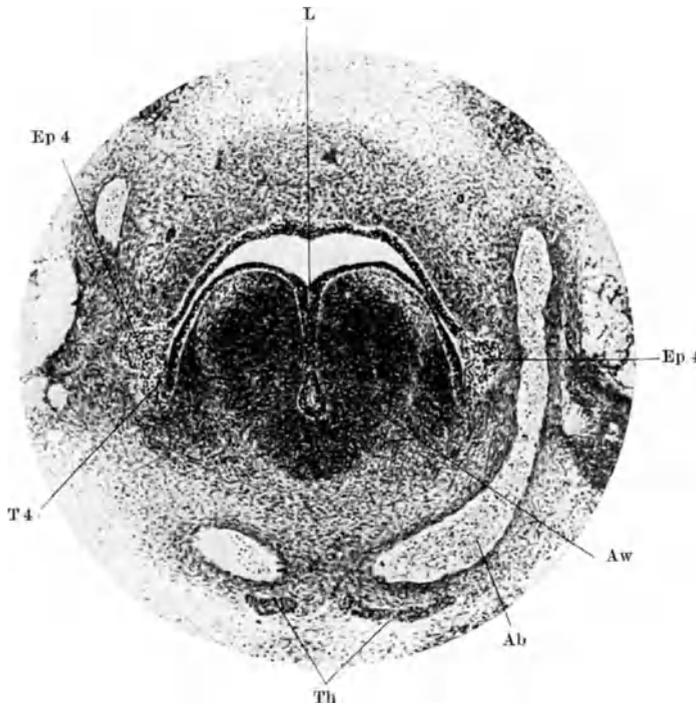


Abb. 273. Querschnitt durch die 4. Schlundtasche eines 10,5 mm langen menschlichen Embryo. Ab Aortenbogen; Aw Arytänoidwulst; Ep 4 Epithelkörper der 4. Schlundtasche; L Kehlkopfeingang; T 4 Thymusanlage der 4. Schlundtasche; Th Thyreoidea. 68fache Vergrößerung.

der Schlundtaschenrest mit dem Epithelkörperchen aufsitzt. Hierauf verschwindet die Lichtung in dem Epithelschlauche, so daß die Thymusanlage nunmehr einen soliden Zellstrang darstellt. Der caudale Abschnitt des Thymustranges der 3. Tasche verdickt sich und liefert die Hauptmasse des Thymus; der Thymusfortsatz der 4. Tasche bildet sich zumeist ganz zurück, kann aber, falls er erhalten bleibt, gleichfalls Thymusgewebe liefern. Der kraniale Abschnitt des Thymusfortsatzes der 3., in geringem Maße auch der später zugrunde gehende der 4. Tasche wird entsprechend dem Abwärtsrücken des caudalen Abschnittes immer mehr verlängert und verdünnt (Abb. 272). Da der caudale Abschnitt bis an die spätere Lagestätte der Thymus, also bis in den Brustraum wandert, wird er als Brustteil, der kraniale dagegen als Halsteil der Thymusanlage, als „cervicale Thymus“ oder als „Thymushorn“ bezeichnet. Bleibt er mit der 3. Schlundtasche in Verbindung, so bildet er den Ductus thymopharyngeus. Der immer schmaler werdende Halsteil verschwindet

schließlich völlig. Bleibt er ganz erhalten, so besitzt der betreffende Thymuslappen einen kranial aufsteigenden Fortsatz. Bleiben nur Teile von ihm erhalten, so liefern sie akzessorische Thymusläppchen. Werden diese von Schilddrüsengewebe umwachsen, so entstehen die inneren Thymusläppchen (Abb. 272).

Die beiderseitigen Thymusanlagen müssen bei ihrer median- und caudalwärts erfolgenden Wanderung einander immer näher kommen, so daß sie sich schließlich aneinander legen, ohne jedoch miteinander zu verschmelzen. Ihre Größe ist oft eine sehr verschiedene. Haben sich auch die Thymusanlagen der 4. Tasche erhalten, so besteht die Thymus aus 4 Lappen, von welchen die zwei größeren unteren aus der 3., die zwei kleineren oberen aus der 4. Tasche stammen.

Die Epithelkörperchenanlagen lösen sich während der Wanderung der Schlundtaschenreste von den Thymusfortsätzen ab und bleiben normalerweise an der Schilddrüse liegen (Abb. 272). Da das von der 3. Schlundtasche gebildete Epithelkörperchen bis an den unteren, das von der 4. Schlundtasche gebildete nur bis zum oberen Pole der Schilddrüse wandert, entsteht das obere Epithelkörperchen aus der vierten, das untere aus der dritten Schlundtasche. Wird das obere Epithelkörperchen von dem Schilddrüsengewebe umwachsen, so bildet es ein „inneres Epithelkörperchen“.

Die 5., lediglich einen Anhang der 4. darstellende Schlundtasche wandelt sich zu einem dickwandigen Epithelschlauche um, welcher sich von der Tasche ablöst. Er stellt dann ein Bläschen dar, das ventro-caudalwärts vorrückend an die Schilddrüse gelangt, wo es sich, wenigstens beim Menschen, wahrscheinlich rückbildet. Man bezeichnet dieses Gebilde als *telo-* oder *ultimo-branchialen Körper*. Da man früher glaubte, daß es sich in Schilddrüsengewebe umwandle, wurde es irrigerweise als seitliche oder paarige Schilddrüsenanlage bezeichnet.

Unter abnormen Umständen können Hemmungen dieser Wanderungsvorgänge eintreten, so daß z. B. ein Epithelkörperchen nicht an seine normale Lagestätte herabrückt (Abb. 272). Bleiben einzelne, normalerweise dem Untergange bestimmte Abschnitte der Schlundtaschen erhalten, so können sie Anlaß zur Entstehung von branchiogenen Fisteln, Cysten oder Tumoren geben.

Die Histogenese der Epithelkörper besteht im wesentlichen in der frühzeitigen Schaffung einer innigen Beziehung zwischen den Zellen des Epithelkörpers und den in seinem Bindegewebe verlaufenden zahlreichen Blutgefäßen. Die Epithelkörper werden von gefäßreichem Bindegewebe umwachsen, welches Fortsätze zwischen die von den Epithelzellen unterdessen gebildeten Stränge aussendet. Den weiten in diesen Fortsätzen befindlichen Capillaren sitzen die Epithelzellen dicht an.

Die Anlage der Thymus besteht aus Epithelsträngen, zwischen welchen sich jedoch anfangs überall, besonders aber im kranialen Abschnitte der Anlage, geschlossene Epithelbläschen vorfinden können. Betreffs der histogenetischen Umwandlung dieser Anlage bestehen zwei Hypothesen. Nach der einen sollen sich die Epithelzellen in Lymphocyten umwandeln (Transformationshypothese), nach der anderen sollen die Lymphocyten in die epitheliale Anlage einwandern (Immigrationshypothese). Die Umwandlung beginnt bei Embryonen von 30 mm, die Markbildung bei 40 mm, die Bildung der HASSALSchen Körper bei 50 mm langen Embryonen. — Bei der Umwandlung der Thymusanlage in Thymus kommt es zunächst zur Auflockerung der Epithelstränge und zur Umwandlung der Epithelzellen in sternförmige „Reticulumzellen“. Die Lymphocyten liegen später in dem aus diesen sternförmig verzweigten Zellen bestehenden „Reticulum“. Mark und Rinde der Thymus kommen durch

verschieden dichte Anhäufung der Zellen zustande. Die HASSALSchen Körper entstehen durch Hypertrophie einzelner Zellgruppen des Reticulums. Die Herkunft der myoiden Zellen der Thymus ist noch nicht ermittelt. Sollten sie — was nach den neuen Ermittlungen über die Potenzen embryonaler Zellen (S. 146, 166) durchaus möglich ist — nicht von eingewanderten mesodermalen Elementen, sondern von den Epithelzellen der Thymusanlage selbst stammen, so wäre dies ein Beweis dafür, daß Muskelzellen nicht bloß aus Meso- und Ekto-, sondern auch aus Entodermzellen entstehen können, wie dies z. B. bei den Cölenteraten tatsächlich der Fall ist.

Im Laufe des späteren Lebens macht die Thymus weitere Veränderungen durch, welche jedoch hier nicht besprochen werden können. Ihr mittleres Gewicht steigt von 12 g beim Neugeborenen in den ersten 5 Jahren bis auf 20 g an, um in der Zeit zwischen 11—15 Jahren das Höchstgewicht (etwa 22 g) zu erlangen.

Überblickt man die Differenzierungsprodukte des Schlunddarmes, so zeigt es sich, daß sie sehr mannigfaltige sind: Das Schlund-Entoderm liefert einen großen Teil des Epithels der späteren Mundhöhle und der Zunge, sowie das Epithel des Schlundes; die in diesem Epithel an verschiedenen Stellen entstehenden Geschmacksknospen; ferner die von diesen Epithelien aus entstehenden Drüsen, darunter Drüsen mit innerer Sekretion, nämlich die Thyreoidea, Thymus und die Epithelkörper; endlich lymphoepitheliales Gewebe im Bereiche des 2. Kiemenbogens (*Tonsilla lingualis*), der 1. und 2. Schlundtasche (*Tonsilla tubaria* und *palatina*), sowie der dorsalen Schlunddarmwand (*Tonsilla pharyngea*).

Die auffällige Tatsache, daß sich auch bei den Säugetieren und beim Menschen Kiemenbogen und Schlundtaschen entwickeln, obzwar ihnen hier nicht jene funktionelle Bedeutung wie bei den niederen Wirbeltieren zukommt und obzwar sie später der Rückbildung verfallen, wird von den Anhängern der Descendenzhypothese in dem Sinne gedeutet, daß hierin ein *Atavismus*, eine Wiederholung der von den höheren Wirbeltieren, also auch vom Menschen, bei ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung durchlaufenen Bildungsformen vorliege. In diesem Verhalten erblickt man geradezu einen Beweis für die Descendenzhypothese selbst. Ohne die Bedeutung dieser Tatsache nach dieser Richtung hin zu verkennen, darf jedoch nicht außer acht gelassen werden, daß bei den höheren Wirbeltieren aus den Schlundtaschen und Kiemenbogen wichtige Organe entstehen und daß daher die Bildung von Schlundtaschen und von Kiemenbogen bei diesen Tieren als ein notwendiges Mittel zur Bildung bestimmter Organe erfolgt. Entsprechend dem Grundplane der Entwicklung aller Wirbeltiere können sich die betreffenden Organe nur aus solchen Schlundtaschen und aus den Kiemenbogen entwickeln. Aus diesem Grunde werden daher Schlundtaschen und Kiemenbogen auch bei den höheren Wirbeltieren und beim Menschen gebildet, wenn auch die Kiemenbogen bei diesen Lebewesen keine Kiemen mehr entwickeln. Das Vorkommen von Schlundtaschen und Kiemenbogen bei den Embryonen höherer Wirbeltiere erscheint daher auch ohne Zuhilfenahme phylogenetischer Hypothesen begreiflich.

### Die Entwicklung der Speiseröhre.

Hinter dem Schlunddarme verengert sich das Darmrohr (Abb. 231, 264, 267) zu einem Darmabschnitte, von dessen ventraler Wand aus die Kehlkopf-Luftröhren-Lungenanlage entsteht, während dieser Darmabschnitt selbst zur Speiseröhre wird (Abb. 234). Diese stellt ursprünglich ein sehr kurzes, im

Verhältnisse zu seiner Kürze weites Rohr dar, das nur vom 4. bis zum 6. Urwirbel reicht, sich aber rasch verlängert. Bei 10 mm langen Embryonen ist es bereits etwa 2 mm lang und sein caudales Ende reicht ungefähr bis zum 7. Brustsegmente. Die Verlängerung erfolgt hauptsächlich in caudaler Richtung (Abb. 277). Beim Neugeborenen ist der Oesophagus etwa 10 cm lang und sein caudales Ende steht in der Höhe des 10. Brustwirbels. Die weitere Verlängerung des Oesophagus erfolgt gleichmäßig, jedoch relativ schwächer als die Verlängerung des Körpers, so daß sich der Oesophagus gegenüber der Körperlänge relativ verkürzt.

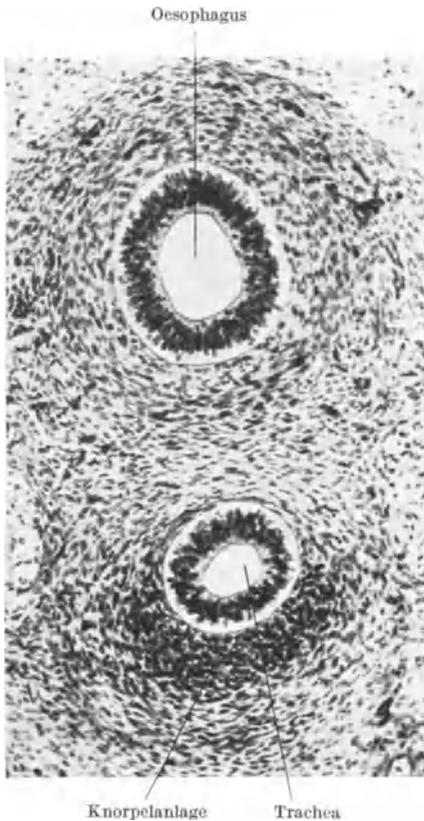


Abb. 274. Querschnitt durch den Oesophagus und durch die Trachea eines 11 mm langen menschlichen Embryo. 132fache Vergrößerung.

Das Epithel des Oesophagus besteht ursprünglich aus einer einfachen Lage von Zellen, welche etwas höher als jene des Epithels des Schlunddarmes sind. Im 2. Monate wird dieses Epithel zwei-, dann mehrreihig, zylindrisch (Abb. 274, 275), später 3–4schichtig. Hierauf wandeln sich die oberflächlichen Zellen in Flimmerzellen um. Zwischen ihnen treten blasige, helle, über die Oberfläche vorragende Zellen auf, welche wegen ihres Reichtums an Glykogen als Glykogenzellen bezeichnet werden. Aus diesen an Zahl zunehmenden Zellen entsteht die Hauptmasse des geschichteten Pflasterepithels des Oesophagus, nur eine kleinere Anzahl dieser Zellen bildet sich zu Flimmerzellen aus. Wenn daher auch die Oberfläche des Oesophagus-epithels vom 3. Monate ab ein Flimmer-epithel besitzt, so ist dieses Flimmer-epithel dennoch niemals ein geschlossenes, da sich in allen Entwicklungsstadien Gruppen von flimmerlosen Zellen in ihm vorfinden. In demselben Maße als sich das geschichtete Pflaster-epithel des Oesophagus ausbildet, werden die oberflächlich gelegenen Flimmer-epithelzellen abgestoßen und durch die nachrückenden Pflaster-epithelzellen

ersetzt. Inseln von Flimmer-epithel sind stets beim Neugeborenen und auch später noch vorhanden, wenn auch die Flimmerzellen kurz vor der Geburt zum größten Teile verschwinden. — Es handelt sich also bei der Bildung des Epithels des Oesophagus nicht um eine Umwandlung von bereits differenzierten in anders differenzierte Zellen, also nicht um eine „Metaplasie“, sondern um die Abstoßung einer Zellart und um die Ausbildung von geschichtetem Pflaster-epithel aus der anderen Zellart des ursprünglichen Oesophagusepithels. Statt dieser Umwandlung in Pflaster-epithel kann stellenweise auch eine Umwandlung in Magen-epithel erfolgen und dieses Epithel kann dann Kardial- und Fundusdrüsen bilden, so daß sich mitten im Oesophagusepithel Inseln von Magenschleimhaut (obere und untere kardiale Oesophagusdrüsen, Magenschleimhautinseln) vorfinden. Dies tritt fast regelmäßig (in 70%) in der Höhe des

Ringknorpels, sehr häufig im unteren Abschnitte der Speiseröhre ein. Es handelt sich hierbei um eine Entfaltung von Potenzen, welche ursprünglich, nach dem früher Gesagten (S. 166), allen Entodermzellen zukommen.

Zu Ende des 1. oder zu Anfang des 2. Monats treten in dem Epithel Höhlungen auf, welche zum Teile größer als die Lichtung der Speiseröhre sein können (Abb. 276). Zuerst erscheinen sie im kranialen Abschnitte des Oesophagus und breiten sich dann magenwärts aus. Auf dem Querschnittsbilde durch den Oesophagus zeigen sich daher viele Lücken, von welchen eine die ursprüngliche Lichtung darstellt. Sie ist dadurch gekennzeichnet, daß die Epithelzellkerne hier dichtgedrängt beieinander stehen.

Wie in anderen Darmabschnitten, tritt auch im Oesophagusepithel im 2. Monate eine starke Zellvermehrung ein. Sie kann stellenweise so bedeutend sein, daß sogar die Lichtung verschwindet und der Oesophagus an dieser Stelle ein solides Epithelrohr darstellt. Bei Embryonen von etwa 30 mm tritt dann ein Zerfall der zentralen Zellen ein. Die dadurch entstehenden Lücken werden größer und verschmelzen miteinander, so daß wieder ein einheitliches Lumen entsteht, in welches auch die übrigen Höhlen im Epithel durchbrechen. Der quere Durchmesser dieses Lumens ist frühzeitig größer als der sagittale (Abb. 275).

Die Drüsen treten zu Ende des 3. Monats als Gruppen von kleinen, lichterem Zellen auf. Ihre Entwicklung erfolgt sehr langsam. Sie bilden zunächst kleine

Schläuche, von welchen sich gewöhnlich mehrere mit einer gemeinsamen Höhlung in die Lichtung der Speiseröhre öffnen. Dort wo das Epithel zu Magenepithel umgewandelt wurde, bilden sich die bereits erwähnten Drüsenarten des Magens aus.

In der mesodermalen Hülle des Epithels beginnt die Differenzierung im 2. Monate (Abb. 275, 616). Vorher verdichtet sich das Gewebe und bildet konzentrische Lagen. Die Differenzierung schreitet in caudaler Richtung fort und betrifft zuerst die Ringmuskulatur. Am Ende des 4. Monats entsteht eine Muscularis mucosae. Das Bildungsgewebe für die glatte und quergestreifte Muskulatur ist morphologisch vollkommen gleichartig. Die Ursache, warum sich aus diesem gleichartig erscheinenden Gewebe im oberen Abschnitte der Speiseröhre quergestreifte, im unteren glatte Muskulatur entwickelt, ist unbekannt. Die glatte Muskulatur reicht ursprünglich weiter nach aufwärts, bis zum Kehlkopfe.

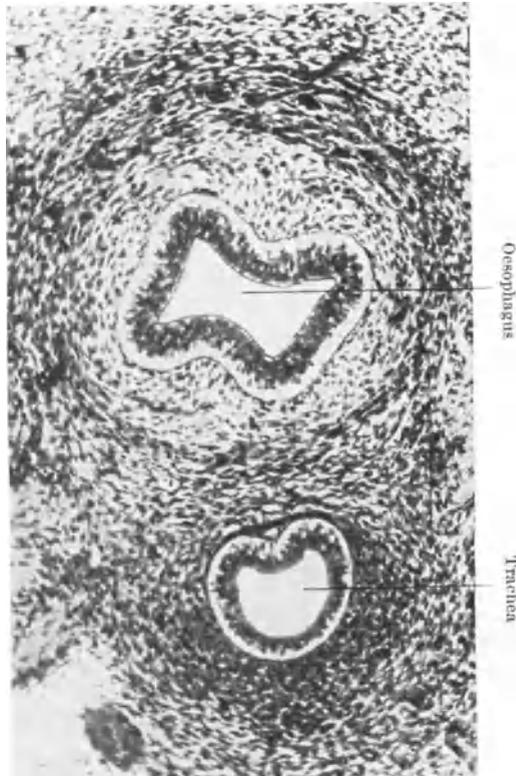


Abb. 275. Querschnitt durch die Trachea und durch den Oesophagus eines 13,5 mm langen menschlichen Embryo. 130fache Vergrößerung.

Schon im 2. Monate faltet sich die Schleimhaut, indem an der Vorder- und an der Rückwand je eine Längsfalte auftritt (Abb. 275). Hierzu gesellt sich später je eine seitlich verlaufende Längsfalte. Bei 40—50 mm langen Embryonen treten weitere Falten auf, so daß der Querschnitt durch die Schleimhaut eine Sternfigur darstellt.

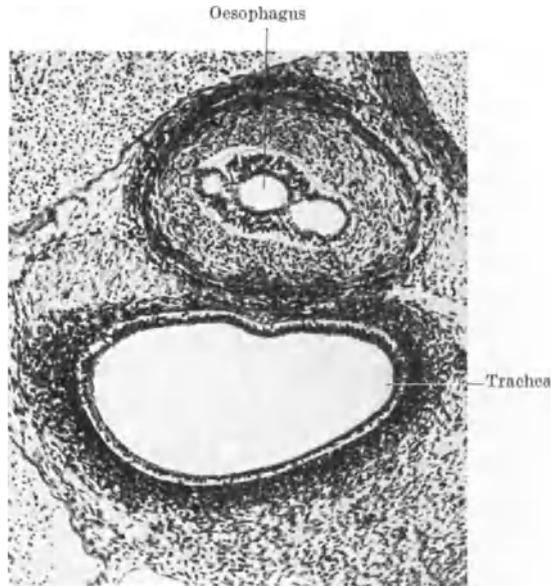


Abb. 276. Querschnitt durch den Oesophagus und durch die Trachea eines 13 mm langen menschlichen Embryo. 88fache Vergrößerung.

Die Schleimhautpapillen bilden sich erst nach der Geburt aus, doch besitzt die Epithelgrenze bereits vorher einen leicht gewellten Verlauf.

### Die Entwicklung des Magens.

Schon bei Embryonen von 3,4 mm (30 Urvirbelpaare) ist der Magen als wulstige Verdickung des Darmrohres zu erkennen. Bei 4 mm langen Embryonen besitzt er die Form einer Spindel (Abb. 234, älteres Stadium Abb. 325, 591). Da das Darmrohr in der sagittalen Medianebene des Körpers verläuft, liegt auch der Magen in dieser Medianebene. Man kann an ihm ein oberes und ein unteres Ende, einen ventralen (vorderen) und einen dorsalen (hinteren) Rand, sowie eine linke und eine rechte Seitenfläche unterscheiden. Diese mediane Einstellung des Magens beginnt sich bei Embryonen von etwa 5 mm Länge zu ändern: Der dorsale Magenrand weicht nach links ab, so daß sich der Magen immer mehr frontal einstellt (Abb. 281, 560, 593). Der Magen dreht sich also um seine Längsachse von links nach rechts. Die Folge davon ist, daß man an dem Magen von etwa 12 mm langen Embryonen nicht mehr eine linke und eine rechte, sondern bereits eine vordere und eine hintere Wand unterscheiden kann: Die ursprünglich linke Fläche ist zur vorderen, die rechte zur hinteren Fläche geworden. Gleichzeitig mit dieser Drehung findet eine zweite Drehung um eine sagittale Achse derart statt, daß das untere Magenende nach rechts und oben unter die Leber rückt, während sich das obere Ende ein wenig nach links und caudalwärts verschiebt. Der ursprünglich vordere Magenrand verläuft jetzt infolge dieser Drehungen von links oben nach rechts unten in einer kranialwärts

schwach konkaven Linie, der ursprünglich hintere Magenrand in einer nach links und caudalwärts konvexen Linie. Damit ist die Grundform des späteren Magens festgelegt: Man kann jetzt an ihm eine vordere und eine hintere Fläche, einen oberen (rechten) und einen unteren (linken) Rand — die *Curvatura minor* und *major* —, ein links oben stehendes Kardial- und ein rechts von der Medianebene und tiefer als das andere stehendes Pylorusende unterscheiden.

Diese Form- und Stellungsänderung des Magens wird durch Umstände bewirkt, welche nicht genau bekannt sind. Gesteigertes Wachstum in die Länge, ungleiches Flächenwachstum der Rohrwandung, Einflüsse der Nachbarorgane, besonders der Leber, Raumverhältnisse in der Bauchhöhle sollen hierbei eine Rolle spielen. Die beiden erstgenannten Umstände sind wohl von ausschlaggebender Bedeutung, so daß also auch die Stellungsänderungen des Magens im wesentlichen aktiv von ihm selbst und nicht passiv, durch Nachbarschaftsbeziehungen, bewirkt werden. Die linksseitige Lagerung und Stellung des Magens wird also im wesentlichen durch innere Ursachen bedingt, welche schon in der Magenanlage determiniert sind. Dies gilt auch für die Lagerung der Darmschlingen und für die Rechtslagerung der Leber. Entsprechende Versuche bei Amphibienembryonen lehrten, daß die Ursache für diese Lagerungen schon in frühen Entwicklungsstadien im Entoderm selbst vorhanden und daß sie wahrscheinlich schon in der Organisation des Eies festgelegt ist.

Schon bei 12 mm langen Embryonen sind das *Corpus ventriculi* und der *Canalis pyloricus* am Magen unterscheidbar und der *Fornix (Fundus) ventriculi* ist als konische Vorwölbung zu erkennen. Sie vergrößert sich rasch und nimmt die spätere, mehr kugelige Form an. Gleichzeitig bildet sich auch der *Sinus gastricus* aus, so daß bei 15 mm langen Embryonen bereits alle späteren Magenteile vorhanden sind. Der Pylorus erscheint zuerst nur als einfache Epithelverdickung, welche die Grenze zwischen Magen und Duodenum bildet, während gegen den übrigen Magen zu keine Grenze besteht.

Die rasche Ausbildung der Magenform geht mit einer raschen Größentfaltung einher: Der Magen ist daher ursprünglich verhältnismäßig größer als später (Abb. 281, 560). Beim Neugeborenen beträgt sein Füllraum etwa 30 ccm. Sie nimmt besonders in den ersten Wochen rasch zu.

Die Lage des Magens ändert sich während der Entwicklung. Er steht ursprünglich sehr hoch. Bei 11 mm langen Embryonen steht die Kardial- in der Höhe des 3.—4., der Pylorus in der Höhe des 7.—8. Brustwirbels. Bei 17 mm langen Embryonen steht der Magen bereits in der Nähe seiner späteren Lagerstätte.

Die weitere Verschiebung in caudaler Richtung dauert entsprechend der Verlängerung des Oesophagus und entsprechend der caudalen Verschiebung der Brustorgane bis über die Fetalzeit hinaus fort. Auch im späteren Leben erfährt der Magen — vor allem durch den wechselnden Stand des Zwerchfells — Stellungsänderungen.

Das Epithel des Magens wird sehr bald höher als jenes des Oesophagus, 3—5 schichtig, mit hohen basalen Zellen. Erst zu Anfang des 3. Monates wird das Magenepithel einschichtig, mit hohen Zellen. Bei 100 mm langen Embryonen treten intraepitheliale Gruben als Anlagen der Magengruben in ihm auf, hierauf solide Epithelprossen als Anlagen der Drüsen. Im Bereiche des *Fornix* sondern sich in diesen Drüsenanlagen sehr bald zwei Zellarten aus, die Haupt- und die Belegzellen. Gegen den Pylorus zu werden die Magengruben tiefer und in den Drüsenanlagen treten zunächst zwar auch Belegzellen auf, welche jedoch bald verschwinden, so daß in diesen Drüsen nur eine Zellart übrig bleibt. An der Kardial- entstehen kurze Drüsenläuche mit den Pylorusdrüsen ähnlichen Zellen.

Ungefähr gleichzeitig mit den im Oesophagus sich bildenden Längsfalten treten an der *Curvatura minor* zwei Längsfalten auf, zu welchen sich alsbald zwei weitere hinzugesellen, um die Anlage der Magenstraße zu bilden. Entsprechend der im Verhältnisse zur Längenentfaltung des Magens bedeutenden Zellvermehrung entstehen dann die weiteren Falten der Magenschleimhaut.

Die Differenzierung der Muskulatur in den äußeren Schichten der mesodermalen Hülle des Magenepithels beginnt bei Embryonen von 15 mm mit der Ausbildung der Ringmuskelschichte (Abb. 306, Rm, 563). Sie entwickelt sich besonders gut im Bereiche des ganzen *Canalis pylori*. Erst bei Embryonen von 90 mm Länge soll die Längsmuskelschichte, bei 150 mm die *Fibrae obliquae* zu erscheinen beginnen. Die *Muscularis mucosae* erscheint bei Embryonen von etwa 120 mm Länge. Im Bereiche der *Valvula pylori* tritt erst viel später eine starke Zunahme der Ringmuskulatur auf, durch welche der *Sphincter pylori* entsteht. Die *Valvula pylorica* ist noch beim Neugeborenen schwach ausgebildet.

Nach außen von der Muskulatur der Magenwand befindet sich das von der *Splanchnopleura* entstandene embryonale — *viscerale* — Bindegewebe, welches gegen die Leibeshöhle zu von den niedrigen Epithelzellen der *Splanchnopleura* — *Cölo-*, später *Peritonaealepithel* — bekleidet wird. Dieses *viscerale* Bindegewebe bildet zusammen mit seinem Epithelüberzuge das *Mesenterium* des Magens, das *Mesogastrium*. Das *Mesogastrium dorsale* zieht von der hinteren Wand der Leibeshöhle zum hinteren Magenrande, das *Mesogastrium ventrale* vom vorderen Magenrande und von dem oberen Abschnitte des absteigenden Schenkels der Nabelschleife zur vorderen Bauchwand, wo es bis zur Nabelgend herabreicht (Abb. 325).

### Das Duodenum und die primäre Darmschleife.

Die Anlage des Duodenum stellt ein dünnes Rohr dar, welches sich als unmittelbare Fortsetzung des noch in kranio-caudaler Richtung verlaufenden Magens über 2—3 Segmente erstreckt und diese Verlaufsrichtung eine Zeitlang auch beibehält (Abb. 234, 277). Später ändert sich dies und das Duodenum bildet eine Schleife (Abb. 280, 325, 327—329), deren Scheitel nach rechts gewendet ist. Die Ursache für die Bildung dieser Schleife liegt im wesentlichen in der Eigenart des Wachstums des Duodenums selbst, wenn auch noch andere Momente hierbei mitwirken, wie das im Verhältnisse zur Wirbelsäule relativ stärkere Längenwachstum des Duodenums und die Gestaltung der Mesenterialverhältnisse (s. diese). Bei etwa 10 mm langen Embryonen vermag man am Duodenum bereits eine nach rechts und dorsal gewendete *Pars superior* und eine nach links und caudal verlaufende *Pars descendens* zu unterscheiden, welche mit einer scharfen Biegung — der späteren *Flexura duodeno-jejunalis* — in den folgenden Darmabschnitt übergeht (Abb. 280, 325, 327). Dieser stellt schon in früheren Stadien eine in der sagittalen Medianebene stehende Schleife dar, deren Konvexität dem Nabel zugekehrt ist (Abb. 234, 277, 325, 356, 357, 381, 592, 593), weshalb man sie als Nabelschleife oder als primäre Darmschleife bezeichnet. Vom Scheitel dieser Schleife geht der *Ductus omphalo-entericus* ab (Abb. 234, Ns, Doe), der sich in der bereits geschilderten Weise vom Darme abschnürt. Infolge ihres starken Längenwachstums findet diese Schleife in der Bauchhöhle keinen genügenden Platz, weshalb sie mit ihrem Scheitel in das Nabelstrangecölo- vordringt (Abb. 277, 280, 207 b). Die Schleife steht zunächst median-sagittal, so daß man an ihr einen kranialen und einen caudalen Schenkel unterscheiden kann. Der kraniale Schenkel verläuft vom Duodenum zum Nabel, der caudale vom Nabel kranialwärts. In bezug auf den Nabel ist daher

der kraniale Schenkel der absteigende, der caudale der aufsteigende. Der aufsteigende Schenkel verläuft vom Nabel zur hinteren Bauchhöhlenwand und übergeht daselbst mit der primären Colonflexur in den Enddarm (Abb. 277, 325, 326). Die Übergangsstelle entspricht der späteren Flexura coli sinistra, jedoch nicht ihrer Lage nach, da sie nicht wie diese Flexur links von der Medianebene, sondern in der Medianebene liegt.

Im weiteren Verlaufe kommt es bei Embryonen vom Ende des 1. Monates, wahrscheinlich infolge verschiedenen Wachstums der Rohrwandung, zu einer Drehung der Nabelschleife (Abb. 278), so daß sich die beiden Schenkel der Schleife in eine Querebene legen (Abb. 280, 326, 356, 357, 381), daher nunmehr nebeneinander zu liegen kommen, und zwar der früher absteigende kraniale rechts, der aufsteigende caudale links von der Mittelebene. In diesem Stadium unterscheidet man daher einen rechten und einen linken Schenkel der Nabelschleife. Ihrer späteren Bestimmung gemäß können diese Schenkel als Jejunum-Ileum- und als Ileum-Colonschenkel bezeichnet werden, woraus hervorgeht, daß das Ileum aus beiden Schenkeln entsteht. Während und nach dieser Drehung kommen das kraniale und das caudale Ende der Nabelschleife, also die Flexura duodeno-jejunalis und die primäre Colonschleife, ineinander durch Verschiebung der Flexura duodeno-jejunalis nach links immer näher, während der Scheitel der Nabelschleife in das Nabelstrangcölium verschoben wird (Embryonen von etwa 12 mm Länge).

Von dem Scheitel der Nabelschleife geht, wie früher beschrieben wurde, am Darmnabel der Dottergang, Ductus omphalo-entericus ab (Abb. 234, 325, 591). Er ist von embryonalem Bindegewebe, einer Fortsetzung des Mesenteriums der Nabelschleife (Abb. 235) umhüllt und in diesem Bindegewebe verlaufen die Arteriae und Venae omphalo-mesentericae (Abb. 279, 293, 592). An der Außenfläche ist das Bindegewebe von der Fortsetzung des Colöme epithels überzogen, dessen Zellen aber schon in der Höhe des Darmnabels niedriger werden (Abb. 235) und sich so rasch abplatteln, daß sie in einiger Entfernung vom Darmnabel von den unter ihnen gelegenen Zellen kaum unterschieden werden können (Abb. 279).

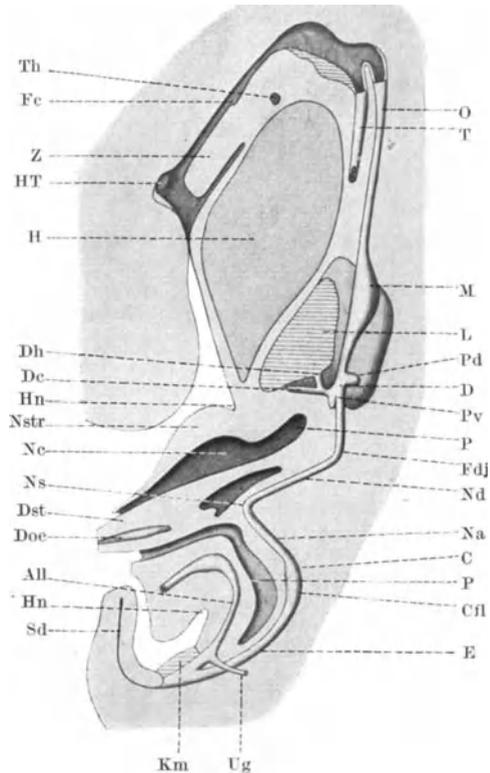


Abb. 277. Rekonstruktion des Darmkanales eines 7,5 mm langen menschlichen Embryo. All Allantois-Caecumanlage; Cfl primäre Colonflexur; D Duodenum; Dc Ductus cysticus; Dh Ductus hepaticus; Doe Ductus omphalo-entericus; Dst Darmstiel; E Enddarm; Fc Foramen caecum; Fdj Flexura duodeno-jejunalis; H Herzbeutelhöhle; Hn Hautnabel; HT Hypophysentasche; Km Kloakenmembran; L Leber; M Magen; Na, Nd aufsteigender, absteigender Schenkel der Nabelschleife; Ne Nabelstrangcölium; Ns Scheitel der Nabelschleife; Nstr Nabelstrang; O Oesophagus; P Peritonealhöhle; Pd, Pv Pankreas dorsale, ventrale; Sd Schwanzdarm; T Trachea; Th Thyreoidea; Ug Urnierengang; Z Zunge. 12,5fache Vergrößerung.  
Nach LEWIS.

Alle diese Gebilde stellen zusammen einen Strang dar, welcher vom Scheitel der Nabelschleife abgeht und daher als Darmstiel oder, da er den Dottergang

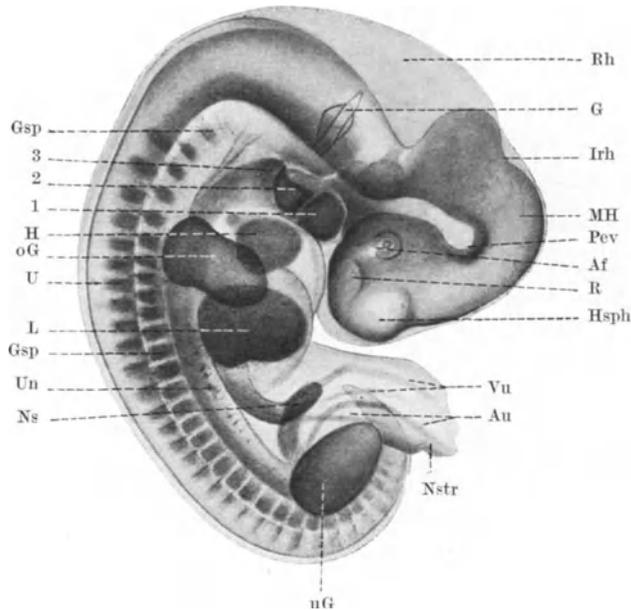


Abb. 278. Durchscheinend gemachter 8,5 mm langer menschlicher Embryo. Au Arteriae umbilicales; fA fetale Augenspalte; oG, uG obere, untere Gliedmaße; G Gehörbläschen; Gsp Ganglion spinale; H Herz; Hsph Hemisphärenbläschen; Irh Isthmus rhombencephali; L Leber; MH Mittelhirn; Ns Nabelschleife; Nstr Nabelstrang; Pev Plica encephali ventralis; R Riechgrube; Rh Rautenhirn; U Urwirbel; Un Urnieren; Vu Venae umbilicales; 1–3 1. bis 3. Kiemenbogen.

in sich enthält und diesen im Nabelstrange zum Dottersack (Nabelbläschen) leitet, als Dottersackstiel, Dotterstiel oder Nabelblasenstiel bezeichnet wird.

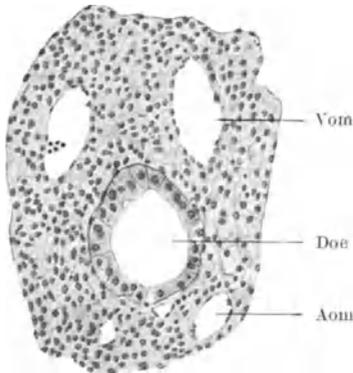


Abb. 279. Querschnitt durch den Darmstiel eines 6 mm langen menschlichen Embryo. Aom Arteria omphalo-mesenterica; Doe Ductus omphalo-entericus; Vom Vena omphalo-mesenterica. 110fache Vergrößerung.

Normalerweise wird er gleichzeitig mit dem Dottergange (S. 195, 248, 282) vom Darne abgeschnürt (Abb. 277), erhält sich aber in der bereits früher geschilderten Weise mit seinen Resten im Nabelstrange (Abb. 207 b). An der Abschnürungsstelle, also im Scheitel der Nabelschleife, kann sich eine kleine Erweiterung oder eine kleine Epithelknospe erhalten. Der mesodermale Teil des Dotterstieles erhält sich länger als der Dottergang. Er stellt dann die Fortsetzung des Mesoileum dar. Nach Obliteration der in ihm enthaltenen Arteriae omphalo-mesentericae reißt er bei etwa 15–20 mm langen Embryonen am Mesoileum durch und bildet sich dann zurück.

Der Scheitel der Nabelschleife bildet keine Grenze zwischen zwei potentiell verschiedenartigen Teilen der Schleife. Diese Grenze liegt vielmehr im caudalen Ende der

Schleife. Hier bildet sich, und zwar schon bei etwa 6 mm langen Embryonen, eine Erweiterung aus, welche die Anlage des Caecum darstellt (Abb. 277, 280, 325, 326).

Demnach bildet sich aus dem rechten (absteigenden) Schenkel der Nabelschleife das Jejunum und der größte Teil des Ileum, aus dem linken Schenkel der Rest des Ileum, das Caecum, das Colon ascendens und transversum aus, während die folgenden Abschnitte des Darmes aus dem Enddarm entstehen.

Der Entfernung zwischen dem Scheitel der Nabelschleife und der Stelle der Caecumanlage, also der Länge des ileumliefernden Abschnittes des linken Schleifenschenkels, entspricht beim Erwachsenen eine etwa 80 cm lange Strecke oberhalb der Valvula ileo-caecalis. Der linke Schleifenschenkel liefert also ein etwa 80 cm langes Stück des untersten Ileumabschnittes. Man kann dies daraus erschließen, daß sich in etwa 2% der Fälle, und zwar viel häufiger bei Frauen als bei Männern, der Ductus omphalo-entericus nicht vom Darmrohre abschnürt, sondern mit seinem Anfangsstücke erhalten bleibt und zu einem Darmstücke auswächst. Er bildet dann einen seitlichen Fortsatz am Ileum, das Diverticulum ilei (Meckeli), das 2—25 cm lang sein kann. Dieses Divertikel sitzt nun an einer etwa 80 cm von der Valvula ileo-caecalis entfernten Stelle dem Ileum auf. Es hängt zumeist frei in die Bauchhöhle hinein und ist nur selten mit seiner Spitze am Nabel befestigt.

Die beiden Schenkel der Nabelschleife wachsen zunächst gleichmäßig in das Nabelstrangcölon vor. Um die Mitte des 2. Monats beginnt dann der im Nabelstrange befindliche Abschnitt des rechten (absteigenden) Schenkels der Schleife stärker als die übrigen Abschnitte in die Länge zu wachsen. Da die räumlichen Verhältnisse im Nabelstrangcölon eine Längsstreckung nicht gestatten, muß die Folge dieses Längenwachstums die Bildung von Schleifen sein: sekundäre Darmschleifen (Abb. 327—329). Die ersten Dünndarmschleifen treten daher außerhalb der Bauchhöhle, im Nabelstrange, und zwar in typischer Weise auf. Bei 20 mm langen Embryonen sind bereits drei, zumeist vertikal gestellte Schleifen vorhanden. Ihre Zahl vermehrt sich rasch (Abb. 281) und in regelmäßiger Weise, so daß diese Schleifen ein annähernd kugelförmiges, das Bauchende des Nabelstranges stark vorwölbendes, extra-abdominales (Abb. 219 a, b) Konvolut bilden, das man als normalen oder physiologischen Nabelschnurbruch (Nabelbruch, Abb. 281, 560)

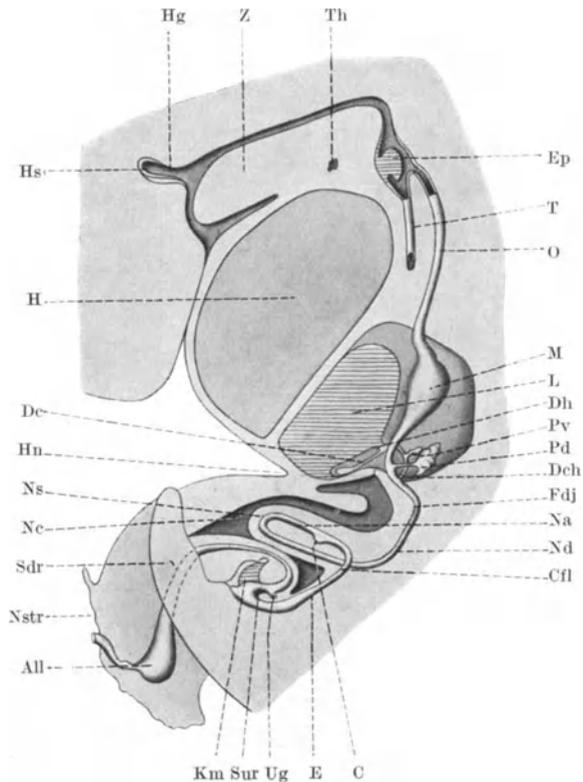


Abb. 280. Darmkanal eines 9,4 mm langen menschlichen Embryo. Dch Ductus choledochus; Ep Epiglottis; Hg Hypophysengang; Hs Hypophysensack; Sdr Schwanzdarmrest; Sur Sinus urogenitalis. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 277. 9fache Vergrößerung. Nach LEWIS.

bezeichnet. Das Nabelstrangödom kann daher auch als Nabelschnurbruchsack bezeichnet werden. Seine Öffnung in die Bauchhöhle ist dann die „Bruchpforte“ dieses Sackes. Diese Pforte ist relativ klein. Innerhalb des Nabelschnurbruchsackes sind die Dünndarmschlingen unterhalb der Anlage des

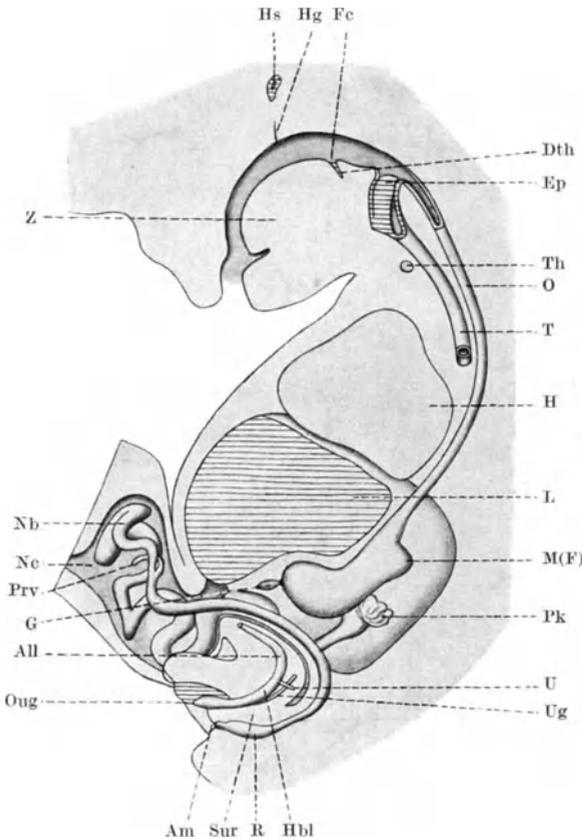


Abb. 281. Darmkanal eines 22,8 mm langen menschlichen Embryo. Am Analmembran; Dth Ductus thyreoglossus; G Gallenblase; Hbl Harnblase; M(F) Magenforix; Nb Nabelschnurbruch; Oug Ostium urogenitale; Pk Pankreas; Prv Processus vermiformis; R Rectum; U Ureter. Die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 277 und 280. 4,5 fache Vergrößerung.  
Nach LEWIS-JOHNSON.

Die sekundären Schleifen, welche innerhalb des Nabelstrangödoms entstehen, gehören dem Dünndarme an, stellen also Jejunum- und Ileumschlingen dar. Am Dickdarmabschnitte der Nabelschleife bilden sich das Caecum und der Processus vermiformis (Abb. 281, Prv, Abb. 325—329) aus, sonst aber wächst dieser Abschnitt verhältnismäßig wenig in die Länge. Das Längenwachstum tritt also zuerst an jenem Darmabschnitte ein, welcher vorwiegend der Resorption der Nahrung dient.

Nach erfolgter Reposition des Nabelschnurbruches wird eine bereits vorher eingeleitete Drehung der Nabelschleife bzw. der Darmschlingen fortgeführt und beendet — „Darmdrehung“. Ihr Ergebnis besteht darin, daß die aus dem rechten Schenkel der Schleife entstandenen Schlingen, also die Hauptmasse der Dünndarmschlingen, in die linke Hälfte der Bauchhöhle, die aus dem linken

Colon transversum in queren Windungen angeordnet. Während die Zahl der sekundären Schlingen im Bereiche des Nabelschnurbruches rasch zunimmt, bilden sich auch an den innerhalb der Bauchhöhle zurückgebliebenen Teilen der Nabelschleife — aber weniger rasch — Schlingen aus, so daß auch ein intraabdominales Konvolut entsteht. Das extraabdominale Konvolut tritt bei Embryonen von 40—50 mm Länge aus dem Nabelstrange in die Bauchhöhle ein: Reposition des Nabelschnurbruches. Diese Reposition erfolgt sehr rasch und wird vor allem dadurch verursacht, daß sich der sagittale Durchmesser der Bauchhöhle im Vergleiche zur Längsachse der Nabelschleife stark vergrößert. Die den Nabelschnurbruch bildenden Darmschlingen werden dadurch in die größer werdende Bauchhöhle förmlich hineingezogen, wobei auch der untere, gegen die Nabelschleife vordrängende Rand der sich rasch vergrößernden Leber (Abb. 281) eine Rolle spielen dürfte.

Schleifenschenkel entstandenen Schlingen in die rechte Bauchhöhlenhälfte zu liegen kommen. Das Caecum wird hierbei nach rechts oben unter die Leber verschoben, während die primäre Colonflexur mit dem Enddarme durch die in die linke Bauchhöhlenhälfte verlagerten Dünndarmschlingen aus der Medianebene nach links verdrängt werden, so daß nunmehr die Colonflexur an die Stelle der Flexura coli sinistra und die aus dem Enddarme entstehenden Darmabschnitte — Colon descendens, sigmoideum und Rectum — an ihre bleibende Lagerstätte gelangen.

Die Dünndarmschlingen sind, entsprechend ihrer Lagerung in den beiderseitigen Bauchhöhlenhälfen, oft in zwei Gruppen, einer linken und einer rechten, angeordnet und können in jeder dieser Gruppen eine bestimmte Verlaufsrichtung aufweisen, zumeist in der Art, daß die in der linken Gruppe befindlichen vorwiegend vertikal, die rechts gelegenen horizontal verlaufen. Doch bestehen in dieser Hinsicht viele individuelle Verschiedenheiten.

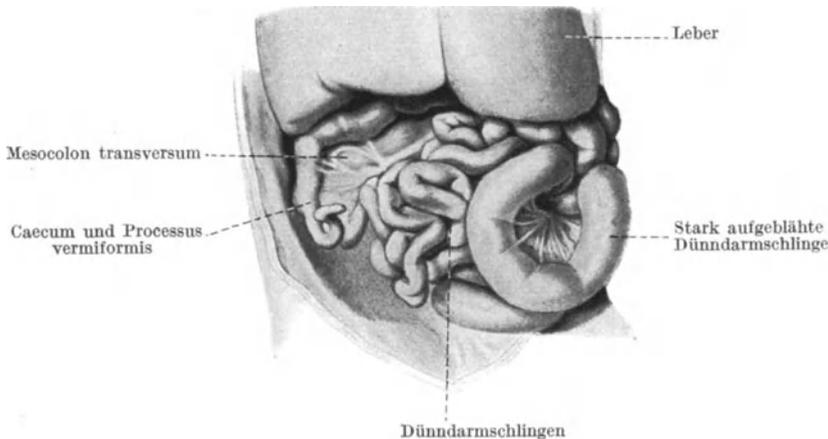


Abb. 282. Eröffnete Bauchhöhle eines 6 monatlichen Fetus. Die Dünndarmschlingen sind nach links gedrängt. Rechts oben unter der Leber das Caecum mit dem Processus vermiformis.

Über die Ursachen für diese Drehung der Darmschlingen bestehen verschiedene Anschauungen. Nach der einen stellen Flexura duodeno-jejunalis und Flexura coli sinistra frühzeitig feste Punkte dar, zwischen welchen die Masse der sich rasch bildenden Dünndarmschlingen aus mechanischen (räumlichen) Gründen nach links gedrängt und infolgedessen — aus den gleichen Gründen — das Caecum nach rechts oben verschoben wird. Nach einer anderen Anschauung dagegen ist die Flexura duodeno-jejunalis zugleich der bewegte und der bewegendende Punkt, der durch seine Wanderung über die Mittellinie hinaus eine Verschiebung der Colonschleife veranlaßt. Als ruhende Punkte der Darmdrehung sollen der Pylorus (nach vollendeter Querstellung des Magens) und die Flexura coli sinistra dienen. Rein mechanisch sind diese Vorgänge gewiß nicht zu erklären, vielmehr wirken auch hier, wie bei fast allen Entwicklungsvorgängen, innere schon im Keimmaterial enthaltene Umstände bestimmend ein. Hierfür sprechen unter anderem auch gewisse Versuche, welche an Amphibienembryonen angestellt wurden: Schneidet man bei ihnen jenen Teil des Urdarmdaches aus, welcher später dem Duodenum entspricht, und setzt ihn um 180° gedreht wieder in das Urdarmdach ein, so entsteht ein Situs viscerum inversus, d. h. die Darmschlingen liegen spiegelbildlich zu ihrer normalen Lage, die Leber liegt links, die Milz rechts.

Da das Caecum nach Abschluß der Darmdrehung rechts oben unter dem vorderen Leberrande liegt, ist ein Colon ascendens noch nicht vorhanden. Die Flexura coli sinistra steht bereits links oben, daher verläuft der die Anlage des Colon ascendens und transversum darstellende Darmabschnitt schief von rechts unten nach links oben. Dieser Darmabschnitt wächst nun stärker in die Länge und verschiebt sich daher mit seinem freien Anfangsteile, mit dem Caecum, nach rechts (Abb. 329), da sein Endteil, die Flexura coli sinistra, bereits fixiert ist und daher eine Verschiebung nach links nicht zuläßt. Das Caecum rückt entlang des vorderen Leberrandes bis an die rechte seitliche Wand der Bauchhöhle und biegt dort, da es in der gleichen Richtung nicht weiter verschoben werden kann, caudalwärts um, wodurch die Flexura coli dextra entsteht (Abb. 282). Das fortschreitende Längenwachstum veranlaßt die weitere Verschiebung des Caecum in caudaler Richtung (Abb. 328, 329) bis zur Fossa iliaca dextra, somit die Bildung des Colon ascendens.

### Der Enddarm und die Bildung des Afters.

Der Enddarm stellt ursprünglich ein an der Vorderfläche der Wirbelsäule in der Medianebene verlaufendes, caudal blind endendes Rohr dar, das sich in seinem caudalen Abschnitte zur Kloake erweitert und mit dem Schwanzdarme endet (Abb. 234, 235, 236, 591). Der Schwanzdarm schwindet in der früher angegebenen Weise und die Kloake wird durch eine in kranio-caudaler Richtung immer tiefer einschneidende frontale Scheidewand, das Septum urorectale, in eine vordere (ventrale) und hintere (dorsale) Abteilung gesondert (Abb. 280, 281, 502, 536, 541, 545, 548, 556). Die vordere Abteilung wird als ventraler Kloakenrest bezeichnet und bildet die Harnblase, sowie den Sinus urogenitalis (Abb. 526), die hintere Abteilung bildet das Rectum.

Der kraniale Abschnitt des Enddarmes liefert das Colon descendens und sigmoideum, während das Rectum aus der hinteren Abteilung des caudalen Abschnittes des Enddarmes entsteht.

Durch die Drehung der Nabelschleife wird der kraniale Abschnitt des ursprünglich median liegenden Enddarmes nach links verschoben, wodurch das Colon descendens und sigmoideum ihre bleibende Lage erhalten. Der caudale Abschnitt des Enddarmes wird in seiner Lage nicht beeinflußt, weshalb das Rectum in der Medianebene liegen bleibt.

Der ganze Enddarm verläuft ursprünglich gerade nach abwärts (Abb. 277, 280, 281, 325). Im Bereiche des dem Colon sigmoideum entsprechenden Abschnittes tritt später ein stärkeres Längenwachstum ein, was die Schlingenbildung in diesem Abschnitte zur Folge hat.

Da der Enddarm blind endet, so besteht zunächst keine Afteröffnung, die Kloake und damit das Darmrohr ist daher caudalwärts abgeschlossen. Die vordere (ventrale) Wand der Kloake liegt nun von vornherein unmittelbar dem Ektoderm an, es fehlt also an dieser Stelle das Mesoderm zwischen dem inneren und äußeren Keimblatte. Die hier einander dicht anliegenden Ekto- und Entoderm lamellen bilden zusammen die Kloakenmembran (Abb. 277, 280, 499). Diese ist bereits in frühen Entwicklungsstadien, lange vor der Ausbildung des Darmrohres vorhanden. Wie früher erörtert wurde (S. 132, Abb. 101, 165) kommen Ekto- und Entoderm hinter dem Primitivstreifen in unmittelbare Berührung, da sich hinter dem Gebiete des Primitivstreifs kein Mesoderm zwischen sie einschiebt. Diese unmittelbar hinter dem Primitivstreif gelegene Zone des Embryonalschildes ist bereits die Kloakenmembran. Sie liegt daher ursprünglich auf der Dorsalseite des embryonalen Körpers (Abb. 101, 165). Indem sich später dorsal- und caudalwärts mehr Mesoderm anbildet, wird die

Kloakenmembran an das caudale Ende des Embryo verschoben und gleichzeitig vertikal gestellt (Abb. 283). Das Mesoderm über ihr wuchert weiter, so daß

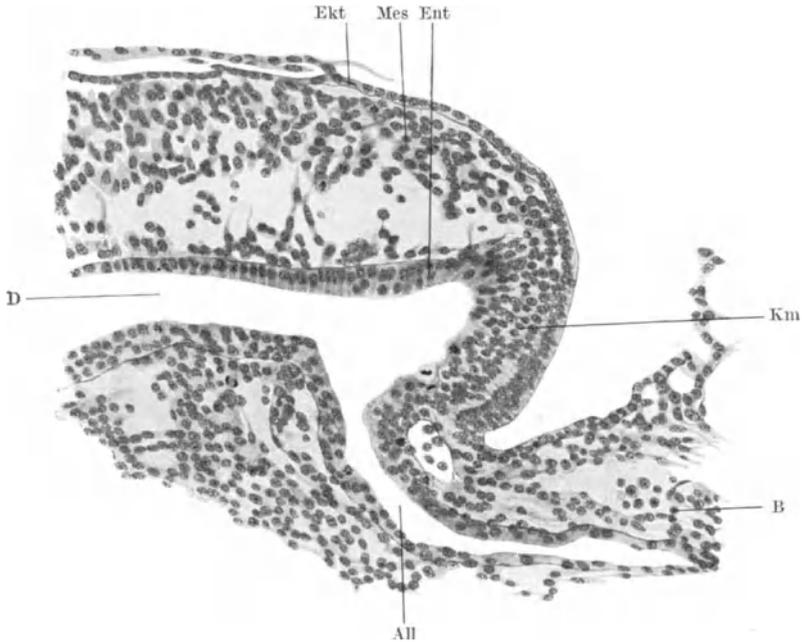


Abb. 283. Längsschnitt durch das Hinterende eines Kaninchenembryo. All Allantois; B Bauchstiel; D Darm; Ekt Ektoderm; Ent Entoderm; Km Kloakenmembran; Mes Mesoderm. 173fache Vergrößerung.

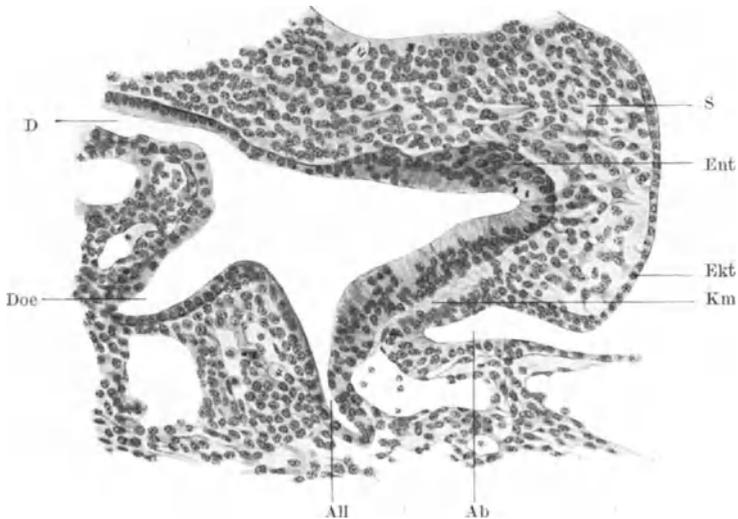


Abb. 284. Längsschnitt durch das Hinterende eines Kaninchenembryo. Ab Afterbucht; Doe Ductus omphalo-entericus; S Schwanzknospe. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Abb. 283. 176fache Vergrößerung.

die Schwanzknospe entsteht (Abb. 284), welche über die Kloakenmembran caudalwärts vorwächst. Die Kloakenmembran kommt infolgedessen in die

unter der Schwanzknospe sich bildende Bucht zu liegen, in die Kloaken-, Anal- oder Afterbucht (Abb. 284, 285, Ab). Ihre gleichzeitige Verschiebung an die Ventralfläche des embryonalen Körpers erfolgt verschieden rasch, entsprechend der verschieden rasch erfolgenden Bildung dieser Fläche. In der von einem Kaninchen stammenden Abb. 284 befindet sich die Kloakenmembran bereits an der ventralen Fläche. Bei dem menschlichen Embryo der Abb. 285

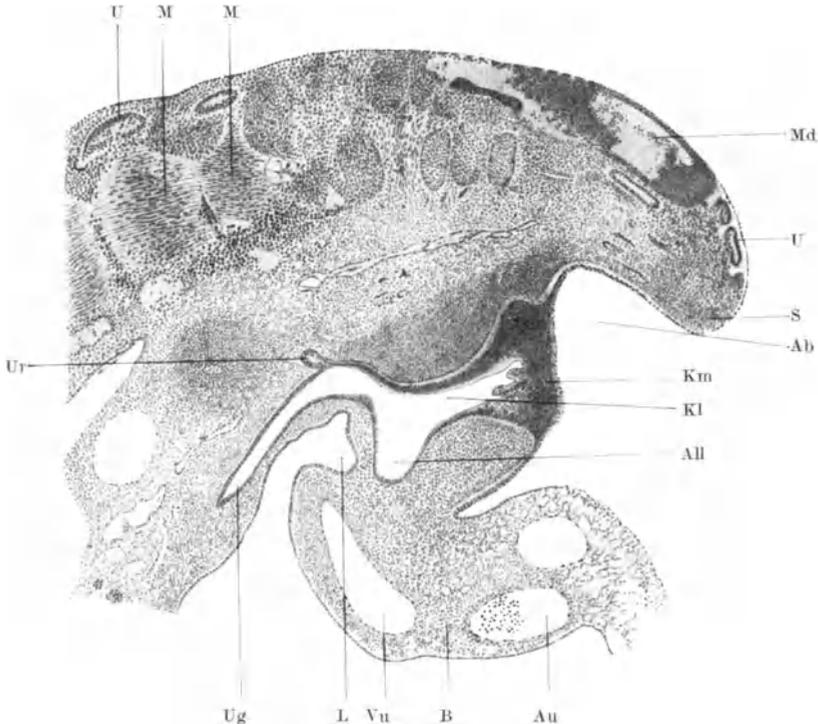


Abb. 285. Längsschnitt durch das Hinterende eines 7 mm langen menschlichen Embryo. Au Arteria umbilicalis; Kl Kloake; L Leibeshöhle; M Muskellamellen der Urwirbel; Md Medullarrohr; U Urwirbel; Ug Urnierengang; Ur Ureter; Vu Vena umbilicalis. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Abb. 283 und 284. 70fache Vergrößerung.

liegt sie caudal. Der entodermale Anteil der Membran wird viel dicker als der ektodermale und weist unregelmäßige Wucherungen auf. Die verdickte Kloakenmembran wird als Kloakenplatte bezeichnet (Abb. 498). — Ein Querschnittsbild der Kloakenmembran vom Menschen ist in der Abb. 286 wiedergegeben.

Entsprechend der späteren Teilung des Enddarmes in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt (Sinus urogenitalis und Rectum) zerfällt auch die Kloakenmembran später in eine vordere und eine hintere Abteilung, in die Membrana urogenitalis und in die Membrana analis, Aftermembran (Abb. 281, 536, 548, 556). Die Membrana urogenitalis wird bei der Entwicklung des Urogenitalapparates näher besprochen werden. Die Aftermembran liegt im Grunde einer Bucht, welche durch Vorwucherung des Mesoderms am Rande der Membran entsteht. Diese Bucht ist die Aftergrube, After- oder Analbucht im engeren Sinne (Abb. 281, 546, 548, 556). Das Ektoderm am Grunde dieser Bucht bildet den ektodermalen, das blinde Ende des Rectum den entodermalen Anteil der Aftermembran.

Wie die in gleicher Weise aus Ekto- und Entoderm bestehende Rachenmembran, reißt auch die Aftermembran später durch, so daß am Grunde der Afterbucht die primäre Afteröffnung entsteht, wodurch sich das Darmrohr nunmehr auch caudalwärts frei nach außen öffnet. Während jedoch der Durchbruch der Rachenhaut frühzeitig, bereits in der 3. Woche erfolgt, reißt die Aftermembran erst zu Anfang des 3. Monats ein.

Die primäre, der Grenze zwischen Rectum und Ektoderm entsprechende Afteröffnung wird hierauf durch Vorwuchern des sie umhüllenden Mesoderms und seiner ektodermalen Deckschichte — also durch Vertiefung der Analgrube — in die Tiefe verlagert, so daß die bleibende, „sekundäre“ Afteröffnung rein ektodermal ist. Das caudale Darmende bildet einen mit dieser Öffnung endenden Kanal — Analkanal, Proctodæum —, welcher aus einem kranialen, aus der Kloake entstandenen und aus einem caudalen, aus der Analgrube hervorgegangenen Abschnitte besteht. Der ersterwähnte Abschnitt ist von Entoderm, der zweite von Ektoderm ausgekleidet. Wie nach dem Einreißen der Rachenhaut in der primären Mundhöhle, so läßt sich auch im Proctodæum nach Einreißen der Aftermembran die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm nicht sicher bestimmen, da diese beiden Keimblätter ohne eine erkennbare Grenzmarke ineinander übergehen. Diese Grenze ist bei verschiedenen Tierarten eine verschiedene. Beim Menschen dürfte ihr die *Linea sinuosa analis* entsprechen, obzwar auch oralwärts von dieser Linie geschichtetes Pflasterepithel vorkommt. Dieses Epithel ist aus dem entodermalen Cylinderepithel entstanden.

Anomalien der Entwicklung können bei der Ausbildung des Afters in sehr verschiedener Art vorkommen (*Atresia ani*, *Atresia recti* u. a. m.). Die Nichtausbildung der Afterbucht — *Atresia ani* — kommt anscheinend nur dann vor, wenn der Enddarm nicht genug weit caudalwärts herabreicht. Dieser Umstand legt die Annahme nahe, daß die Ausbildung der Afterbucht durch einen vom Enddarme auf das Ektoderm ausgeübten formativen Reiz ausgelöst wird, daß also die Bildung der Afterbucht durch abhängige Differenzierung erfolgt.

Bei denjenigen Tieren, wie z. B. bei Amphibien, aber auch bei manchen Säugetieren (z. B. Meerschweinchen, Kaninchen, Hund, Schaf), bei welchen die Entfernung zwischen dem blinden Ende des Enddarmes und dem Ektoderm normalerweise eine große ist, wuchert das Ektoderm in Gestalt des sog. Afterstranges in die Tiefe, dem Enddarme entgegen.

Die *Ampulla recti* entwickelt sich erst in den ersten Kinderjahren, nach Beherrschung der Defäkation durch den Willen.

### Caecum und Processus vermiformis.

Das Caecum tritt in der 5. Woche als eine Ausbuchtung im caudalen Abschnitte des aufsteigenden Schenkels der Nabelschleife an deren dem

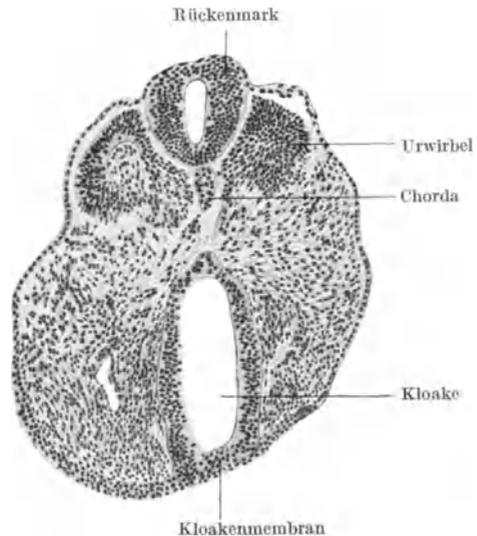


Abb. 286. Querschnitt durch das Hinterende des Rumpfes eines 3,6mm langen menschlichen Embryo. 112fache Vergrößerung.

Mesenterialansatz gegenüberliegenden Wand auf (Abb. 280). Diese Ausbuchtung wächst schief zur Längsachse des Darmes ileumwärts in die Länge. Der proximale, dem Ileum nähere Abschnitt dieser Ausbuchtung vergrößert sich nun rascher in die Weite als der distale Abschnitt, so daß sich an der Ausbuchtung zwei verschiedene Bezirke ausbilden. Der proximale breitere Bezirk stellt das Caecum, der distale schmälere den Processus vermiformis dar. Beide Bezirke gehen jedoch ohne scharfe Grenze ineinander über: Von der Spitze des konischen

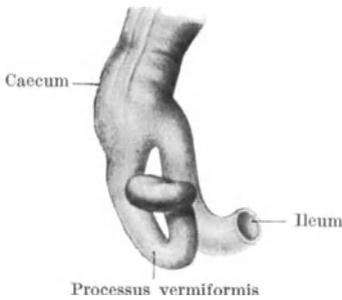


Abb. 287. Caecum und Processus vermiformis eines 6 monatlichen Fetus.

Caecum, als dessen unmittelbare Fortsetzung, geht der Processus vermiformis aus, der sich distalwärts verschmälert (Abb. 282, 287, 328, 329). Sein Durchmesser beträgt bereits im dritten Fetalmonate nur die Hälfte, im 8. Lebensmonate ein Viertel bis ein Fünftel, beim Erwachsenen nur noch ein Achtel des Durchmessers des Caecum. Die Länge des Processus vermiformis ist ursprünglich eine verhältnismäßig bedeutende und das Längenwachstum ist so stark, daß der embryonale Processus vermiformis in Windungen auswächst (Abb. 282, 287). Diese ursprünglich gute Ausbildung des Wurmfortsatzes deutet darauf hin, daß diesem Darmabschnitte im fetalen Leben eine nicht unwichtige,

uns noch unbekannt Funktion zukommt. Später bleibt der Processus vermiformis im Wachstum gegenüber dem Caecum zurück, wenn auch sein Längen- und Dickenwachstum bis zum 20. Jahre fort dauert.

Das Wachstum der einzelnen Wandabschnitte des Caecum ist kein gleichmäßiges. Infolgedessen wird die Abgangsstelle des Processus vermiformis vom Caecum auf die am schwächsten wachsende Seite des Caecum verschoben. Dies ist zumeist die mediale Seite. Die Lagenverschiedenheiten dieser Abgangsstelle erklären sich aus der individuellen Verschiedenheit dieses Flächenwachstums.

Die Art, wie Caecum und Processus vermiformis von ihrer ursprünglichen zu ihrer späteren Lagerstätte gelangen (Abb. 282, 325—329), ist bereits geschildert worden.

### Längenverhältnisse des embryonalen Darmes.

Während der Dünndarm beim Erwachsenen ungefähr sechsmal länger ist als der Dickdarm, besteht zwischen Dünn- und Dickdarm während des Fetallebens ein anderes und außerdem wechselndes Längenverhältnis. Dünn- und Dickdarm sind zunächst gleich lang. Vom Ende des ersten bis zum Ende des 3. Monates nimmt dann die Länge des Dünndarmes rasch, jene des Dickdarmes langsam zu, so daß die Dickdarmlänge nur ein Achtel der Dünndarmlänge beträgt. Dann erst wächst der Dickdarm etwas rascher, so daß seine Länge im 8. Monate etwa ein Sechstel der Dünndarmlänge beträgt, womit das bleibende Verhältnis zwischen Dünn- und Dickdarmlänge hergestellt ist. Die Verlängerung erfolgt zuerst im Bereiche des Colon sigmoideum, hierauf im Colon transversum und zum Schlusse im Colon ascendens. Die Verlängerung im Bereiche des Colon sigmoideum ist verhältnismäßig sehr bedeutend, so daß auf diesen Darmteil bei der Geburt fast die Hälfte der Länge des ganzen Dickdarmes entfällt. Nach der Geburt ändert sich dies so rasch, daß schon in der 4. Woche das bleibende Verhältnis hergestellt sein kann. Erhält sich der vor der Geburt bestehende Zustand, so entsteht ein bestimmtes Krankheitsbild, das Megacolon congenitale.

Die Länge der einzelnen Darmabschnitte weist bei Feten und Neugeborenen geringere individuelle Verschiedenheiten auf als bei Erwachsenen.

### Der Darminhalt.

Der Inhalt des embryonalen Darmes entstammt dem verschluckten Amnionwasser, den Sekreten der großen Darmdrüsen (Leber, Pankreas), der Drüsen der Darmschleimhaut und abgestoßenen Epithelzellen der Darmwand. Mit dem Amnionwasser gelangen ferner abgestoßene Epithelzellen der Haut und ihrer Drüsen, Vernix caseosa, Wollhaare und vielleicht auch — falls die Niere sezerniert und der Harnblaseninhalte ausgepreßt wird — Harn in den Darm. Die Galle tritt bei 11 cm langen Embryonen in den Dünndarm ein und färbt seinen Inhalt hellgrün. Durch peristaltische Bewegungen des Darmrohres, sowie durch den Druck der sich ansammelnden Massen wird der Darminhalt caudalwärts vorgeschoben, so daß er sich im Dickdarme anhäuft. Da eine Entleerung des Darmes normalerweise nicht erfolgt, staut sich der Darminhalt im Dickdarme, namentlich im Rectum, stark an. Hierbei treten chemische Veränderungen der Gallenflüssigkeit ein, so daß der Darminhalt seine hellgrüne Farbe auf dem Wege gegen den Anus hin verliert, braungrün und zum Schlusse — im Dickdarme — fast schwarz wird. Er wurde daher als Kindspech, Meconium bezeichnet. Unmittelbar nach der Geburt beginnt die Entleerung des Darminhaltes. Sie soll nach 2—4 Tagen beendet sein.

### Die Differenzierung der Darmwand.

Das aus einer Lage kubischer, später cylindrischer Zellen bestehende Epithel der Darmwand kann im 2. Monate normalerweise in fast jedem Abschnitte des

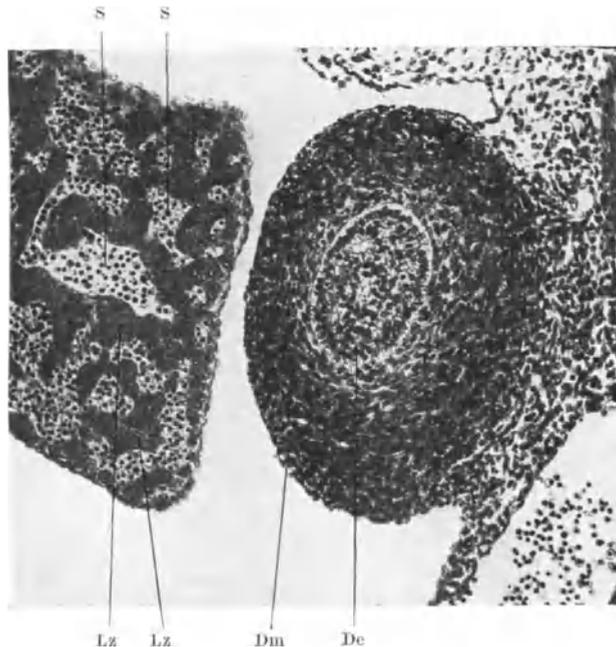


Abb. 288. Querschnitt durch das caudale Endstück des Duodenum und durch ein Stück der Leber eines 12,5 mm langen menschlichen Embryo. De Epithel des Duodenum (Epithelokklusion); Dm mesodermaler Wandabschnitt des Duodenum; Lz Leberzellen; S Sinusoide. 140fache Vergrößerung.

Darmrohres in lebhaftere Wucherung treten und so die Lichtung des Rohres verengern, ja sogar vollständig verstopfen. In dem gewucherten Epithel treten dann infolge von Einschmelzung einzelner Zellen oder Zellgruppen Lücken

(Vakuolen) auf, so daß sich mehrere Lichtungen ausbilden, welche dann zur Bildung einer einzigen Lichtung zusammenfließen. Dieser Vorgang tritt besonders häufig im kranialen Abschnitte des Dünndarmrohres und regelmäßig im Duodenum ein. Bei 10—20 mm langen Embryonen vermehren sich die Epithelzellen des Duodenum so stark, daß sie einen nur stellenweise Lücken aufweisenden Epithelfropf bilden, welcher die Lichtung des Rohres vollkommen verstopfen kann (Abb. 288, 304, 305). Diese „Epithelokklusion“ kann rasch erreicht sein und verschieden lange dauern, wenn sie auch normalerweise spätestens im 3. Monate dadurch verschwindet, daß die in dem Epithelfropfe sich ausbildenden Lücken zu einer zentralen Lichtung zusammenfließen. Im Bereiche des Dickdarmes bildet sich eine derartige Epithelokklusion oft im Colon descendens zu Anfang der 5. Woche aus, um in der 6.—7. Woche zu verschwinden.

Die Ausbildung von Becherzellen im Epithel erfolgt im 3. Monate. Im Processus vermiformis und besonders im Dickdarme nimmt ihre Zahl rasch zu, so daß sie hier bei Neugeborenen bereits eine sehr große ist.

Die Zotten erscheinen bei etwa 20 mm langen Embryonen im Duodenum, dann im Jejunum und im oberen Abschnitte des Ileum als rundliche Vorragungen, welche sich durch Zellvermehrung im Epithel und im embryonalen Bindegewebe allmählich vergrößern. Während die Zotten in den genannten Darmabschnitten vor dem Auftreten der Schleimhautfalten erscheinen, bilden sich im unteren Ileum zuerst Längsfalten aus, auf welchen dann die Zotten auftreten. Im 4. Monate sind im ganzen Darmrohre vom Magen abwärts, also nicht bloß im Dün-, sondern auch im Dickdarme Zotten vorhanden. Da sich immer noch weitere Zotten neben den bereits vorhandenen ausbilden, nimmt ihre Zahl zu und es finden sich die verschiedensten Entwicklungsstadien der Zottenbildung nebeneinander vor. Die zuerst erschienenen, also die Zotten des Duodenum, sind die größten und bleiben es auch. Gegen Ende des Fetallebens nimmt das Bindegewebe in den Zotten des Dickdarmes zu, die Zotten werden daher dicker und die Zwischenräume zwischen ihnen enger (Abb. 289 c). Diese

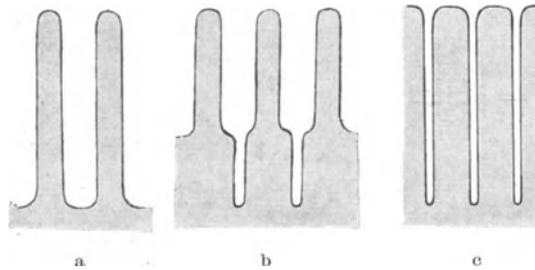


Abb. 289. Schema der Entwicklung der Zotten. a erstes Stadium; b Entwicklung im Dünndarme; c Entwicklung im Dickdarme. Das Bindegewebe ist durch graue Tonung angegeben.

Zwischenräume bilden später die Lichtung der LIEBERKÜHN sehen Drüsen, zu deren Bildung die ganze Seitenwand der Zotten aufgebraucht wird, so daß die Zotten des Dickdarmes im 9. Monate verschwinden und ihre Spitzen nunmehr das Epithel der Dickdarmlichtung darstellen. Im Dünndarme dagegen (Abb. 289 b) wird nur der basale Abschnitt der Zotten in dieser Weise aufgebraucht, der übrige Teil der Zotten erhält sich. Die zwischen den verbreiterten basalen Abschnitten der Zotten übrig gebliebenen Zwischenräume stellen wie im Dickdarme die LIEBERKÜHNschen Drüsen dar, welche jedoch, da nur ein Teil der Zotten zu ihrer Bildung verwendet wurde, kürzer sind als jene des Dickdarmes.

Zwischen den LIEBERKÜHNschen Drüsen entwickeln sich vom 4. Monate an neue Schlauchdrüsen als solide, später hohl werdende Epithelsprossen. Die PANETHschen Zellen erscheinen im 7. Monate.

Die Duodenaldrüsen (BRUNNERSche Drüsen) entwickeln sich zu Ende des 3. Monates als stärker gewundene und an ihrem blinden Ende mit seitlichen Auftreibungen versehene Darmdrüsen. Sie dringen, noch bevor die Muscularis mucosae aufgetreten ist, bis zur Ringmuskelschichte vor.

Im Bereiche des ganzen Dünndarmes, besonders häufig in einem Diverticulum ilei — und hier namentlich an dessen Spitze —, ferner im Ductus cysticus und hepaticus (gleichfalls Abkömmlingen der Dünndarmwand) bilden sich stellenweise kleine Ausfaltungen des Epithels aus, welche zumeist zugrunde gehen. Sie können jedoch auch zu kleinen Cysten oder Epithelknötchen werden oder sich in Leber- und Pankreaszellen differenzieren. Diese Differenzierung beruht offenbar darauf, daß ursprünglich alle Entodermzellen die Potenz zur Leber- und Pankreasbildung besitzen. Normalerweise entfaltet sich diese Potenz nur an jenen Stellen, von welchen aus die Leber und Bauchspeicheldrüse entstehen, sie kann sich aber auch, wenn auch nur in unvollkommenem Maße, an anderen Stellen entfalten und so zur Entstehung von kleinen Inseln Leber- und Pankreasgewebes in der Darmwand führen (s. S. 169).

Lympho-epitheliales Gewebe tritt in der Darmwand zuerst im 5. Monate auf.

Eine besondere Differenzierungsart findet sich im Processus vermiformis vor. Zwischen den bei 120 mm langen Embryonen auftretenden Zotten bilden sich hier Drüsen aus, deren Längs- und Querdurchmesser sehr verschiedene sind. Im 5. Monate beginnt ihre Rückbildung. Bei 140 mm langen Embryonen treten Lymphfollikel auf, deren Zahl nach der Geburt rasch zunimmt.

Stärkere Wucherung des embryonalen Bindegewebes führt zu Anfang des 3. Monates das Auftreten von Längsfalten herbei, während die Ringfalten erst im 6. Monate zu erscheinen beginnen. Die zuerst ausgebildeten Ringfalten (im Duodenum) sind die stärksten. Sie werden caudalwärts immer schwächer.

Anders als diese Falten der Schleimhaut entsteht die Valvula ileo-caecalis. Das Caecum stellt ursprünglich nur einen erweiterten und ausgebuchteten Teil des in gerader Richtung verlaufenden caudalen Schenkels der Nabelschleife dar (Abb. 280). Später sitzt die Blinddarmanlage dem Endstücke des Ileum schief auf, richtet sich aber mit dem Dickdarme auf. Bei dieser Abbiegung soll nun — nach einer Ansicht — das Ileumendstück immer tiefer in den Knickungswinkel eingeschoben werden, wobei sich naturgemäß auch ein Teil der Dickdarmwand umlegen und mit einstülpen muß. Dieser eingestülpte Teil der Dickdarmwand soll der Außenfläche der in den Knickungswinkel eingeschobenen Dünndarmwand dicht anliegen und mit ihr verwachsen. Aus dieser Verwachsung soll die Valvula ileo-caecalis entstehen. Nach einer anderen Ansicht soll bei der Abbiegung nur das Mesoderm an der Abknickungsstelle vorgestaucht und dadurch das Epithel in Form der Klappenlippen vorgetrieben werden. Durch Eigenwachstum der auf diese Weise entstandenen Falten soll dann die Valvula ileo-caecalis entstehen.

Die Ausbildung der Muscularis mucosae beginnt erst bei Embryonen von etwa 150 mm.

Dagegen tritt die Differenzierung von Muskelfasern in den äußeren Lagen des embryonalen Bindegewebes der Darmwand und damit die Bildung der Muscularis propria früher ein. Bereits in der Mitte des 2. Monates ist die Ringmuskelschichte in der Wand des Duodenum vorhanden. Bei 20 mm langen Embryonen reicht sie bis fast zum Caecum und ist auch schon am Rectum vorhanden. Von dort breitet sie sich auch über die übrigen Teile des

Dickdarmes aus, so daß Embryonen von etwas über 40 mm Länge bereits über das ganze Darmrohr hin eine Ringmuskelschichte besitzen. Ihr caudalster Abschnitt entwickelt sich besonders stark und wird zum Sphincter ani internus.

Die Längsmuskelschichte tritt erst in der Mitte des 3. Monats auf. Sie umgibt bis zur Geburt auch im Bereiche des Colon das ganze Darmrohr. Während dieser Zustand im Dünndarme und am Rectum beibehalten wird, gruppieren sich die Längsmuskeln später im Bereiche des Colon entsprechend den drei Taeniae coli. Diese Taeniae sind am Colon sigmoideum bereits vom 4. Monate ab, am Caecum erst nach der Mitte des 1. Lebensjahres, als Verdickungen der Mesodermis der Darmwand kenntlich. Da die zwischen den Tänen befindliche Darmwand weniger widerstandsfähig ist, wird sie hier leicht ausgedehnt; da ferner die Tänen kürzer sind als der in die Länge wachsende Darm, entstehen die Haustra coli. Sie sind bereits zu Ende des 5. Monats am Colon transversum vorhanden. Die Incisurae semilunares sind ursprünglich einheitlich, also nicht durch die Taeniae unterbrochen.

Peristaltische Bewegungen sollen schon bei 130 mm langen Embryonen, also im 4. Monate erfolgen.

Die äußerste Lage des embryonalen Bindegewebes der Darmwand liefert die Serosa. In ihr entstehen durch Fettanhäufung die Appendices epiploicae. Ihre Anlage erscheint bei 8 cm langen Embryonen als einheitliche Falte, welche später unterteilt wird.

Die Differenzierung der einzelnen Teile der Darmwand erfolgt im allgemeinen in caudaler Richtung, so daß also das Darmrohr in seinem kranialen Abschnitte stets spätere Entwicklungsstadien aufweist als weiter caudalwärts. Eine Ausnahme bildet das Rectum, weil es sich früher und rascher differenziert als die übrigen Abschnitte des Dickdarmes.

Hinsichtlich der Wanddicke besteht ursprünglich ein entgegengesetztes Verhältnis wie beim Erwachsenen, insofern als der Dünndarm eine dickere Wand als der Dickdarm besitzt. Dies hängt mit der rascheren Differenzierung des Dünndarmes zusammen, welche wahrscheinlich durch die Ansammlung von Darminhalt und durch den Eintritt von Galle in den Dünndarm beschleunigt wird. Erst wenn sich auch im Dickdarme mehr Meconium ansammelt, wird auch hier die Wand dicker, so daß der Dickdarm vom 7.—8. Monate ab dicker als der Dünndarm wird. Neben dem Drucke der Inhaltmassen des Darmes wirkt vielleicht auch die zunehmende Menge der Galle im Meconium anregend auf die Zellvermehrung in der Darmwand ein.

## Die Entwicklung der Leber.

Leber und Bauchspeicheldrüse entstehen beide aus dem Epithel jenes Abschnittes der Darmanlage, welcher später zum Duodenum wird. Dieser Abschnitt liegt ursprünglich vor dem Bereiche der vorderen Darmpforte. Unmittelbar vor der Stelle, an welcher die ventrale Wand des Vorderdarmes umbiegt, um sich hinter dem Herzen und hinter der Perikardialhöhle verlaufend, in den Ductus omphalo-entericus fortzusetzen (Abb. 231, Lb), d. h. also an der ventralen Darmwand unmittelbar vor der vorderen Darmpforte, werden die Entodermzellen etwas höher und bilden so einen bilateral-symmetrischen, von den Nachbarzellen morphologisch verschiedenen Bezirk, den man als Leberfeld bezeichnen kann. Dieses Feld wird dann etwas caudalwärts, in den Bereich der vorderen Darmpforte, verschoben. Schon bei etwa 2,5 mm langen Embryonen buchtet sich dieses Feld aus, so daß eine nach vorne ausladende mediane Vorwölbung des Entoderms entsteht, die Leberrinne oder Leberbucht (Abb. 231, 233, 290, 591). Indem sie sich vergrößert, dringt sie ventralwärts

in das zwischen dem Herzen und dem Entoderm befindliche embryonale Bindegewebe — das Mesogastrium ventrale (Abb. 233, 290) — vor, wodurch auch die Wand der Perikardialhöhle leicht vorgewölbt wird (Abb. 233). Dieses Bindegewebe wird auch als Vorleber oder als Leberwulst bezeichnet. Kranialwärts übergeht es in das die Anlage des Zwerchfelles darstellende Bindegewebe, in das Septum transversum.

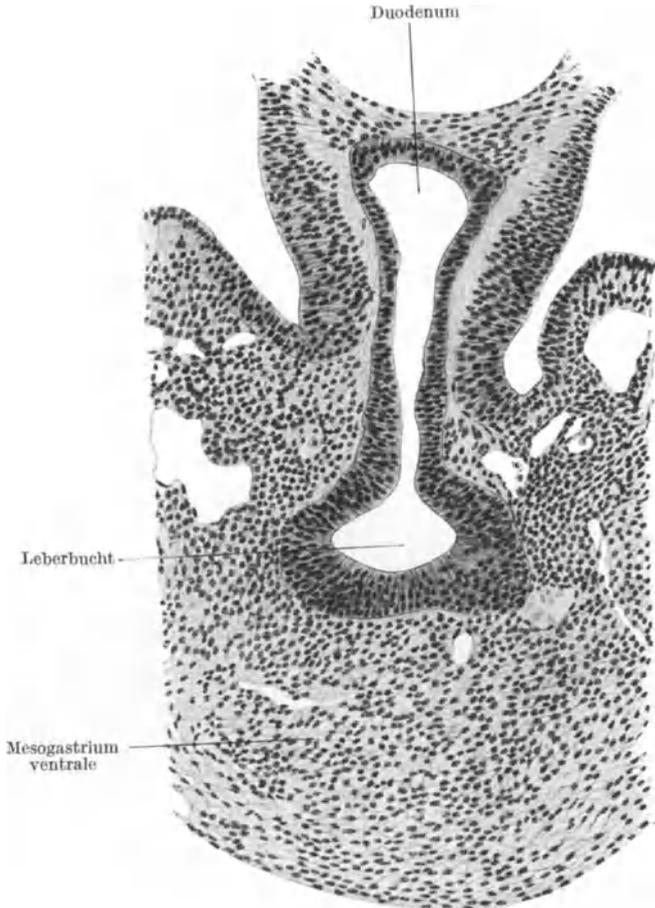


Abb. 290. Querschnitt durch die Leberbucht eines menschlichen Embryo mit 25 Urvirbelpaaren. 226fache Vergrößerung.

Wie für Amphibien erwiesen ist, breitet sich die zur Bildung von Leberzellen befähigte Zellzone ursprünglich auch über den Bereich des Leberfeldes aus. Dies steht im Einklange mit der früher erörterten Tatsache, daß die Anlagebezirke der Organe ursprünglich groß sind und erst allmählich auf ein bestimmtes Gebiet eingeengt werden. Die Determination der Zellen des Leberfeldes erfolgt wahrscheinlich schon im Gastrulastadium.

Im Grunde der Leberbucht bilden sich zwei Ausbuchtungen aus, eine kraniale und eine caudale — kraniales und caudales Leberdivertikel (Abb. 233, kr Lb, k Lb, 106). Sie wachsen ventralwärts zu zwei Gängen aus (Abb. 277, 291), von welchen sich der kraniale später in zwei Gänge teilt, welche die beiden Ductus hepatici darstellen; er wird als Pars hepatica der Leberanlage bezeichnet. Der caudale Gang liefert den Ductus cysticus und die Gallenblase und wird daher Pars cystica der Leberanlage genannt. Diese beiden Gänge

wachsen in die Länge, bleiben aber hierbei durch einen gemeinsamen Verbindungsgang mit dem Duodenum in Zusammenhang. Dieser Verbindungsgang verlängert sich gleichfalls und wird zum *Ductus choledochus* (Abb. 280, Dch). Seine Einmündungsstelle verschiebt sich, so daß sie bei 7 mm langen Embryonen an der dorsalen Wand des Duodenum liegt.

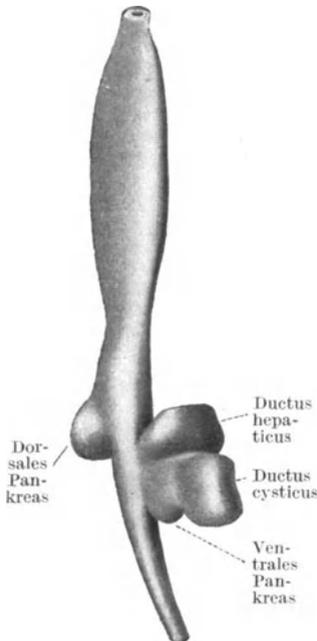


Abb. 291. Rekonstruktion des Epithelrohres des Magens und des Duodenum eines 5,8 mm langen menschlichen Embryo mit 37 Urwirbelpaaren. 60fache Vergr.  
Nach PERNKOFF.

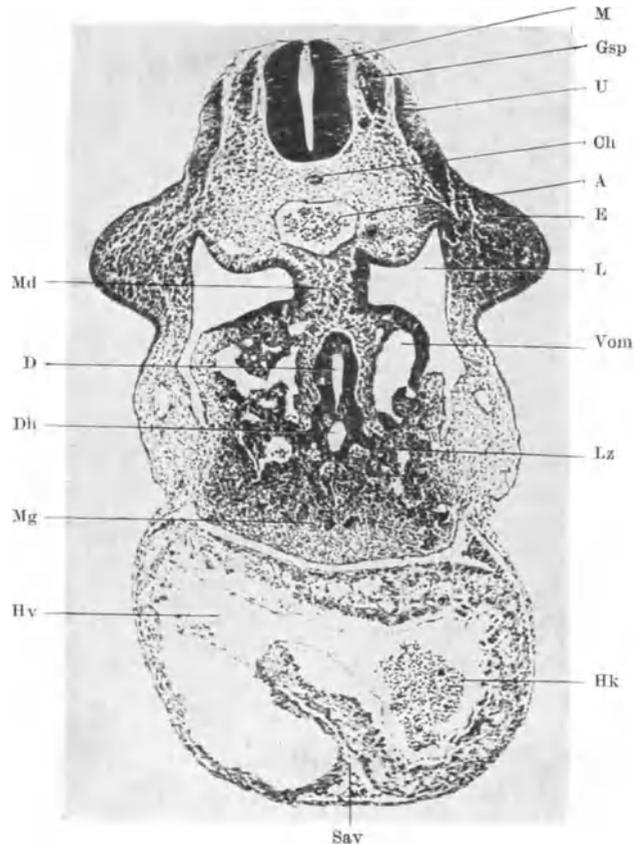


Abb. 292. Querschnitt durch den Rumpf eines menschlichen Embryo mit 28 Urwirbelpaaren. A Aorta; Ch Chorda dorsalis; D Duodenum; Dh Ductus hepaticus; E Extremitätknospe; Gsp Ganglion spinale; Hk Herzkammer; Hv Herzvorhof; L Leibeshöhle; Lz Leberzellstränge; M Rückenmark; Mg Meso-gastrium ventrale; Md Mesoduodenum; Sav Sulcus atrio-ventricularis; U Urwirbelrest; Vom Vena omphalo-mesenterica.  
70fache Vergrößerung.

Noch vor der Ausbildung dieser Gänge sprossen bei etwa 2,7 mm langen Embryonen vom kranialen Abschnitte der Leberbucht und später von der Wand der Pars hepatica — nicht von der Pars cystica — zahlreiche miteinander anastomosierende Zellstränge — Leberzellbalken, Leberzellstränge, Lebertrabekel — in das Bindegewebe des Mesogastrium ventrale ein (Abb. 236, 292, 589, 613). Sie bilden daselbst ein weitmaschiges Netzwerk, in dessen Maschen die beiden seitlich vom Duodenum verlaufenden Venae omphalo-mesentericae Zweige einsenden (Abb. 589, 601—604, 652), so daß die Zellen der Leberzellstränge von Blut umflutet, also gut ernährt werden und sich daher rasch teilen. Ihre stetig und rasch sich vergrößernde Masse breitet sich ventralwärts und an den beiden Seiten des Duodenum aus, so daß man an ihr einen quergestellten Mittel- und zwei sagittal stehende Seiten- oder Dorsallappen unterscheiden kann. Die Seitenlappen umwachsen die

Stämme der beiden Venae omphalo-mesentericae, so daß diese in das Lebergewebe geraten, zwischen dessen Zellsträngen sich ihre Zweige ausbreiten (Abb. 589, 601). Während sich die Masse der Leberzellstränge, das spätere epitheliale Leberparenchym, von der Pars hepatica zu bilden beginnt, wächst die Pars cystica in das embryonale Bindegewebe des Mesogastrium ventrale vor (Abb. 277, 280, 616), wobei ihr ventrales (vorderes) Ende einen verdickten soliden Epithel sproß darstellt. Wie man aus der Abb. 296 erkennt, ist dieser die Gallenblase darstellende Epithelsproß in ein Bindegewebslager eingebettet.

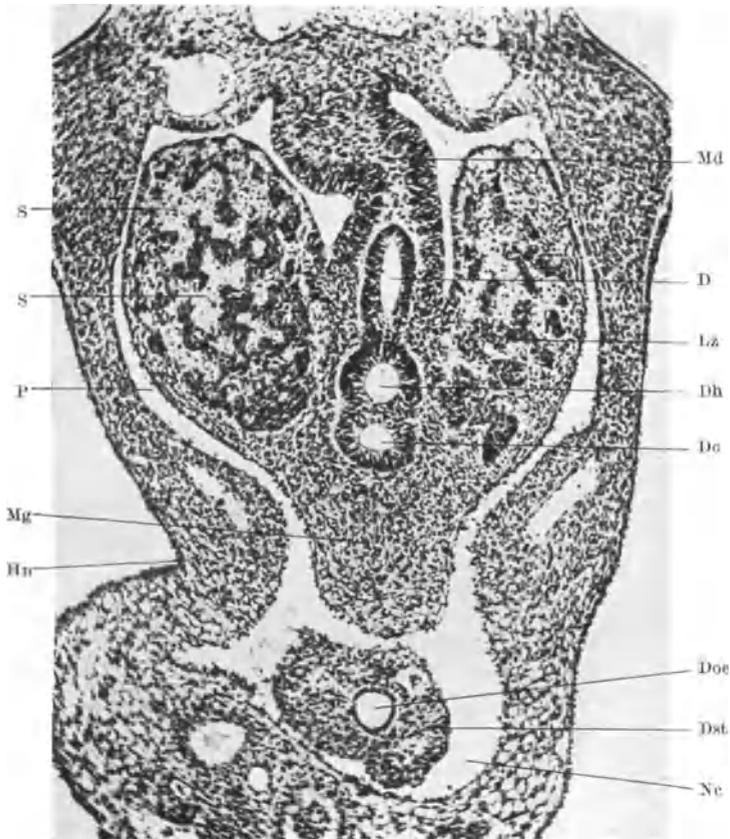


Abb. 293. Teil eines Querschnittes durch den Rumpf eines 5 mm langen menschlichen Embryo. Dc Ductus cysticus; Doe Ductus omphalo-entericus; Dst Darmstiel; Hn Hautnabel; Ne Nabelstrang-cölon; P Peritonaealhöhle; S Sinusoid. Die übrigen Bezeichnungen wie bei der vorigen Abbildung. 87fache Vergrößerung.

Die Vermehrung der Leberzellstränge schreitet sehr rasch fort, so daß die Leber schon bei 5 mm langen Embryonen ein relativ sehr großes Organ darstellt, das sich symmetrisch nach beiden Seiten hin in dem kranialen Abschnitte der Pleuroperitonaealhöhle ausbreitet (Abb. 293, 294), ihn allmählich ausfüllt und dadurch die Scheidung zwischen der Peritonaeal- und den Pleurahöhlen mitbewirkt. Das rasche Wachstum der Leber kann aus einem Vergleiche der Abbildungen 233, 234, 277, 278, 280, 281, 616, 646, 647 ersehen werden. Das Größenverhältnis der Leber zum ganzen Körper und zu den Nachbarorganen ist an den Abbildungen der durchscheinend gemachten Embryonen (Abb. 278, 356, 357),

ferner an den Querschnitten der Abb. 295 und 616 erkennbar. Entsprechende Messungen ergaben, daß das Volumen der Leber bei einem 11 mm langen Embryo etwa 5<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, bei einem 31 mm langen Embryo etwa 10<sup>0</sup>/<sub>0</sub>, beim Neugeborenen etwa 5<sup>0</sup>/<sub>0</sub> des Körpervolumens beträgt. Die Leber verliert demnach später — relativ — an Volumen, obzwar sie weiter wächst. Der Körper des Fetus wächst aber noch rascher. Diese Verhältnisse gelten auch für das postfetale Leben: Während das Körpergewicht des Erwachsenen etwa 21 mal größer ist als das des Neugeborenen, ist das Gewicht der Leber des Erwachsenen nur 13 mal größer als bei Neugeborenen.

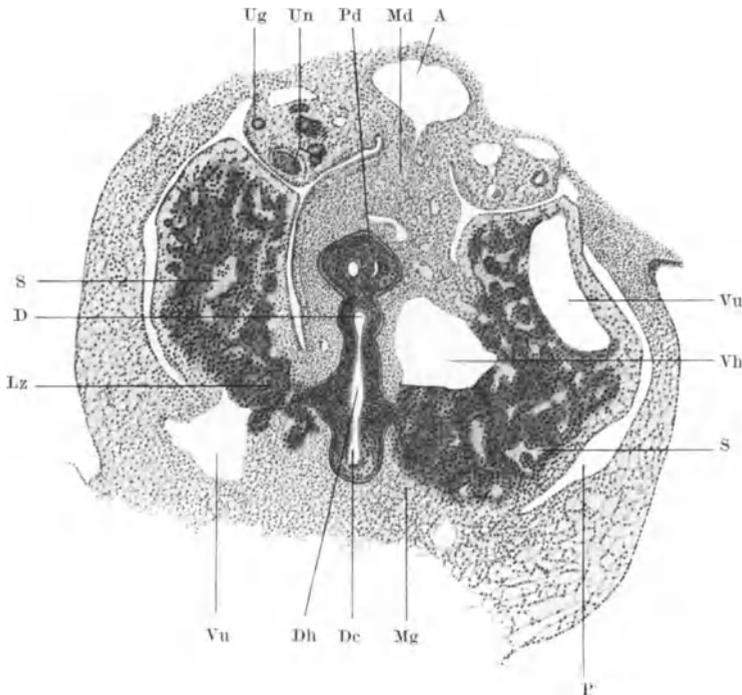


Abb. 294. Querschnitt durch die Leber- und Pankreasanlage eines 6 mm langen menschlichen Embryo. Pd Pankreas dorsale; Ug Urnierengang; Un Urnere; Vz Vena portae; Vu Vena umbilicalis. Die übrigen Bezeichnungen wie bei den vorigen Abbildungen. 65fache Vergrößerung.

Entsprechend der symmetrischen Aussprossung der Leberzellstränge ist auch die von ihnen gebildete Masse, d. h. die Gestalt der Leber, ursprünglich eine symmetrische; rechte und linke Hälfte der Leber sind also gleich groß. Der rechte und der linke Leberlappen werden von je einem Seitenlappen und von der entsprechenden Hälfte des Mittellappens gebildet. Der linke Lappen reicht seitlich bis über die Milz vor. Doch macht sich sehr bald, vom 3. Monate an, ein Größenunterschied zugunsten des rechten Lappens geltend (Abb. 295, 616). Das rasche Wachstum des rechten Lappens wird besonders darauf zurückgeführt, daß die Vena portae an seiner medialen Seite verläuft, wodurch der Blutzufuß und damit die Ernährung dieses Lappens günstiger als links sein sollen. Doch sind auch im linken Lappen die Leberzellbalken in der gleichen Weise wie im rechten in die Bluträume eingebettet und daher genügend gut mit Blut versorgt. Die Ursache der asymmetrischen Ausbildung liegt wahrscheinlich schon in der Anlage der Leber selbst. Zu dieser inneren Ursache gesellt sich die Beeinflussung durch die innerhalb der Bauchhöhle bestehenden räumlichen

Verhältnisse: Während sich der Vergrößerung des linken Lappens durch die rasche Vergrößerung des Magens, namentlich seines Fornix, sowie durch die Masse der Darmschlingen Hindernisse entgegenstellen, kann sich der rechte Lappen freier entfalten. Bleibt der Nabelschnurbruch abnormerweise bestehen, entfällt also der sonst von den Darmschlingen auf die Leber ausgeübte Druck, so bildet sich auch eine mehr symmetrische Gestalt der Leber aus. Diese leichte Beeinflußbarkeit der Lebermasse ist begreiflich, wenn man bedenkt, daß die Leber in diesem Entwicklungsstadium eine weiche, infolge ihres Blutreichtums

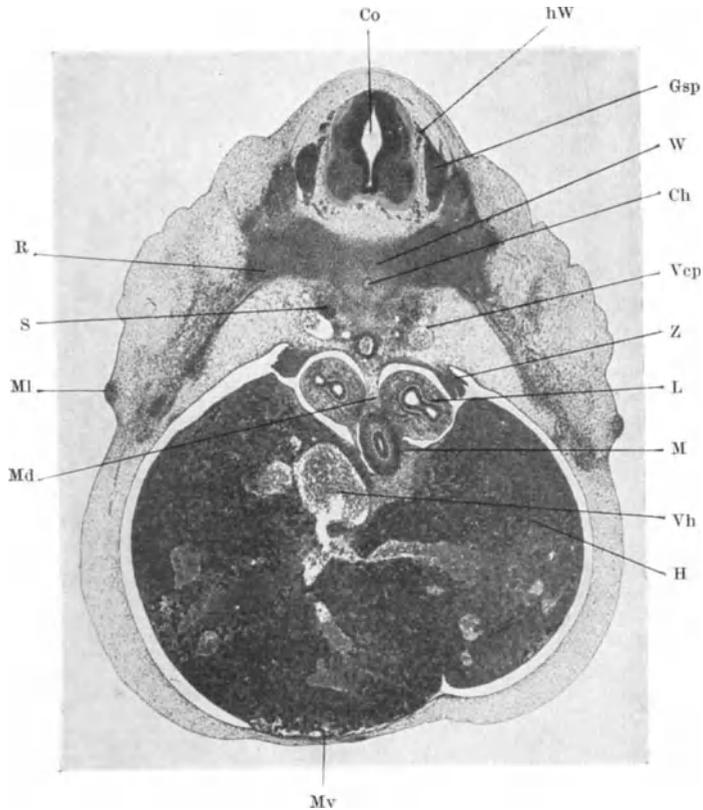


Abb. 295. Querschnitt durch den Rumpf eines 12,5 mm langen menschlichen Embryo. Cc Canalis centralis; Ch Chorda; Gsp Ganglion spinale; H Leber; L Lunge; M Magen; Md Mesogastrium dorsale; MI Milchleiste; Mv Mesogastrium ventrale; R Rippenanlage; S Sympathicus; Vep Vena cardinalis posterior; Vh Vena hepatica; W Wirbelkörper; hW hintere Wurzel; Z Zwerchfellband der Urniere (lateral) und Zwerchfellfeiler (medial). 18fache Vergrößerung.

schwammige, daher außerordentlich plastische Masse darstellt. Die Gesamtform der Leber ist daher genau dem Raume angepaßt, welchen die Nachbarorgane dieser Masse zur Ausfüllung überlassen. Dieser Charakter der Leber als einer Füllmasse macht sich denn auch in Gestalt von Einkerbungen und Abplattungen geltend, welche durch die Nachbarorgane — Lungen, Herz, Magen, Dünndarm, Nebenniere, Urniere, Geschlechtsdrüse (Abb. 560), vom 3.—4. Monate ab durch die Nachniere — auf der Leberoberfläche hervorgerufen werden; auch die Nabelschleife verursacht eine tiefe Furche in der Mitte der unteren Leberfläche (Abb. 281). Wie leicht die Lebermasse in diesem Stadium eingedrückt werden kann, beweist am besten der Umstand, daß sogar das schmale und zarte Zwerchfellband der Urniere (Abb. 295, 616) eine

Eindrückung der Leber verursacht. Da die Leber allen Bauchorganen im Wachstume voraneilt, füllt sie zu Anfang des 3. Monates den größten Teil der Bauchhöhle aus (Abb. 295) und ragt mit ihrem unteren (vorderen) Rande bis zum Becken herab. Nur in der Mittellinie kann sie nicht so tief nach abwärts reichen, weil sie daran durch die Nabelschleife, bzw. durch die aus dieser Schleife entstandenen Darmschlingen, gehindert wird (Abb. 281).

Betreffs der Ursache für die Rechtslagerung der Leber s. S. 337 und 343.

Dadurch daß sich die Nachbarorgane selbst vergrößern und sich im Darne immer mehr Meconium ansammelt, wird der auf die wachsende Leber ausgeübte Druck immer größer. Diese Steigerung des intraabdominalen Druckes wird auch dadurch gefördert, daß die vordere Bauchwand nicht in entsprechendem Maße wächst. Die Leber kann sich daher nicht ungehindert entfalten, die Anbildung neuer Lebersubstanz wird besonders linkerseits gehemmt und so die Entstehung der asymmetrischen Gestalt der Leber gefördert; im bereits ausgebildeten Lebergewebe kommt es an manchen Stellen zu Druckatrophie, wobei die wenig widerstandsfähigen Leberzellstränge zugrunde gehen, während sich die Gallengänge als „Vasa aberrantia“ im Bindegewebe erhalten. Sie finden sich regelmäßig im Ligamentum triangulare sinistrum, ferner um die Vena cava inferior und in der Umgebung der Gallenblase vor.

Die Ausbildung der Leberlappen erfolgt derart, daß die beiden Hauptlappen, der rechte und der linke, schon in der 3. Woche vorhanden sind. Doch ist ihre Abgrenzung noch keine scharfe und ihre Form weicht noch von der späteren Form ab. Die Abgrenzung wird hierauf durch die Ausbildung des Ligamentum falciforme hepatis bewirkt. Zu Anfang der 4. Woche wird der Lobus caudatus erkennbar. Er wächst zuerst — mit der ganzen Leber — in kranio-caudaler, dann in sagittaler Richtung in die Länge und teilt sich in den Processus caudatus und papillaris. Der Processus papillaris wächst sehr stark und dringt in einer Bucht des Peritonaeums bis zum Pankreaskopfe vor. Ungefähr in der Mitte des Fetallebens zieht er sich aus dieser Bucht zurück. Der Lobus quadratus läßt sich erst dann abgrenzen, wenn die bis zum 3. Monate im Lebergewebe verlaufende Vena umbilicalis durch Atrophie der sie deckenden Lebersubstanz an die untere Leberfläche zu liegen kommt. Unterbleibt diese Atrophie, so wird die Vena umbilicalis von einer Substanzbrücke, Pons hepatis, verdeckt.

Das Gewicht der Leber des Neugeborenen beträgt etwa 140 g. Das relative Gewicht, d. h. das Gewicht der Leber im Verhältnisse zum Gesamtgewichte des Körpers, ist beim Neugeborenen etwa zweimal größer als beim Erwachsenen, woraus die relative Gewichtsabnahme der Leber während des extrauterinen Lebens erhellt.

Die Lage der Leber ist, wie die aller Eingeweideorgane, ursprünglich eine mehr kraniale. Bei 11 mm langen Embryonen ragt die Leber bis zum 7. Halssegment nach aufwärts vor. Bei etwa 30 mm langen Embryonen hat sie ihre relative Maximalgröße erlangt und reicht vom 3. Brust- bis zum 1. Sakralsegmente, um dann an Volumen abzunehmen und in ihre bleibende Stellung zu rücken.

Die Gallenblase entsteht aus der Pars cystica der Leberanlage. Das verdickte Ende dieser Anlage (Abb. 280, 593) ist als solider Epithelsproß in einem Bindegewebslager an der unteren Leberfläche eingebettet (Abb. 296). Zumeist erst zu Ende des 2. Monates wird dieser Epithelsproß an seinem blinden Ende hohl, wodurch erst die Gallenblase gebildet wird. Aus dem umhüllenden Bindegewebe entstehen die nichtepithelialen Schichten der Wand der Gallenblase. Im 3. Monate beginnen die Schleimhautfalten aufzutreten.

Das Bindegewebslager, in welchem die Gallenblasenanlage eingebettet ist, bildet einen Teil des Mesenterium ventrale (Abb. 323, 325, 326). Es wird zu Anfang des 2. Monates aufgebraucht, weshalb dann die Gallenblase frei an der

unteren Leberfläche liegt. Die hierauf einsetzende Steigerung der Anbildung von Lebergewebe führt dazu, daß die Gallenblase von Lebersubstanz umwachsen wird: „Vesica fellea occulta“. Doch schwinden diese dünnen Lebersubstanzbrücken bald infolge von Druckatrophie, so daß die Gallenblase zumeist zu Ende des 3. Monates wieder eine oberflächliche Lage erhält.

An der histologischen Ausbildung der Leber beteiligen sich die entodermalen Leberzellstränge und das embryonale Bindegewebe des Mesogastrium ventrale mit den in ihm eingelagerten Blutgefäßen.

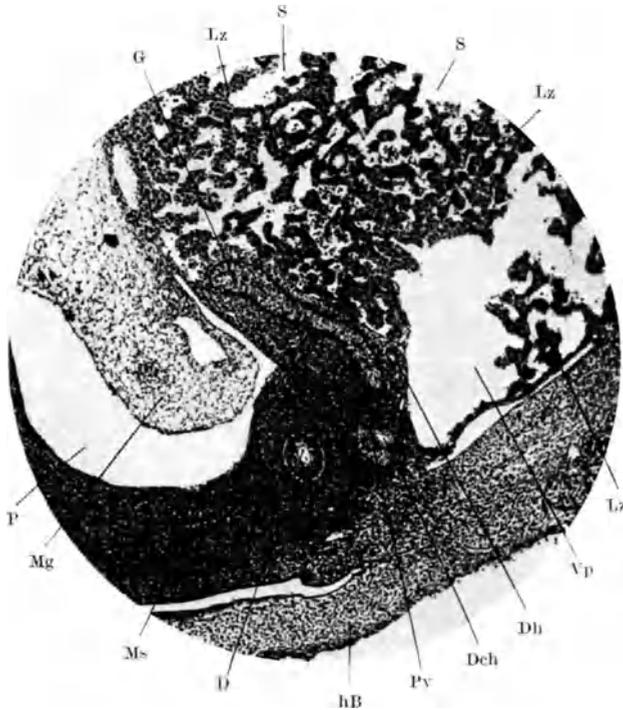


Abb. 296. Teil eines Längsschnittes durch den Rumpf eines 7 mm langen menschlichen Embryo. hB hintere Bauchwand; D Duodenum; Dch Ductus choledochus; Dh Ductus hepaticus; G Gallenblase; Lz Leberzellstränge; Mg Mesogastrium ventrale (in Rückbildung begriffen); Ms mesodermaler Wandabschnitt des absteigenden Schenkels der Nabelschleife; P Peritonealhöhle; Pv Pankreas ventrale; S Sinusoide; Vp Vena portae. 56fache Vergrößerung.

Die von der Pars hepatica der Leberbucht ausstrahlenden Leberzellstränge bilden das epitheliale Parenchym der Leber. Bereits zu Ende des ersten Monates erhalten sie Lichtungen, so daß das Leberparenchym jetzt aus einem Netzwerke von Epithelschläuchen besteht (Abb. 298, 616), zwischen welchen sich spärliches, aber reich mit Blutgefäßen durchsetztes embryonales Bindegewebe befindet. Diese Blutgefäße erhalten ihr Blut aus der Vena portae bzw. aus den Venae omphalo-mesentericae und umbilicales und führen es durch die Vena hepatica wieder ab. Die Ausbreitungsgebiete dieser das Blut zu- und abführenden Gefäße befinden sich ursprünglich in verschiedenen Abschnitten der Leber, die Gefäßgebiete sind also voneinander getrennt. Allmählich wachsen jedoch die Zweige dieser Gefäße aufeinander zu, so daß sich die Ausbreitungsgebiete vermengen. Dabei kommt es zu einer Aufteilung der Leberzellstränge in einzelne Läppchen: „Primäre Leberläppchen“. Diese Aufteilung erfolgt durch die Zweige der Vena portae, da deren bindegewebige Hülle besser entwickelt ist als jene der Zweige der Vena hepatica. Jedem Läppchen werden

hierbei mehrere Zweige der Vena hepatica zugewiesen. Erst zu Ende des Fetal-lebens, zumeist erst nach der Geburt, wird jedes dieser primären Läppchen in mehrere kleinere „sekundäre Läppchen“ dadurch zerlegt (Abb. 297), daß neu entstehende Zweige der Vena portae in das Läppchen eindringen und es in ebenso viele Läppchen zerteilen, als Zweige der Vena hepatica in ihm vorhanden sind. Diese Hepatica-zweige werden hierbei in die Mitte eines sekundären Läppchens verlegt, wo sie die Vena centralis bilden, während die Zweige der Vena portae an der Oberfläche der Läppchen verlaufen und von hier aus radiär verlaufende Seiten-äste zur Vena centralis senden. Dadurch werden die ursprünglich regellos gelagerten Leberzellbal-ken radiär angeordnet. Der Auf-  
bau der Leberläppchen ist damit beendigt, die ursprünglich kleinen sekundären Läppchen brauchen nur noch zu wachsen.

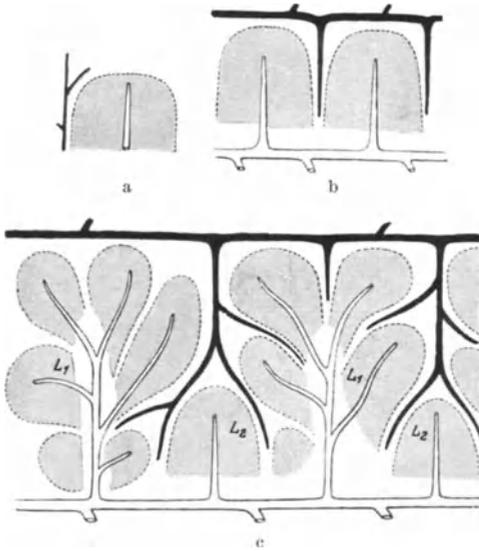


Abb. 297. Schema der Entstehung der Leberläppchen. Schwarz die Pfortader-, hell die Lebervenenäste, grau die Leberläppchen;  $L_1$  primäre,  $L_2$  sekundäre Leberläppchen. Im wesentlichen nach MALL.

Die Substanz der Leberläppchen besteht vor allem aus den großen, vielkantigen mit einem großen kugeligen Kerne versehenen Leberzellen (Abb. 298). Sehr selten finden sich zweikernige Zellen vor. Erst nach

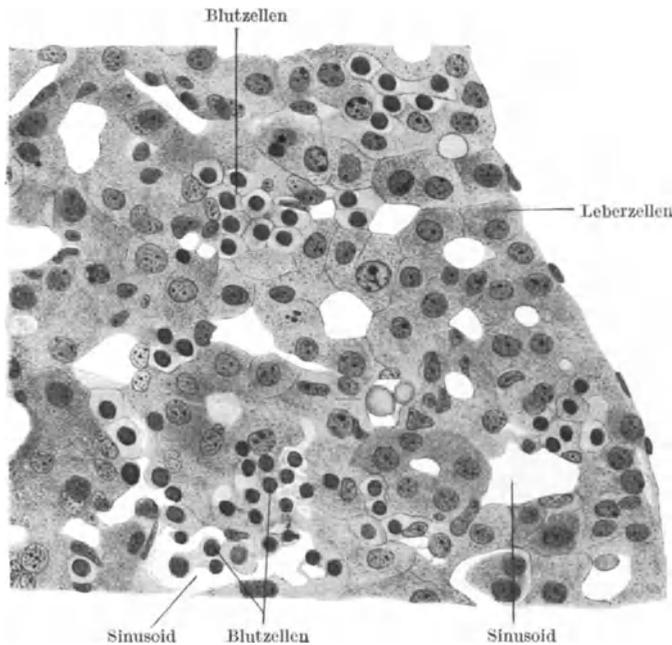


Abb. 298. Schnitt durch die Leber eines 17 mm langen menschlichen Embryo. 520fache Vergrößerung.

der Geburt steigert sich ihre Zahl, bleibt dann einige Zeit unverändert, um erst bei vollendetem Wachstum bis zu etwa 10 % anzusteigen. Sie kommen durch Kernzerschnürung (Amitose) zustande. Die Leberzellen sind zu Schläuchen gruppiert, umschließen also Lichtungen (Abb. 298). Aus den zuerst entstehenden, mit den Pfortaderästen zusammen verlaufenden Leberzellschläuchen entstehen die größeren Gallengefäße, aus ihrer Fortsetzung zwischen die später entstandenen Leberzellstränge die embryonalen Gallencapillaren, welche im Querschnitte wie Drüsen aussehen, da ihre Lichtungen von mehreren Zellen umgrenzt werden. Die bleibenden, zuletzt entstehenden Gallencapillaren dagegen verlaufen nur mehr zwischen je zwei Leberzellen.

Zwischen den Leberzellen entwickeln sich zu Anfang des 2. Fetalmonates im Bindegewebe Anhäufungen von Zellen, deren Zelleib und Kern kleiner als bei den Leberzellen ist; die Kerne sind ferner kugelig und ziehen Kernfarbstoffe stärker an als die Kerne der Leberzellen (Abb. 298). Diese Zellen werden in rote, zum Teile vielleicht auch in weiße Blutkörperchen umgewandelt, sind also Blutzellen. Die Leber funktioniert demnach auch als blutbildendes Organ. Diese Tätigkeit dauert normalerweise nur etwa bis zum 7. Fetalmonate. Die Potenz zur Blutkörperchenbildung erhält sich jedoch in der Leber latent und kann daher im späteren Leben durch abnorme Umstände wieder zur Entfaltung gebracht werden.

Der mesodermale Anteil der embryonalen Leber liefert im übrigen das Stützgewebe der Lebersubstanz (Bindegewebe der Capsula Glissoni, Gitterfasern), in welchem die Blutgefäße liegen. Reichliches Stützgewebe läßt sich erst am Schlusse des Fetallebens nachweisen.

Die im Mesoderm der embryonalen Leber befindlichen Blutgefäßcapillaren sind relativ sehr weit, weiter als in der fertigen Leber (Abb. 298, 293, 294, 296). Sie werden daher auch zum Unterschiede von den gewöhnlichen Capillaren als „Sinusoide“ bezeichnet. Dadurch wird eine derart ausgiebige Durchblutung des Leberparenchyms (Abb. 560, 616) bewirkt, wie sie sonst in keinem anderen Organe vorkommt. Schon dieser Umstand beweist, daß die Tätigkeit der Leber sehr frühe beginnt und daß sie schon für den jungen Embryo von großer Bedeutung ist.

Die Gallengänge entstehen, wie schon erörtert wurde, aus den zuerst gebildeten Leberzellschläuchen, die Gallencapillaren aus der Fortsetzung dieser Gänge zwischen die Leberzellen. Die Entstehung der Ductus hepatici und des Ductus cysticus wurde bereits eingangs geschildert.

## Die Entwicklung der Bauchspeicheldrüse.

Während sich die Leber von einer Anlage aus entwickelt, entsteht das Pankreas von mehr als einer Anlage. Vergleichend-embryologisch läßt sich feststellen, daß sich eine dieser Anlagen stets an der dorsalen Wand des Duodenum, gegenüber der Leberanlage, befindet. Sie wird als die dorsale Pankreasanlage bezeichnet (Abb. 299) und stellt eine Ausfaltung des Epithels der dorsalen Darmwand dar (vgl. Abb. 105, 107). Ventral von ihr, an der Seitenwand des Duodenum, faltet sich die epitheliale Darmwand gleichfalls aus und bildet so die beiden seitlichen (oder ventralen) Pankreasanlagen (Abb. 299, 591, 592). Leber- und Pankreasanlagen liegen nahe beieinander in einem das Duodenum schräg ringförmig umschließenden Felde der Duodenalwand, das man als „hepato-pankreatischen Ring“ bezeichnet hat. Der ventrale Abschnitt dieses Ringes enthält die Potenz zur Leberbildung, der seitliche und der dorsale jene zur Bildung des Pankreas. Obzwar diese Abschnitte ganz nahe beieinander liegen, also denselben äußeren Umständen ausgesetzt sind, und obzwar sie sich

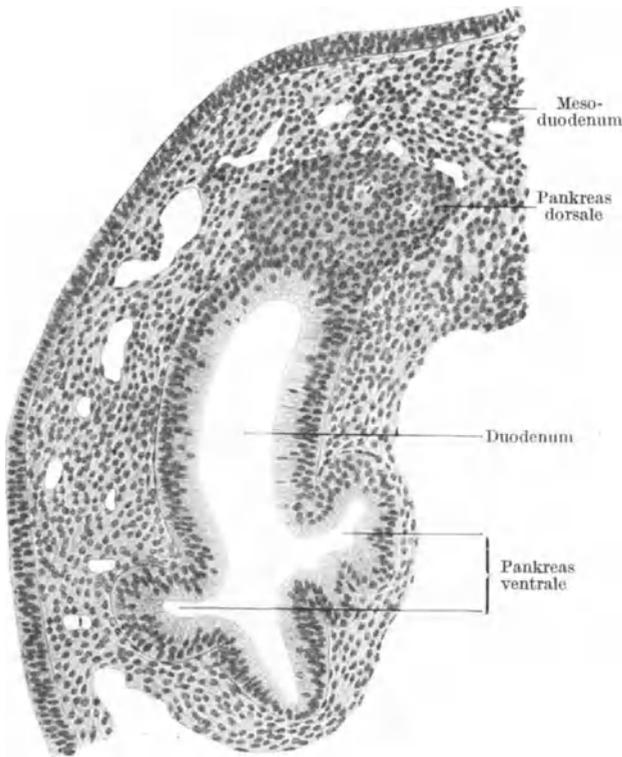


Abb. 299. Querschnitt durch das Duodenum eines Entenembryo von 4 Tagen. 220fache Vergrößerung.

ursprünglich morphologisch nicht voneinander unterscheiden, liefern sie dennoch zwei morphologisch und physiologisch so verschiedenartige Gebilde, wie es Leber und Pankreas sind — ein Beispiel dafür, daß die Entwicklung in letzter Linie auf Evolution beruht.

Bevor sich das Entoderm zur Bildung der Pankreasanlagen ausfaltet, verdickt es sich an den betreffenden Stellen. Ein derartiges Entwicklungsstadium mit einer dorsalen und zwei seitlichen Pankreasanlagen beim Menschen gibt die Abb. 300 wieder. Die eine von den beidenseitlichen Pankreasanlagen, und zwar die linke, bildet sich jedoch — falls sie überhaupt, was nicht sichersteht, in jedem Falle vorhanden ist —

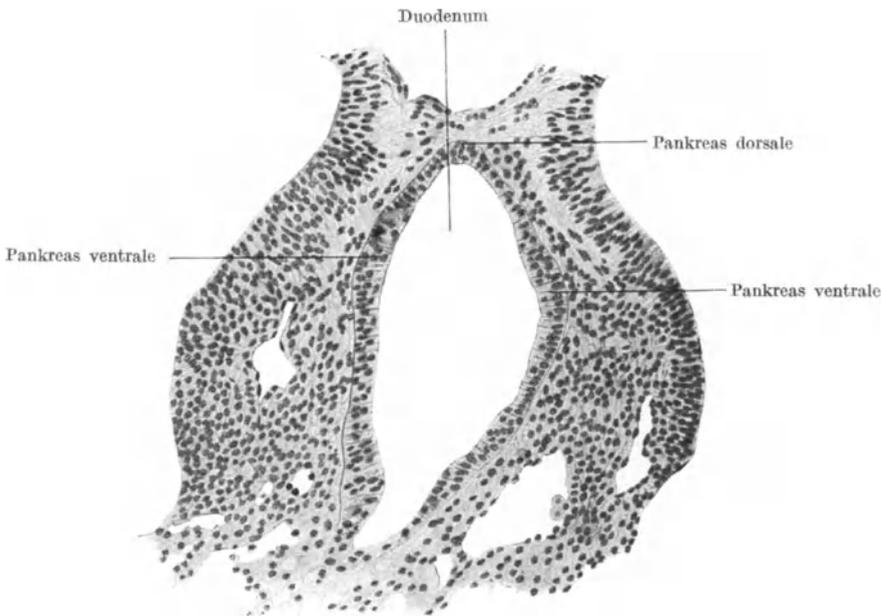


Abb. 300. Querschnitt durch die Duodenalanlage eines menschlichen Embryo mit 25 Urwirbelpaaren. 227fache Vergrößerung.

alsbald zurück, so daß das Pankreas beim Menschen bloß aus einer dorsalen und einer seitlichen (rechten) Anlage entsteht. Diese seitliche Anlage verschiebt sich ventralwärts und kommt in den Winkel zwischen dem Ductus choledochus und der Darmwand zu liegen (Abb. 234, 277, 291). Wegen ihrer ventralen Lage wird sie als ventrale Pankreasanlage bezeichnet.

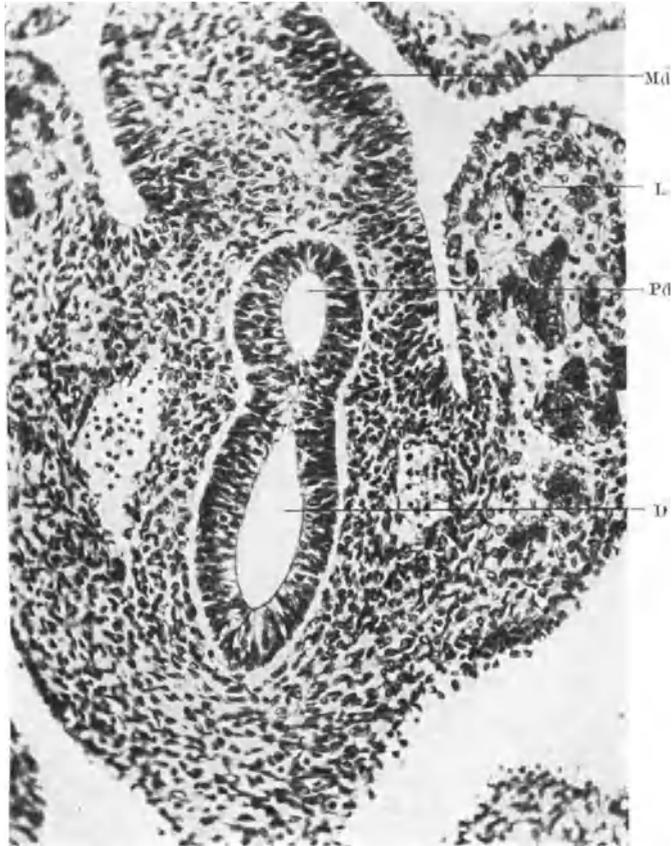


Abb. 301. Querschnitt durch das Duodenum eines 5 mm langen menschlichen Embryo. D Duodenum; L Leber; Md Mesoduodenum; Pd Pankreas dorsale. 180fache Vergrößerung.

Die dorsale Pankreasanlage liegt unmittelbar hinter dem Magen, kranial von der Leberbucht (Abb. 234, 291, 591). Sie faltet sich rasch aus, so daß die dorsale Wand des Duodenum schon bei 3 mm langen Embryonen eine halbkugelige Ausbuchtung aufweist, welche sich durch Zellvermehrung vergrößert, aber gleichzeitig seitlich ein wenig abflacht (Abb. 301, 302). Diese Ausbuchtung wächst in das Bindegewebe des Mesenterium dorsale vor und bildet mit ihrer bindegewebigen Umhüllung einen der dorsalen Wand des Duodenum aufsitzenden Wulst, den „Pankreaswulst“. Durch reichliche Vermehrung seiner Epithelzellen vergrößert sich dieser Wulst und wächst als hohler, Seitenäste vortreibender Epithelsproß dorsalwärts, gegen die Wirbelsäule vor (Abb. 280). Aus den Seitenästen entwickelt sich das Pankreasgewebe, aus dem zentralen Epithelsproß der Ausführungsgang, welcher daher anfangs an der dorsalen Wand des Duodenum einmündet.

Da das Mesenterium, in welches das dorsale Pankreas vorwächst, zunächst frei in der sagittalen Medianebene liegt, also freie Seitenflächen besitzt (Abb. 326, 331, 560), sind auch die beiden Seitenflächen des Pankreas vom Mesenterium überzogen. Im Gegensatz zu den Verhältnissen beim fertigen Organismus ist es also in diesem Entwicklungsstadium ohne weiteres erkennbar, daß das Pankreas

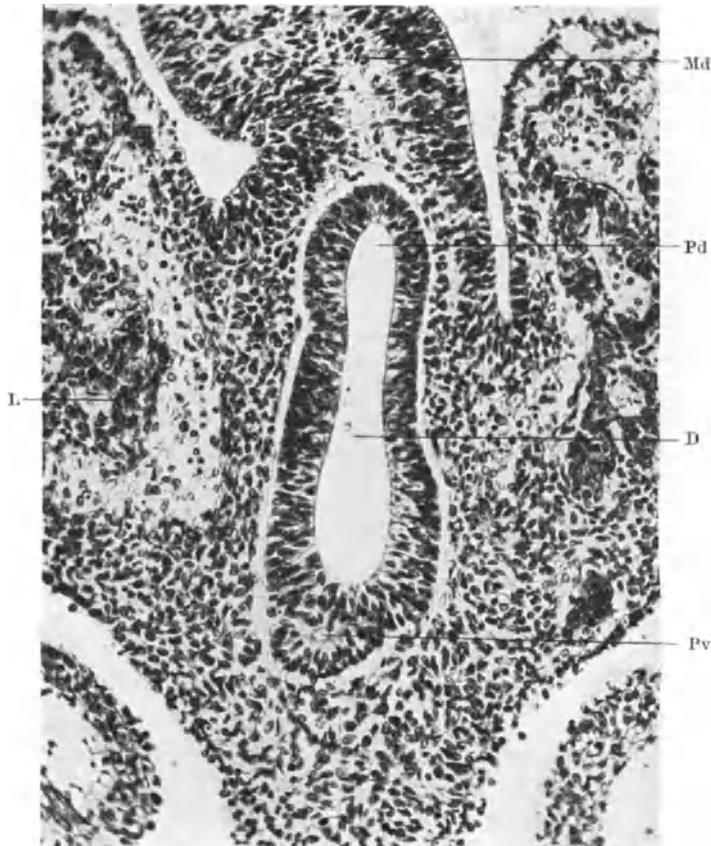


Abb. 302. Ein anderer Querschnitt durch dasselbe Objekt wie das der Abb. 301. Pv Pankreas ventrale. Die übrigen Bezeichnungen wie bei der vorigen Abbildung. 180fache Vergrößerung.

intraperitoneal liegt (Abb. 305, 306, 326, 325, 331, 560). Im Mesenterium wächst das Pankreas in dorso-kranialer Richtung vor, weshalb sein Endstück bis hinter den Fornix des Magens und bis zu der an dieser Stelle liegenden Milz gelangt (Abb. 305, 306). Damit erklärt es sich, daß manchmal kleine Inseln von Pankreasgewebe in der Milz vorkommen.

Etwas später als die dorsale buchtet sich die ventrale, von vornherein viel kleinere Pankreasanlage aus (Abb. 302). Sie bildet dann einen kleinen Wulst (Abb. 303), welcher gleich der dorsalen Anlage zu einem hohlen, Seitenzweig treibenden Epithelsproß auswächst (Abb. 280). Der Epithelsproß wird zum Ausführungsgange des aus den Seitenzweigen des Sprosses entstehenden Drüsenparenchyms. Diese ventrale Pankreasanlage verschiebt sich zumeist auf das Endstück des Ductus choledochus, so daß sie einen Anhang des Endstückes dieses Ganges darstellt (Abb. 280, 291, 560, 592). Ihr Ausführungsgang mündet infolgedessen im Ductus choledochus oder gemeinsam mit ihm im Duodenum

ein — Ductus hepato-pancreaticus. Die Verschiebung kann jedoch auch höher aufwärts auf dem Ductus choledochus erfolgen. Verbleibt die ventrale Pankreasanlage auf der Wand des Duodenum, dann mündet der Ausführungsgang getrennt vom Ductus choledochus, aber unmittelbar unter ihm, ventral und caudal von der Einmündungsstelle des dorsalen Pankreas im Duodenum ein. Die Drüsenmasse des ventralen Pankreas liegt caudal und rechts vom dorsalen Pankreas im Mesenterium (Mesoduodenum).

Duodenum und Pankreas ändern später ihre Lage. Das Duodenum muß mit seinem größeren kranialen Abschnitte die Magendrehung mitmachen und wird daher nach rechts verschoben (Abb. 327—329). Seine frühere dorsale Wand wird zur medialen, linken, seine ventrale zur lateralen, rechten, die frühere linke bzw. rechte wird zur vorderen bzw. hinteren Wand. Infolge dieser Stellungsänderung des Duodenum liegt die Einmündungsstelle des dorsalen Pankreas nicht mehr an der dorsalen, sondern an der medialen (linken) Wand des Duodenum (Abb. 304). Gleichzeitig

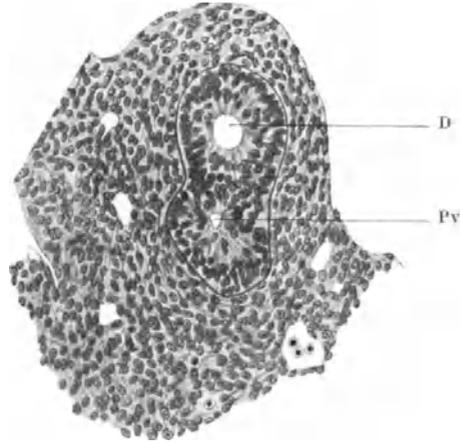


Abb. 303. Querschnitt durch das Pankreas ventrale eines 6 mm langen menschlichen Embryo. Bezeichnung wie bei der Abb. 302. 160fache Vergrößerung.

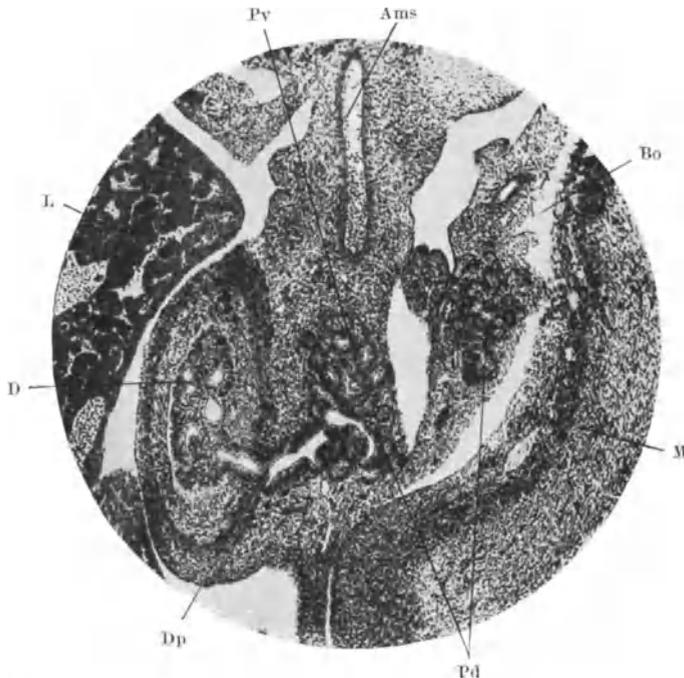


Abb. 304. Teil eines Querschnittes durch den Rumpf eines 15 mm langen menschlichen Embryo. Ams Arteria mesenterica superior; Bo Bursa omentalis; D Duodenum; Dp Ductus pancreaticus; L Leber; M Magenwand; Pd, Pv dorsales, ventrales Pankreas. 54fache Vergrößerung.

verschiebt sich der Ductus choledochus und mit ihm das ihm anhängende ventrale Pankreas dorsalwärts, so daß der Ductus choledochus gemeinsam mit dem Ausführungsgange des ventralen Pankreas dorsal vom dorsalen Pankreas in das Duodenum einmündet (Abb. 305, 560). Diese, wie auch die folgenden Verschiebungen sind jedoch nicht die Folgen der Stellungsänderung des Duodenum (infolge der Magendrehung), sie werden vielmehr durch Stellungsänderungen der betreffenden Gebilde selbst bewirkt. Diese Stellungsänderungen wiederum sind zum Teile die Folge des ungleichen Wachstums der Wände des Duodenum. Infolge seiner Verschiebung dorsalwärts nähert sich das ventrale Pankreas dem Anfangsabschnitte des dorsalen Pankreas (Abb. 307a) und legt sich diesem Pankreas an (Abb. 307b). Hierauf rückt es caudalwärts und verschmilzt nunmehr — bei Embryonen von etwa 12 mm

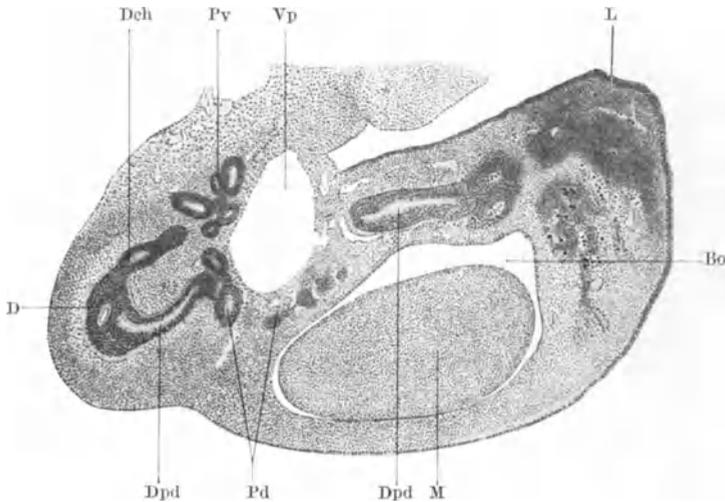


Abb. 305. Aus einem Querschnitte durch den Rumpf eines 12,5 mm langen menschlichen Embryo. Bo Bursa omentalis; Deh Ductus choledochus; Dpd Ausführungsgang des dorsalen Pankreas; L Milzanlage; M Magenwand; Pd, Pv dorsales, ventrales Pankreas; Vp Vena portae. 56fache Vergrößerung.

Länge — mit dem dorsalen Pankreas zu einer einheitlichen Masse, zum Pankreas-kopfe (Abb. 307c), in welchem das ventrale Pankreas den caudalen Abschnitt bildet. Zwischen den Ausführungsgängen der beiden Pankreasanlagen entsteht schon vorher eine Anastomose (Abb. 306, A). Da sich hierauf das duodenale Endstück des Ausführungsganges des dorsalen Pankreas zurückbildet, stellt nunmehr der Ausführungsgang des ventralen Pankreas — mittels der früher gebildeten Anastomose — den alleinigen Abflußweg beider Pankreasanlagen dar. Dieser ventrale Ausführungsgang wird zum Endstücke des späteren Ductus pancreaticus und mündet am unteren Ende der Plica longitudinalis duodeni selbständig oder gemeinsam mit dem Ductus choledochus im Diverticulum Vateri auf der Papilla duodeni major.

Das Pankreas entsteht demnach aus zwei Anlagen, aus einer dorsalen und aus einer ventralen (seitlichen). Die Hauptmasse des Pankreas — der obere Abschnitt des Kopfes, der Körper und der Schwanz — wird von der dorsalen Anlage geliefert, die ventrale beteiligt sich bloß an der Bildung des Pankreas-kopfes, indem sie dessen unteren (caudalen) Abschnitt bildet. Der Ausführungsgang des Pankreas, der Ductus pancreaticus (Wirsungi), entstammt im Körper und im Schwanze der Bauchspeicheldrüse dem dorsalen, in ihrem Kopfe dem ventralen Pankreas. Im ventralen Abschnitte des Kopfes erhält sich auch

noch ein Rest des Ausführungsganges des dorsalen Pankreas, der aber normalerweise nicht in das Duodenum einmündet, sondern nur mit dem Ausführungsgang des ventralen Pankreas communiert. Erhält sich jedoch auch der duodenale Abschnitt dieses Ausführungsganges des dorsalen Pankreas, so mündet auch dieser Ausführungsgang als „Ductus pancreaticus accessorius (Santorini)“

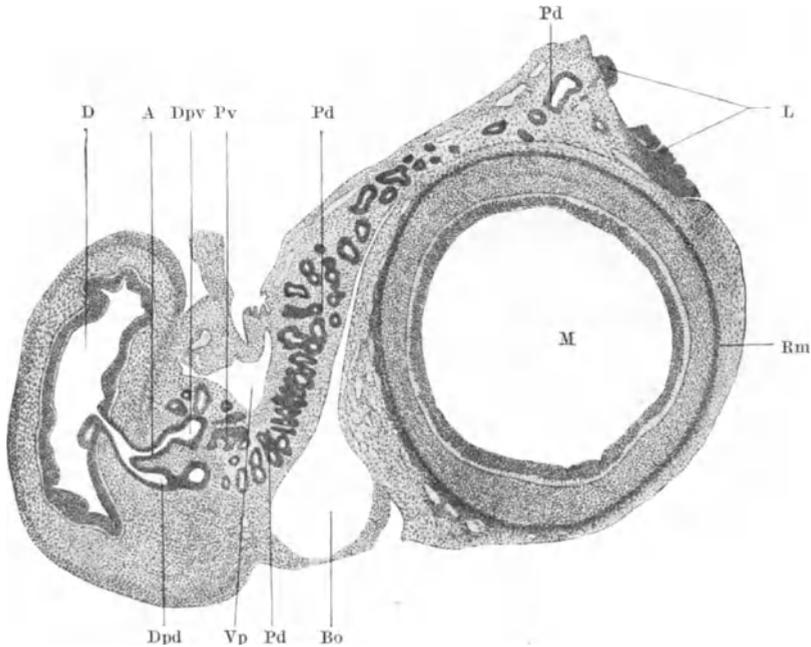


Abb. 306. Querschnitt durch den Magen, durch das Duodenum und durch das Pankreas eines 13 mm langen menschlichen Embryo. A Anastomose zwischen den Ausführungsgängen des dorsalen und ventralen Pankreas; D Duodenum; Dpv Ausführungsgang des ventralen Pankreas; M Magen; Rm Ringmuskelschichte des Magens. Die übrigen Bezeichnungen wie bei der Abb. 305. 40fache Vergrößerung.

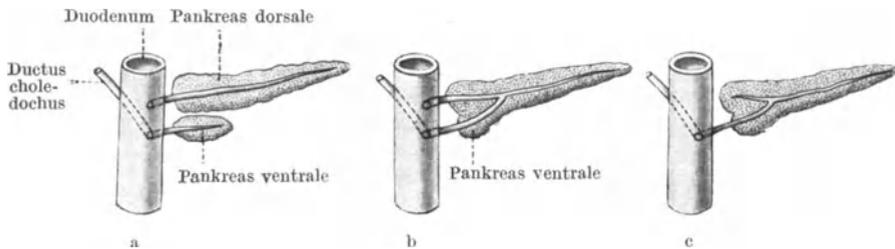


Abb. 307. Schema der Entwicklung des Pankreas.

in das Duodenum ein, und zwar kranial von der Papilla duodeni major, zumeist gleichfalls auf einer kleinen Papille, der Papilla duodeni minor. — Bildet sich der Ausführungsgang des ventralen Pankreas zurück, so ist dieser Ductus accessorius — also der ganze Ausführungsgang des dorsalen Pankreas — der alleinige Abflußweg des Pankreassekretes.

Außer den bereits erörterten Stellungsänderungen erfährt das Pankreas auch eine Verschiebung in caudaler Richtung. Während sein Kopf bei 7 mm langen Embryonen in der Höhe des 3. bis 4. Brustsegmentes steht, ist er bereits bei etwa 20 mm bis zum 1. Lendensegmente herabgerückt.

Die Histogenese des Pankreas besteht im wesentlichen darin, daß die hohlen Epithelsprosse der dorsalen und der ventralen Pankreasanlage in die Länge wachsen und hierbei geschlängelte Nebengänge aussenden (Abb. 304—306), welche an ihren Enden solide, später hohl werdende Epithelknospen bilden. Der zentrale Epithelsproß wird zum Hauptausführungsgange (Abb. 305, 306, Dpd), die Seitenzweige zu den kleineren Ausführungsgängen, die hohl gewordenen Epithelknospen zu den Drüsengängen.

Der endokrine Anteil des Pankreas, die intertubulären Zellhaufen oder LANGERHANSschen Inseln, entsteht aus stielartigen, solid bleibenden Knospen der Drüsengänge, welche sich zumeist ablösen und zwischen den Drüsenläppchen im Bindegewebe einlagern. Doch läßt sich ein Zusammenhang zwischen den Inseln und den Drüsengängen vielfach auch später nachweisen, weshalb die Ansicht ausgesprochen wurde, daß die Bildung der Inseln — durch Knospung von den Drüsengängen aus — während des ganzen Lebens erfolgen könne. Ihre Zahl ist bei Feten und Kindern verhältnismäßig größer als bei Erwachsenen, besonders im Schwanze, wo ihre Bildung auch zuerst beginnt. Gegen den Kopf zu nimmt die Zahl der Inseln ab und beginnt ihre Bildung später.

Akzessorische Bauchspeicheldrüsen kommen in der Wand des Magens, des Dünndarmes und des Diverticulum ilei (Meckeli) vor. Sie liegen in der Submucosa, können aber auch bis über die Muscularis vordringen. Sie enthalten gleichfalls intertubuläre Zellhaufen. Ihr Vorkommen im Magen und im Dünndarm beweist, daß die Potenz zur Pankreasbildung nicht auf eine streng begrenzte Stelle im Duodenum eingeengt ist, sondern ursprünglich wahrscheinlich allen Entodermzellen zukommt oder zumindest einen Zerstreungskreis darstellt, welcher sich über das Gebiet des Magens und des ganzen Dünndarmes samt dem von ihm abgehenden Ductus omphalo-entericus (Diverticulum Meckeli) ausdehnt.

## Die Entwicklung des Kehlkopfes, der Luftröhre und der Lungen.

Das unmittelbar hinter der Area mesobranchialis (S. 324) gelegene Gebiet der ventralen Darmwand stellt die Bildungszone für das Epithel des Kehlkopfes, der Luftröhre und der Lungen dar und kann daher als das Lungenfeld bezeichnet werden. Schon bei Embryonen von etwa 2,5 mm Länge verdickt sich das Epithel der ventralen Hälfte des hier seitlich abgeplatteten Darmrohres (Abb. 308, L), so daß die Lichtung des Darmrohres zu einer Rinne verengt wird, die man als Lungen- oder Laryngo-Tracheal-Rinne bezeichnet. Im caudalen Abschnitte dieser unpaaren Rinne bilden sich seitliche Ausbuchtungen aus, so daß hier eine paarige Anlage vorhanden ist (Abb. 309). In ihr sind bereits die Anlagen der beiden Lungen enthalten. Diese Ausbuchtungen werden als die primären Lungensäckchen oder Lungenbläschen bezeichnet. Diese verdickte Epithelzone des Darmrohres wächst ventralwärts in das Mesoderm vor, so daß sie an der Außenfläche der ventralen Darmwand als eine kleine Aussackung hervortritt (Abb. 236), deren vorderes Ende als Kante vorspringt, während das hintere Ende halbkugelförmig gestaltet ist. Dieses hintere Ende enthält die primären Lungensäckchen, die aber zunächst außen nicht hervortreten, da sie von einer gemeinsamen Mesodermhülle umfaßt werden. Von außen gesehen scheint daher die Lungenanlage unpaar zu sein. Doch tritt auf der caudalen Fläche dieser unpaaren Anlage alsbald — infolge des seitlichen Vorwachsens der primären Lungensäckchen in das Mesoderm — eine sagittal

gestellte Furche auf, wodurch an der äußeren Fläche der Lungenanlage zwei kleine Ausbuchtungen entstehen. Die Lungenanlage ist dann auch nach außen

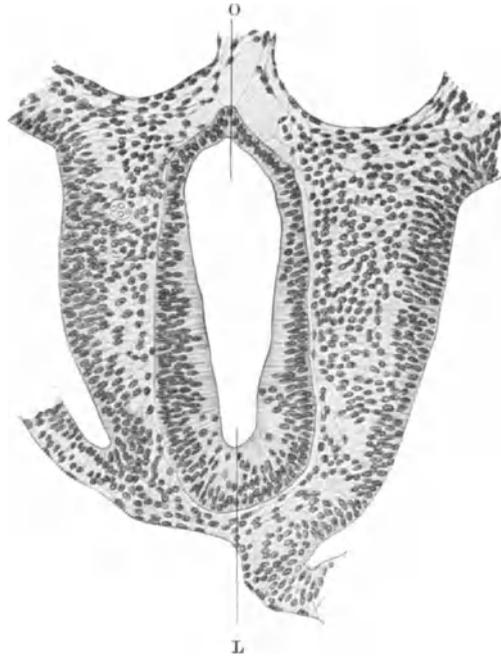


Abb. 308. Querschnitt durch die Lungenanlage eines menschlichen Embryo von 2,7 mm Länge. L Laryngotrachealrinne; O Anlage des Oesophagus. 196fache Vergrößerung.

hin paarig. Die Furche zwischen den beiden Ausbuchtungen verläuft nicht genau median, sondern ein wenig nach links von der Mittellinie. Es wird daher dem rechten Lungensäckchen von vornherein etwas mehr Bildungsmaterial zugeteilt als dem linken.

In dem Lungenfelde ist bereits die Anlage für den Kehlkopf, für die Luftröhre, für den ganzen Bronchialbaum sowie für die Lungenalveolen enthalten. Diese Gebilde entstehen daher nicht vielleicht derart, daß zuerst die Anlage des Kehlkopfes, dann die der Luftröhre, der Bronchien und zuletzt die der Lungenalveolen gebildet wird, sondern alle diese Bestandteile des Atmungsapparates sind bereits im Lungenfelde bzw. in der Lungenrinne und in den Lungensäckchen als Anlage potentiell vorgebildet enthalten. Bei

dem weiteren Wachstum dieser gemeinsamen Anlage differenzieren sie sich, ihrem späteren Orte gemäß, aus dieser Anlage. Es ist klar, daß es hierbei zu Umbildungen kommen muß, da ja z. B. dort, wo ursprünglich die Lungensäckchen liegen, später der Kehlkopf sich befindet.

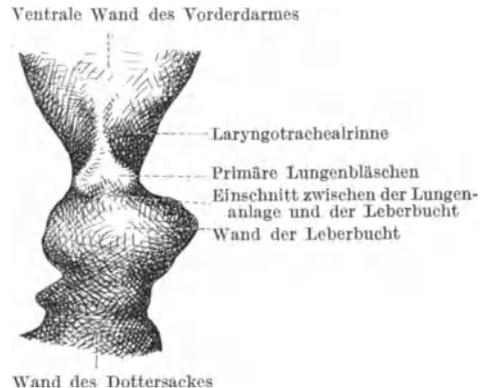


Abb. 309. Modell der Lungen- und Leberanlage von einem menschlichen Embryo mit 20 Urvirbelpaaren. 66fache Vergrößerung. Nach DAVIS.

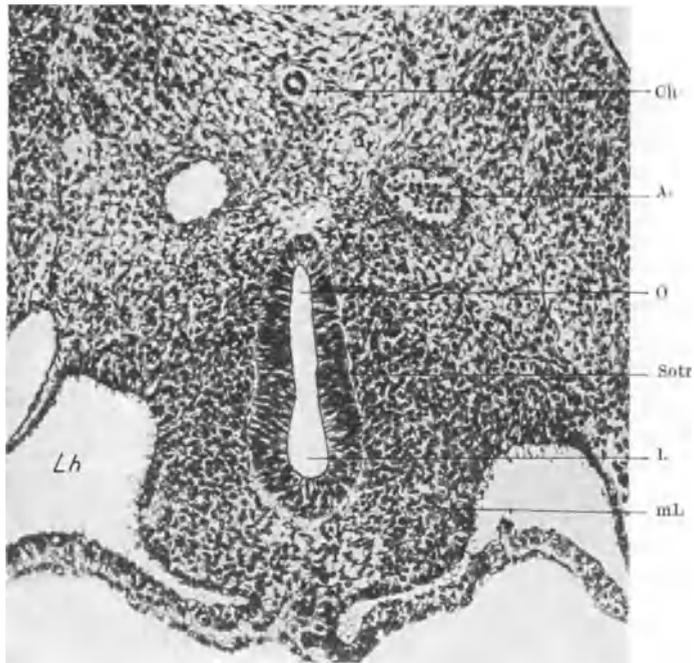


Abb. 310. Teil eines Querschnittes durch den Rumpf eines 5 mm langen menschlichen Embryo  
 A Aorta; Ch Chorda dorsalis; L Lungenrinne; Lh Leibeshöhle; mL mesodermale Lungenanlage;  
 O Oesophagus; Sotr Septum oesophago-tracheale. 128fache Vergrößerung.

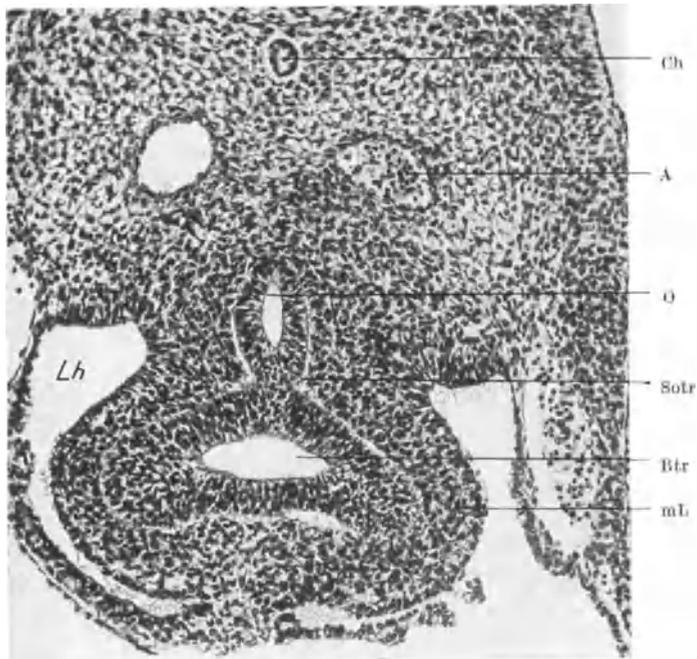


Abb. 311. Ein weiter caudal liegender Querschnitt als der der Abb. 310. Btr Bifurcatio tracheae  
 Die übrigen Bezeichnungen wie bei der Abb. 310. 128fache Vergrößerung.

Die sackförmig dem Darmrohre ventral aufsitzende Anlage des Atmungsapparates streckt sich entsprechend dem Längenwachstum des Embryo in die Länge (Abb. 264, 336). Gleichzeitig tritt aber, schon zu Ende der 3. Woche, an jeder der beiden Seitenwände des Darmrohres eine zunächst seichte Längsfurche auf (Abb. 310, Sotr), welche in kranialer Richtung immer tiefer bis zur Abgangsstelle der Lungenrinne vom Darne einschneidet und so — als Septum

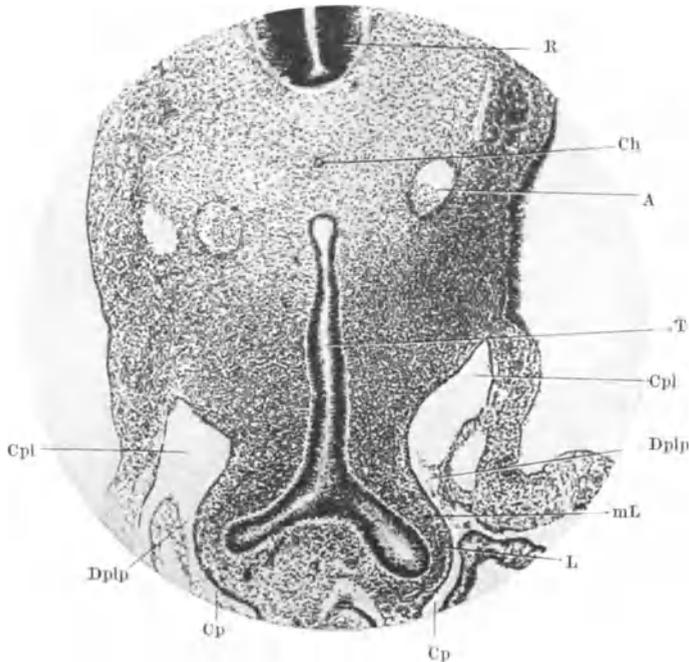


Abb. 312. Frontalschnitt durch die Trachea, durch die Stammbronchien und durch die Lungenanlage eines jungen menschlichen Embryo. Cp Cavum peritoneaei; Cpl Cavum pleurae; Dplp Ductus pleuro-peritoneaealis; R Rückenmark; T Trachea. Die übrigen Bezeichnungen wie bei den vorigen Abbildungen. 58fache Vergrößerung.

oesophago-tracheale — das Darmrohr in zwei Abteilungen, eine dorsale und eine ventrale, scheidet (Abb. 264, O, L, Abb. 277, O, T, Abb. 311, O, Btr). Die dorsale Abteilung bildet den Oesophagus und kann daher als die digestive bezeichnet werden; aus der ventralen, mit höheren Epithelzellen bekleideten, entstehen der Kehlkopf, die Luftröhre und die Lungen, weshalb diese Abteilung als die respiratorische bezeichnet werden kann. Wie das Darmrohr verlängert sich auch diese Abteilung caudalwärts (Abb. 234, K, Abb. 264, L, Abb. 277, 280, 281, T), wobei sie sich an ihrem caudalen Ende entsprechend den Lungensäckchen gabelt (Abb. 312), so daß nunmehr Kehlkopf, Luftröhre, Stammbronchien und Lungen an ihr unterschieden werden können.

### Der Kehlkopf.

Die Lungenrinne, deren vorderer Rand ursprünglich hinter der 4. Schlundtasche liegt, verlängert sich später nach vorne, so daß ihr vorderes Ende in der Mitte der ventralen Schlunddarmwand, also in der Area mesobranchialis, bis

in das Gebiet des 3. Kiemenbogens reicht. Das Mesoderm des 3.—5. Kiemenbogens wird infolgedessen zur Bildung des Kehlkopfes mit herangezogen. In welcher Art dies erfolgt ist allerdings nicht genau bekannt.

Gegen Ende der 3. Woche bilden sich durch Zunahme des Mesoderms an den beiden Seiten der Laryngo-Trachealrinne zwei Wülste aus, die Ary- oder Arytänoidwülste (Abb. 254 a, b, 273, Aw). Sie werden vorne durch einen Querwulst, die Furcula (Abb. 254, 260), miteinander verbunden, der hinter der Copula liegt. Dieser Querwulst zerfällt am Anfange des zweiten Monates durch eine Querfurche in eine vordere und eine hintere Abteilung, von welchen die erstere in die Bildung des Zungengrundes einbezogen wird. Die hintere Abteilung sondert sich am Ende des ersten Monates in eine mittlere dickere und zwei seitliche schmale Zonen. Aus der mittleren Zone entsteht die Epiglottis (Abb. 280, 281, 313, Ep); die seitlichen Zonen bilden sich zurück, werden aber durch verschmälerte Fortsätze der Arywülste — die Plicae aryepiglotticae — ersetzt (Abb. 313).

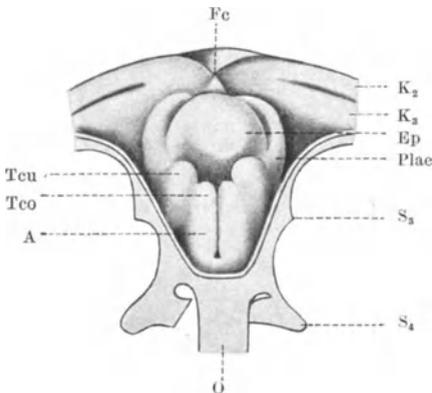


Abb. 313. Kehlkopfeingang eines 8—9 mm langen menschlichen Embryo. A Arytänoidwülst. Ep Epiglottis; Fc Foramen caecum; K<sub>2</sub>, K<sub>3</sub> 2., 3. Kiemenbogen; O Oesophagus; Plae Plicae aryepiglottica; S<sub>3</sub>, S<sub>4</sub> 3., 4. Schlundtasche; Tcu Tuberculum corniculatum; Tco Tuberculum cuneiforme. Nach KALLUS.

Die beiden Arytänoidwülste verdicken sich und rücken infolgedessen im 2. Monate so nahe aneinander, daß zwischen ihnen nur ein schmaler Spalt — Incisura oder Fissura interarytaenoidea — übrig bleibt (Abb. 313). Vorne übergeht er in den zwischen dem abgelenkten Vorderrande der Arywülste und der Epiglottis befindlichen Querspalt, so daß der Kehlkopfeingang T-förmig gestaltet ist (Abb. 313, 273). An der Abknickungsstelle des Vorderrandes der Arywülste treten schon zu Ende des ersten Monates zwei kleine Höcker, die Anlagen des Tuberculum corniculatum und cuneiforme auf. Vom

3. Monate ab bleiben die Arywülste im Wachstum zurück, wodurch sich allmählich die bleibende Form des Kehlkopfeinganges ausbildet.

Unter dem stets eine Lichtung aufweisenden Kehlkopfeingange befindet sich nicht, wie später, ein Hohlraum, da die Lichtung der Kehlkopfanlage durch Epithelwucherung verstopft wird. Nur im hinteren Abschnitte des späteren Cavum laryngis erhält sich in diesem Epithelpfropfe zumeist ein feiner Kanal, welcher unter allmählicher Erweiterung in die Lichtung der Luftröhre übergeht und daher als Canalis pharyngeo-trachealis bezeichnet wird. Die Verstopfung des Kehlkopfenraumes reicht bei Embryonen von 19 mm Länge bis in das Gebiet der Cartilago cricoidea. Wahrscheinlich infolge von Verflüssigung der Zellen treten in dem Epithelpfropfe im 2. Monate Lücken auf, welche ineinander fließen, so daß bei 40 mm langen Embryonen eine wenn auch nur feine Lichtung wieder hergestellt sein kann. Im Bereiche der Stimmritze erhält sich diese Epithelverklebung am längsten, besonders in der Glottis cartilaginea, wo sie sich auch zuletzt, und zwar um die Mitte des Fetallebens, ausbildet. Die Stimmbänder werden erst nach dem Schwunde des Epithelpfropfes und nach der Ausbildung des Ventriculus laryngis erkennbar (Mitte des 3. Monates). Die Anlage des Ventriculus laryngis erscheint bei Embryonen von 24 mm Länge als eine solide Epithelwucherung, welche später hohl wird und sich so in den Kehlkopfenraum öffnet.

Nach Lösung des Epithelpropfes entwickeln sich in dem Epithel des Kehlkopfes zahlreiche Becher- und Flimmerzellen. An der Plica vocalis befindet sich noch im 4. Monate ein zweischichtiges Cyliinderepithel. Die Flimmerzellen verschwinden hier bereits bei Embryonen von 40—50 mm, an der Plica ventricularis erhalten sie sich dagegen viel länger, so daß sich hier das geschichtete Pflasterepithel erst nach der Geburt ausbildet. An der Plica vocalis tritt es viel früher auf. In den übrigen Abschnitten des Kehlkopfes bildet sich das mehrreihige flimmernde Cyliinderepithel des Atmungsapparates aus. An gewissen Stellen — an der Kehlkopffläche der Epiglottis — finden sich Geschmacksknospen in ihm vor. Drüsen treten zu Ende des 4. Monats an der inneren Fläche der Epiglottis und im unteren Abschnitte des Kehlkopfes auf. Im Ventriculus laryngis erscheinen sie erst im 6. Monate.

Aus dem embryonalen Bindegewebe der Kehlkopf-anlage differenzieren sich die bindegewebigen Schichten, sowie die Muskeln und Knorpel des Kehlkopfes. Die ersten Muskelfasern erscheinen zu Ende des 2. Monats, die Muskelindividuen bilden sich aber erst um die Mitte des Fetalen Lebens aus.

Die Knorpel entstehen durch Verdichtung des embryonalen Bindegewebes. Dieses Entwicklungsstadium wird — wie bei jeder Knorpelentstehung — als das des Vorknorpels bezeichnet.

Die Vorknorpelanlage der Cartilago thyreoidea tritt um die Mitte des 2. Monats jederseits, also paarig, als leicht gekrümmte viereckige Platte auf, welche in der Nähe ihres hinteren oberen Randes ein Loch aufweist (Abb. 314). Man nimmt an, daß das Gewebe der Cartilago thyreoidea aus dem 4. und 5. Kiemenbogen stammt und daß dieses Loch — Foramen cartilaginis thyreoideae — die aus diesen beiden Kiemenbogen stammenden Anteile voneinander abgrenzt. Später wird dieses Loch zumeist geschlossen, kann sich aber auch zeitlebens erhalten. Die Verknorpelung der beiden Platten geht von zwei Knorpelherden aus, von welchen der eine kranial und vor, der andere caudal und hinter dem Loche liegt (Abb. 314). Die ursprünglich breite, durch Bindegewebe verschlossene Lücke zwischen den beiderseitigen Thyreoideaplatten wird durch Vorwachsen der beiden knorpelig gewordenen Platten verschlossen, wobei jedoch in der Mitte ein besonderer Knorpelherd entsteht. Der aus ihm entstandene mediane Knorpel verschmilzt in der 10.—13. Woche mit den beiden seitlichen Knorpelplatten. Vom oberen hinteren Randabschnitte der Cartilago thyreoidea geht ein aus Vorknorpel bestehender Stab — Cartilago hyothyreoidea (Abb. 314) — aus, welcher die Verbindung mit dem Zungenbeine herstellt. Er bleibt knorpelig als Cornu superius cartilaginis thyreoideae und in Bindegewebe umgewandelt als Ligamentum hyothyreoideum laterale erhalten. Das Cornu inferius cartilaginis thyreoideae entsteht durch Vorwachsen des Knorpels an dieser Stelle. Durch stärkeres Wachsen des oberen seitlichen Randteiles gegenüber dem mittleren Abschnitte entsteht die Incisura cartilaginis thyreoideae.

Die Cartilago cricoidea erscheint bereits zu Ende des ersten Monats als eine ringförmige Zone verdichteten embryonalen Bindegewebes um den

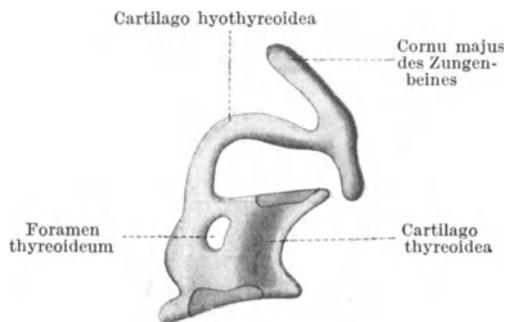


Abb. 314. Seitenansicht der Anlage des Schildknorpels und des Zungenbeines eines etwa 40 Tage alten menschlichen Embryo. Die Stellen des Beginnes der Verknorpelung durch blaue Färbung gekennzeichnet. Nach KALLIUS.

caudalen Abschnitt des Kehlkopfes. Die Platte des Ringknorpels entsteht erst im 2. Monate durch Verbreiterung des kranialen Randes der dorsalen Ringhälfte. Die Verknorpelung dieses Bindegewebes beginnt als erste von den Kehlkopfknorpeln. Sie tritt im ventralen Abschnitte auf und schreitet langsam dorsalwärts vor. Erst im 3. Monate sind der Knorpelring und die Lamina gebildet.

Die *Cartilagine arytaenoideae* entstehen durch Verknorpelung des Gewebes der Arytänoidwülste. Sie beginnt in der 7. Woche im Gebiete des *Processus muscularis*, schreitet von da aus ventralwärts fort und ist im 4. Monate beendet.

Die *Cartilagine corniculatae* (Abb. 313) entstehen im oberen Abschnitte des Gewebes der Arytänoidwülste, in welchen zu Ende des 3. Monates jederseits ein Knorpelkern auftritt.

Die *Cartilagine cuneiformes* (Abb. 313) entstehen im Gewebe der *Plicae aryepiglotticae*. Ihre Verknorpelung beginnt frühestens zu Ende des 7. Monates.

Die Verknorpelung der aus dem 4., vielleicht auch aus dem 3. Kiemenbogen stammenden *Epiglottis* beginnt am Ende des 5. Monates von einem medianen, im Kehlkopfabschnitte der *Epiglottis* gelegenen Kerne aus.

Beim Neugeborenen sind die Seitenränder der *Epiglottis* zugespitzt und nach hinten eingerollt, so daß die *Epiglottis* eine Tütenform besitzt. Sie wächst nach der Geburt rasch bis zum 5. Jahre, von da ab langsamer bis zur Pubertät, dann wieder rascher, wobei sich ein Geschlechtsunterschied in der Größe zugunsten des Mannes ausbildet.

Der Kehlkopf ist bei Feten verhältnismäßig größer als bei Erwachsenen. Er steht ferner viel höher. Noch im 5. Fetalmonate ragt er in das *Cavum pharyngonasale* hinein, so daß die *Epiglottis* der oberen Fläche des weichen Gaumens aufruht. Hierdurch wird eine Trennung des Atmungs- und Ernährungsweges bewirkt, also die gleichzeitige Atmung und Nahrungsaufnahme ermöglicht — ein Zustand, der sich bei den meisten Säugetieren zeitlebens erhält. Erst in der zweiten Hälfte des Fetallebens verschiebt sich der Kehlkopf mit den Hals- und Brustorganen caudalwärts, doch steht die Stimmritze noch beim Neugeborenen in der Höhe der Bandscheibe zwischen dem 2. und 3. Halswirbel, während sie später bis zur unteren Grenze der Halswirbelsäule herabrückt.

### Die Luftröhre.

Das an den Kehlkopf anschließende verhältnismäßig dicke Epithelrohr (Abb. 312, T) besitzt zunächst eine enge Lichtung, da es mit einem hohen, mehrreihigen Cylinderepithel ausgekleidet ist. Diese Lichtung erweitert sich und das Epithel bildet sich allmählich zu seiner bleibenden Form aus. Das zellreiche embryonale Bindegewebe, in welchem dieses Epithelrohr eingebettet ist (Abb. 312), verdichtet sich schon zu Ende des ersten Monates an der vorderen Wand (Abb. 274) zur Anlage der Knorpelhalbringe der *Trachea*. Die hintere, weniger feste Wand wölbt sich gegen die Lichtung vor (Abb. 275), streckt sich aber später (Abb. 276). In ihrem embryonalen Bindegewebe differenzieren sich frühzeitig Muskelfasern und ungefähr zu derselben Zeit elastische Fasern. Die Drüsen beginnen sich im 4. Monate als solide Epithelsprossen zu entwickeln. Die Verknorpelung der *Trachealringe* beginnt am Ende des 2. Monates und schreitet in kranio-caudaler Richtung vor.

Wie der Kehlkopf, so steht auch die Luftröhre ursprünglich viel höher als später. Mit dem Kehlkopfe verschiebt sie sich dann caudalwärts, erreicht jedoch erst zwischen dem 7.—15. Jahre die für den Erwachsenen typische Lage,

die sich jedoch um das 60. Jahr wieder ändert, da um diese Zeit ein Absinken erfolgt. Mit der Trachea verschiebt sich auch ihre Teilungsstelle in die beiden Bronchien caudalwärts. Sie steht ursprünglich in der Höhe der mittleren Halssegmente. Beim Neugeborenen liegt sie bereits in der Höhe des 4. Brustwirbels.

### Die Lungen.

Die schon bei etwa 3 mm langen Embryonen erfolgende Teilung der unpaaren Lungenanlage in zwei nach den beiden Seiten hin divergierende Hohlspresse, in die beiden primären Lungenbläschen (Abb. 309), verursacht, da diese Spresse das sie umgebende embryonale Bindegewebe vorbuchtet, auch die Ausbildung der mesodermalen Lungenanlage (Abb. 311, 312, 336). Aus den beiden entodermalen (epithelialen) Hohlspressen und aus der sie umhüllenden mesodermalen Lungenanlage entsteht das Lungengewebe.

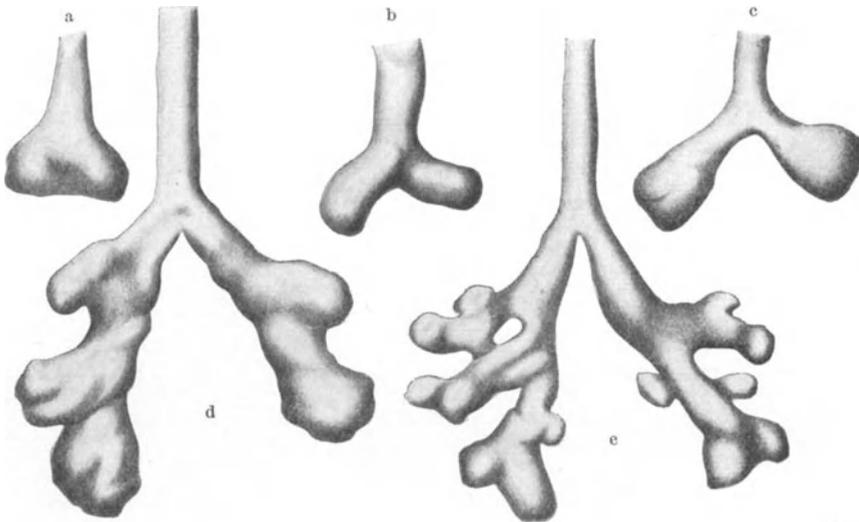


Abb. 315. Äußere Form der epithelialen Lungenanlage von fünf verschiedenen alten menschlichen Embryonen. Länge der Embryonen: a 4 mm; b 4,6 mm; c 5,9 mm; d 9 mm; e 8,5 mm.  
Nach R. HEISS.

Die Anlage der beiden Lungen ist frühzeitig, wahrscheinlich schon von vornherein, eine asymmetrische. Denn schon die Epithelverdickung im Bereiche der Lungenrinne scheint rechterseits etwas stärker zu sein als links. Dem rechten Lungsäckchen wird ferner etwas mehr Epithelmateriale zugewiesen als dem linken (Abb. 315 a). Da also schon die Anlage der beiden Lungen eine Asymmetrie zugunsten der rechten Seite aufweist, erfolgt auch die weitere Entwicklung in asymmetrischer Weise. Diese Weiterentwicklung besteht aus gleichzeitig erfolgenden Wachstums- und Abfaltungsvorgängen. Das rechte größere Lungsäckchen wächst in dorso-caudaler, das linke in quererer Richtung aus (Abb. 315 b), wobei sie an ihrem Ende zur sog. Stammknospe aufquellen (Abb. 315 c). Die beiden Röhren mit den Stammknospen — die sekundären Lungsäckchen — stellen die Anlagen der beiden Bronchien und der Lungen dar. Sie wachsen in die Länge und dadurch entsteht der die ganze Lunge durchziehende Stammbronchus. Ein Querschnittsbild durch eine Lungenanlage dieses Entwicklungsstadiums zeigt die Abb. 316. An diesen Bronchienanlagen bilden sich nun Ausbuchtungen (sekundäre Lungsäckchen) aus (Abb. 315 d), welche die Anlagen

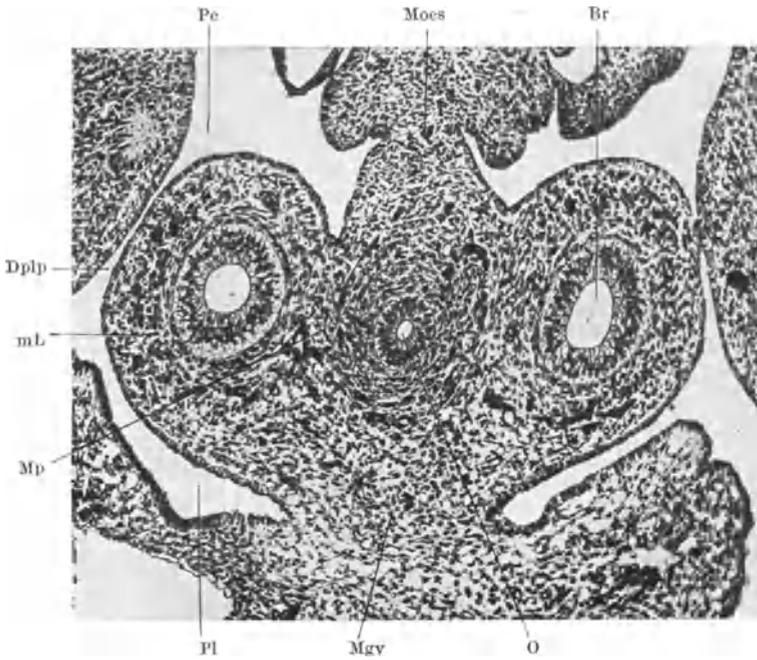


Abb. 316. Querschnitt durch die Lungenanlage eines 8,5 mm langen menschlichen Embryo. Br Bronchus; Dplp Ductus pleuro-peritonealis; mL mesodermale Lungenanlage; Mgv kraniales Ende des Mesogastrium ventrale; Moes Mesoesophageum; Mp Mesopulmonum; O Oesophagus; Pe Peritonealhöhle; Pl Pleurahöhle. 109fache Vergrößerung.

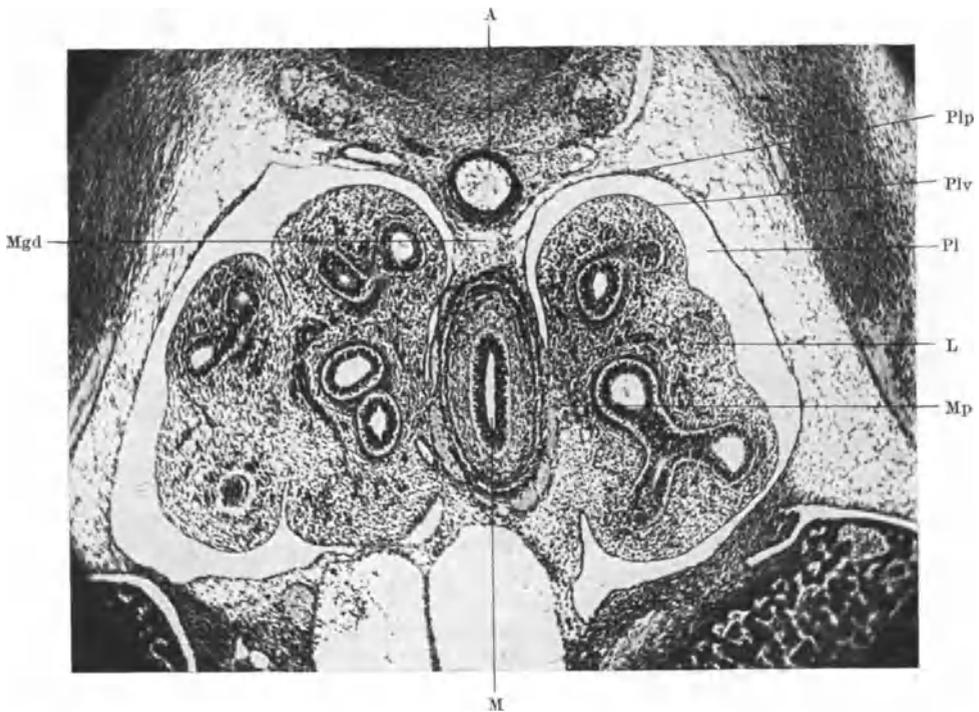


Abb. 317. Querschnitt durch die Lungenanlage eines 13,5 mm langen menschlichen Embryo. A Aorta; L Lunge; M Magen; Mgd Mesogastrium dorsale; Mp Mesopulmonum; Pl Pleurahöhle; Plp Pleura parietalis; Plv Pleura visceralis. 56fache Vergrößerung.

der Seitenbronchien und der Lungenlappen darstellen. Von diesen Ausbuchtungen ist die eine endständig, die anderen sind seitenständig. Sie werden daher als End-, bzw. als Seitenknospen bezeichnet. Am rechten Bronchus bilden sich drei, am linken zwei Ausbuchtungen aus (Abb. 315d), so daß schon in diesem Stadium die bleibende Lappung der Lungen vorgebildet ist (vgl. Abb. 322). Varietäten in bezug auf Zahl, Größe und Lage dieser und der späteren Ausbuchtungen bestimmen die individuellen Besonderheiten der Lungenlappung.

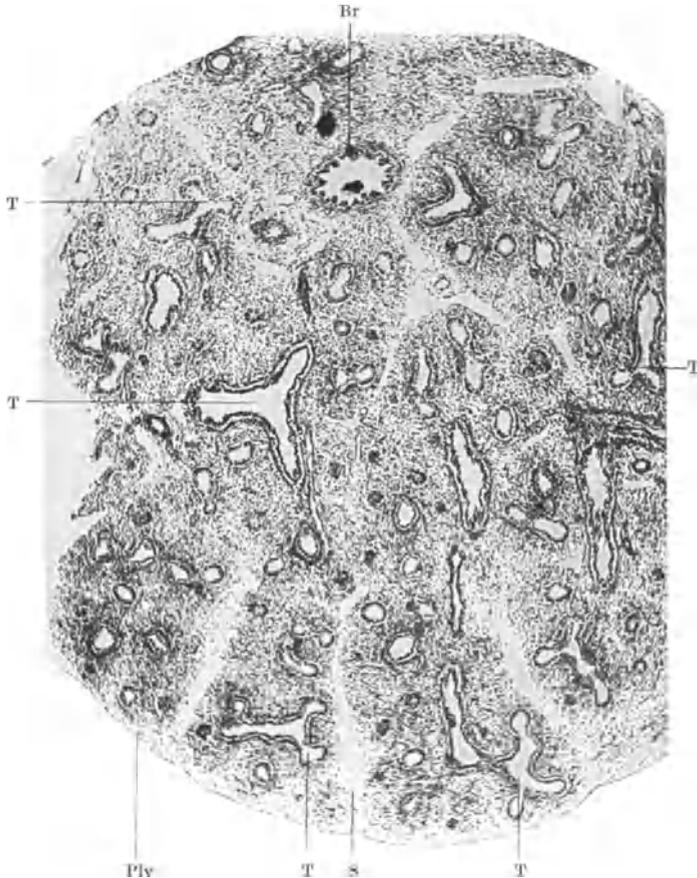


Abb. 318. Querschnitt durch die Lunge eines 14 cm langen menschlichen Embryo. Br Bronchus; Plv Pleura visceralis; S Septum; T Teilungsstelle eines Bronchus, bzw. einer Endknospe. 53fache Vergrößerung.

Die Ursache der Formverschiedenheit der beiden Lungen beruht jedoch wahrscheinlich nicht allein auf der asymmetrischen Ausbildung der beiden primären Lungensäckchen, soweit diese in der Materialmenge besteht. Die beiden Lungensäckchen sind wahrscheinlich auch dynamisch voneinander verschieden und dadurch kommt es zu einer Verschiedenheit im Teilungsrhythmus auf den beiden Seiten. Rechts finden die Teilungen etwas rascher als links statt. Bestände die Verschiedenheit der beiden Lungenanlagen nur in einer Ungleichheit der Massen, so könnte sie nur einen Unterschied hinsichtlich der Größe der beiden Lungen bewirken.

Die Seiten- und Endknospen wachsen nun auch ihrerseits in die Länge und teilen sich hierbei in weitere Hohlknospen (Abb. 315e, 320), so daß auf dem

Querschnittsbilde durch die Lungenanlage immer mehr Hohlräume erscheinen (Abb. 317—319). Die Teilungen erfolgen derart (Abb. 317, 318, T), daß sich jede der Knospen in zwei Halbknospen teilt, welche nun divergierend in die Länge wachsen und so Röhren bilden, deren Enden neue Knospen darstellen. Jede der Teilknospen enthält demnach die Potenz zur Bildung einer Röhre und einer Endknospe und dadurch eines ganzen Lungenabschnittes in sich. Die Teilknospen wurden daher auch in demselben Sinne wie die Adenomeren (S. 185) als Pneumomeren, Lungenteile bezeichnet. Durch ihre Ausbildung entsteht allmählich die Verzweigung des Bronchialbaumes. Die bei den Teilungen entstehenden Röhren werden naturgemäß immer enger und enger und die

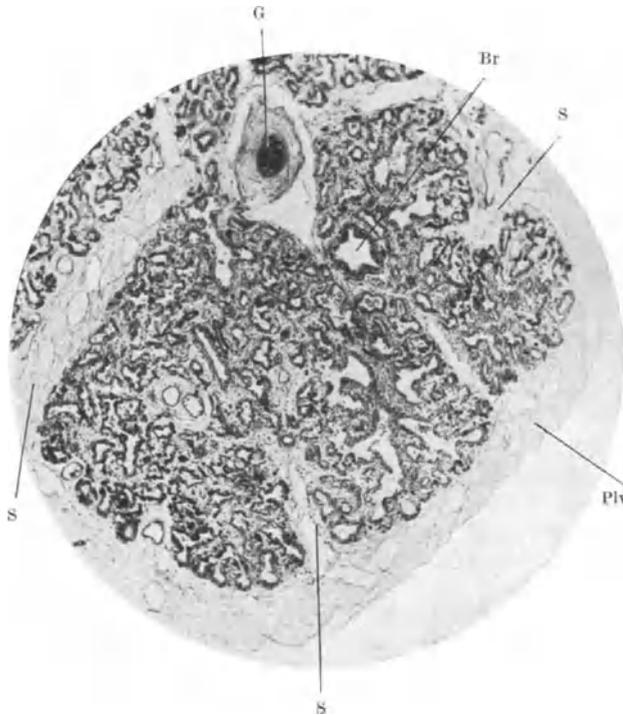


Abb. 319. Querschnitt durch die Lunge eines 32 cm langen menschlichen Embryo. G Gefäß. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Abb. 318. 39fache Vergrößerung.

Knospen immer kleiner und kleiner. Schließlich hört die Teilung der Endknospen auf und diese bilden nur noch seitliche Ausbuchtungen, die Alveolen, aus. Die zuletzt gebildeten Knospen stellen die Alveolensäckchen (Infundibula), ihre seitlichen Ausbuchtungen die Alveolen der Lunge dar. Derartige seitliche Ausbuchtungen bilden sich auch auf den letzten Endzweigen des Bronchialbaumes, auf den Alveolengängen (Bronchioli alveolares s. respiratorii), aus.

Das Wesen der Ausbildung der epithelialen Lungenanlage besteht demnach darin, daß der ursprünglich vorhandene einfache Epithelsack (Lungensäckchen) bei seinem Längenwachstum durch Faltungsvorgänge in mehrere Abteilungen zerlegt wird. Diese buchten sich während ihres Längenwachstums gleichfalls aus, so daß immer neue Abteilungen entstehen. Wachstum und Sprossung erfolgen also gleichzeitig. Die Differenzierung findet in distaler (zentrifugaler) Richtung — gegen die Knospen zu — statt, die Aufspaltung der Anlage daher in proximaler Richtung: Die jeweiligen Endknospen entsprechen den Enden

des fertigen Bronchialbaumes, den späteren Alveolensäckchen, die Röhren vor ihnen den Zweigen des Bronchialbaumes. Da aber diese Endknospen bei der weiteren Entwicklung zu Bronchialzweigen werden, deren Enden neue Endknospen bilden, findet bei der Differenzierung der epithelialen Lungenanlage gleichzeitig mit dem Wachstum auch eine ständige Umbildung statt: Die jeweils vorhandenen Endknospen entsprechen den späteren Alveolensäckchen, deren Bildungsmaterial sie auch tatsächlich in sich enthalten. Diese Knospen werden aber nach ihrer Teilung und während ihres Längenwachstums in Bronchien umgewandelt, die am Ende dieser Bronchien sitzenden Knospen auf dieselbe Weise zu immer kleineren Bronchien gestaltet, bis endlich die bei der letzten Teilung entstandenen Knospen zu den bleibenden Alveolensäckchen geformt werden.

Ob dieser Umbildungsvorgang schon vor oder erst nach der Geburt beendet wird, ist nicht sichergestellt. Die ersten Alveolensäckchen erscheinen im 6. Monate und ihre Bildung reicht sicher bis an das Ende der Schwangerschaft. Sollten jedoch, was wahrscheinlich ist, auch noch nach der Geburt Bronchialzweige, Alveolensäckchen und Alveolengänge entstehen, so würde der Erwachsene mit einem erst nach der Geburt entstandenen Lungengewebe atmen, da die beim Neugeborenen vorhandenen Alveolengänge später in alveolenfreie Bronchien umgewandelt und statt ihrer neue Alveolengänge und Alveolensäckchen gebildet würden. Während der Kinderjahre fände ein Umbau der Lunge statt und das Kind würde daher mit Hilfe anderer Bronchialzweige atmen als der Erwachsene.

Die Aussprossung der Knospen erfolgt entsprechend der späteren Verlaufsrichtung der Zweige des Bronchialbaumes, d. h. vorwiegend in ventraler Richtung. Die Abb. 320 zeigt die Beziehung der erst-entstehenden Bronchialzweige zu den späteren Lappen der Lunge.

Die mesodermale Lungenanlage besteht zunächst aus einer gleichmäßig um die epitheliale Lungenanlage ausgebildeten Hülle von embryonalem Bindegewebe (Abb. 312, 316), welche breit mit der um den Oesophagus bzw. um den Magen befindlichen Mesodermhülle (Mesogastrium) zusammenhängt. Diese an der medialen Fläche der Lungenanlage befindliche, zunächst verhältnismäßig breite Mesodermbrücke zwischen Lunge und Darm stellt ein Mesenterium der Lunge dar, das Lungengekröse, Mesopulmonum (Abb. 316, 317, 322, Mp). Das in der Lunge selbst vorhandene Mesoderm ordnet sich um die sich teilenden Epithelgänge als geschlossene Hülle dichter und in konzentrischen Lagen an, während es in den Zwischenräumen zwischen den relativ weit voneinander abstehenden Bronchialverzweigungen nur locker vorhanden ist (Abb. 316, 322). Die ursprünglich glatte Oberfläche der mesodermalen Lungenanlage wird durch die gegen sie vordrängenden Bronchialverzweigungen vorgewölbt, so daß sie eine Lappung aufweist (Abb. 317, 318, 320, 322, 616). Die Furchen zwischen den Lappen entsprechen dem lockeren Bindegewebe zwischen den Verzweigungen des Bronchialbaumes. Entsprechend der Zunahme der Knospen, also der Äste des Bronchialbaumes, nimmt die Zahl der Lappen zu und die Lunge erscheint daher infolge der vielen halbkugelförmigen Vortreibungen an ihrer Oberfläche maulbeerartig (Abb. 321). Da sich die Knospenbildung und Verzweigung der epithelialen Lungenanlage immer mehr gegen die Oberfläche der mesodermalen Lungenanlage erstreckt, nimmt die Masse des an dieser Oberfläche vorhandenen Bindegewebes relativ ab (vgl. Abb. 317, 318). Dieses Bindegewebe stellt später die Pleura pulmonalis s. visceralis dar.

Die erwähnte Maulbeerform der Lungen kommt durch die zuerst ausgebildeten Verzweigungen der epithelialen Lungenanlage zustande. Jede dieser Verzweigungen bildet mit dem sie umhüllenden Mesoderm einen Primärlappen

der Lunge, der von dem benachbarten Lappen durch eine bindegewebige Scheidewand getrennt wird (Abb. 318, S). Infolge der fortgesetzten Teilungen der in diesen Lappen befindlichen Epithelknospen wird jeder dieser Primärlappen in mehrere Sekundärlappen geteilt (Abb. 318), welche durch fortgesetzte

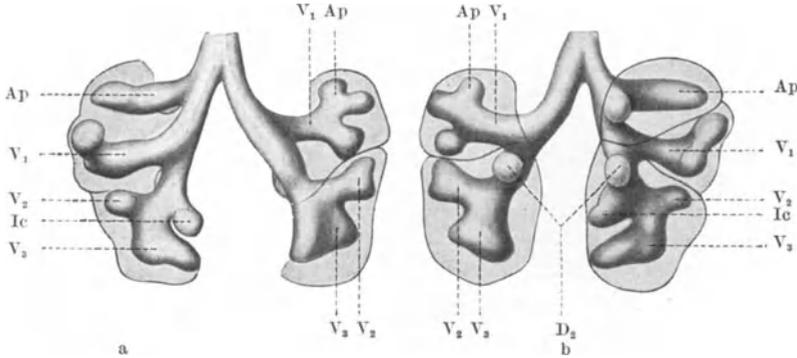


Abb. 320. Rekonstruktion der Lunge eines menschlichen Embryo vom Anfang der 5. Woche. Die Zweige der epithelialen Lungenanlage sind in die durch graue Tönung wiedergegebene mesodermale Anlage eingezeichnet. a ventrale, b dorsale Ansicht. Ap apicaler Bronchus; D, V ventrale, dorsale Bronchien; Ic infrakardialer Bronchus. Nach MERKEL.

Teilungen immer kleiner und kleiner werden (Abb. 319). Dadurch werden auch die an der Lungenoberfläche befindlichen Furchen zwischen den Lappen immer seichter, die Lungenoberfläche daher immer glatter (Abb. 317—319). Nur die zuerst aufgetretenen, besonders tief einschneidenden Furchen (Abb. 322) erhalten

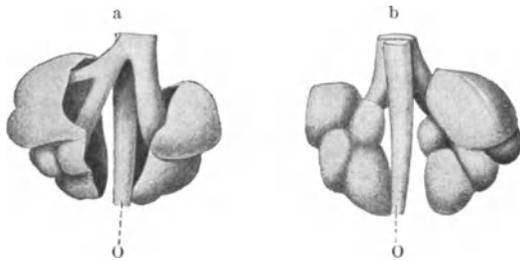


Abb. 321. Rekonstruktion der äußeren Form der Lunge (mesodermale Lungenanlage) eines etwa 13 mm langen menschlichen Embryo. a ventrale, b dorsale Ansicht. O Oesophagus. Nach BLISNIANSKAJA.

sich und bilden später die Grenzen zwischen den bleibenden Lungenlappen. Ihre Verlaufsrichtung ist jedoch zunächst eine andere als später (Abb. 321). Die erste Furche verläuft quer und trennt in beiden Lungen je zwei Lappen voneinander, einen oberen und einen unteren. Hierauf wird — zu Anfang des 2. Monats — der obere Lappen der rechten Lunge durch eine vertikale Furche in zwei ungleiche

Lappen geteilt, von welchen der kleinere der spätere Oberlappen ist. Erst zu Ende des 2. Monats nimmt die Größe dieses Lappens zu, wobei sich die Grenzfurche zwischen ihm und dem Mittellappen mehr quer einstellt. Da in dieser Zeit auch der untere Lappen der beiden Lungen, besonders in seinem dorsalen Abschnitte, stärker wächst, stellt sich auch die Furche zwischen ihm und den über ihm befindlichen Lappen allmählich in ihre bleibende Verlaufsrichtung ein.

Die Gesamtform der Mesodermmasse der Lungen, das ist also die Form der Lungen, weicht zunächst wesentlich von der bleibenden Form ab (Abb. 320 bis 322). Die Lungenanlage entspricht der späteren Lungenspitze. Eine kraniale Lungenspitze ist jedoch zunächst nicht vorhanden, vielmehr ist das kraniale Ende der Lunge halbkugelförmig gestaltet und stellt den massigsten Teil der Lunge dar; caudalwärts dagegen verschmälert sich die Lunge, es fehlt also die

Lungenbasis, an ihrer Stelle ist eine Spitze vorhanden (Abb. 322). Erst am Ende des 2. Monats beginnt sich am kranialen Ende der Lunge eine Spitze dadurch zu bilden, daß dieser Lungenabschnitt kranialwärts in die Länge wächst. Im übrigen aber wächst die Lunge vorwiegend in caudaler Richtung. Dieser caudal vorwachsende Abschnitt der Lunge wird durch die sich stark vergrößernde und kranial-dorsalwärts vordrängende Leber in seiner Gestalt beeinflusst und so zur Lungenbasis umgewandelt. Eine weitere Formbeeinflussung erfahren die Lungen

durch das zwischen den beiden Lungen befindliche, relativ mächtige Herz. Trotz dieser Einflüsse der Nachbarschaft liegen jedoch die Bedingungen für die Entstehung der Grundform der Lungen in ihnen selbst.

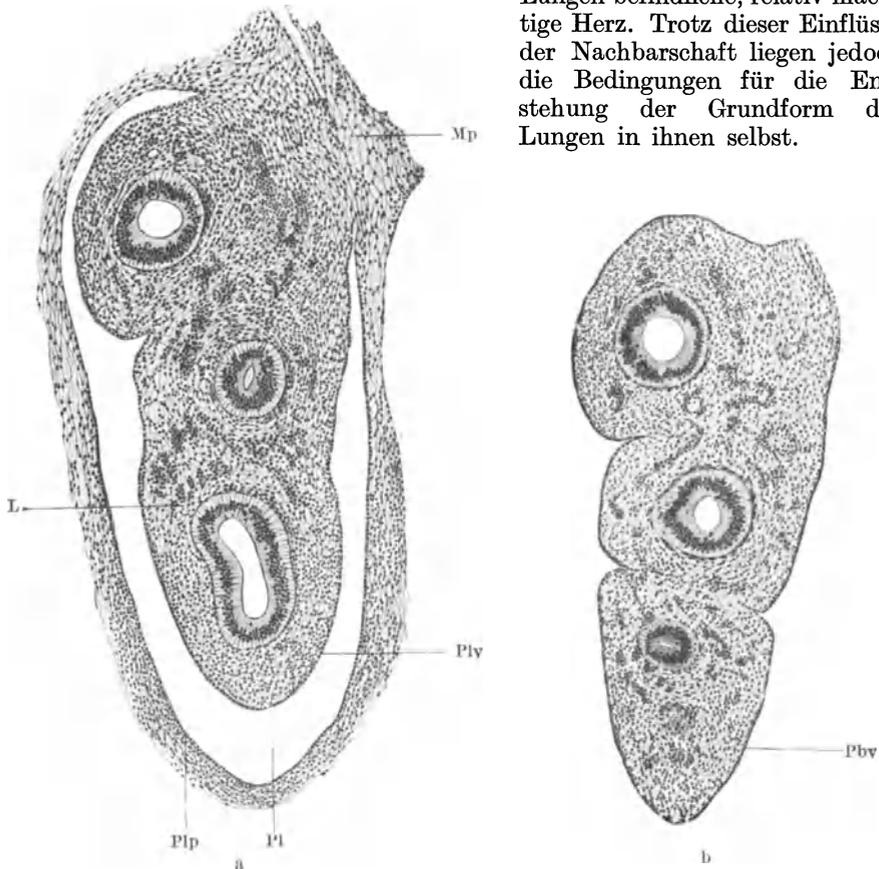


Abb. 322. Längsschnitte durch die rechte Lunge eines 9 mm langen menschlichen Embryo. a Schnitt durch die Lunge und durch die Pleurahöhle im Bereiche der Lungenwurzel, 115fache Vergrößerung; b Schnitt durch die Lunge außerhalb der Lungenwurzel, 120fache Vergrößerung. L Lunge; Mp Mesopulmonum; Pl Pleurahöhle; Ppv Pleura parietalis; Plv Pleura visceralis.

Die mediale Abteilung der Mesodermmasse, in welche die epitheliale Lungenanlage einsproßt, stellt, wie bereits erwähnt wurde, das Lungengekröse, Mesopulmonum dar (Abb. 316, 317). In ihm sind die zur Lunge tretenden Bronchien und Blutgefäße eingebettet. Dieses Lungengekröse findet sich ursprünglich, wie aus der Abb. 322a hervorgeht, nur am kranialen Abschnitte der medialen Fläche der Lungenanlage vor, der weitaus größere Abschnitt der Lunge hängt daher frei in der Pleurahöhle. Da das Lungengekröse seine Lage nicht ändert, der kraniale Abschnitt der Lungen aber zur Bildung der Lungenspitzen sich verlängert, liegt das Lungengekröse später nicht im kranialen Abschnitte,

sondern mehr in der Mitte der medialen Fläche. Gleichzeitig verdünnt es sich und bildet dann die Lungenwurzel.

Histogenese der Lunge. Die epitheliale Lungenanlage besitzt frühzeitig ein hohes, mehrreihiges Epithel, das jedoch gegen die Enden der späteren Zweige des Bronchialbaumes hin immer niedriger wird. Im 5. Monate ist das mehrreihige Flimmerepithel bereits über die größeren Bronchienäste ausgebreitet. Etwas später bilden sich die Drüsen aus. In dem Maße als sich die Endzweige des Bronchialbaumes ausbilden, tritt auch das respiratorische Epithel auf. — Um die Verzweigungen der epithelialen Anlage ballt sich das embryonale Bindegewebe der mesodermalen Lungenanlage dichter und in konzentrischen Lagen zusammen (Abb. 317, 322). Es differenziert sich dann in die einzelnen Elemente der Wand-schichten des Bronchialbaumes und der Infundibula, soweit sie nicht epithelialer Natur sind. Im Bindegewebe der größeren Bronchien treten zu Ende des dritten Monates elastische Fasern auf, die sich allmählich auch über die kleineren Bronchien und auf die Alveolensäckchen ausbreiten, ihrer Hauptmenge nach aber erst nach der Geburt entstehen. Die Knorpelringe in den beiden Hauptbronchien entwickeln sich im 3. Monate, hierauf allmählich jene in den anderen Bronchien. Ungefähr zur gleichen Zeit treten auch die Muskelfasern auf.

Lage der Lungen. Da sich die Lunge unmittelbar caudal vom Kiemendarme entwickelt, liegt sie ursprünglich sehr weit kranial, etwa in der Höhe der späteren oberen Halswirbel. Am Ende des ersten Fetalmonates hat sie das Niveau des ersten Brustwirbels erreicht und rückt dann langsam caudalwärts bis zu ihrer bleibenden Lage.

Die Lunge des Neugeborenen erfährt eine rasche Veränderung. Bis zur Geburt funktioniert die Lunge nicht, da ja die Atmung erst nach der Geburt einsetzt. Die Lunge ist daher luftleer und enthält wenig Blut. Sie besitzt die Konsistenz einer Drüse, ist von grauweißer Farbe und sinkt im Wasser unter, da ihr spezifisches Gewicht größer als das des Wassers ist. Infolge der nach der Geburt einsetzenden Atmung dehnt sich die Lunge durch die in sie eintretende Luft aus, es ändert sich daher ihre Konsistenz und ihr spezifisches Gewicht, sie schwimmt nunmehr auf Wasser. Das reichlich einströmende Blut ändert die Farbe der Lunge, sie wird blaßrot. Die spätere dunkle Färbung tritt erst ein, wenn im Lungengewebe Pigment (Kohlen-, Staubteilchen) abgelagert werden. Durch die ersten Atemzüge werden gewöhnlich zuerst nur die vorderen, dann die seitlichen und zuletzt die unteren Abschnitte der Lungen lufthaltig. Bei der rechten Lunge erfolgt dies früher als bei der linken, was vielleicht darauf zurückzuführen ist, daß der rechte Stammbronchus weiter, kürzer und steiler gestellt ist als der linke.

Die ersten Atemzüge führen rasch Änderungen in der Struktur der Lungen hervor: Durch die eingeatmete Luft wird der Druck an der Innenseite der Bronchialwände größer als an ihrer Außenseite, wodurch an den feineren Bronchien plötzlich die Alveolen entstehen und das dicke Alveolenepithel zum dünnen respiratorischen Epithel wird.

## Die Entwicklung der Mesenterien.

Die epitheliale Anlage des Darmrohres ist, wie bereits früher erörtert wurde, allseitig von embryonalem Bindegewebe umhüllt, das als das viscerales Bindegewebe (viscerales Mesoderm) bezeichnet wird. Vor dem Bereiche der Urwirbel, also im Gebiete des Kopfes, ist das epitheliale Darmrohr in das daselbst unsegmentierte Mesoderm eingebettet. Im Gebiete der Urwirbel umhüllen die visceralen Seitenplatten der beiderseitigen Ursegmente den Darm, indem sie ihn

zwischen sich fassen. Sie gehen in späteren Entwicklungsstadien von der Mitte der vorderen Fläche der unterdessen entstandenen Wirbelkörperanlage ab, verlaufen zunächst dicht nebeneinander (Abb. 105, 107, 323) — dorsales Gekröse oder dorsales Mesenterium des Darmes —, weichen dann in der Mitte der dorsalen Fläche des Darmrohres auseinander, um den Darm — als Serosa, viscerele Lamelle der Pleura, des Perikards und des Peritonaeum — zu umhüllen, legen sich an der ventralen Fläche des Darmrohres wieder aneinander, um als ventrales Gekröse (ventrales Mesenterium) zur Mitte der vorderen Rumpfwand zu ziehen (Abb. 323), wo sie sich in die parietalen Seitenplatten — parietale Lamelle des Perikards, der Pleura und des Peritonaeum — fortsetzen. Das Darmrohr ist daher mit Hilfe dieser beiden

Gekröse an der hinteren und an der vorderen Rumpfwand befestigt und liegt in der sagittalen Medianebene des Körpers. Rechts und links von ihm befindet sich der zwischen den beiderseitigen visceralen und parietalen Seitenplatten ausgesparte Raum, die primäre (primitive) Leibeshöhle, das Cölo m, das also paarig angelegt wird (Abb. 612). Im vorderen Abschnitte des Rumpfes vereinigen sich, wie bei der Entwicklung des Herzens noch näher geschildert werden wird, die beiden Leibeshöhlen in der Mitte miteinander, um die Peri-

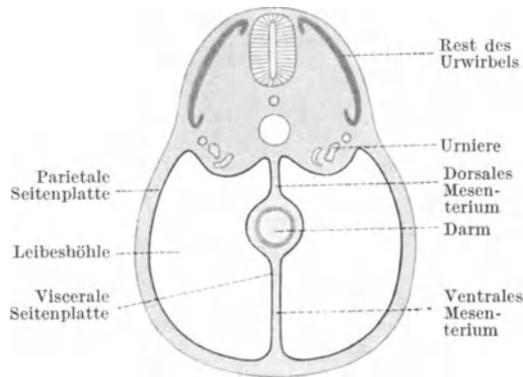


Abb. 323. Schematischer Querschnitt durch den Rumpf eines Embryo zur Darstellung der Bildung der Mesenterien durch die Seitenplatten.

kardialhöhle zu bilden. Diese öffnet sich dann in die hinter ihr entstehenden Pleurahöhlen. Caudalwärts setzen sich diese Höhlen in die Peritonaealhöhlen fort, da die spätere Scheidewand zwischen Pleura- und Peritonaealhöhlen, das Zwerchfell, noch nicht entwickelt ist. Nach der Vereinigung der Perikardial- mit den Pleura- und Peritonaealhöhlen ist die primäre Leibeshöhle gebildet. Das ventrale Mesenterium reicht nur bis etwa zur Mitte der Duodenalschlinge (Abb. 325). Infolgedessen fließen die beiden primären Leibeshöhlen caudalwärts von dieser Stelle zu einer einheitlichen Höhle, der Peritonaealhöhle zusammen. Da diese kranialwärts vermittelt der Ductus pleuro-peritonaeales (Abb. 312, 316, 613, 616) in die Pleurahöhlen übergeht, welche selbst wieder mit der Perikardialhöhle communicieren, ist in diesem Entwicklungsstadium bis zur Bildung des Zwerchfelles ein Cavum pleuro-pericardiaco-peritonaeale, bzw. eine Pleuroperitonaealhöhle, ein Cavum pleuro-peritonaeale vorhanden (Abb. 612, 613). Unterhalb des Ductus omphalo-entericus ist das Darmrohr, da es hier kein ventrales, sondern nur ein dorsales Mesenterium besitzt, nur an der hinteren Rumpfwand befestigt (Abb. 324, 325). Das Darmrohr hängt daher an diesem Mesenterium frei in der hier einheitlichen Peritonaealhöhle.

Die Wandbekleidung der aus dem Cölo m entstandenen Höhlen wird von den parietalen Seitenplatten gebildet. Von diesen Seitenplatten stammen also die Pleura parietalis, das Pericardium parietale (Perikard im engeren Sinne) und das Peritonaeum parietale ab, da diese Membranen später die Wandbekleidung der aus dem Cölo m entstandenen Höhlen bilden.

Da die Pleuroperitonealhöhle nicht bis zum Vorderende des Darmrohres reicht, ist dieses Vorderende auch nicht in einer Höhle eingelassen. Primäre Mundhöhle, Kiemendarm und der spätere Halsabschnitt des Darm-Atmungsapparates sind vielmehr in einer Mesodermmasse enthalten, welche, ohne eine Höhlung zu besitzen, bis an das Ektoderm heranreicht (vgl. Abb. 268, 312).

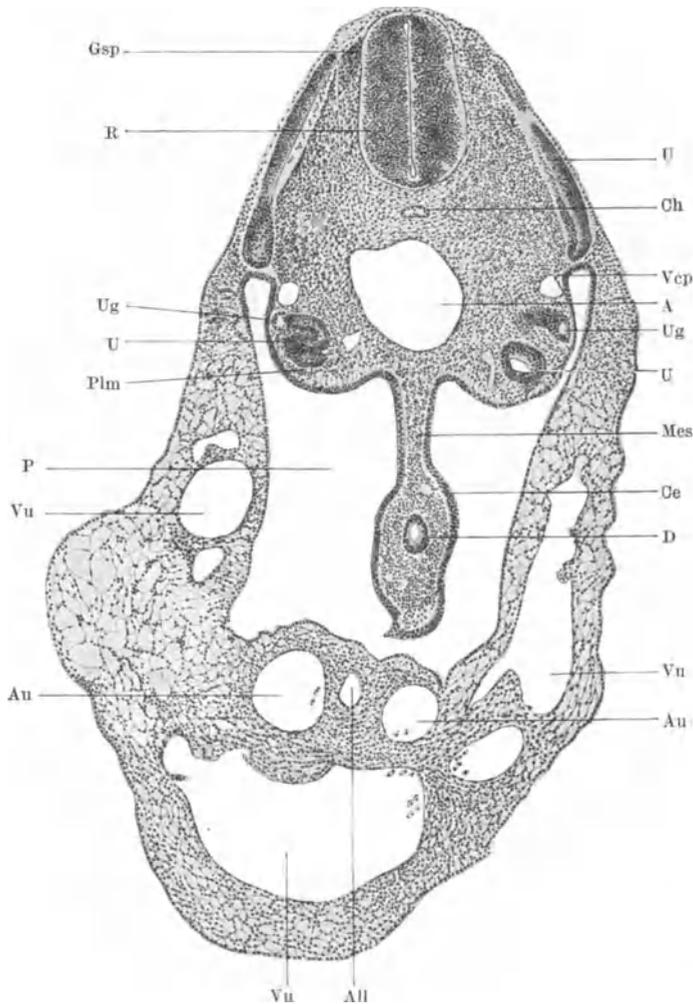


Abb. 324. Querschnitt durch den hinteren Rumpfabschnitt eines 3,6 mm langen menschlichen Embryo. A Aorta; All Allantois; Au Arteria umbilicalis; Ch Chorda dorsalis; Ce Cölomepithel; D Darm; Gsp Ganglion spinale; Mes Mesenterium; P Peritonealhöhle; Plm Plica mesonephridica; R Rückenmark; U Urniere; Ug Urnierengang; Vcp Vena cardinalis posterior; Vu Vena umbilicalis. 84fache Vergrößerung.

Erst im Bereiche der Pleurahöhlen tritt ein dorsales Mesenterium — als Bindegewebsmasse zwischen den beiden Pleurahöhlen — auf. Es heftet den Oesophagus an die Vorderfläche der Wirbelkörper an und setzt sich nach vorne beiderseits in die mesodermale Lungenanlage als Mesopulmonum fort (Abb. 316, 317). Caudalwärts übergeht dieses Mesoesophageum der Pars abdominalis oesophagi (Abb. 316) in das dorsale Mesenterium des Magens, in das Mesogastrium

dorsale, welches sich an dem hinteren Rande des noch sagittal eingestellten Magens (Abb. 234, 277, 317) anheftet, hier auseinanderweicht, um die rechte und linke Magenfläche zu umhüllen und sich dann vom vorderen Rande des Magens und des Duodenum zur vorderen Bauchwand als Mesenterium oder Mesogastrium ventrale bis zum Nabel fortzusetzen (Abb. 295, 325, 326, 616). Das Mesogastrium dorsale setzt sich in das Mesoduodenum, hierauf in das Mesenterium der Nabelschleife, in das Gekröse oder Mesenterium im engeren Sinne fort, aus welchem später das Mesenterium des Jejunum, Ileum, Caecum, des Colon ascendens und transversum — also das Mesojejunum, Mesoileum, Mesocaecum mit dem Mesenteriolum des Processus vermiformis, das Mesocolon ascendens und transversum — hervorgehen. Daran schließt sich das Mesenterium des Enddarmes an, aus welchem das Mesocolon descendens, das Mesosigmoideum und Mesorectum entstehen (Abb. 325, 326).

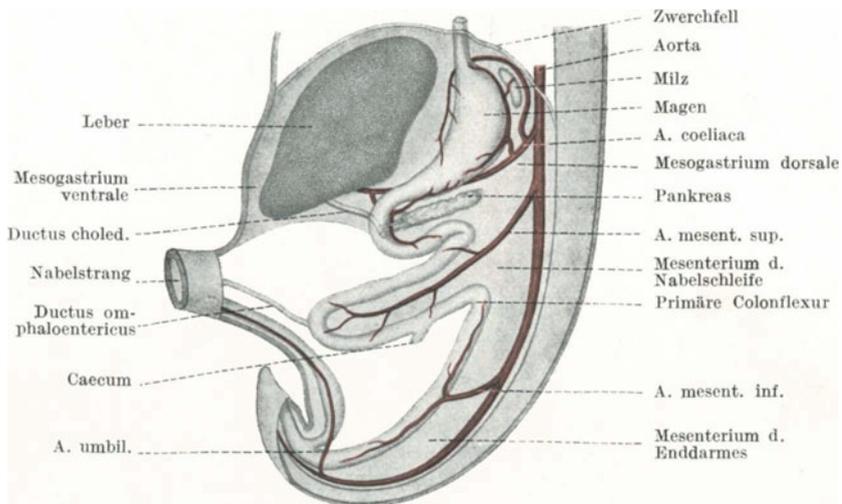


Abb. 325. Schematische Darstellung des frühembryonalen Darmes mit dem Mesenterium commune und mit den Darmarterien. Mit Benützung einer Abbildung von C. TOLDT.

Mesoesophageum, Mesogastrium, das Mesenterium der Nabelschleife und des Enddarmes bilden ursprünglich, entsprechend der Lage des Darmrohres (Abb. 234, 277, 325, 326), ein einheitliches, in der sagittalen Medianebene stehendes Anheftungsband zwischen der Mitte der Vorderfläche der Wirbelkörperanlage und der Mitte der Hinterwand des Darmrohres. Dieses einheitliche Mesenterium wird als Mesenterium commune bezeichnet. Seiner Entstehung nach (Abb. 323) ist es aus zwei Blättern, einem rechten und einem linken — rechte und linke viscerale Seitenplatte — zusammengesetzt. Jedes dieser Blätter ist an seiner Außenfläche von dem ursprünglich kubischen (Abb. 235, 324, Ce), später immer niedriger werdenden Epithel der visceralen Seitenplatte, dem Cölo- oder Peritonealepithel bekleidet. Unter diesem Epithel befindet sich das aus dieser Seitenplatte entstandene embryonale Bindegewebe, mittels dessen die beiden Blätter ineinander übergehen, so daß sie eine Einheit darstellen, die sich jedoch beim Übertritt der beiden Blätter auf die Seitenflächen des Darmrohres löst.

In das embryonale Bindegewebe des Mesenterium commune treten die ventralen Äste der ursprünglich paarigen Aorta ein (Abb. 236, 592, 593), um

das Darmrohr mit Blut zu versorgen. Von diesen ursprünglich paarigen und segmentalen Gefäßen entstehen die drei unpaaren Darmarterien (Abb. 325), von welchen die Arteria coeliaca in das Mesogastrium dorsale, die Arteria mesenterica superior in das Mesenterium der Nabelschleife und die Arteria mesenterica inferior in das Mesenterium des Enddarmes eintritt.

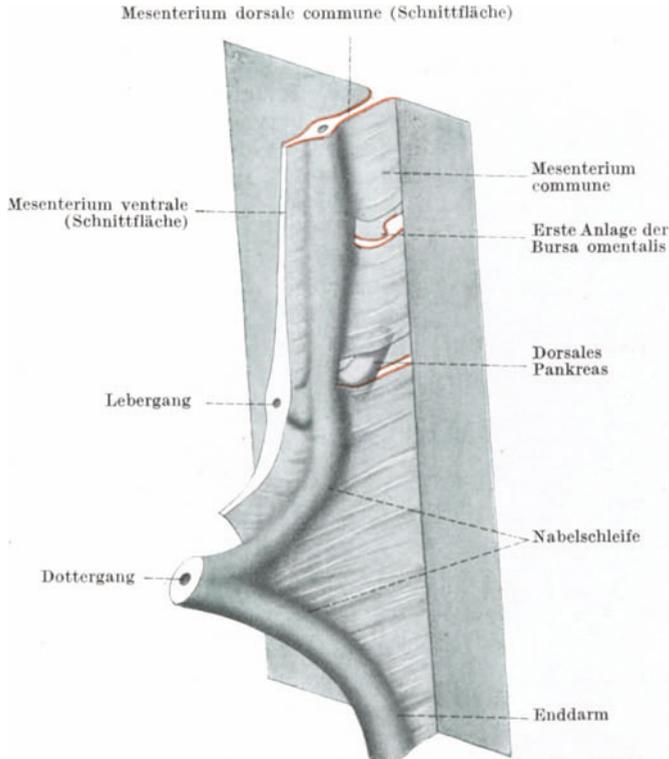


Abb. 326–330. Darstellung der Entwicklung der Mesenterien. Aus den weiß gefärbten Mesenterien sind an einzelnen Stellen Fenster ausgeschnitten, um die Blätter der Mesenterien zur Anschauung zu bringen. Die Schnittränder der Blätter des Mesogastriums sind mit roter, die des übrigen Mesenteriums mit blauer Farbe gekennzeichnet. Mit Benützung von Abbildungen von PERKOPF.

Abb. 326. Magen, Nabelschleife und Anfangsstück des Enddarmes mit dem Mesenterium commune. Das Mesogastrium ventrale ist durchschnitten. Hinter dem Magen ist die Anlage der Bursa omentalis als leichte Ausfaltung des Mesenterium commune erkennbar. Intraperitoneale Lage des Pankreas.

Die Drehung des Magens und der Nabelschleife sowie die Wanderung des Caecum können nicht ohne Folgen für die weitere Ausbildung dieses Aufhängebandes des Darmes sein, da sich das Mesenterium naturgemäß den Stellungsänderungen des Darmes anpassen muß.

Nach der Rechtsdrehung und Linkslagerung des Magens kann das Mesogastrium dorsale nicht mehr in sagittaler Richtung von der Wirbelsäule zum hinteren Rande des Magens — jetzt *Curvatura major* — verlaufen, es muß sich vielmehr entsprechend der neuen Stellung dieses Randes nach links unten wenden. Dadurch entsteht eine nach links geschlossene, nach rechts oben offene, vorne von der hinteren Magenfläche, hinten vom Mesogastrium umwandete Bucht — die Anlage der Bursa omentalis (Abb. 327, 331, 305, 306). Ihre erste Anlage tritt jedoch noch vor der Magendrehung auf (Abb. 326).

Vom Ende des 2. Fetalmonates ab entfaltet nun der der *Curvatura major* nahe gelegene und zu ihr ziehende Abschnitt des *Mesogastrium* ein reges Flächenwachstum und faltet sich infolgedessen zu einer caudalwärts wachsenden Tasche aus, welche als großer Netzbeutel, *Omentum majus*, bezeichnet wird (Abb. 328—330). Er ragt zunächst nur wenig über die *Curvatura major* und über den darüber befindlichen Leberrand vor, wächst aber in den beiden letzten Fetalmonaten so rasch, daß er sich über das *Colon transversum* und über die Masse

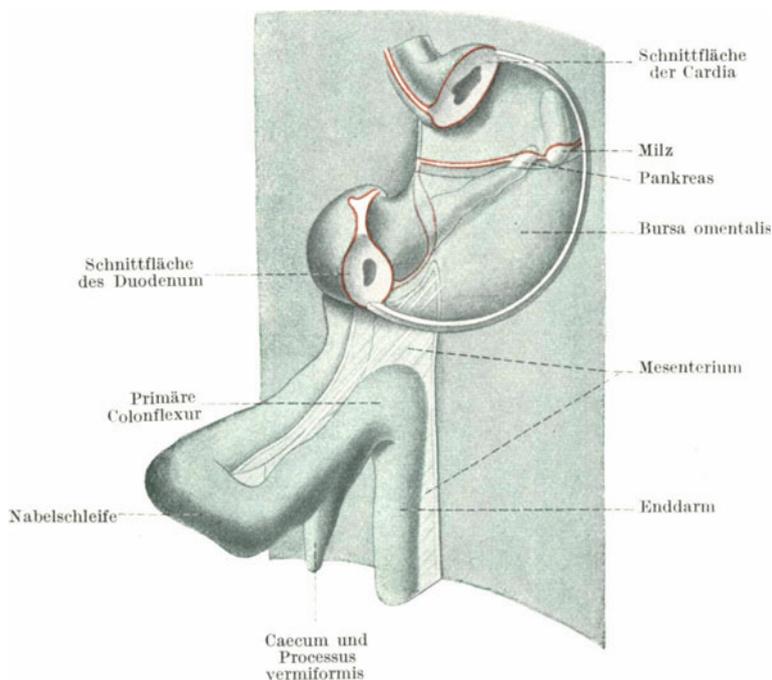


Abb. 327. Der Magen ist herausgeschnitten. Das *Mesogastrium dorsale* beginnt sich zur *Bursa omentalis* auszufalten. Ihr hinteres Blatt deckt das *Pankreas* und umhüllt die *Milz*. Das *Mesenterium* der *Nabelschleife* und des *Enddarmes* noch median eingestellt.

der Dünndarmschlingen schürzenartig ausbreitet und sich daher zwischen die Darmschlingen und die vordere Bauchwand einschiebt. An diesem Beutel kann man eine vordere und eine hintere Wand, sowie die zwischen diesen beiden Wänden befindliche Lichtung, den Netzbeutelraum, das *Atrium bursae omentalis* (Abb. 330) unterscheiden. Jede dieser beiden Wände besteht, da sie aus einer Ausfaltung des aus zwei Blättern bestehenden *Mesenterium* entstanden ist, gleichfalls aus zwei Blättern, einem dem Netzbeutelraume und einem nach außen zugekehrten Blatte. Das Epithel des inneren Blattes bildet daher die Wandbekleidung des Netzbeutelraumes, das Epithel des äußeren Blattes die Bekleidung der äußeren Oberfläche des *Omentum majus*. Das äußere Blatt entstammt dem linken, das innere dem rechten Blatte des *Mesenterium*.

Die hintere Wand der *Bursa omentalis* geht von der hinteren Bauchwand nach abwärts (Abb. 330), biegt am caudalen Rande des *Omentum majus* um und setzt sich als vordere Wand der *Bursa omentalis* nach aufwärts zur *Curvatura major* des Magens fort, wo ihre beiden Blätter auseinanderweichen, um den *Peritonealüberzug* der vorderen und der hinteren Magenwand zu bilden.

An der *Curvatura minor* treten die beiden Blätter wieder einander näher (Abb. 328) und bilden ein breites Band (Abb. 325), das den Magen mit der vorderen Bauchwand verbindet. Kranialwärts setzt es sich auf den Endteil (*Pars abdominalis*) des Oesophagus fort, dessen Mesenterium, das *Mesoesophageum*, sich also auch ventralwärts fortsetzt (Abb. 328). Caudalwärts reicht es am Darmrohr bis zum unteren, der späteren *Pars descendens* entsprechenden Abschnitte

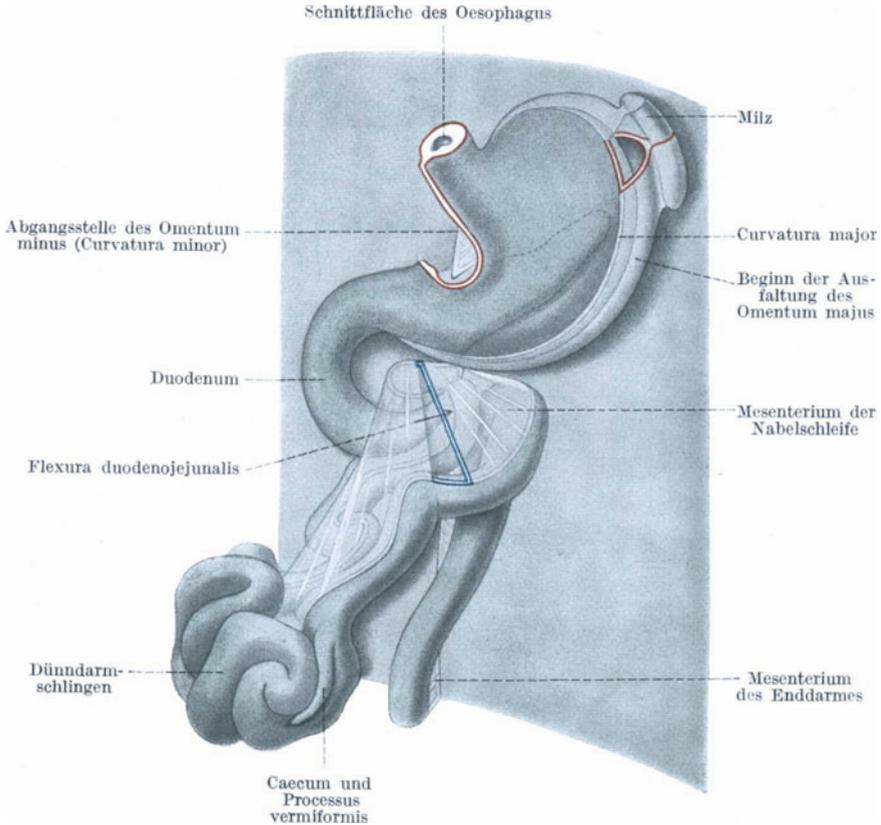


Abb. 328. Die Bursa omentalis caudal von der *Curvatura major* auswachsend. Querstellung des Mesenterium der Nabelschleife; Bildung von Mesenterialfalten entsprechend der Entwicklung von sekundären Darmschlingen; das Mesenterium des Enddarmes noch median eingestellt.

des Duodenum, d. h. also: auch die beiden Blätter des Mesoduodenum verhalten sich im oberen Abschnitte des Duodenum wie die des Mesogastrium: Sie treten, nachdem sie das Duodenum umhüllt haben, an der vorderen Fläche des Duodenum wieder aneinander und ziehen von da zur vorderen Bauchwand, um mit dem Mesogastrium zusammen das *Mesogastrium ventrale* zu bilden (Abb. 325). Dieses stellt eine breite, von der *Pars abdominalis oesophagi*, vom Magen und vom oberen Abschnitte des Duodenum ausgehende und an der vorderen Bauchwand bis zum Nabel reichende Gewebsmasse dar. In ihrem kranialen, mehr quergestellten Abschnitte, in dem sog. *Septum transversum*, entsteht das Zwerchfell, in den darunter gelegenen, weit größeren und mehr vertikal stehenden Abschnitt, in die sog. Vorleber, wuchern die Leberzellstränge ein (Abb. 292, 589, 613) und füllen, sich vermehrend und so die Leber bildend, allmählich fast den ganzen zwischen dem Magen und der vorderen Bauch-

wand befindlichen Raum aus. Als Reste des Mesogastrium ventrale erhalten sich das Ligamentum hepatogastricum und hepatoduodenale, welche zusammen das Omentum minus darstellen; ferner das Ligamentum falciforme und teres hepatis sowie das Ligamentum coronarium mit dem Ligamentum triangulare dextrum und sinistrum hepatis. Der Raum zwischen dem Omentum minus und dem Peritoneum der hinteren Bauchwand (Abb. 329, 330) wird als Vestibulum bursae

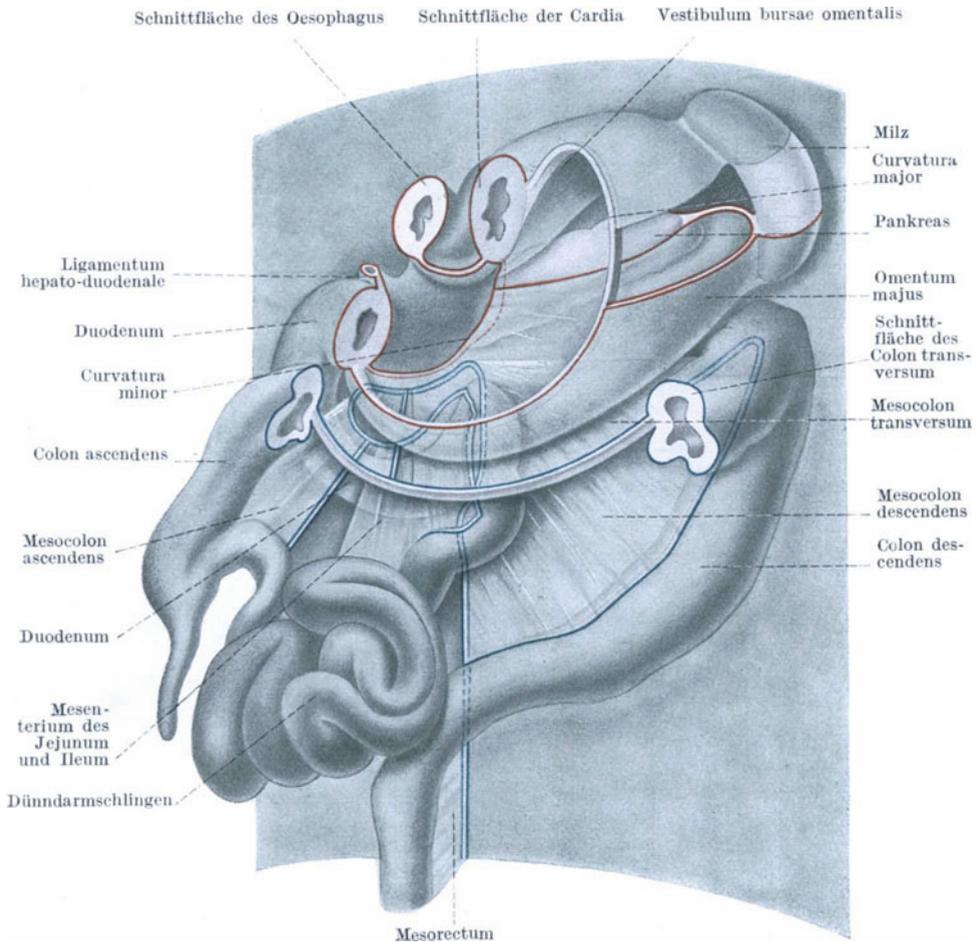


Abb. 329. Der Magen und ein Stück des Colon transversum herausgeschnitten. Man sieht in das Vestibulum bursae omentalis hinein. Das Omentum majus sichtbar, unter ihm das Mesocolon transversum, das Mesojejunum und das Mesolleum, links das Mesocolon ascendens. Die primäre Colonflexur nach links verschoben, entsprechender Verlauf des Mesocolon descendens.

omentalis bezeichnet, da sich die Bursa omentalis in ihn öffnet. Die beiden Abschnitte des Omentum minus, die Pars tensa und flaccida, sind bereits zu Anfang des 4. Monats erkennbar, die Lücken in der Pars flaccida treten jedoch erst im 5. Monate auf.

Der caudale Abschnitt des Mesogastrium ventrale umhüllt ursprünglich die Gallenblase (Abb. 296) und leitet die Venae omphalo-mesentericae zum Duodenum. Er bildet sich zurück, so daß dann die untere Fläche der Gallenblase und die Venae omphalo-mesentericae frei in der Bauchhöhle liegen.

Das Mesogastrium ventrale verläuft ursprünglich wie das Mesogastrium dorsale in der sagittalen Medianebene (Abb. 325), wird dann aber durch die Magendrehung gezwungen, sich der späteren frontalen Lage der Curvatura minor gemäß einzustellen (Abb. 329).

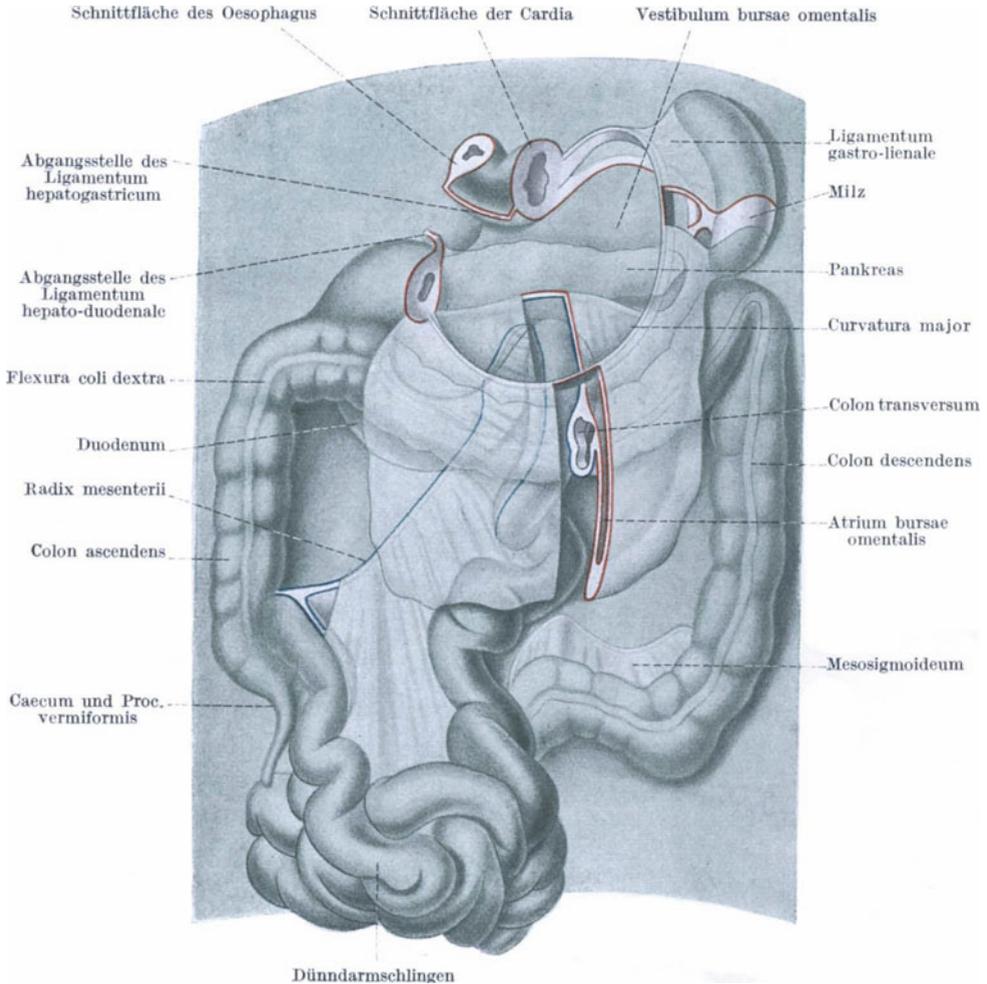


Abb. 330. Der Magen und ein kleines Stück des Colon transversum entfernt. Das Omentum majus hängt über das Colon transversum herab. Das herausgeschnittene Fenster ermöglicht den Einblick in den Netzbeutelraum und die Verfolgung des Verhaltens der Wandlamellen des Omentum majus. Verlaufsrichtung der Radix mesenterii. Mesosigmoideum.

Während das der späteren Pars horizontalis superior duodeni zugehörige Mesoduodenum dorsal und ventral erhalten bleibt, dieser Abschnitt des Duodenum daher seine freie Beweglichkeit bewahrt, lagert sich der übrige Abschnitt des Duodenum an die hintere Bauchwand rechts von der Medianebene an (Abb. 328). Infolgedessen verwächst zu Ende des 3. Monates das rechte Blatt des Mesoduodenum mit dem Peritonealüberzuge der hinteren Bauchwand (Abb. 331), während das linke Blatt über die freie Oberfläche des Duodenum hinwegzieht. Dieser Teil des Duodenum verliert also sein freies Mesenterium (Abb. 288, 304, 325) und damit auch seine Beweglichkeit.

Diese Veränderungen beeinflussen naturgemäß auch die Lage und ferner die Peritonealverhältnisse des in der Duodenalschlinge mit seinem Kopfe festgehaltenen Pankreas. Das dorsale, die Hauptmasse der Drüse liefernde Pankreas wächst in dorsaler Richtung zwischen die beiden Blätter des ursprünglich in

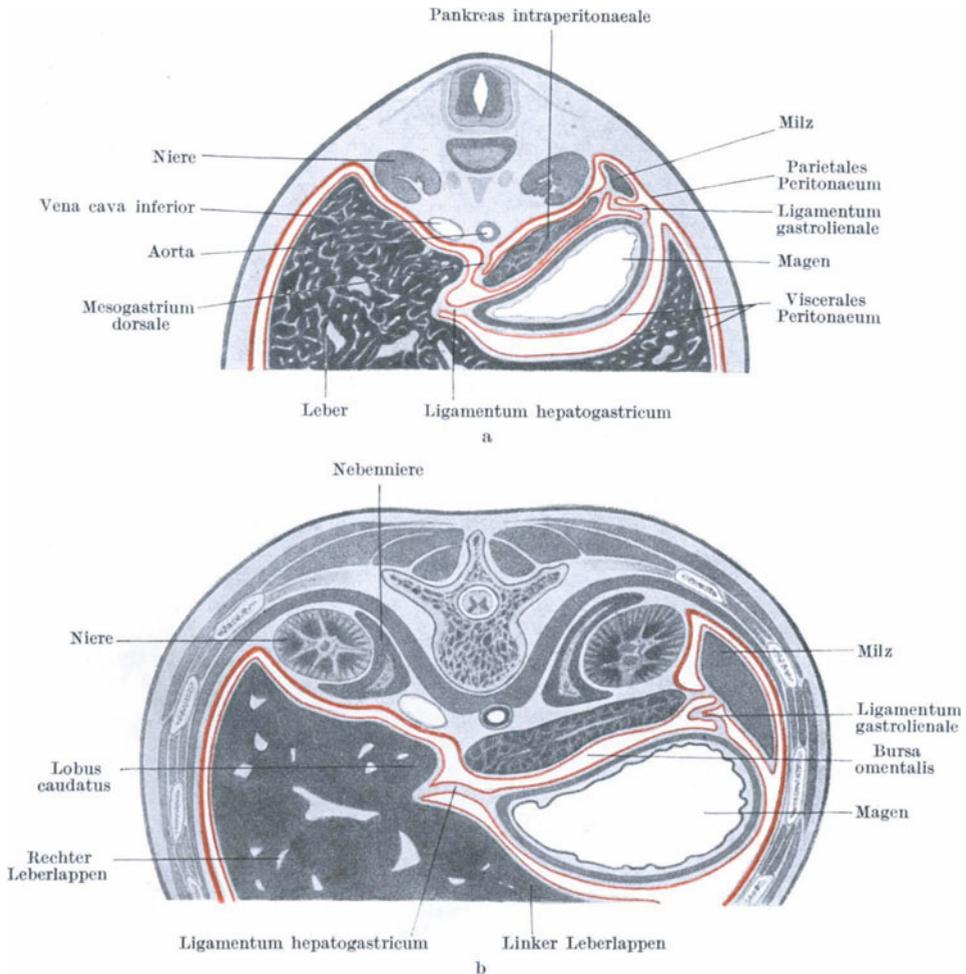


Abb. 331 a u. b. Teile von Querschnitten durch die Bauchhöhle zweier menschlichen Embryonen. a vor Verwachsung des Pankreas mit der hinteren Bauchwand; b nach dieser Verwachsung. Das Peritoneum ist durch eine rote Linie bezeichnet, und zwar das parietale mit dickerer, das viscerale mit dünner Konturlinie. Nach BRAUS.

der sagittalen Medianebene stehenden Mesoduodenum dorsale ein (Abb. 325, 331, 560), es steht also gleichfalls ursprünglich median-sagittal und deutlich intraperitoneal, weil zwischen den beiden Blättern des Mesoduodenum eingeschlossen und mit dem Mesoduodenum frei beweglich. In den Abb. 304, 305 und 331 ist diese Lage noch erkennbar, obzwar hier die Drehung des Mesoduodenum bereits im Gange ist. Diese durch die Drehung des Duodenum nach rechts bewirkte gleichsinnige Drehung des Mesoduodenum zwingt nun auch den in der Duodenalschlinge enthaltenen Pankreaskopf sich rechts von der Medianebene zu lagern, weshalb dann auch Körper und Schwanz des Pankreas

schief nach links über die Wirbelsäule und über die hintere Bauchwand hinwegziehen müssen (Abb. 326—330). Die ursprünglich rechte Fläche des Pankreas und das sie bekleidende rechte Blatt des sagittal gestellten Mesoduodenum müssen sich infolgedessen dem Peritoneum parietale der hinteren Bauchwand dicht anlegen und es kommt dann zu einer Verwachsung des rechten Mesoduodenalblattes mit dem Peritoneum parietale, so daß nur mehr das linke Blatt des Mesoduodenum über die Pankreasoberfläche (die ursprünglich linke Fläche des noch sagittal stehenden Pankreas) hinwegzieht (Abb. 331) — Verhältnisse, wie sie aus dem gleichen Grunde auch für die Duodenalschlinge gelten. Duodenalschlinge und Pankreas verlieren damit ihr Mesenterium und ihre freie Beweglichkeit und scheinen nicht mehr intra-, sondern retroperitoneal zu liegen. In Wirklichkeit werden jedoch nach dem Gesagten auch die hinteren Flächen der Duodenalschlinge und des Pankreas von Peritoneum — allerdings von dem mit dem Peritoneum parietale verwachsenem Peritoneum — bekleidet, Duodenum und Pankreas liegen also intraperitoneal.

Unter dem Namen Duodenalschlinge werden hier alle Abschnitte des Duodenum mit Ausnahme der Pars horizontalis superior verstanden.

Die Stellungsänderung des Duodenum geht gleichzeitig mit der Ausbildung der Form der Duodenalschlinge vor sich. Diese Form kommt im wesentlichen durch das verschiedene Eigenwachstum des Duodenum zustande, wobei auch die Anpassung des in verschiedenem Grade in die Länge wachsenden Rohres an die vorhandenen räumlichen Verhältnisse und ferner der Umstand eine Rolle spielt, daß sich dieses Wachstum zwischen zwei wenn auch nicht absolut, so doch relativ fixen Punkten vollzieht, nämlich zwischen der Übergangsstelle des beweglichen in den an der hinteren Bauchwand festgewachsenen Abschnitt des Duodenum einerseits und der Übergangsstelle des Duodenum in den absteigenden Schenkel der Nabelschleife (Flexura duodeno-jejunalis) andererseits.

Wie das Mesogastrium und Mesoduodenum dorsale muß auch das Mesenterium der Nabelschleife seine ursprüngliche Stellung in der medianen Sagittalebene ändern, sobald sich die Nabelschleife quer einstellt. Die Abgangsstelle dieses Mesenterium von der hinteren Bauchwand verläuft dann gleichfalls quer (Abb. 328). Sie verbindet die Flexura duodeno-jejunalis mit der primären Colonflexur. Da die Lage dieser Flexuren nicht von allem Anfange an fixiert ist und da insbesondere die Colonflexur erst spät an die Stelle der Flexura coli sinistra gelangt, so ändert sich auch die Verlaufslinie der Abgangsstelle dieses Mesenterium von der hinteren Bauchwand — die Radix mesenterii — während der Entwicklung (Abb. 328—330).

Entsprechend der früher erörterten Schlingenbildung an den Schenkeln der Nabelschleife bildet das Mesenterium der Nabelschleife Ausfaltungen, die um so länger sind, je weiter die betreffende Schlinge von der Ansatzstelle des Mesenterium an der hinteren Bauchwand entfernt ist (Abb. 328, 330). So bildet sich zuerst das Mesenterium der unteren Jejunum- und der oberen Ileum-, ferner der übrigen Jejunum- und Ileumschlingen, dann auch das Mesenterium des Caecum, des Processus vermiformis und des kurzen caudalen Endstückes der Nabelschleife aus, welches die Anlage des Colon ascendens und transversum darstellt. Der Wanderung des Caecum nach rechts und dann nach abwärts in die Fossa iliaca dextra muß auch das zugehörige Mesenterium des Caecum und des caudalen Endstückes der Nabelschleife folgen, wodurch der größte Teil des Mesocolon transversum und das Mesocolon ascendens entstehen (Abb. 329, 330). Linkerseits entsteht schon vorher ein kleinerer Abschnitt des Mesocolon transversum durch die Verschiebung der primären Colonflexur nach links an die Stelle der Flexura coli sinistra. Erst nach seiner völligen Ausbildung verläuft das Mesocolon transversum von dieser Flexur über die Flexura duodeno-jejunalis nach rechts zur Flexura coli dextra (Abb. 330).

Geringer sind die Veränderungen im Bereiche des Gekröses des Enddarmes. Es wird mit dem Enddarme nach links von der Medianlinie verschoben (Abb. 329, 330), liefert mit seinem kranialen Abschnitte das Mesocolon ascendens, verlängert sich entsprechend der Längenausdehnung und Krümmung des Colon sigmoideum zum Mesosigmoideum (Abb. 330) und bildet mit seinem caudalen Endabschnitte das Mesorectum (Abb. 329).

Im späteren Verlaufe der Entwicklung kommt es zu Verwachsungen zwischen einzelnen Abschnitten der Mesenterien. Die hintere Wandplatte des Omentum majus liegt der vorderen Fläche des Colon transversum und der oberen Platte des Mesocolon transversum dicht an (Abb. 330). Sie verwächst nun (im 3. Monate) mit diesen Flächen, höher oben auch (im 4. Monate) mit der hinteren Bauchwand. Auch die beiden Wände der Bursa omentalis verwachsen — zumeist erst vom ersten Lebensjahre ab — in kranialer Richtung stellenweise oder in breiter Fläche miteinander, so daß der Netzbeutelhohlraum in verschiedenem Ausmaße schwindet. Infolge der Verwachsung der vorderen mit der am Colon transversum verwachsenen hinteren Wand der Bursa stellt der obere Abschnitt der Vorderwand des großen Netzbeutels eine feste Verbindung zwischen der Curvatura major des Magens und dem Colon transversum dar, weshalb er als Ligamentum gastro-colicum bezeichnet wird.

Im 4. Monate verwächst das Mesocolon ascendens im Bereiche der rechten Nebenniere und Niere mit der dorsalen Bauchwand, ebenso das Mesocolon descendens im Bereiche der linken Niere.

Neben diesen breit erfolgenden Verwachsungen kommt es zu Verwachsungen an eng begrenzten Stellen. Zwischen diesen Verwachsungsstellen entstehen Buchten, die Recessus peritonei.

Diese peritonealen Verwachsungen beruhen nicht einfach auf Druckwirkungen, sondern auf bereits in der Keimanlage enthaltenen, also vererbten Einflüssen.

Durch eine im 4. Monate erfolgende Verbindung des Omentum majus mit dem Peritoneum parietale der linken Zwerchfellkuppel entsteht das Ligamentum phrenico-colicum, durch die Verbindung der hinteren Platte des Omentum majus mit der Milz und mit dem Zwerchfelle entsteht das Ligamentum phrenico-lienale.

Die ursprünglich hinter dem Magen liegende (Abb. 325), in der dorsalen Wand der Bursa omentalis entstehende Milz (Abb. 304, 305, 563, 564) rückt später vom Magen ab, bleibt aber mit ihm nach wie vor verbunden (Abb. 328 bis 330). Das Verbindungsband wird als Ligamentum gastro-lienale bezeichnet.

## Die Organe des äußeren Keimblattes.

Obzwar sich das äußere Keimblatt, wie aus der Besprechung der Entwicklung der Mundhöhle, der Zähne, der Zunge, der Adenohypophyse und des Afters hervorging, auch an der Bildung des embryonalen Darmrohres beteiligt, liegt seine Bedeutung vor allem darin, daß es das Epithel der Haut und ihrer Anhangsorgane, die epithelialen Elemente dreier Sinnesorgane (Auge, Ohr, Geruchsorgan), die nervösen Elemente des cerebrospinalen und autonomen Nervensystems und das Stützgewebe des Nervensystems, die Neuroglia, liefert. Es wird daher auch als das Hautsinnesblatt bezeichnet.

Entsprechend der Wichtigkeit des Nervensystems für den menschlichen Organismus tritt — gemäß der früher erwähnten Regel von dem Parallelismus zwischen dem Grade der Wichtigkeit und dem Zeitpunkte des Erscheinens eines Organes — das Nervensystem als erstes äußerlich wahrnehmbares Organ

auf, und zwar in Gestalt der Zentralorgane des Nervensystems, des Gehirnes und des Rückenmarkes, oder wie man kurz sagt: des zentralen Nervensystems. Von dem Zeitpunkte des Auftretens des zentralen Nervensystems an kann man am Ektoderm zwei Anteile unterscheiden: Die Anlage des zentralen Nervensystems und das übrige Ektoderm, das dann als Haut-, Horn- oder Epidermisblatt bezeichnet wird.

Potentiell ist die Anlage des zentralen Nervensystems — die Medullarplatte — schon in einem viel früheren Entwicklungsstadium vorbereitet, als sie morphologisch zu sichtbarem Ausdrucke gelangt. Bei Amphibien ist dies bereits im Blastulastadium der Fall. Das Material für die Bildung der Medullarplatte wird von den beiden Seiten zur Mitte herangeschoben. Diese Anlage vermag sich aus eigener Kraft — also durch Selbstdifferenzierung — weiter zu entwickeln, ja Stücke aus ihrer Mitte können sogar ihre Umgebung zwingen, sich in Medullarplatte umzuwandeln, sie wirken also als Organisatoren. Andererseits kann man aber noch im Gastrulastadium Ektodermzellen, welche normalerweise Epidermis liefern würden, zur Bildung einer Medullarplatte veranlassen, wenn man ihnen ein Stück des Urdarmdaches, der Medullarplatte oder präsumtives Mesoderm unterschiebt. Im normalen Geschehen ist diese Induktion wahrscheinlich nicht notwendig.

Innerhalb der Medullarplatte tritt dann, wie für Amphibien nachgewiesen ist, frühzeitig eine Spezialisierung der einzelnen Abschnitte ein. Frühzeitig differenziert sich auch, und zwar im vorderen Abschnitte der Medullarplatte, jederseits eine für die Bildung der Augenblasen bestimmte Zone. Bei der späteren hochgradigen Spezialisierung der einzelnen Abschnitte des zentralen Nervensystems, insbesondere des Gehirnes, ist es auch für den Menschen wahrscheinlich, daß eine entsprechende Spezialisierung frühzeitig erfolgt.

Die histologische Differenzierungsart des Ektoderms besteht im wesentlichen in der Lieferung von epithelialen Elementen und deren Umwandlungsprodukten. Im zentralen Nervensystem liefert jedoch das Ektoderm nicht bloß die epithelialen Elemente, die Nerven- und Scheidenzellen, sondern auch das Stützgewebe, das in allen übrigen Organen vom mittleren Keimblatte beigestellt wird. Doch ist dieses Stützgewebe, die Neuroglia, ein Gewebe besonderer Art, das sich von dem Stützgewebe der übrigen Organe wesentlich unterscheidet, besonders auch dadurch, daß es nicht als Träger der Blutgefäße dient. Diese Rolle übernimmt auch im zentralen Nervensystem das vom mittleren Keimblatte abstammende Bindegewebe, so daß also das zentrale Nervensystem außer dem ihm eigentümlichen und von ihm selbst gebildeten Stützgewebe, der Neuroglia, auch noch mesodermales Bindegewebe besitzt.

Ein weiteres Differenzierungsprodukt des Ektoderms bilden die Muskeln der Iris und vielleicht die Muskelfasern der Schweißdrüsen.

## Die Entwicklung des Nervensystems.

### 1. Die Entwicklung des cerebrosinalen Nervensystems.

#### Die Anlage des zentralen Nervensystems.

Die Anlage des zentralen Nervensystems, d. h. der Zentralorgane des cerebrosinalen Nervensystems, erscheint frühzeitig, noch vor dem Ende der Gastrulationsvorgänge, als eine durch Höherwerden der Zellen bewirkte Verdickung des Ektoderms im vorderen Abschnitte der Embryonalanlage. Sie wird als Nerven- oder Medullarplatte bezeichnet (Abb. 55, 68, 229, 230). Während diese Platte beim Amphioxus als solche in die Tiefe, unter das Ektoderm, verlagert wird und sich dort weiter differenziert, verdicken sich bei den höheren

Wirbeltieren, also auch beim Menschen, die Seitenteile dieser Platte, so daß zwischen ihnen in der Mitte eine Rinne entsteht, die Nerven-, Neural- oder Medullarrinne. Die sie begrenzenden Seitenwände werden als Nerven-, Neural- oder Medullarwülste (-falten) bezeichnet (Abb. 68, 79—82, 91, 100, 166, 229, 230, Schnittbilder 65, 71, 72, 226—230, 572, 573). Diese Anlage liegt im vorderen Abschnitte der Keimscheibe bzw. des Embryonalschildes. Die beiden Nervenwülste gehen vorne mit ihren kranialen Abschnitten ineinander über und bilden so einen Querwulst, der als querer Hirnwulst bezeichnet wird. Mit ihren caudalen Abschnitten divergieren sie und umfassen das Vorderende des Primitivstreifs (Abb. 79, 80, 91, 166). Bei der weiteren Entwicklung verlängert sich diese Anlage, indem die Nervenwülste in caudaler Richtung fortwachsen. Ihre caudalen Enden umfassen hierbei ständig das vordere Ende des sich gleichzeitig verkürzenden Primitivstreifs, also den Primitivknoten (Abb. 81, 82, 95, 167—171). Der Raum zwischen diesen caudalen Enden ist in manchen Fällen sehr breit und wird dann als Sinus rhomboidalis bezeichnet (Abb. 82, 95).

An dieser flach auf dem Embryonalschilde ausgebreiteten Anlage wird frühzeitig — infolge des ungleich starken Wachstums der einzelnen Teile — ein Unterschied zwischen dem vorderen und dem hinteren Abschnitte bemerkbar: Im vorderen Abschnitte verbreitern und erhöhen sich die Nervenwülste zur Anlage des Gehirnes (Abb. 226, 169). Diese Hirnanlage ist verhältnismäßig sehr groß, so daß auf sie fast die Hälfte der ganzen Nervensystemanlage entfällt. Der Rest stellt die Anlage des Rückenmarkes dar, entspricht jedoch zunächst im wesentlichen nur dem späteren Halsabschnitte des Rückenmarkes. Die übrigen Abschnitte entstehen durch caudales Wachstum der Rückenmarkanlage.

Während diese Anlage zunächst keine Gliederung in einzelne Abschnitte aufweist, wird die Hirnanlage alsbald durch eine jederseits seitlich einschneidende Furche in zwei Abschnitte geteilt (Abb. 169), von welchen der vordere breiter als der hintere ist. Der vordere Abschnitt stellt die Anlage des Vorder- und Mittel-, der hintere die Anlage des Hinterhirnes dar. Die Hinterhirnanlage geht ohne scharfe Grenze in die Rückenmarkanlage über.

Die Nervenwülste werden hierauf immer höher, die Nervenrinne daher immer tiefer (Abb. 170, 569). Gleichzeitig neigen sich die Nervenwülste etwa in der Mitte der Anlage einander zu (Abb. 570). Bei menschlichen Embryonen von etwa 7 Urwirbelpaaren kommen sich dann die beiderseitigen Nervenwülste ungefähr an der Grenze zwischen der Hirn- und Rückenmarkanlage, in der Höhe des 4. Urwirbels so nahe, daß sie sich mit ihren dorsalen Firsten berühren und an dieser Berührungsstelle miteinander verschmelzen. Die Nervenrinne wird infolgedessen an dieser Stelle zu einem Rohre, dem Nerven-, Neural- oder Medullarrohre gestaltet. An der Verschmelzungsstelle der beiden Nervenwülste löst sich dieses Rohr vom Ektoderm ab, das Ektoderm schließt sich über ihm, so daß nunmehr das Rohr vom Ektoderm bedeckt wird (Abb. 232, 268, 571).

Die Bildung der Ganglienleiste, welche in dieser Zeit erfolgt, wird später besprochen werden.

Die Verwachsung zwischen den beiderseitigen konvergierenden Nervenwülsten schreitet in kranialer und zumeist etwas rascher in caudaler Richtung weiter fort, so daß ein immer größerer Teil der Nervenrinne zum Rohre geschlossen und unter das Ektoderm verlagert wird (Abb. 171 a). Die Übergangsstelle des geschlossenen in den offenen Teil, bzw. auch der ganze offene Teil der Anlage wird als Neuroporus, und zwar entsprechend den beiden Enden als Neuroporus anterior und posterior, vorderer und hinterer Neuroporus bezeichnet (Abb. 171 a, 172, 231, 333).

### Der Verschluß der Neuropori.

Der Verschluß der beiden Neuropori erfolgt ziemlich spät. Der Neuroporus anterior schließt sich zuerst und zwar bei menschlichen Embryonen von ungefähr 17—20 Urvirbelpaaren. Bis dahin setzt sich die Hirnwand vorne unmittelbar in das Ektoderm fort (Abb. 231, 385) und das Hirnröhr öffnet sich daher vorne frei nach außen (Abb. 241). Dann erst schließt sich die Vorderwand des Gehirnes auch an dieser Stelle, bleibt aber kurze Zeit noch mit dem Ektoderm in Verbindung, bei manchen Tierarten durch Vermittlung eines Fortsatzes, des *Processus neuroporicus* (Abb. 152). Erst wenn sich diese Verbindung löst, wuchert das Mesoderm zwischen die Hirnwand und das Ektoderm vor

und trennt diese beiden voneinander. Die Verschlußstelle des vorderen Neuroporus, welche noch bei Embryonen mit 29 Urvirbelpaaren erkennbar sein kann, liegt, wie man aus der Abb. 332 ersieht, in der Vorderwand des Vorderhirnes zwischen den beiden Augenanlagen. Diese Stelle entspricht nicht dem vorderen Rande der Medullarplatte, sie liegt vielmehr dorsal von ihr, da die Vorderränder der beiden Nervenwülste über diesen Rand frei vorragen und sich erst über ihm miteinander vereinigen. Welche Stelle am fertigen Gehirne dem Vorderrande der Medullarplatte entspricht, ist ungewiß — das Chiasma sowohl wie das Infundibulum werden hierfür ausgegeben.

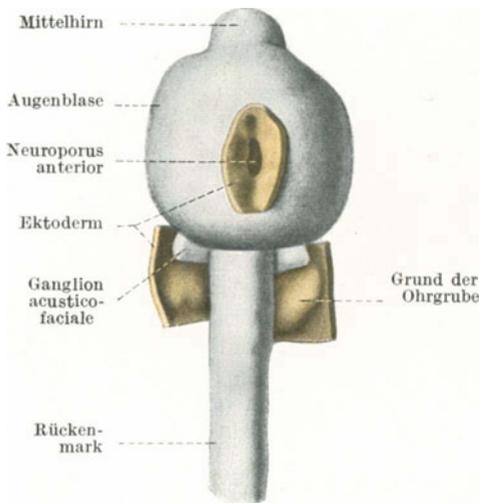


Abb. 332. Vorderansicht des Modelles des Gehirnes und Rückenmarkes eines menschlichen Embryo mit 18 Urvirbelpaaren. Das Ektoderm im Bereiche des vorderen Neuroporus und der Ohrgrube ist mit dargestellt und durch gelbe Färbung gekennzeichnet. Modell des Wiener embryologischen Institutes, hergestellt von H. STERNBERG. 71fache Vergrößerung.

Der Neuroporus posterior schließt sich erst bei Embryonen von ungefähr 25 Urvirbelpaaren. Die Verschlußstelle liegt im hintersten Abschnitte der Embryonal-

anlage in der Gegend der späteren Lendensegmente. Bei jenen Tierarten, bei welchen der Verschluß über dem Urmunde erfolgt (Abb. 57, 95 a, 100), bildet sich eine Kommunikation zwischen dem Hohlraume des Rückenmarkes und des Urdarmes aus, der *Canalis neurentericus*. Bei den Säugetieren, also auch beim Menschen, erfolgt der Verschluß über dem Primitivknoten, dessen Primitivgrube mit einem Urmunde verglichen werden kann. Da jedoch diese Primitivgrube normalerweise vor dem Schlusse des Neuroporus posterior verschwindet, bildet sich bei diesen Tieren normalerweise wahrscheinlich kein *Canalis neurentericus* aus.

Das in der Abb. 168 wiedergegebene Verhalten ist daher wahrscheinlich ein abnormes.

Das caudale Ende der Medullarrinne schließt sich noch vor der Bildung der Rumpfschwanzknospe. In die sich verlängernde Rumpfschwanzknospe wächst außer dem Darne und der Chorda auch das Medullarrohr ein, indem es sich caudalwärts verlängert. Dieser hinterste Abschnitt des Medullarrohres entsteht daher nicht wie der übrige aus einer Medullarrinne.

Nach Schluß der beiden Neuropori ist der relativ sehr weite Hohlraum des Nervenrohres allseits abgeschlossen. Dieser Hohlraum ist einheitlich, jedoch

vorne im Bereiche der Hirnanlage viel weiter als im Bereiche der Rückenmarkanlage (Abb. 231). Der vordere weite Abschnitt entspricht den späteren Hirnkammern, *Ventriculi cerebri*, der hintere Abschnitt dem Zentralkanal, *Canalis centralis* des Rückenmarkes. Eine Gliederung des einheitlichen Hohlraumes des Nervenrohres in einzelne Abschnitte erfolgt erst nach der Gliederung der Gehirnanlage in einzelne Teile.

### Die Gliederung des Nervenrohres.

Bei denjenigen Keimen, bei welchen die Embryonal- und damit auch die Medullaranlage lange Zeit einem großen Dotter flach aufruht, liegen Hirn und Rückenmark in derselben Ebene hintereinander und man kann daher bei diesen

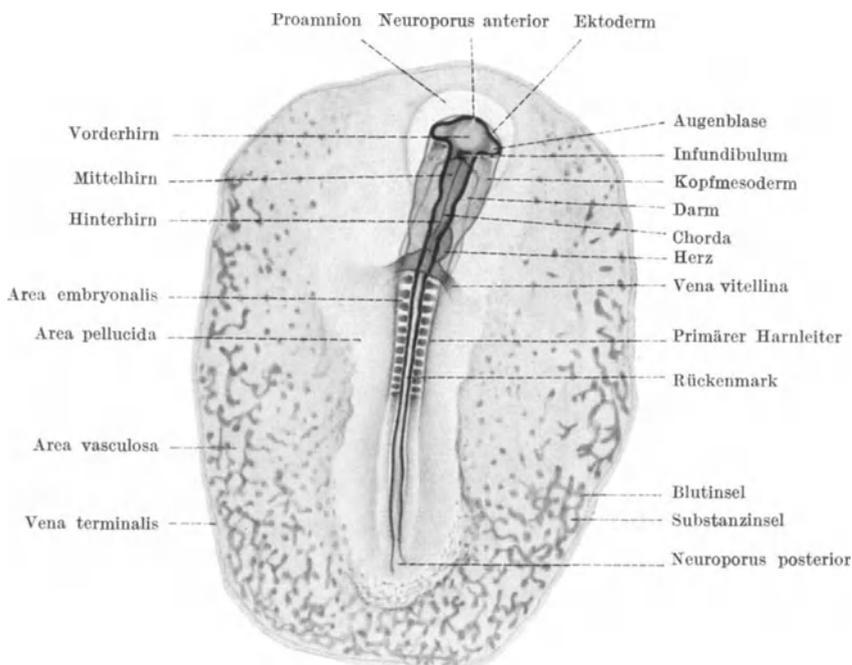


Abb. 333. Keimscheibe eines Huhnembryo mit 12 Urwirbelpaaren. 13fache Vergrößerung.

Keimen die Längen- und Breitenausdehnung, sowie die Gesamtform der Hirn- und Rückenmarkanlage auf den ersten Blick erkennen (Abb. 82, 333). Es tritt sofort hervor, daß die Hirnanlage verhältnismäßig groß ist, daß sie viel breiter als die Rückenmarkanlage ist und daß sie eine Gliederung in drei Abschnitte aufweist. Sie werden als die drei primären Gehirnbälchen (Abb. 333) bezeichnet. Das vordere ist das Vorderhirnbälchen, das primäre Vorderhirn oder Prosencephalon. Von seiner Seitenwand gehen als Ausbuchtungen die Augenblasen mit ihren zunächst kurzen und dicken Stielen aus. Das folgende, mit fast geradlinigen Seitenwänden versehene Bälchen ist das mittlere Gehirnbälchen, das Mittelhirn oder Mesencephalon. Das letzte, langgestreckte, mit wellig verlaufenden Seitenwänden versehene und allmählich in das Rückenmark übergehende Bälchen ist das hintere Gehirnbälchen, das primäre Hinterhirn oder Rautenhirn, Rhombencephalon. Durch die untere Wand des Rückenmarkes, des Hinter- und Mittelhirnes schimmert die

unmittelbar darunter gelegene Chorda dorsalis hindurch. Diese Teile liegen also „epichordal“, das primäre Vorderhirn — später wenigstens — „prächordal“.

Bei denjenigen Keimen, bei welchen die Embryonalanlage — wie beim Menschen — einem kleinen Dottersacke aufruht, wächst die Anlage des Nervenhohles noch vor dem Verschlusse der beiden Neuropori über den Dottersack hinaus fort (Abb. 171, 172). Währenddessen krümmt sich ihr vorderster Abschnitt ventralwärts, so daß man an dem Hirnröhre einen vorderen, ventralwärts abgelenkten, einen in fast rechtem Winkel hierzu stehenden hinteren

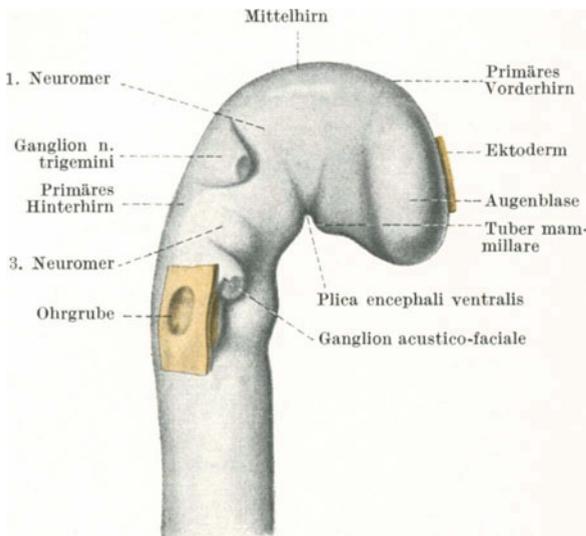


Abb. 334. Seitenansicht des Modelles der Abb. 332. 80fache Vergrößerung.

und einen diese beiden Abschnitte verbindenden Mittelteil unterscheiden kann (Abb. 334): Das primäre Vorder-, das Mittel- und das primäre Hinterhirn. Das Mittelhirn stellt den höchsten Punkt der Anlage dar (Abb. 332, 334) und bildet eine dorsalwärts gewendete Konvexität, die Scheitelbeuge, welche außen als Scheitelhöcker (Abb. 211 bis 215) vortritt. Eine scharfe Begrenzung des Mittel- gegen das Vorder- und Hinterhirn ist nicht möglich und auch das Hinterhirn geht ganz allmählich in das

Rückenmark über. Das Vorderhirn weist jederseits eine mächtige Ausladung seiner Seitenwand auf: Die Augenblase (Abb. 332). Das Hinterhirn ist seitlich abgeplattet, seine Wand besitzt einige Ausladungen, deren Bedeutung später erörtert werden wird. Die ventralwärts gerichtete Abbiegung des Vorderhirnes zieht eine Krümmung der unteren Wand des Hirnröhres nach sich. Die auf diese Weise entstandene Falte der unteren Hirnwand, deren Konvexität dem Hohlraume des Hirnröhres zugekehrt ist, wird als *Plica encephali ventralis* oder als Mittelhirnbeuge bezeichnet (Abb. 334, 335, 336, 260).

Dieser Biegung des Hirnröhres gesellen sich später noch andere zu. Obzwar bei dem Zustandekommen dieser Biegungen auch mechanische Verhältnisse — vor allem das Verhältnis zwischen der Wachstumsgröße und dem zur Verfügung stehenden Raume — mitwirken, werden diese und auch die übrigen Formvorgänge am Hirnröhre im wesentlichen durch die verschiedene Art des Wachstums der einzelnen Abschnitte des Hirnröhres selbst, also durch aktive Zellvorgänge, bewirkt.

So wächst später das primäre Vorderhirn, und zwar vorwiegend mit seinem dorsalen Abschnitte, nach vorne und ventralwärts vor, so daß man nunmehr am Vorderhirne zwei, allerdings nicht scharf voneinander getrennte Abschnitte unterscheiden kann (Abb. 335, 336). Der vordere wird als sekundäres Vorderhirn, Endhirn oder Telencephalon, der hintere als Zwischenhirn oder Diencephalon bezeichnet. Beide zusammen bilden später das Großhirn. In der vorderen Wand des Endhirnes ist die Verschlussstelle des Neuroporus anterior

enthalten; der an und unter dieser Stelle befindliche dünne Wandabschnitt bildet die *Lamina terminalis*. Die Augenblasen gehen nunmehr von der Seitenwand des Zwischenhirnes aus, dessen ventrale Wand eine Ausladung aufweist, den *Mammillarhöcker*, *Tuberculum mammillare*. Die hinter diesem befindliche Furche kann als die ventrale Grenze zwischen dem Zwischen- und Mittelhirn gelten. Dorsal besteht keine derartige Grenze. Das Mittelhirn behält seine Lage und seine Einheit bei. Dorsal tritt hinter ihm eine schmale, eine Strecke weit auf die Seitenwand des Gehirnes sich fortsetzende und sich hierbei verbreiternde Furche auf, durch welche dieser bereits dem Rhombencephalon angehörende Hirnabschnitt verengt wird, weshalb er den Namen *Rautenhirnenge*, *Isthmus rhombencephali* führt. Das primäre Hinterhirn erhält den übrigen Gehirnschnitten gegenüber eine Besonderheit dadurch,

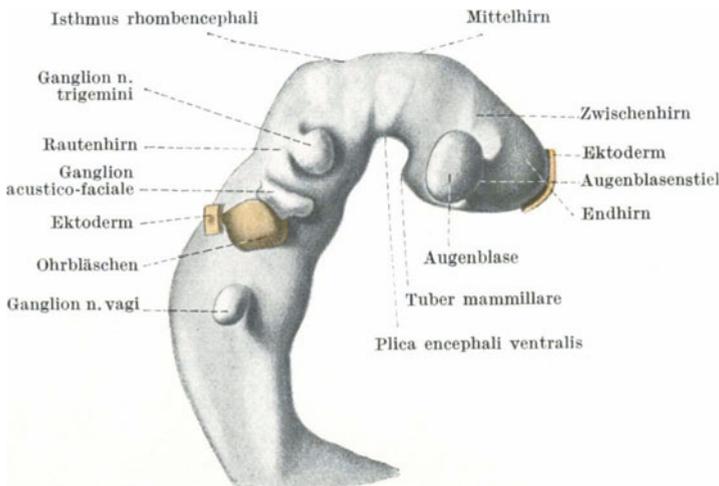


Abb. 335. Seitenansicht des Modelles des Gehirnes eines menschlichen Embryo mit 28 Urvirbelpaaren. Ohrbläschen und Ektoderm gelb gefärbt. Modell des Wiener embryologischen Institutes, hergestellt von H. STERNBERG. 44fache Vergrößerung.

daß sich seine dorsale Wand nur in ihrem vorderen Abschnitte verdickt, in dem nachfolgenden Teile aber dünn bleibt, so daß der Hohlraum des Hinterhirnes, die 4. Hirnkammer, durch sie hindurchschimmert. Der dünn bleibende Teil der dorsalen Wand hat Rhombusform: Mit einer vorderen Spitze hinter dem *Isthmus rhombencephali* beginnend, verbreitert er sich bis zur Mitte des Hinterhirnes, um sich dann wieder zu verschmälern und mit einer hinteren Spitze zu enden. Dieser Form der Decke des Hinterhirnes entsprechend besitzt auch der ventrale Abschnitt der Hinterhirnwand eine Rhombusform und bildet so die *Rautengrube*, die *Fossa rhomboidea*, den Boden der 4. Hirnkammer. Diese Formverhältnisse kommen schon bei der Betrachtung der äußeren Form der Embryonen deutlich zum Ausdruck (Abb. 211–213, 278). Durch das Ektoderm und durch die dünne epitheliale Decke des Rautenhirnes (Abb. 260, 336, 356) schimmert die *Fossa rhomboidea* hindurch. Erst wenn sich Mesoderm in größerer Menge zwischen dem Ektoderm und der Decke des Rautenhirnes ansammelt und diese beiden selbst sich verdicken, wird die *Fossa rhomboidea* unsichtbar.

In dem der Abb. 335 entsprechenden Stadium kann man bereits am Hinterhirne zwei Abschnitte unterscheiden: Der vordere reicht nach hinten bis zur Rautenhirnbreite, d. h. bis zu jener Stelle, an welcher die dorsale

Decklamelle ihre größte Breite besitzt, der hintere umfaßt den Rest des Hinterhirnes. Der vordere Abschnitt wird als sekundäres Hinterhirn oder Metencephalon, der hintere als Nachhirn, Myelencephalon, bezeichnet.

Aus den drei primären Hirnbläschen bilden sich demnach fünf sekundäre, und zwar dadurch aus, daß das primäre Vorder- und Hinterhirn in je zwei

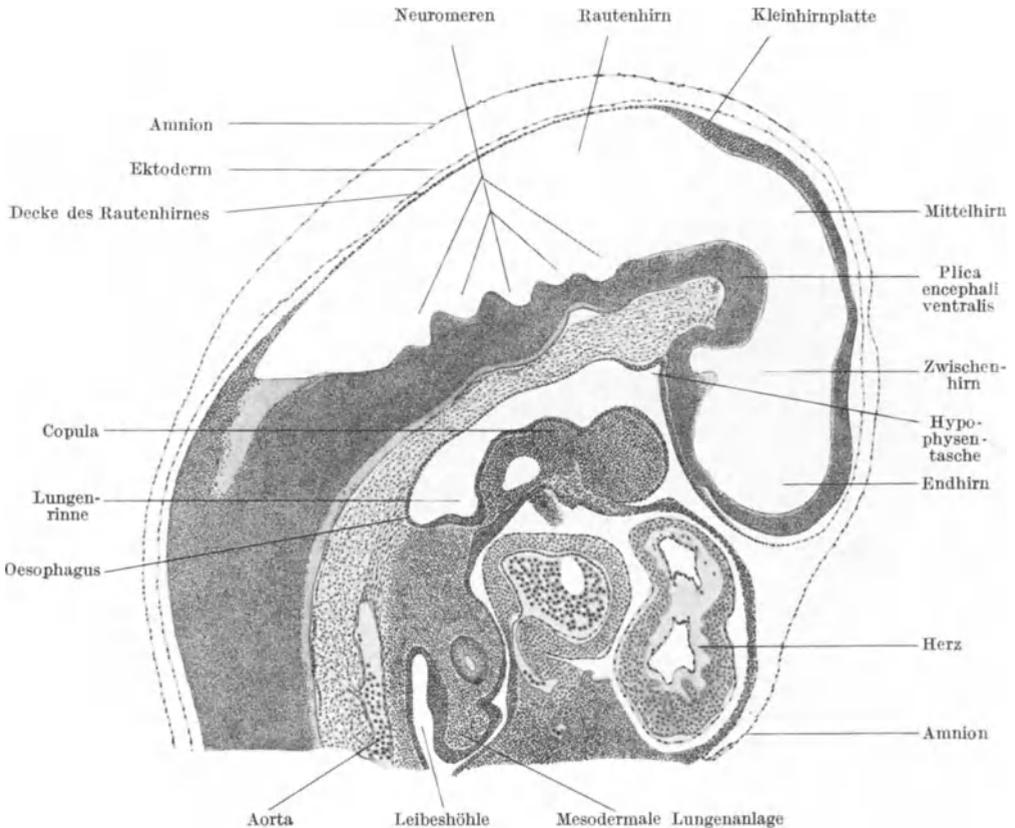


Abb. 336. Medianer Längsschnitt durch den Kopf eines menschlichen Embryo von 5 mm größter Länge. 28fache Vergrößerung.

Abschnitte geteilt werden, während das Mittelhirn einfach bleibt. Doch gehen diese fünf Abschnitte des embryonalen Gehirnes ohne scharfe Abgrenzung ineinander über, ihre Unterscheidung ist daher eine willkürliche.

Da sich während dieser Entwicklungsvorgänge auch die Kiemenbogen besser ausbilden, muß das Hirnrohr um die aus den Kiemenbogen entstehenden Gebilde abbiegen. Infolgedessen kommt es an der Übergangsstelle des Myelencephalon in das Rückenmark zu einer dorsalwärts konvexen Biegung, der Nackenbeuge (Nackenkrümmung), welcher außen der Nackenhöcker (Abbildung 210—215) entspricht.

Eine äußerlich wahrnehmbare Grenze zwischen Myelencephalon und Rückenmark ist nicht vorhanden. Die Abgangsstelle der Wurzeln des ersten Halsnerven vom Rückenmarke kann als diese Grenze gelten.

An dem in der Abb. 337 wiedergegebenen Gehirne eines 7,5 mm langen menschlichen Embryo können diese fünf Abschnitte des embryonalen Hirnrohres bereits etwas besser als früher voneinander unterschieden werden. Das

Endhirn ist in seitlicher Richtung stärker vorgewachsen und beginnt sich dadurch vermittels einer es umgreifenden Furche, Hemisphärenfurche, Sulcus hemisphaericus, vom Zwischenhirne abzusondern. Kann diese Furche als die vordere Grenze des Zwischenhirnes betrachtet werden, so wird die hintere Grenze ventral durch die bereits erwähnte Furche hinter dem Tuberculum mammillare, dorsal durch eine jetzt auftretende, aber bald wieder verschwindende Furche, den Sulcus diemesencephalicus, angegeben. Man erkennt, daß das Zwischenhirn größer als das Endhirn ist, daß seine Seitenwand durch Einbeziehung eines Teiles des Augenbläschenstieles vergrößert wurde, daß die Augenblase selbst sich zum Augenbecher eingebuchtet und in dessen unterem Abschnitte die fetale Augenspalte gebildet hat. Unverändert bleibt das Mittelhirn und der Isthmus rhombencephali. Der vordere Abschnitt der dorsalen

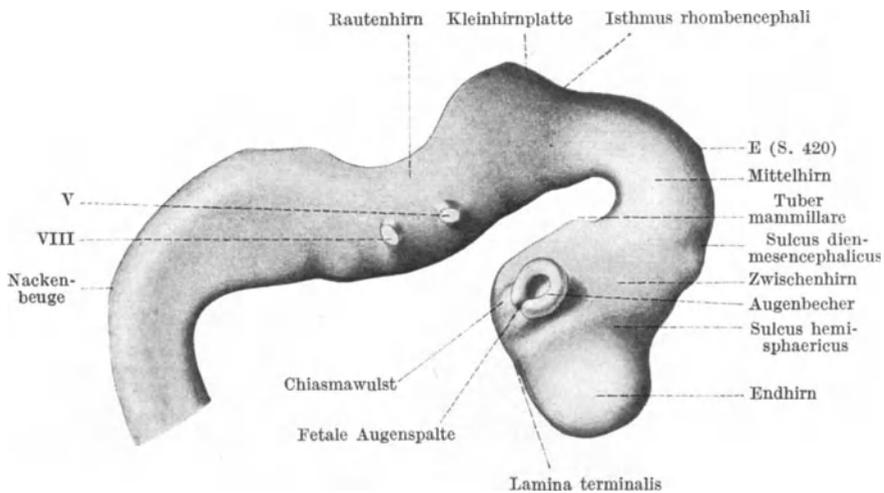


Abb. 337. Modell des Hirnrohres eines 7,5 mm langen menschlichen Embryo. Die Decke der Rautengrube ist nicht dargestellt. 15fache Vergrößerung. Nach F. HOCHSTETTER.

Decklamelle des Rhombencephalon hat sich zu einer Platte, der Kleinhirnplatte, verdickt. Das ganze Rhombencephalon biegt sich so, daß seine ventrale Wand eine Konvexität und damit eine dritte Biegung des Hirnrohres, die Brückenbeuge bildet. Die Nackenbeuge tritt stärker hervor und ebenso die Scheitelbeuge, da Zwischen- und Endhirn in die Länge gewachsen sind, so daß sich der der Plica encephali ventralis entsprechende, von Mesoderm ausgefüllte Raum zwischen den einander zugekehrten Wänden des Zwischenhirnes und des Metencephalon vertieft hat.

Diese Biegungen und Ausbuchtungen des ursprünglich einfachen Hirnrohres bilden den Ausdruck der mächtigen, örtlich verschiedenen Zellvermehrung innerhalb der epithelialen Hirnwände. Das hierdurch bewirkte Wachstum des Gehirnes ist weit stärker als jenes des Rückenmarkes. Die Folge davon ist die, daß das Gehirn in diesem Entwicklungsstadium die Hauptmasse des Kopfes bildet (Abb. 209—217), der gegenüber die ento- und mesodermalen Bestandteile des Kopfes ganz in den Hintergrund treten. Besonders an durchscheinend gemachten Embryonen (Abb. 278, 356, 357, 333), sowie an Schnitten (Abb. 260, 264, 336), ist dies ohne weiteres zu erkennen und man gewinnt hierbei auch eine Vorstellung von den topographischen Beziehungen des Gehirnes im embryonalen Kopfe.

Mit der Ausbildung der fünf sekundären Hirnbläschen sind die Grundlagen für die Ausgestaltung des Gehirnes gegeben. Die Formwandlungen, welche sich hierbei an diesen Bläschen vollziehen, können erst nach Erörterung des histologischen Aufbaues und der Formgestaltung des Rückenmarkes geschildert werden.

### Die Ausbildung der histologischen Struktur und der äußeren Form des Rückenmarkes.

Wie aus den Abb. 226—228 hervorgeht, bestehen die ursprünglich ein hohes einschichtiges Epithel darstellenden Nervenwülste bereits bei einem Embryo mit 4 Urvirbelpaaren aus einem mehrschichtigen Epithel, das am Rande der Wülste — an der sog. neurosomatischen Grenze — unvermittelt in das in

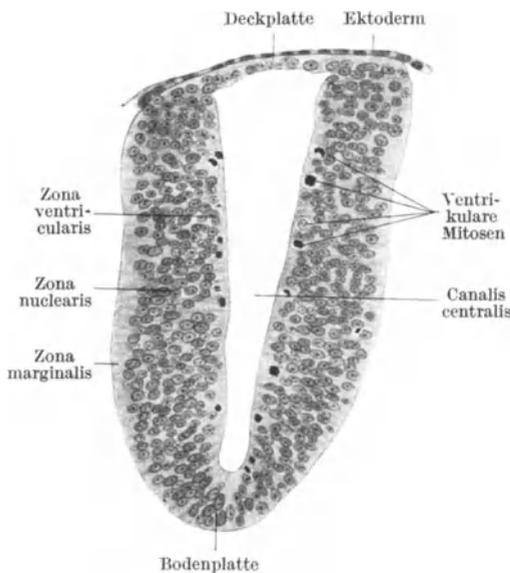


Abb. 338. Querschnitt durch das kraniale Ende des Rückenmarkes eines 4,2 mm langen menschlichen Embryo. 206fache Vergrößerung.

diesem Stadium noch einschichtige Epithel des Epidermisblattes übergeht. Die Vermehrung der Zellen erfolgt bei diesem mehrschichtigen Epithel ausschließlich in jenen Zellen, welche an der äußeren, also „freien“ (S. 179) Fläche dieses Epithels liegen, weshalb man nur in dieser Zelllage Karyokinesen wahrnehmen kann (Abb. 227, 228). Aus der Vereinigung der beiderseitigen Nervenwülste entsteht ein Rohr, das im Querschnitte eine ovale Form aufweist (Abb. 338, 267, 286 u. a.) und eine weite Lichtung — Zentralkanal, Canalis centralis — besitzt, deren dorsoventraler Durchmesser größer als der quere ist. Die dem Zentralkanal zugewendeten Seiten der Zellen werden durch ein Kittleistensystem — Membrana limitans

interna — zusammengehalten. Die Wände dieses Rohres besitzen eine verschiedene Dicke. Die den beiden Nervenwülsten entstammenden Seitenwände, die Seitenplatten, sind mehrschichtig, daher sehr dick; die der Nervenrinne entsprechende ventrale Wand dagegen ist dünn, einschichtig und wird als Bodenplatte bezeichnet; die der Verschmelzungsstelle der Nervenwülste entsprechende dorsale Wand ist gleichfalls dünn und schmal und wird Deckplatte genannt. Die dem Canalis centralis zugekehrte Fläche der Rückenmarkwand entspricht der freien Fläche der Nervenwülste und man findet daher auch in den an dieser Fläche gelegenen Zellen zahlreiche Mitosen — „ventrikuläre Mitosen“ — vor, hier ist also die Wachstumszone, die „Keimschichte“ der Medullarwand (Abb. 144a, 338, 339).

Von den aus der Teilung jeder dieser Zellen entstandenen beiden Zellen bleibt nun die eine stets an der freien, den Canalis centralis begrenzenden Wandfläche liegen, während die andere gegen die äußere Wandfläche zu verschoben wird. Dadurch häufen sich die Zellen allmählich nach außen hin, und zwar

zuerst ventral, zu einer mehrschichtigen Lage an (Abb. 338, 339). Die den Canalis centralis umsäumende einschichtige Zelllage wird als Innenplatte, *Zona ventricularis* später auch als Ependymlage, Ependymschichte, *Zona ependymalis*, die nach außen von ihr liegende Zellmasse als Mantelschichte, Mantelzone, *Zona nuclearis* oder *intermedia* bezeichnet.

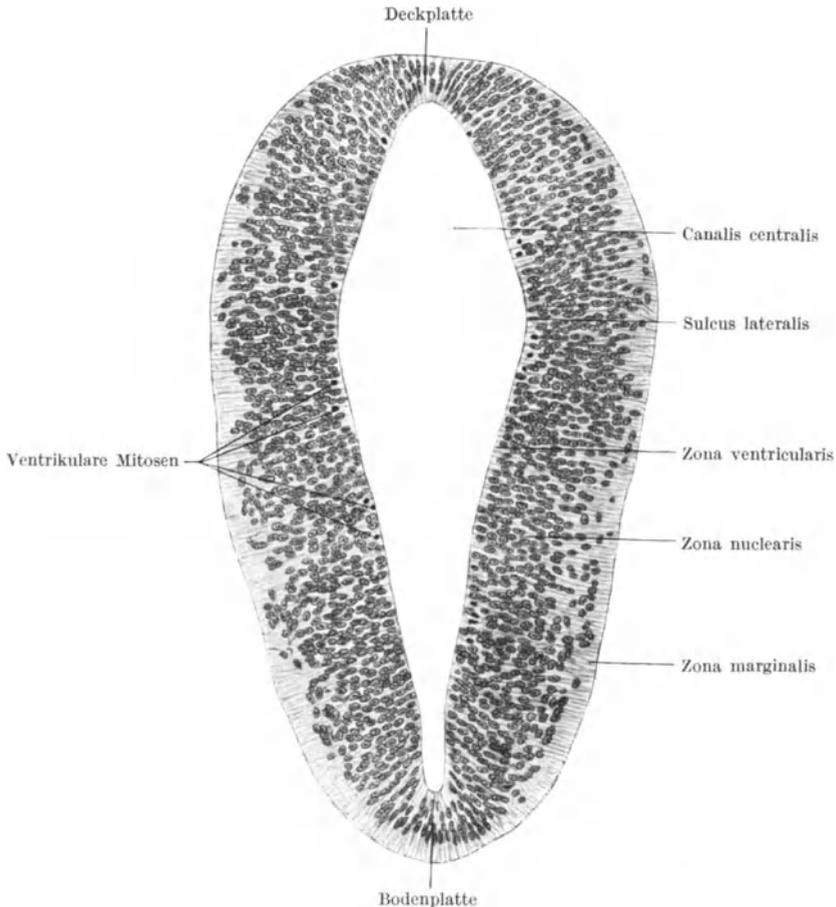


Abb. 339. Querschnitt durch das Rückenmark eines 5 mm langen menschlichen Embryo. 165fache Vergrößerung.

An ihrer Außenfläche befindet sich die *Membrana limitans externa*. Die auf diese Weise entstandenen Zellen differenzieren sich von der 5. Woche an teils zu Nervenzellen, Neuroblasten, teils zu Stützzellen, Spongio- oder Glioblasten, aus welchen die Gliazellen entstehen.

Die Anordnung der Zellkerne in der Mantelschichte sowohl des Rückenmarkes wie auch des Gehirnes weist eine unverkennbare Regelmäßigkeit auf, indem die Kerne nicht ungleichmäßig in dieser Schichte verstreut, sondern radiär zum Canalis centralis in parallelen Reihen angeordnet sind (Abb. 339, 348, 352). Dies deutet auf eine große Regelmäßigkeit in der Aufeinanderfolge der Zellteilungen hin und hierin wiederum kommt wahrscheinlich der Umstand zum Ausdruck, daß hinsichtlich des zentralen Nervensystems bis zu einem gewissen Grade Zellkonstanz besteht (S. 171). Damit steht es in

Übereinstimmung, daß die Teilungsfähigkeit der Zellen des Rückenmarkes und des Gehirnes nicht während des ganzen Lebens fort dauert, sondern spätestens in den ersten zwei Lebensjahren, wenn nicht schon zur Zeit der Geburt, aufhört.

Die Differenzierung der Neuroblasten erfolgt in der Weise, daß diese Zellen — unter gleichzeitigem Verluste ihrer Teilungsfähigkeit — Nerven- und Protoplasmafortsätze (Neurite und Dendrite) aus ihrem Zelleibe aussenden. Eine Nervenzelle samt ihren Fortsätzen wird als Neuron bezeichnet. Aus solchen Neuronen wird das ganze Nervensystem aufgebaut. Die Dendriten der Nervenzellen des Rückenmarkes verbleiben innerhalb des Rückenmarkes, während ein Teil der Nervenfortsätze aus der grauen Substanz bzw. auch aus dem Rückenmarke austritt.

Auch die Zellen der *Zona ventricularis* verlieren ihre Teilungsfähigkeit und wandeln sich in hohe cylindrische Zellen um, deren eine Fläche dem *Canalis centralis* zugewendet bleibt. Von der gegenüberliegenden, also basalen Fläche dieser Zellen ziehen verzweigte Fortsätze bis an die äußere, von einer Grenzmembran, der *Membrana limitans externa*, bekleidete Fläche des Rückenmarkes. Die Zellen sind auf diese Weise zu Ependymzellen geworden, weshalb diese Zellage nunmehr als Ependymlage, *Zona ependymalis* bezeichnet wird. Zellteilungen finden sich nunmehr nur noch innerhalb der *Zona nuclearis* vor, und zwar in jenen Zellen, deren Differenzierung noch nicht begonnen hat.

Wie die Ependymzellen senden auch die Spongioblasten; sobald ihre Differenzierung — nach Verlust ihrer Teilungsfähigkeit — beginnt, zahlreiche sich verästelnde Fortsätze aus und werden so zu Gliazellen. Die Fortsätze dieser Zellen bilden um die Zellen der Mantelschichte ein Maschenwerk. Zusammen mit den Fortsätzen der Ependymzellen dringen sie jedoch auch über die Mantelschichte hinaus vor und bilden bei etwa 5 mm langen Embryonen auf der äußeren Oberfläche des Rückenmarkes mit ihren Endverzweigungen eine aus zahlreichen Maschen bestehende zarte Hülle, die Randschichte, Randschleier, *Zona marginalis* (Abb. 339, 340). Sie ist zunächst zellfrei, doch dringen später Gliazellen in sie ein. In den Maschen dieser Randschichte verlaufen die aus dem Rückenmarke austretenden und die zum Rückenmarke ziehenden Nervenfortsätze. Die ersteren bilden die vordere, die letzteren die hintere Wurzel der Rückenmarksnerven. Die Eintrittsstelle der hinteren Wurzel in die *Zona marginalis* bzw. die Umbiegungsstelle der Nervenfasern aus der Quer- in die Längsrichtung ist durch ihre ovale Form — „ovaläres Bündel“ — gekennzeichnet (Abb. 339, 625c).

Das gesamte von den Fortsätzen der Ependymzellen und Spongioblasten innerhalb der *Zona nuclearis* und *marginalis* gebildete Netzwerk wird als *Neurospangium* bezeichnet.

Mit der Bildung der *Zona marginalis* setzt die Scheidung der beiden Substanzarten der Rückenmarkswand ein: Die Randschichte stellt die Anlage der „weißen“, die Mantelschichte die Anlage der „grauen“ Substanz, die Innenplatte die Anlage des Ependyms dar.

Die Vermehrung der Zellen innerhalb der *Zona nuclearis* erfolgt nicht an allen Stellen in gleicher Weise, vielmehr im dorsalen und besonders im ventralen Abschnitte der Seitenwände des Rückenmarkes lebhafter als an den übrigen Stellen. Infolgedessen kommt es an diesen Stätten lebhafterer Zellvermehrung zu größeren Zellanhäufungen — zur Anlage der Vorder- und Hintersäule (Vorder- und Hinterhorn) der grauen Substanz des Rückenmarkes (Abb. 341). Hierbei spielen auch Ortsveränderungen der amöboid beweglichen Neuroblasten eine Rolle. Während die Vordersäule schon bei 7 mm langen Embryonen in der Anlage vorhanden ist und sich rasch auszubilden beginnt, treten die Hintersäulen etwas später auf und bilden sich erst im 3. Monate gut aus. Die Grenze

zwischen diesen beiden Säulen tritt bei vielen Tierarten an der Innenfläche der Seitenwände des Rückenmarkes als Furche — „Grenzfurche“, „Sulcus terminalis“ — hervor. Beim Menschen ist diese Furche nicht immer vorhanden und wird, da sie eine Grenzfurche in dem erwähnten Sinne nicht darstellt, besser als Sulcus lateralis medullae spinalis bezeichnet (Abb. 339, 340). Der unterhalb dieser Furche befindliche Abschnitt der Rückenmarkswand wurde als

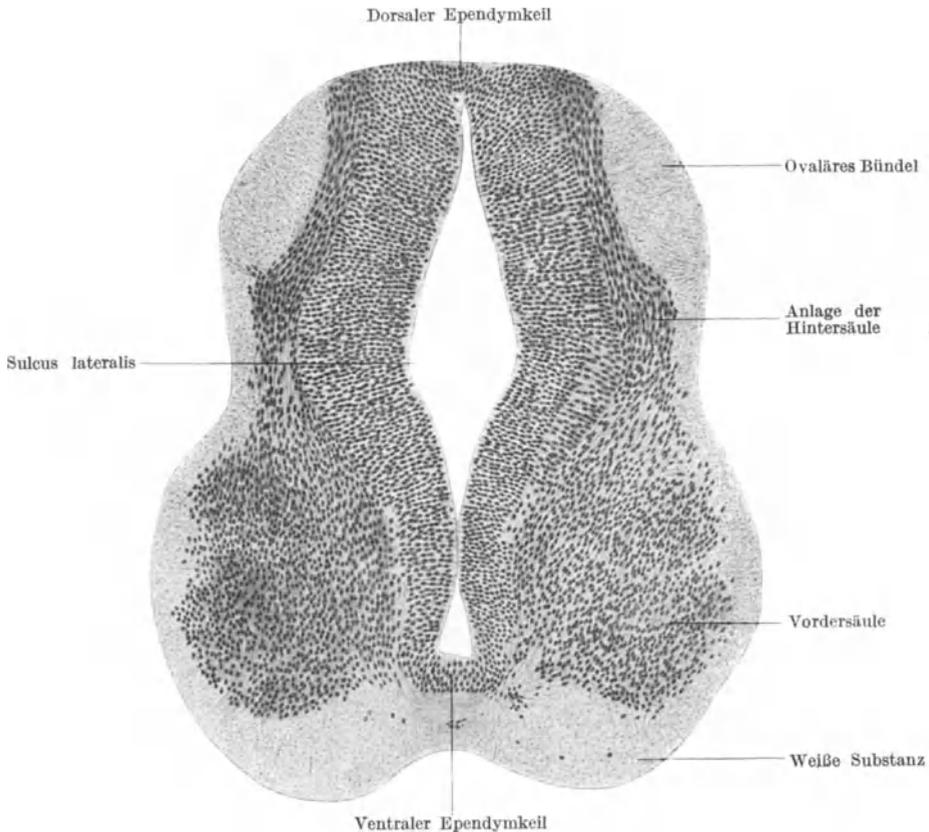


Abb. 340. Querschnitt durch das Rückenmark eines 7 mm langen menschlichen Embryo. 112fache Vergrößerung.

„Grund“-, der darüber befindliche als „Flügelplatte“ bezeichnet. Da aber die Furche nicht immer vorhanden ist, läßt sich eine Abgrenzung dieser beiden Platten nicht durchführen. Jedenfalls aber stellt der ventrale, der „Grundplatte“ entsprechende Abschnitt der seitlichen grauen Rückenmarkswand das motorische, der dorsale („Flügelplatte“) das sensible Gebiet dar.

Die fortschreitende Zellvermehrung führt nicht bloß zu einer Verdickung der Seitenplatten des Rückenmarkes in der Richtung nach außen, sondern auch zu einer Verengung des Canalis centralis, welche sich, entsprechend der größeren Zellvermehrung im Bereiche der „Grundplatte“, zuerst im ventralen Abschnitte kenntlich macht. Die beiden Seitenwände des Canalis centralis können sich schon in diesem Stadium stellenweise dicht aneinanderlegen (Abb. 232, 268, 324). Da die Zellvermehrung im Bereiche der Deck- und Bodenplatte nur gering ist und später gänzlich aufhört, werden diese beiden Platten zwischen den beiderseitigen an Masse zunehmenden Vorder- und Hintersäulen

keilförmig zusammengedrängt und auf den Grund von Furchen — vordere und hintere Längsfurche, Sulcus medianus anterior und posterior — verlegt, wo sie den dorsalen und ventralen „Ependymkeil“ bilden (Abb. 340, 341). Die Verengung des Zentralkanales schreitet weiter fort und seine beiden Seitenwände legen sich wieder in breiter Fläche aneinander. Sie verschmelzen schließlich in dorsoventraler Richtung bis etwa zur Mitte des Kanales miteinander.

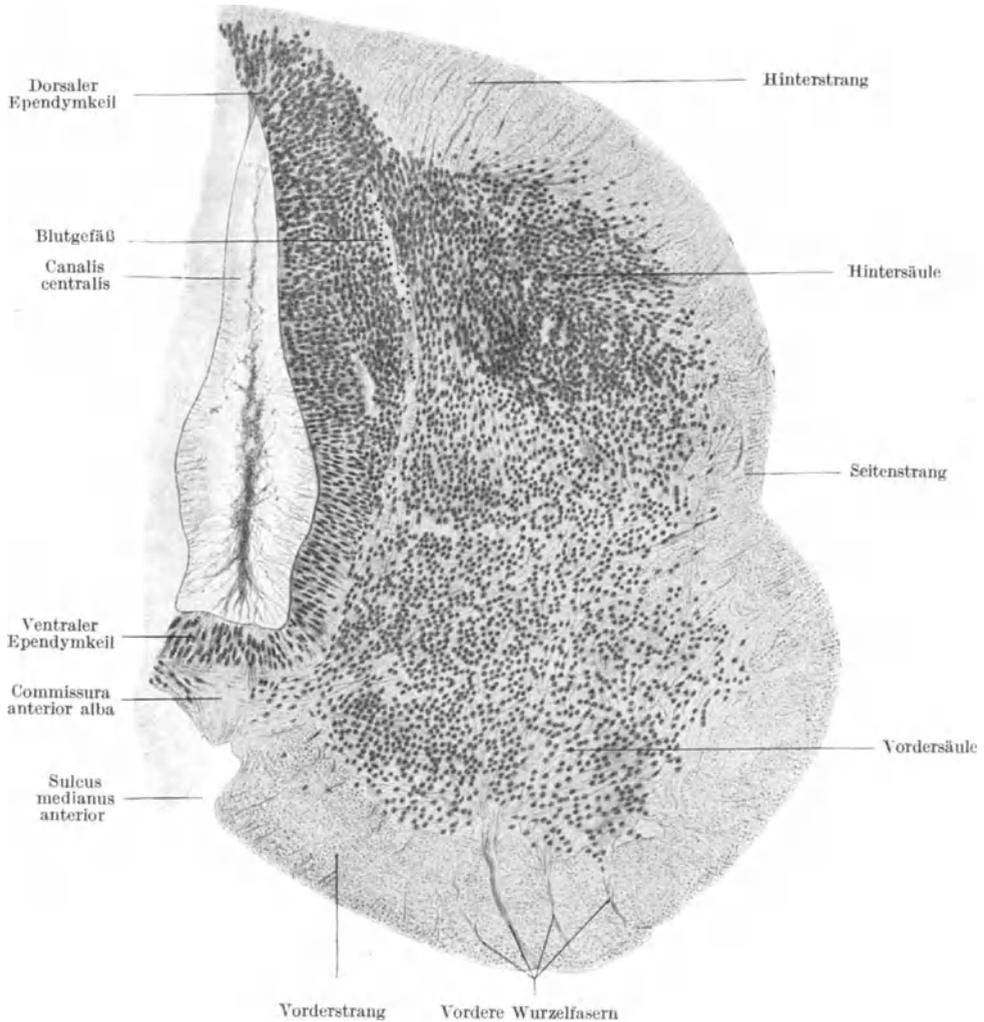


Abb. 341. Querschnitt durch das Rückenmark eines 22 mm langen menschlichen Embryo. 110fache Vergrößerung.

Die Verschmelzungsstelle bildet das Septum medianum posterius. Auch im ventralen Abschnitte kommt es zur Verschmelzung, so daß schließlich von dem ursprünglich weiten Canalis centralis nur ein Spaltraum übrig bleibt, der etwa dessen Mitte entspricht. Da betreffs des Grades und der Art dieser Verengung große Verschiedenheiten bestehen, entwickeln sich auch entsprechende Verschiedenheiten in der Ausbildung des Zentralkanales.

Innerhalb der aus der Zona nuclearis entstandenen „grauen“ Substanz differenzieren sich die Nervenzellen (Abb. 342) in solche, welche ihre Nervenfortsätze aus dem Rückenmarke austreten oder innerhalb des Rückenmarkes verlaufen lassen. Die ersteren sind die motorischen Zellen der Vorderhälfte. Ihre Nervenfortsätze bilden die vorderen Wurzeln der Spinalnerven. Den einzelnen Spinalnerven entsprechend sind diese Zellen in Gruppen angeordnet, welche als Muskelkerne bezeichnet werden können. Die zweit-erwähnte Zellart sondert sich in die Binnenzellen der grauen Substanz (Golgi- scheinische Zellen), in die Strang- und Commissurenzellen. Die Nervenfortsätze der Strangzellen treten in die Stränge der weißen Substanz derselben Seite ein

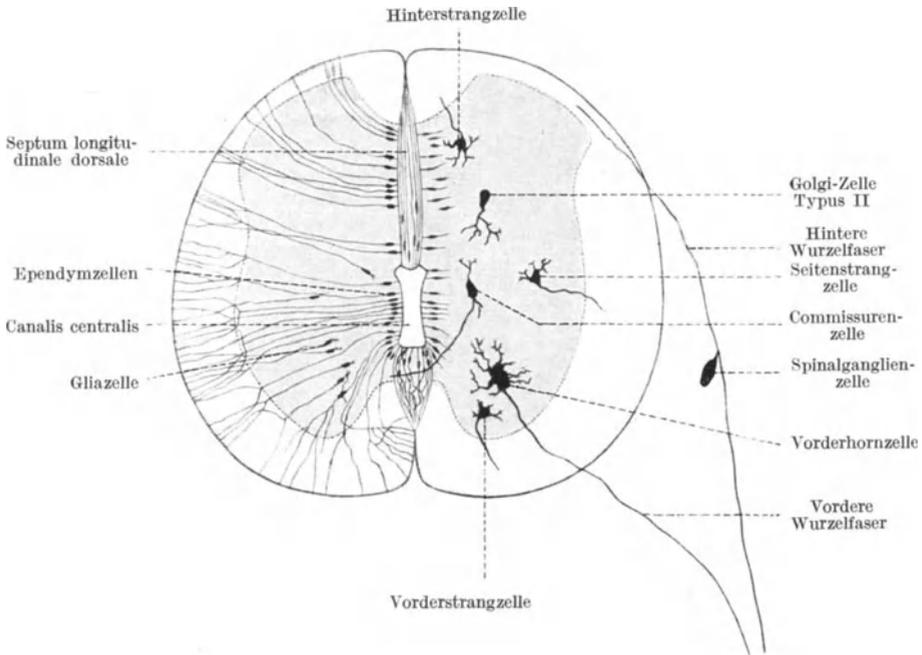


Abb. 342. Querschnitt durch das Lendenmark eines 3 cm langen menschlichen Embryo mit schematischer Darstellung der verschiedenen Arten von Nerven- und Gliazellen. Die graue Substanz ist durch graue Tönung bezeichnet. Mit Benutzung einer Abbildung von G. RETZIUS.

und biegen daselbst in die Längsrichtung des Rückenmarkes um; je nach dem Stränge, in welchen sie eintreten, unterscheidet man Vorder-, Seiten- und Hinterstrangzellen. Die Nervenfortsätze der Commissurenzellen verlaufen dagegen in querer Richtung zur Gegenseite. Die Nervenfortsätze der Zellen der Spinalganglien bilden die hinteren Wurzeln der Spinalnerven.

In das Maschenwerk der um die graue Substanz befindlichen Randschichte treten die vom bzw. zum Rückenmarke verlaufenden Nervenfasern ein. Sie sind zunächst marklos und werden erst später markhaltig — „Markreife“. Die motorischen Fasern werden früher als die sensiblen markhaltig. Die von den Nervenfasern und von dem Maschenwerke zwischen diesen Fasern gebildete „weiße“ Substanz des Rückenmarkes wird durch die Wurzeln der Spinalnerven jederseits in drei Abschnitte zerteilt: In die Vorder-, Seiten- und Hinterstränge. Während die Hinterstränge dicht beieinander liegen und nur durch ein Gliaseptum, das Septum longitudinale posterius, voneinander getrennt werden, bleibt zwischen den beiderseitigen Vordersträngen ein Spaltraum bestehen, die Fissura longitudinalis anterior.

Die zum ventralen Ependymkeile gewordene Bodenplatte bildet die vordere oder ventrale graue Commissur. Ventral von dem ventralen Ependymkeile bilden die Fortsätze der Zellen dieses Keiles eine Randschichte aus, in deren Maschenwerk die Nervenfortsätze von Commissurenzellen einwachsen, wodurch die vordere weiße Commissur entsteht. Der dorsale Ependymkeil bildet die hintere oder dorsale graue Commissur. Die spärlichen Nervenfasern, welche quer in ihr verlaufen, stellen die dorsale weiße Commissur dar.

Während die graue Substanz durch Zellvermehrung wächst, verdickt sich die weiße Substanz durch die Zunahme der Zahl der Nervenfasern und durch die Anbildung von Markscheiden an diesen Fasern. Die Markscheidenbildung beginnt im 5. Fetalmonate, und zwar an den vorderen und hinteren Wurzelfasern, schreitet dann auf die Hinterstränge über und ergreift die Pyramidenstränge im 9. Fetalmonate. Beendet wird sie erst lange nach der Geburt. Die Zellvermehrung in der grauen Substanz hört, wenn nicht schon vor, jedenfalls kurze Zeit nach der Geburt auf, so daß also im postfetalen Leben oder wenigstens von den ersten Lebensjahren ab keine neuen Nervenzellen mehr gebildet werden können. Bis dahin müssen daher alle jene Nervenzellen gebildet sein, welche zum normalen Aufbau des Nervensystems notwendig sind und von da ab ist ihre Zahl eine konstante. Zur Schaffung dieser Zellkonstanz ist die Zahl und Teilungsfolge der Neuroblasten wahrscheinlich von vorneherein eine ganz bestimmte, worauf auch die bereits erwähnte Regelmäßigkeit der Anordnung der Zellen der Mantelschichte hindeutet. Diese Regelmäßigkeit ist sowohl im Rückenmarke wie auch im Gehirne der Embryonen vieler Wirbeltiere (besonders der Urodelen) noch weit besser ausgebildet als beim Menschen.

Ihre bleibende Größe erreichen die Nervenzellen des Gehirnes und Rückenmarkes erst nach der Geburt, in den ersten Lebensjahren.

Die Anbildung der Nervenzellen erfolgt an gewissen Stellen des embryonalen Rückenmarkes reichlicher als an anderen. Da nämlich an denjenigen Stellen des Rumpfes, von welchen die Gliedmaßen abgehen, mehr Nervenfasern — zur Versorgung der Gliedmaßen — notwendig sind, muß auch die Zahl der Nervenzellen an den entsprechenden Stellen des Rückenmarkes eine größere sein. Dadurch und durch die entsprechende Vermehrung der Nervenfasern wird das Rückenmark an diesen Stellen dicker. So entstehen die Hals- und die Lendenanschwellung, die *Intumescencia cervicalis* und *lumbalis*. Die Zellen der Vordersäule der Lendenanschwellung sind ferner größer als jene der Halsanschwellung und zwar deshalb, weil sie längere Nervenfortsätze aussenden müssen. Im oberen Brust- und im unteren Halsmarke bildet sich ferner neben der Zellgruppe der Vordersäule noch eine zweite Zellgruppe aus, wodurch die Seitensäule, *Cornu laterale* (Seitenhorn) entsteht.

Frühzeitig dringt das embryonale Bindegewebe, welches das Rückenmark umhüllt, in das Rückenmark ein und führt ihm Blutgefäße zu (Abb 341). Innerhalb der *Fissura mediana anterior* bildet es das *Septum longitudinale anterius*.

### Längenausdehnung des Rückenmarkes.

Das Rückenmark beginnt in der Höhe der Abgangsstelle der Wurzeln des 1. Spinalnerven und reicht ursprünglich caudalwärts bis zum Schwanzende (Abb. 356, R). Schwanzdarm, Chorda und Rückenmark liegen im Schwanz dicht übereinander im embryonalen Bindegewebe. Doch unterscheidet sich dieser caudale Endabschnitt des Rückenmarkes wesentlich von dem übrigen Rückenmarke. Caudal vom ersten Schwanzsegmente bilden sich nämlich von ihm weder Nervenzellen noch Nervenfasern aus und das Rückenmark stellt daher hier ein seiner Form nach sehr wechselndes Rohr dar, dessen Wand von einem

mehrschichtigen, caudal oft bloß von einem einschichtigen Epithel gebildet wird (Abb. 237, 343, 344, 556, 662). Die Grenze zwischen dem Nervenzellen bildenden und dem lediglich ein Epithelrohr darstellenden Teile des Rückenmarkes ist eine sehr deutliche, weil der Nervenzellen liefernde Rückenmarkabschnitt mit einer konischen Verjüngung—Conus medullaris, Conus medullae spinalis—endet. Unter diesem Conus erweitert sich der Zentralkanal zum Ventriculus terminalis und setzt sich dann eine Strecke weit in den Endabschnitt des Rückenmarkes fort (Abb. 343). Im caudalen Teile dieses Endabschnittes schwindet später durch Zellwucherung die Lichtung ganz oder stellenweise, so daß das caudale Endstück des Rückenmarkes einen soliden Epithelstrang darstellt, der aber nachher eine Lichtung erhält. Er

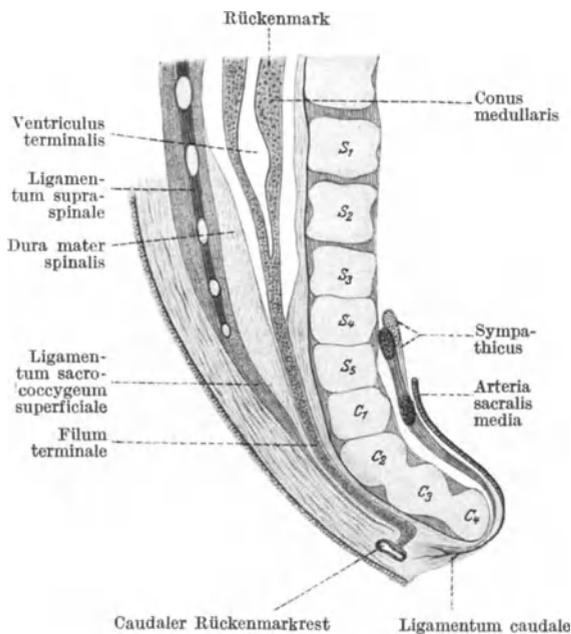


Abb. 343. Schematischer medianer Längsschnitt durch das Hinterende eines menschlichen Embryo von 11 cm Scheitel-Steißlänge. Nach UNGER-BRUGSCH.



Abb. 344. Längsschnitt durch das caudale Ende des Rückenmarkes eines 16 mm langen menschlichen Embryo. 118fache Vergrößerung.

zieht bis zur Schwanzspitze, biegt hier dorsalwärts um und endet mit einem unregelmäßig ausgeweiteten, oft aus mehreren Bläschen bestehenden (Abb. 344, 548) Endstücke, das in frühen Entwicklungsstadien bis an das Ektoderm heranreicht (Abb. 344, 556) und sich später mit dem Bindegewebe der Haut der Steißgegend fest verbindet (Abb. 343, 548, 556).

Vom 3. Fetalmonate ab bleibt dann das Rückenmark im Wachstum gegenüber der Wirbelsäule zurück. Infolgedessen verlängert sich die Wirbelsäule caudalwärts, während der Conus medullaris immer mehr kranialwärts zu liegen kommt, so daß er im 6. Monate am oberen Ende des Canalis sacralis, bei der Geburt in der Höhe des 3. und nach einigen Jahren in der Höhe des 1. Lendenwirbels liegt. Diesen — jedoch nur scheinbaren — Aufstieg des Rückenmarkes bezeichnet man als Ascensus medullae spinalis. Er hat die spätere

absteigende Verlaufsrichtung der caudalen Spinalnerven zur Folge: Sie verlaufen ursprünglich wie die übrigen Spinalnerven in querer Richtung zu ihren Austrittsstellen aus dem Wirbelkanale, zu den Zwischenwirbellöchern; da sich diese Löcher aber wie das ganze untere Ende der Wirbelsäule caudalwärts verschieben, müssen auch die unteren Spinalnerven eine caudalwärts absteigende Verlaufsrichtung annehmen, wodurch die Cauda equina zustande kommt.

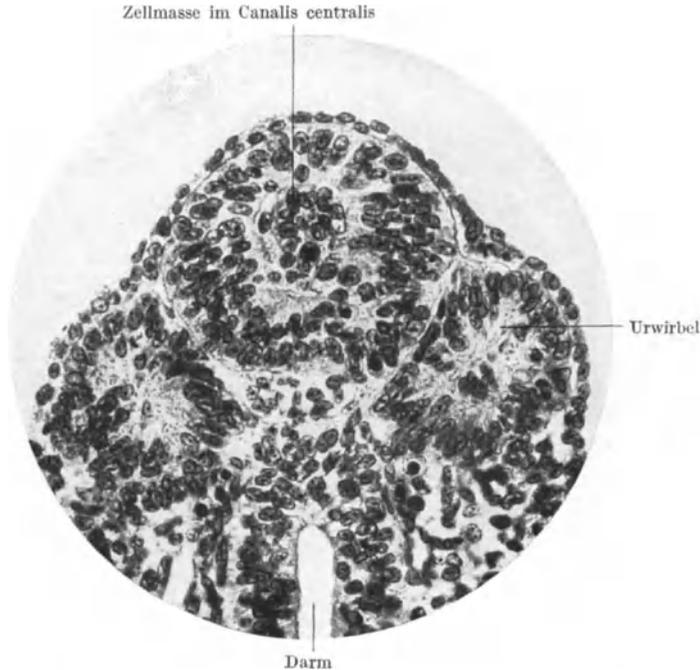


Abb. 345. Teil eines Querschnittes durch das Hinterende eines 6 mm langen menschlichen Embryo. 290fache Vergrößerung.

Die rasch caudalwärts wachsende Wirbelsäule zieht auch das caudale Endstück des Rückenmarkes mit sich. Da dieses Endstück aber mit dem Bindegewebe der Haut der Steißgegend fest verbunden ist, krümmt es sich immer mehr dorsalwärts und bildet so eine Schlinge um das caudale Ende der Wirbelsäule (Abb. 343). Der im Wirbelkanale befindliche Schenkel dieser Schlinge bildet sich im 4. Fetalmonate zurück und erhält sich nur rudimentär als Filum terminale. Das umgebogene, mit der Haut befestigte Endstück bildet sich im 5. Monate zu Zellsträngen oder Zellmassen — „caudale Rückenmarkreste“ — um, deren Höhlungen zumeist mit kubischem oder Pflasterepithel ausgekleidet sind. Sie schwinden im 6. Monate, können sich aber auch verschieden lange Zeit erhalten und zu abnormen Bildungen — Cystae oder Fistulae sacro-coccygeae — gestalten. Die Beziehung dieser Vorgänge zur Rückbildung des Schwanzendes des Embryo wird bei Besprechung der Entwicklung der Wirbelsäule erörtert werden.

Bei der Vereinigung der Nervenwülste zum Nervenrohre, sowie bei dem Auswachsen des caudalen Rückenmarkabschnittes, kommt es begreiflicherweise leicht zu Anomalien. Sie treten besonders häufig im caudalen Abschnitte des Rückenmarkes auf. So kann es geschehen, daß bei der Vereinigung der Nervenwülste Zellen in den Canalis centralis abgedrängt werden und ihn sogar ganz ausfüllen können (Abb. 345). Ungewöhnlich oft findet man im hintersten

Abschnitte des Rückenmarkes zwei oder mehr (Abb. 346) Canales centrales vor, wobei die Canales centrales in verschiedenen Stellungen über- oder nebeneinander liegen können. Dieser Teil des Rückenmarkes soll durch Auswachsen des vor ihm gelegenen Rückenmarkabschnittes nach hinten als solide Masse entstanden sein, in welcher dann in verschiedener Art Höhlungen — Canales

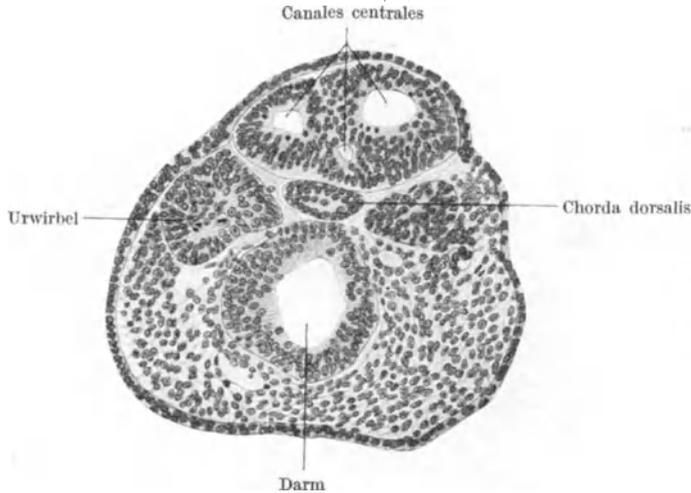


Abb. 346. Querschnitt durch das Hinterende eines menschlichen Embryo mit mehreren Canales centrales im Rückenmarke. 116fache Vergrößerung.

centrales — entstehen. Doch ist es in manchen und besonders in den weiter vorne gelegene Teile des Rückenmarkes betreffenden Fällen wohl auch möglich, daß sich die hintersten Abschnitte der Nervenwülste zwei oder mehrere Male nacheinander und in verschiedenen Ebenen miteinander vereinigen und so zwei oder mehrere Canales centrales zur Entstehung kommen lassen.

## Die Entwicklung des Gehirnes.

Wie das Rückenmark, so stellt auch das Gehirn ursprünglich ein Epithelrohr mit einer weiten Lichtung dar. Die histologische Differenzierung erfolgt zunächst im wesentlichen übereinstimmend mit jener der Rückenmarkswand: Durch Zellteilungen, welche zunächst nur in der die Lichtung umgebenden Zelllage erfolgen (ventrikuläre Mitosen) entsteht eine Mantelschichte, durch Differenzierung der Spongioblasten eine Randschichte. Noch deutlicher als im Rückenmarke ist die Anordnung der Zellen der Mantelschichte, besonders in gewissen Hirnteilen, eine sehr regelmäßige, was daran kenntlich ist, daß die Zellkerne in regelmäßigen, zur Lichtung des betreffenden Hirnteiles radiär gestellten Reihen liegen (Abb. 348, 352, 363, 385). Diese regelmäßige Anordnung der Zellen beruht, wie im Rückenmarke, wohl hauptsächlich darauf, daß besonders im Gehirn Zellkonstanz besteht. Die Teilungsfähigkeit der Zellen des Gehirnes ist demgemäß auch in gleicher Weise wie jene der Zellen des Rückenmarkes eine zeitlich beschränkte. Nach Aufhören der Zellteilungen, also spätestens nach dem zweiten Lebensjahre, wächst das Gehirn nicht mehr durch Zellvermehrung, sondern nur durch das Fortschreiten der „Markreife“, also durch die Zunahme der Markmasse. Aus der innersten Zelllage entsteht die Ependymzone als Auskleidung der Wand der Hirnkammern. Aus den

Neuroblasten differenzieren sich die in den einzelnen Hirnabschnitten verschiedenen und ihrer Form und Anordnung nach sehr mannigfachen Nervenzellen. Die Spongioblasten liefern die Gliazellen und das Neurospongium, in welchen die zum und vom Gehirne ziehenden Nervenfasern verlaufen.

Eine Besonderheit des Gehirnes gegenüber dem Rückenmarke besteht darin, daß die weiße Substanz im Bereiche großer Gebiete des Gehirnes nicht außen um die graue Substanz angebildet, vielmehr nach innen verlegt ist. Im Gegensatz zum Rückenmarke wandern nämlich die Nervenzellen aus dem die Lichtung umgebenden „zentralen Höhlengrau“ gegen die Oberfläche und sammeln sich dort in einer grauen Schichte an, die man als Rinde bezeichnet. Die von diesen Nervenzellen ausgehenden und die zu ihnen ziehenden Nervenfortsätze bilden die weiße Substanz, das Mark, welches also von der Rinde umfaßt wird, während beim Rückenmarke die weiße Substanz die graue umfaßt.

Die von den Nervenfasern gebildete weiße Substanz wird, wie im Rückenmarke, erst dann „weiß“, wenn sich die Markscheiden der Nervenfasern gebildet haben. Diese Markreifung (Myelinisation) erfolgt durch den Nervenfortsatz selbst und soll erst dann eintreten, wenn diese Fortsätze bereits in Tätigkeit getreten sind. Wie am Rückenmarke ergreift die Markscheidenbildung die einzelnen Fasersysteme (Bahnen) in bestimmter Reihenfolge. Während jedoch die Hinterstränge des Rückenmarkes bereits um die Mitte des Fetallebens, bald darauf die Seitenstränge und im 9. Monate die Pyramidenbahnen ihre Markscheiden erhalten, so daß zur Zeit der Geburt alle Rückenmarkstränge ihre Markscheiden besitzen, treten im Gehirne erst zu Ende des 4. Lebensmonates Markscheiden auf. Die Markbildung betrifft hier zuerst die vier primären sensorisch-motorischen Felder, nämlich die Rindfelder des Riech-, Seh- und Hörhirnes, sowie das motorische Rindfeld. Die Commissuren- und Projektionsfasern erhalten ihre Markscheiden zuletzt.

Die Vermehrung der Nervenzellen innerhalb genauer begrenzter Gebiete führt zur Entstehung „grauer Kerne“ oder „Hirnganglien“. Diese können durch in sie einwachsende Nervenfasern, also durch weiße Substanzmassen, in mehrere Abteilungen zerteilt werden. So zerfällt der Ganglien Hügel in den Nucleus caudatus, lentiformis und in das Claustrum.

Graue Kerne können auch mitten in weißer Substanz dadurch entstehen, daß Nervenzellen ihren Mutterboden verlassen, in die weiße Substanz einwandern und sich daselbst zu einem „Kerne“ gruppieren (Kleinhirnerne, Nuclei olivares, Nuclei pontis, Nucleus ruber tegmenti). Besonders an diesen Zellwanderungen ist klar zu erkennen, daß die Gestaltungsvorgänge im Bereiche des zentralen Nervensystems — wie bei allen anderen Organen — in letzter Linie auf aktiven Zelleistungen beruhen.

Die Vermehrung der Nervenzellen sowie die Bildung und die Anlagerung von Nervenfasern findet in den einzelnen Abschnitten des Gehirnes in sehr verschiedenem Grade statt. Dies führt zu relativen Verdünnungen oder zu Verdickungen an einzelnen Stellen. Bei entsprechender Art der Anordnung der neu gebildeten Zellen tritt statt oder gleichzeitig mit dem Dicken- auch Flächenwachstum ein. Diese Wachstumsvorgänge führen ferner an manchen Stellen zu Biegungen, Faltungen und Verwachsungen.

Diese mannigfachen Formänderungen des Gehirnes während seiner Entwicklung können durch einfache mechanische Momente — wie Raumbehinderung durch starkes Wachstum, daher Biegung u. a. m. — nicht erklärt werden. Gegen derartige Deutungsversuche sprechen die bereits früher erwähnten Umstände (S. 182), ferner die Tatsache, daß Formänderungen auch an Stellen erfolgen, an welchen derartige mechanische Momente nicht wirksam sind und endlich der Umstand, daß die Besonderheiten einer Formänderung durch mechanische

Momente überhaupt nicht erklärt werden können. Es handelt sich auch bei der Entwicklung der Hirnform wie bei jeder Organbildung im wesentlichen um aktive Zellvorgänge.

Sehr wesentlich für die Formbildung ist aber der Umstand, daß zur Bildung des Gehirnes von vornherein eine verhältnismäßig große Menge von Zellen bestimmt wird — beim Menschen entfällt, wie wir sahen, fast die Hälfte der Anlage des zentralen Nervensystems auf das Gehirn — und daß diesen Zellen eine starke Teilungsfähigkeit zukommt. Damit erklärt es sich, daß das Gewicht des Rückenmarkes nach beendeter Entwicklung nur 2% des Gewichtes des Gehirnes und daß das Hirngewicht noch beim Neugeborenen ein Zehntel — beim Erwachsenen dagegen nur etwa ein Fünfzigstel — des Körpergewichtes beträgt.

Die Übereinstimmung der inneren Formverhältnisse (des histologischen Aufbaues) des Rückenmarkes mit denen des Gehirnes ist nur in den caudalen Hirnabschnitten eine deutliche, nach vorne zu schwindet sie immer mehr. Aus diesem Grunde soll hier die Erörterung der Entwicklungsart der einzelnen Abschnitte des Gehirnes in caudo-kranialer Richtung erfolgen.

### Die Entwicklung des Nachhirnes.

Das Nachhirn, Myelencephalon, entsteht aus dem caudalen Abschnitte des primären Hinterhirnes, des Rhombencephalon. Dieses stellt ursprünglich ein gerade gestrecktes Epithelrohr dar (Abb. 334, 335), das relativ sehr groß ist, dann aber gegenüber den vorderen Abschnitten des Gehirnes im Wachstum

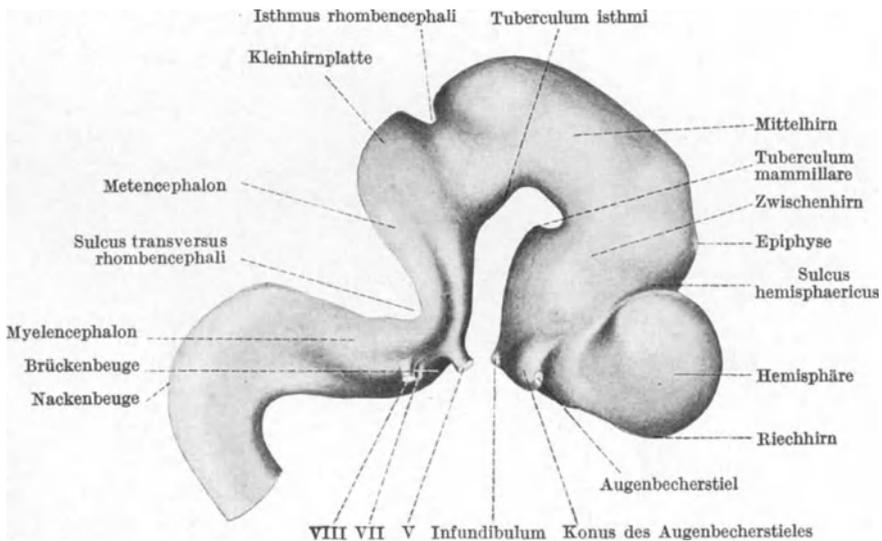


Abb. 347. Seitenansicht des Modelles des Gehirnes eines menschlichen Embryo von 12,84 mm größter Länge. Die Decke der Rautengrube ist — wie auch in den Abb. 349, 350 — wegen ihrer Dünne nicht dargestellt. 12fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

zurückbleibt (Abb. 365—367) und eine dünne Decke erhält (Abb. 260, 264, 336, 365, 366). Sein Hohlraum ist die 4. Hirnkammer, der Boden dieses Hohlraumes die Rautengrube. Beide werden dem Myel- und Metencephalon in entsprechender Weise zugeteilt. Die Teilung des Rhombencephalon in diese beiden Teilabschnitte wird durch die Biegung der ventralen Wand des Rhombencephalon bewirkt. Sie führt zur Entstehung der ventralwärts konvexen Brückenbeuge (Abb. 337,

347, 365). Ihr entsprechend entsteht am Boden des 4. Ventrikels eine quer verlaufende Knickfurche, der *Sulcus transversus rhombencephali* (Abb. 347, 365), welcher als Grenze zwischen dem Myel- und Metencephalon gelten kann.

Hierauf kommt es zu einer Abplattung und Verbreiterung des Rhombencephalon, welche gegen den *Sulcus transversus* hin zunimmt. Dieser Querschnitt entspricht daher die bereits erwähnte Rautenhirnbreite. Sie setzt sich später in die *Recessus laterales ventriculi quarti* fort (Abb. 370). Während daher der caudale Abschnitt des Myelencephalon, in welchem die Verbreiterung eben

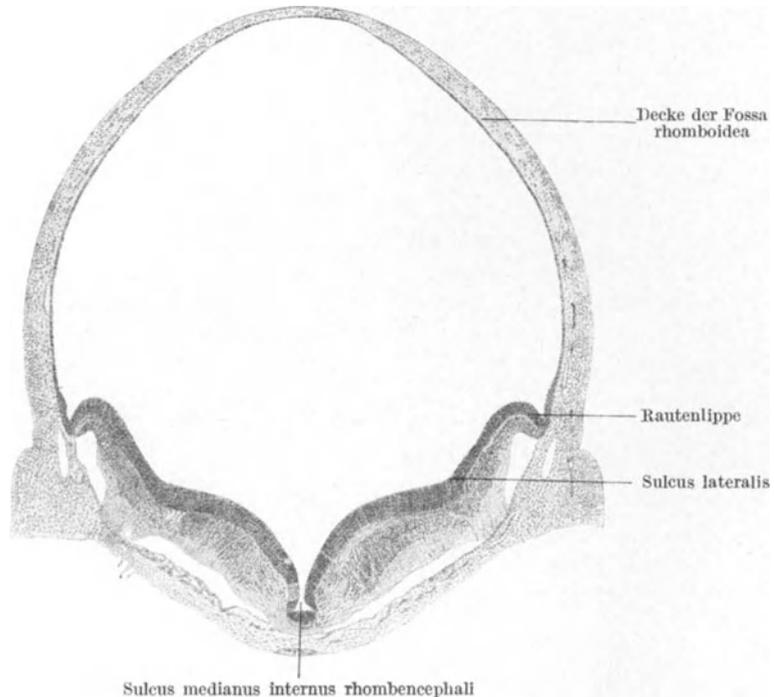


Abb. 348. Querschnitt durch das Rautenhirn eines 11 mm langen menschlichen Embryo. Die Abhebung des Bodens des Rautenhirnes vom Bindegewebe ist eine Folge der durch die Fixierung des Embryo bewirkten Schrumpfung. 47fache Vergrößerung.

erst beginnt, im wesentlichen dieselbe Form wie das angrenzende Halsmark besitzt, kommen weiter kranialwärts, infolge der zunehmenden Verbreiterung, die im Rückenmarke dorsal gelegenen Teile immer mehr seitlich zu liegen. Da sich gleichzeitig die dünne Decklamelle nach vorne zu verbreitert, wird nur der sich gleichfalls gegen den *Sulcus transversus* zu verbreiternde Boden und der ventrale Teil der Seitenwand des Myelencephalon von einer dicken Epithelwand gebildet, während der übrige Wandabschnitt der lediglich aus einem einschichtigen Epithel (Ependymzellen) bestehenden Decklamelle — *Lamina chorioidea epithelialis* — zufällt (Abb. 348, 365—367, 375). Die Übergangsstelle des dicken in den dünnen Teil der Wandung (Abb. 348, 349) wird als *Rautenlippe* bezeichnet. Im Bereiche der Rautenhirnbreite übergeht sie in den Rand der Kleinhirnplatte. Aus ihr entsteht die *Taenia fossae rhomboideae*, welche am caudalen Ende des Myelencephalon bis zum *Obex*, kranialwärts bis zu den Seiten der Rautenhirnbreite, den *Recessus laterales ventriculi quarti*, reicht und dann zum Kleinhirnwurme abbiegt. In der Mitte der dicken ventralen

Wand verläuft eine der eingesenkten Bodenplatte entsprechende Längsfurche, der *Sulcus longitudinalis* oder *medianus internus rhombencephali* (Abb. 351). Er setzt sich caudalwärts in den ventral zu einem Spalte verengten Hohlraum des Rückenmarkes, nach vorne bis zum Isthmus *rhombencephali* fort, wo er sich verbreitert (Isthmusbucht), dann wieder verengt und so in die nur wenig ausgeprägte Medianrinne des Mittelhirnes (Abb. 352) übergeht. Zu beiden Seiten von dieser Längsfurche, also sowohl im Gebiete des Myel, wie auch des Metencephalon, liegen Wülste, die Anlagen der *Eminentiae mediales*. In ihnen liegen die den „Grundplatten“ des Rückenmarkes entsprechenden Zellgruppen. Sie enthalten demgemäß auch motorische Nervenzellen, welche

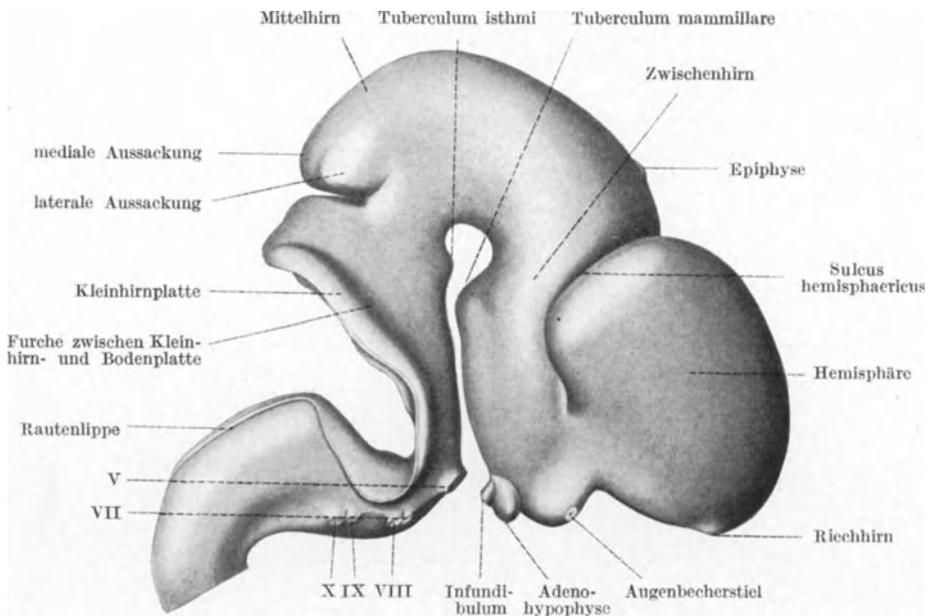


Abb. 349. Modell des Gehirnes eines menschlichen Embryo von 19,4 mm Scheitel-Steißlänge. 10fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

in zwei Gruppen, einer medialen (ventralen) und einer lateralen (dorsalen), angeordnet sind (Abb. 380). Die mediale, der Vordersäule des Rückenmarkes entsprechende, enthält die motorischen Kerne des 12. und 6., die laterale die visceralmotorischen Kerne des 10. (*Nucleus ambiguus*), 9., 7. und 5. (*Nucleus masticatorius*) Hirnnerven. Der medialen Kernreihe entsprechen im Mittelhirne die am Boden des *Aquaeductus cerebri* liegenden Kerne des 3. und 4. Hirnnerven, im Rückenmarke die Vordersäulen; die laterale Reihe setzt sich caudalwärts in den Kern des 11. Hirnnerven fort. — Eine dem *Sulcus lateralis medullae spinalis* entsprechende, aber erst bei 10 mm langen Embryonen vorhandene Furche, der *Sulcus lateralis internus rhombencephali*, trennt diese motorische Kernzone von einem schmalen, seitlich-dorsal gelegenen Gebiete der grauen Substanz des Rhombencephalon, welches dem ventralen Teile der „Flügelplatte“ des Rückenmarkes entspricht, also ein sensibles Gebiet darstellt (Abb. 380). Hier verlaufen die sensiblen Fasern des 5., 7., 8., 9. und 10. Hirnnerven (*Tractus spinalis nervi trigemini* und *Tractus solitarius*) und liegen Gruppen von sensiblen Nervenzellen (*Nucleus tractus spinalis n. trigemini*, *Nucleus tractus solitarii*, *Nuclei cochleares et vestibulares*).

Der Sulcus longitudinalis kreuzt sich mit dem Sulcus transversus rhombencephali. An der Kreuzungsstelle befindet sich eine vierstrahlige Grube: Fossa centralis rhombencephali.

Um die graue Substanz, welche aus allen diesen Zellgruppen besteht, bildet sich, wie beim Rückenmarke, eine Randschichte aus, in deren Maschenwerk vom 3. Monate ab zentripetale und zentrifugale Nervenfasern eindringen, um, wie beim Rückenmarke, weiße Substanz als Hülle um die graue zu bilden. Im ventralen Abschnitte verlaufen die zentrifugalen, im seitlichen die zentripetalen Nervenfasern. Die ersteren bilden die Pyramiden, die letzteren die Corpora restiformia. Zwischen beiden werden durch die austretenden Nervenfasern die Oliven abgetrennt. In diese Fasermassen dringen dann Nervenzellen ein, um daselbst graue Kerne zu bilden: Nuclei arcuati, Nuclei olivares, Nuclei funiculi gracilis et cuneati. — Quer verlaufende Fasern bilden ferner die Fibrae arcuatae.

Zwischen die dünne Decklamelle des 4. Ventrikels und das Ektoderm dringt embryonales Bindegewebe ein. Die epitheliale Decklamelle, die Lamina chorioidea epithelialis, verschmilzt mit diesem Bindegewebe zu einem einheitlichen Gebilde, der Tela chorioidea ventriculi quarti. Zu Ende des 2. Monats bildet diese Tela eine in den Ventrikelhohlraum in der Höhe der Rautenhirnbreite vorspringende Falte (Abb. 365—367). Durch Wucherung des Epithels und des gefäßhaltigen Bindegewebes dieser Falte entsteht der aus gefäßreichen Zotten bestehende Plexus chorioideus ventriculi quarti. In der Tela kommt es an gewissen Stellen durch Resorptionsvorgänge zu Defekten, wodurch die Aperturæ laterales und die Apertura medialis (Foramina Key-Retzii und Foramen Magendii) ventriculi quarti entstehen; der vor dem Plexus chorioideus befindliche Abschnitt der Tela chorioidea bildet das Velum medullare inferius (posterius) (Abb. 368).

Die aus dem Myelencephalon entstandenen Gebilde stellen am fertigen Gehirne das verlängerte Mark, die Medulla oblongata dar.

### Die Entwicklung des sekundären Hinterhirnes.

Der durch die Ausbiegung der Brückenbeuge entstandene, vor dem Sulcus transversus rhombencephali befindliche Abschnitt des Rhombencephalon, das sekundäre Hinterhirn oder das Metencephalon, steht ursprünglich in einem spitzen Winkel zum Nachhirne (Abb. 347) und kehrt die äußere Fläche seines Bodens nach vorne, seine Decke nach hinten. Diese Decke ist nur in ihrem hinteren Abschnitte dünn, bildet dagegen vorne und seitlich eine dicke Platte, die Kleinhirnplatte (Abb. 347, 349, 350, 351, 365, 366). Sie übergeht nach hinten allmählich in die dünne Decklamelle des 4. Ventrikels (Abb. 365, 366) und setzt sich seitlich in die Rautenlippe fort. Eine Furche trennt sie von der dicken Bodenplatte des Metencephalon (Abb. 349).

Die Kleinhirnplatte (Abb. 350, 351) ist ein einheitliches, bilateral-symmetrisches Gebilde, welches in seiner Mitte am schmalsten ist und daher in der Mitte seines hinteren Randes einen Einschnitt, die Incisura marginalis, besitzt. Die beiden jederseits von diesem Einschnitte gelegenen Hälften der Platte sind eine Zeitlang gegeneinander geneigt, so daß sie in der Mitte eine dachfirstartige Vorwölbung und unter dieser eine Rinne: Sulcus longitudinalis internus cerebelli miteinander bilden. Im 2. Monate verdicken sich diese Seitenteile stärker als der Mittelteil und werden dann als Kleinhirnwülste bezeichnet. Infolgedessen kommt es zunächst zu einer Vertiefung des Sulcus longitudinalis internus, hierauf — bei Embryonen von etwas mehr als 20 mm Scheitel-Steißlänge — legen sich die Kleinhirnwülste in der Mitte immer enger aneinander,

so daß der Grund des Sulcus longitudinalis zu einem immer tiefer werdenden sagittalen Spalte umgewandelt wird, bis schließlich die beiden Kleinhirnwülste

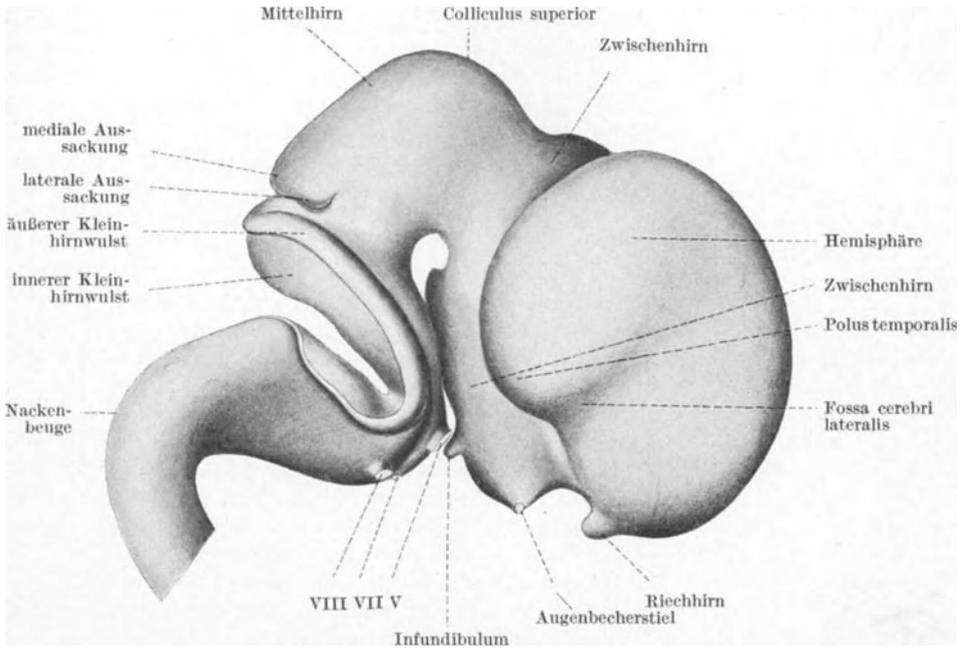


Abb. 350. Modell des Gehirnes eines menschlichen Embryo von 27 mm Scheitel-Steißlänge. 8fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

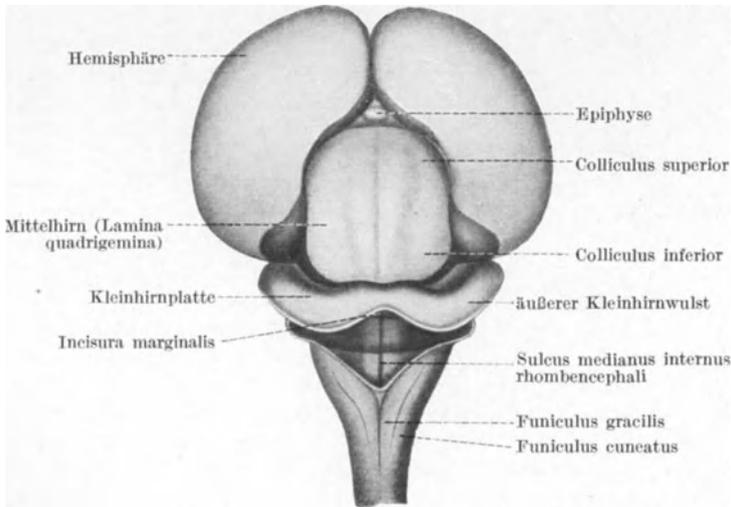


Abb. 351. Ansicht des Gehirnes eines menschlichen Embryo von 38 mm Scheitel-Steißlänge. 3.5fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

miteinander verschmelzen. Reste des Spaltes können sich als enge von Ependym ausgekleidete, blind oder im 4. Ventrikel endende Kanäle erhalten.

Die Verdickung der Kleinhirnplatte betrifft ganz besonders den in die Decklamelle der 4. Hirnkammer übergehenden Randteil dieser Platte, sowie einen unter (medial) diesem Randteile gelegenen, von ihm durch eine seichte Furche geschiedenen Bezirk, so daß man einen äußeren und einen inneren Kleinhirnwulst unterscheiden kann (Abb. 350).

Aus dem mittleren Abschnitte der miteinander verschmolzenen Kleinhirnwülste entsteht der Wurm (Abb. 367), aus den seitlichen Abschnitten entwickeln sich die beiden Kleinhirnhemisphären. Zu Ende des 3. Monates treten am Wurme die ersten, queren Furchen auf, etwas später an den Hemisphären. Die Art der Aufeinanderfolge dieser Furchen ist eine ganz bestimmte, was wahrscheinlich vom Grade der funktionellen Wichtigkeit der betreffenden Kleinhirnwindungen abhängt. Im 7. Monate grenzen sich die Hemisphären vom Wurme und von den Kleinhirnbrückenarmen durch Furchen ab. Zu Ende des 7. Monates sind die Furchen und Windungen des Kleinhirnes bereits ausgebildet, während dies am Großhirne erst viel später erfolgt.

Die Spongiblasten der Kleinhirnplatte bilden, wie die entsprechenden Zellen des Rückenmarkes, eine Randschichte aus. In diese Randschichte dringen jedoch bei 30 mm langen Embryonen Neuroblasten ein und breiten sich allmählich an der Außenfläche der Kleinhirnmasse aus (Embryonen von 70 mm Länge). Aus ihnen differenzieren sich die verschiedenen Arten der Nervenzellen der Kleinhirnrinde, während die Spongiblasten die Gliazellen liefern. Eine Anzahl von Nervenzellen sammelt sich im Inneren der Kleinhirnmasse an und bildet dort den Nucleus dentatus cerebelli, den Nucleus globosus, emboliformis und fastigii. Diese Innenmasse des Kleinhirnes wird von weißer Substanz gebildet: Da die Nervenzellen außen an der Kleinhirnrinde liegen, müssen sie ihre Nervenfortsätze — im Gegensatze zu den im Inneren liegenden Nervenzellen des Rückenmarkes — nach innen senden, weshalb die weiße Substanz des Kleinhirnes innen, die graue, von den Nervenzellen gebildete, außen liegt.

Die von und zu den Nervenzellen des Kleinhirnes ziehenden Nervenfasern bilden die Kleinhirnstiele, also die Bindearme, die Striekkörper und die Brückenarme (*Crura cerebelli ad cerebrum, ad medullam oblongatam, ad pontem*).

Der Boden des Metencephalon bildet die vordere Abteilung der Fossa rhomboidea, welche im wesentlichen denselben Aufbau wie die hintere Abteilung aufweist. Von den bereits früher erwähnten Nervenkerne liegen hier jene des 5., 6. und 7. Hirnnerven. Die Nuclei vestibulares und cochleares liegen in den *Recessus laterales*, die Kerne der übrigen Nerven im Myelencephalon.

Ventral legen sich an den Boden des Metencephalon die in den Brückenarmen verlaufenden und die vom Großhirne nach abwärts ziehenden Fasern der Pyramidenbahnen an. Die mächtige Fasermasse, welche dadurch entsteht, bildet die Brücke, *Pons Varoli* (Abb. 366, 367). Die Abgrenzung der Brücke wird gegen Ende des 3. Monates möglich, die völlige Ausbildung der sie zusammensetzenden Fasermassen erfolgt erst im postfetalen Leben.

Durch die Anbildung dieser weißen Substanzmassen kommt es zu einer Verdickung der unteren Wand des Myel- und Metencephalon. Sie ist mit einer Streckung verbunden (Abb. 365—368), was zur Folge hat, daß sich der Knickungswinkel zwischen diesen beiden Hirnteilen ausgleicht. So erhält die Fossa rhomboidea ihre bleibende Form, an der jedoch die leichte Vertiefung in der Mitte an den früher bestandenen Knickungswinkel erinnert (Abb. 367).

Der Isthmus rhombencephali wird dorsal durch eine Einschnürung der Hirnwand gebildet, in welcher beiderseits von der Mittellinie die *N. trochleares* aus dem Gehirne austreten. In dem seitlichen Abschnitte des Isthmus verlaufen die Bindearme, *Brachia conjunctiva*. Das zwischen den Bindearmen ausgespannte obere Marksegel, *Velum medullare superius*, entsteht aus dem Mittelteile der Kleinhirnplatte. Im ventralen Abschnitte vertieft

sich die Innenfläche des Isthmus zur Isthmusbucht oder Isthmusgrube, *Recessus isthmi* (Abb. 365—367), in deren Grunde sich Nervenzellen zum Ganglion *interpedunculare* gruppieren. Außen entspricht dieser Bucht ein Höcker, der Isthmushöcker, *Tuberculum isthmi* oder *interpedunculare* (Abb. 347, 348, 356, 365—368). Infolge des stärkeren Dickenwachstums der seitlich von ihm gelegenen Abschnitte des Gehirnes versinkt dieser Höcker später im vorderen Ende des *Sulcus longitudinalis externus* (Abb. 370) der *Medulla oblongata*.

Das Metencephalon und der Isthmus *rhombencephali* liefern demnach mit ihren dorsalen und seitlichen Abschnitten das Kleinhirn, die Bindearme und das obere Marksegel; mit ihren ventralen Abschnitten die Brücke und das Ganglion *interpedunculare* (Abb. 365—368).

### Die Entwicklung des Mittelhirnes.

Von den fünf sekundären Hirnbläschen erfährt das mittlere, das Mesencephalon, die geringsten Formveränderungen. Noch im 3. Monate stellt es ein Epithelrohr mit einer weiten Lichtung dar (vgl. Abb. 352, 387). Im 4. Monate beginnt eine mächtige Dickenzunahme der Wände, und zwar sowohl nach außen wie nach innen. Die Lichtung des Epithelrohres wird infolgedessen zu einem engen Gange, dem *Aquaeductus cerebri*, umgestaltet (Abb. 368, 371, 372). Da die Dickenzunahme ventral stärker als dorsal ist, liegt dieser Gang näher der Dorsalfläche des Mittelhirnes. Der dorsale Abschnitt des Mesencephalon stellt die Vierhügelplatte, *Lamina quadrigemina* dar, welche in ihrem hinteren Abschnitte eine mediale und zwei seitliche Ausladungen — die Anlagen der *Colliculi inferiores* — bildet (Abb. 349, 350), sonst aber zunächst keine Unterteilungen aufweist. Etwas später treten im vorderen Abschnitte der Vierhügelplatte gleichfalls zwei seitliche Ausbuchtungen — die Anlagen der *Colliculi superiores* — auf (Abb. 351). Sie sind größer als die beiden



Abb. 352. Querschnitt durch das Mittelhirn eines 12,5 mm langen menschlichen Embryo. 60fache Vergrößerung.

hinteren Ausbuchtungen. Jetzt erst verdient die Vierhügelplatte ihren Namen. Diesen vier Hügeln entsprechend bildet sich auf der Vierhügelplatte eine mediane Längsfurche und eine Querfurche aus, welche, da die vorderen Hügel größer als die hinteren sind, die Längsfurche etwas hinter ihrer Mitte kreuzt.

Die Nervenzellen des Mittelhirnes gruppieren sich jederseits am Boden des *Aquaeductus cerebri* seitlich von der Mittellinie zu zwei hintereinander liegenden motorischen Kernen, den Kernen des 3. und 4. Hirnnerven (Abb. 380); seitlich und dorsal vom *Aquaeductus* zu sensiblen Kernen. Sie bilden ferner — durch Abwanderung — den *Nucleus ruber* und die *Substantia nigra*.

Wenn auch die Kerne des 3. und 4. Hirnnerven in dem der „Grundplatte“ entsprechenden Gebiete liegen, so läßt sich dennoch im Mittelhirne — und ebenso wenig in den vor ihm gelegenen Gehirnabschnitten — keine Unterscheidung zwischen einer „Grund-“ und einer „Flügelplatte“ durchführen. Die Grenzfurche zwischen diesen beiden Platten, der Sulcus lateralis internus rhombencephali, reicht ja auch nur bis zum Isthmus rhombencephali. Schon im Gebiete des Metencephalon kommt jedoch dieser Furche nicht die Bedeutung einer Grenzfurche in dem erwähnten Sinne zu. Und die Furche, welche sich an der Seitenwand des *Aquaeductus cerebri* vorfindet (Abb. 352), entspricht schon wegen ihrer hohen Lage nicht dieser Grenzfurche.

Eine bedeutende Verdickung erfährt der ventrale Abschnitt des Mittelhirnes durch die Nervenfasern, welche teils zum, teils vom Großhirne verlaufen. Sie bilden in ihrer Gesamtheit die Großhirnstiele, die *Pedunculi cerebri* (Abb. 370). Die zentrifugalen Fasern verlaufen im ventralen Abschnitte, im *Pes pedunculi*, die zentripetalen (Haube, *Tegmentum*) im dorsalen Abschnitte der Großhirnstiele, zwischen beiden befindet sich die *Substantia nigra*.

Die von und zu den Nervenzellen der Vierhügelkerne ziehenden Nervenfasern bilden eine Hülle weißer Substanz, das *Stratum zonale*, um diese grauen Kerne. Die von diesen Kernen nach vorne zum Zwischenhirne ziehenden Nervenfasern lassen die Vierhügelarme, *Brachium quadrigeminum superius* und *inferius*, entstehen. Die nach rückwärts ziehenden Fasern bilden die Bindearme, *Brachia conjunctiva*.

Da die Großhirnstiele nach vorne divergieren, wird der Boden des Mittelhirnes im Bereiche des Divergenzwinkels (*Fossa interpeduncularis*) nicht wie an den übrigen Stellen verdickt und die graue Substanz wird hier nicht von weißer Substanz bedeckt. In diese frei zutage tretende graue Substanzmasse dringen Blutgefäße ein, weshalb sie als *Substantia perforata posterior* bezeichnet wird.

Das Mittelhirn bildet ursprünglich als Scheitelbeuge die höchste Stelle des Gehirnes (Abb. 333, 334). Durch die sich nach allen Richtungen vergrößernden Großhirnhemisphären wird es vom 4. Monate ab allmählich oben und seitlich umwachsen (Abb. 351) und im 6. Monate unter den Hemisphären völlig in die Tiefe versenkt (Abb. 368).

Bei Embryonen vom Ende des 1. Monates treten im Epithel des Mittelhirndaches eine bis drei kleine Zonen auf, welche sich durch ihren Kernreichtum, durch die Stellung der Zellen, sowie durch die Lage der Kerne dieser Zellen von der Nachbarschaft unterscheiden und als leichte Ausfaltungen der Oberfläche des Mittelhirndaches hervortreten können (Abb. 337, E). Diese Epithelzonen ähneln frühen Entwicklungsstadien der Epiphyse. Sie sind jedoch vergängliche Gebilde, deren Bedeutung unbekannt ist.

### Die Entwicklung des Zwischenhirnes.

Das Diencephalon geht ursprünglich, wie die übrigen Hirnabschnitte, ohne scharfe Grenze in die vor und hinter ihm gelegenen Hirnteile über. Zwar wird es dorsal im Stadium der Abb. 337 vom Mittelhirne durch den Sulcus *diencephalicus*, vom Endhirne durch den (seiner Lage nach dem *Velum transversum* niederer Wirbeltiere entsprechenden) Sulcus *telo-diencephalicus* geschieden; allein diese Furchen stellen nur rasch vorübergehende Grenzmarken dar und seitlich fehlen Grenzmarken überhaupt. Ventral kann die hinter dem *Tuber mammillare* liegende Furche als Grenzmarke zwischen Di- und Mesencephalon gelten. Eine deutliche Abgrenzung bildet sich erst später aus, und zwar nach hinten, gegen das Mittelhirn zu, durch die verschiedenartige

Ausbildung der Decke des Zwischen- und Mittelhirnes; nach vorne, gegen das Endhirn, durch die Furche, welche hinter den aus den Seitenwänden des Endhirnes aussprossenden Hemisphärenbläschen entsteht, durch die Hemisphärenfurche, Sulcus hemisphaericus (Abb. 347, 349). Diese Furche kann dorsal und seitlich als die vordere Grenze der äußeren Wand des Zwischenhirnes gelten; basalwärts verstreicht sie allmählich gegen die vordere Wand des Endhirnes, gegen die Lamina terminalis (Abb. 358), so daß hier keine scharfe Abgrenzung vorhanden ist.

Wie aus den Abb. 347—349 hervorgeht, besteht das auf diese Weise abgegrenzte Zwischenhirn aus einem kleinen dorsalen und aus einem größeren ventralen, nach vorne zu verlängerten Abschnitte. Der Boden des Zwischenhirnes, d. h. die hintere Wand des nach vorne verlängerten ventralen Abschnittes, ist nach hinten gekehrt und dem Boden des Metencephalon zugewendet. Der tiefe Zwischenraum zwischen diesen beiden Bodenwänden wird durch das bis zur Plica encephali ventralis reichende embryonale Bindegewebe (Abb. 260, 264) — den sog. mittleren Schädelbalken — ausgefüllt.

Die Seitenwand des Zwischenhirnes setzt sich in ihrem unteren Abschnitte in den Stiel der Augenblase, bzw. später des Augenbeckers fort (Abb. 335, 337, 358). Die Höhlung der Augenanlage ist daher auch eine Fortsetzung der ursprünglich weiten Höhle des Zwischenhirnes, sie ist also eine Hirnkammer, die Sehkammer, der *Ventriculus opticus*. Der Augenblasenstiel geht mit einer Erweiterung — *Conus des Augenblasenstieles* — vom Zwischenhirne ab (Abb. 347). Das Wachstum des Zwischenhirnes nach den beiden Seiten hin erfolgt zum Teile dadurch, daß die Basis dieses Conus in die Seitenwand des Diencephalon aufgenommen, der Conus daher verkürzt wird (vgl. Abb. 349, 350). Zwischen den Abgangsstellen der beiden Augenblasenstiele vom Zwischenhirne verläuft an der inneren Fläche des Bodens des Zwischenhirnes eine frontalwärts leicht konvexe Rinne, welche in der Mittellinie vertieft ist. Diese Vertiefung — aber auch die Abgangsstelle des Augenblasenstieles vom Zwischenhirne — wird als *Recessus opticus* bezeichnet (Abb. 353, 365—368).

Auch an der Epithelwand des Zwischenhirnes kann man, wie bei den bisher besprochenen Hirnabschnitten, eine Deck- und Bodenlamelle, sowie die beiden Seitenwände unterscheiden. Die Zellen des Epithels der Seitenwände vermehren sich nun sehr stark, so daß sich die Seitenwände verdicken. Jede von ihnen bildet auf diese Weise den *Thalamus*, weshalb das Zwischenhirn auch *Thalamencephalon* genannt werden kann. Durch die starke Zellvermehrung wird in den Seitenwänden des Zwischenhirnes eine mächtige Masse grauer Substanz gebildet. Durch einwachsende Nervenfasern wird sie in mehrere Abteilungen, in die Kerne des Thalamus (*Nucleus anterior*, *medialis* und *ventrolateralis*), geteilt. Wahrscheinlich entsteht von ihr aus auch das *Pallidum* (*Globus pallidus*), das innere Glied des *Nucleus lentiformis*.

Der Name *Thalamencephalon* wird auch für den *Thalamus* allein verwendet.

Durch die nach außen und innen erfolgende Verdickung der beiden Seitenwände des Zwischenhirnes kommt es zu einer Verengung des Hohlraumes des Zwischenhirnes, zur Entstehung des spaltförmigen Raumes zwischen den medialen Wänden der beiden Thalami. Er wird als 3. Hirnkammer, *Ventriculus tertius* bezeichnet (Abb. 364, 368, 371, 372). Die Verdickung der Seitenwände ist medialwärts keine ganz gleichmäßige, insofern als sie längs einer ungefähr in der Mitte der medialen Fläche des Thalamus verlaufenden schmalen Zone etwas geringer ist als darüber und darunter. Infolgedessen entsteht in dieser Zone eine Rinne (Abb. 353, 364, 363), der *Sulcus hypothalamicus* (*Monroi*), welche an der medialen Fläche des Sehhügels eine dorsale von einer ventralen Abteilung scheidet. Infolge des späteren schiefen Verlaufes dieser

Rinne ist die dorsale Abteilung gleichzeitig die caudale und größere, die ventrale die kraniale und kleinere. Die dorsale Abteilung stellt den Thalamus dar; die ventrale setzt sich in den Boden des Zwischenhirnes fort und wird mit ihm als Hypothalamus bezeichnet (Abb. 353, 364).

Dieser Boden des Zwischenhirnes verdickt sich gleichfalls, wenn auch nicht in dem Maße wie die Seitenwände. Seine hintere Abteilung wird als Pars mammillaris, die vordere als Pars optica hypothalami bezeichnet. Innerhalb der Pars mammillaris vertieft sich der Zwischenhirnboden in der sagittalen Medianebene an zwei Stellen: Im Bereiche des Tuber mammillare entsteht eine Grube, der Recessus mammillaris, vor und basalwärts von ihr eine zweite, der Recessus inframammillaris (Abb. 353, 365—367). In einiger Entfernung von dem Recessus inframammillaris buchtet sich der Zwischenhirnboden zum Recessus infundibuli aus, welcher sich zum Processus infundibuli oder Infundibulum verlängert (Abb. 347—349, 353, 363,

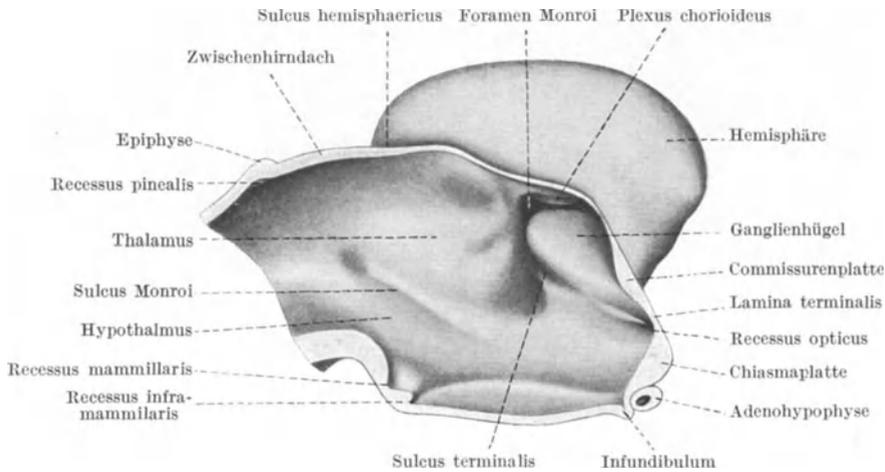


Abb. 353. Höhlenansicht des Zwischenhirnes eines menschlichen Embryo von 19,40 mm Scheitel-Steißlänge (vgl. Abb. 349). 12fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

365—368, 370). Dieser Processus infundibuli stellt die Anlage der Neurohypophyse dar. Unmittelbar vor ihm befindet sich an der Außenfläche des Zwischenhirnbodens eine seichte Querrinne, in welche sich der obere Rand des Hypophysensackes einlagert (Abb. 262, 354, 367), weshalb man diese Rinne als Hypophysenrinne bezeichnen kann. Der vor dem Recessus infundibuli befindliche Abschnitt des Zwischenhirnbodens gehört bereits zur Pars optica hypothalami. An der Außenfläche dieses Bodenabschnittes bildet sich vor der Hypophysenrinne ein Wulst dadurch aus, daß sich hier die von den Seiten entlang des Augenblasenstieles kommenden Fasern der beiden Sehnerven kreuzen (Chiasma nervorum opticorum). Der Wulst wird daher als Chiasmawulst oder als Chiasmplatte bezeichnet (Abb. 353, 358, 359, 365—367, 370). An der Innenfläche verläuft die bereits erwähnte Rinne zwischen den Abgangsstellen der beiden Augenblasenstiele, welche sich in der Mitte des Bodens des Zwischenhirnes zum Recessus opticus vertieft (Abb. 353, 365—367). Vor dieser Rinne biegt die Hirnwand um und steigt als Lamina terminalis nach aufwärts. Diese bildet einen kleinen Teil des Bodens (Abb. 370) und vor allem die Vorderwand des mittleren Abschnittes des Endhirnes (Abb. 365—368). Eine Linie, welche vom oberen vorderen Rande des Thalamus oder vom Foramen Monroi

nach vorne abwärts zum vorderen Rande der Abgangsstelle des Augenblasenstieles von der Seitenwand des Zwischenhirnes oder zum Recessus opticus zieht (Abb. 353, 372), kann als die Grenzlinie zwischen dem End- und Zwischenhirne angenommen werden, weshalb sie auch als Grenzfurche, Sulcus terminalis bezeichnet wird.

Das Schicksal dieser Gebilde ist ein verschiedenes.

Das Tuberculum mamillare flacht sich allmählich ab und schwindet; der Recessus mammillaris bildet sich schon früher zurück. Dagegen treten zu beiden Seiten des Recessus inframmillaris, der selbst verschwindet, Zellwucherungen als Anlagen der Corpora mamillaria auf (Abb. 370).

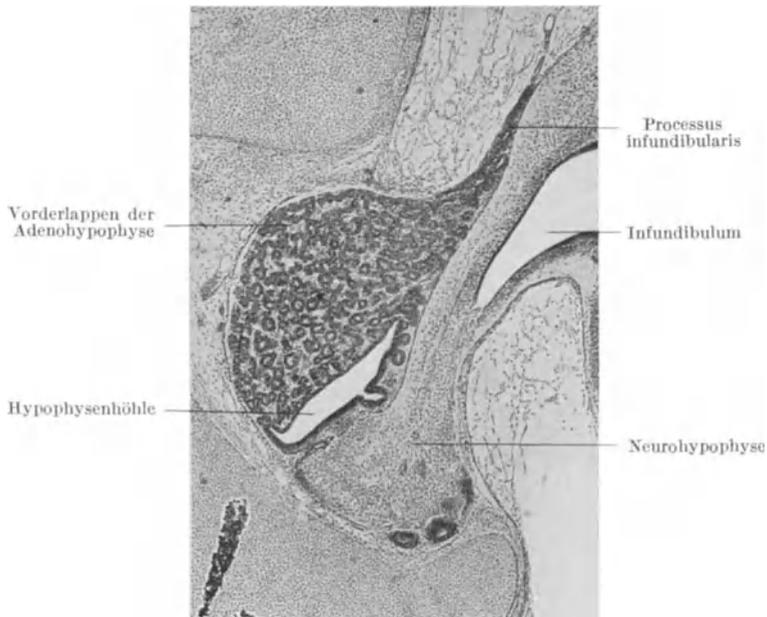


Abb. 354. Längsschnitt durch die Hypophyse eines menschlichen Embryo von 105 mm Scheitel-Steißlänge. 30fache Vergrößerung. Nach HOCHSETTER.

Der Processus infundibuli legt sich, wie bereits erwähnt wurde, der Mitte der hinteren Wand des Hypophysensackes an (Abb. 262). Der in ihm ursprünglich vorhandene Hohlraum schwindet und ist bereits bei etwa 46 mm langen Embryonen nicht mehr vorhanden — bis auf eine kleine trichterförmige Einsenkung des Bodens der 3. Hirnkammer in den Processus, den Recessus infundibuli (Abb. 366). Hinter dieser Einsenkung bildet sich an der Außenfläche des Zwischenhirnbodens eine graue Vorwölbung aus, das Tuberculum cinereum. Der Processus infundibuli verlängert sich, indem er hinter der Adenohypophyse nach abwärts wächst. Sein oberer, über der Adenohypophyse liegender Abschnitt wird später als Infundibulum bezeichnet (Abb. 354, 368). Der untere, hinter der Adenohypophyse befindliche Abschnitt gestaltet sich zum nervösen Teile der Hypophyse, zur Neurohypophyse (Abb. 263, 354, 366, 367). Er besitzt die Form einer Keule. Der schmale obere Abschnitt dieser Keule übergeht in das Infundibulum und wird von dem bereits früher erwähnten Processus infundibularis der Adenohypophyse (Abb. 354, 363) umgriffen. Histologisch besteht die Neurohypophyse vorwiegend aus Neuroglia, Ballen von Pigmentzellen

und wenigen Nervenfasern. Dazu kommen geschlossene Drüsenschläuche und Drüsenbläschen verschiedener Art, sowie Gruppen von epithelialen Zellen. Diese Gebilde stammen zum Teile von der Hinterwand des Hypophysensackes (S. 318), zum Teile aber wahrscheinlich auch von dem Epithel des Processus infundibuli selbst.

Im Gegensatze zur Bodenlamelle verdickt sich die epitheliale Decklamelle, das Dach des Zwischenhirnes, nicht (Abb. 365—368). Bei niederen Wirbeltieren entstehen aus ihr durch mediane Ausfaltung und weitere Differenzierung der Falten zwei ihrer Bedeutung nach unbekannte, aber funktionell sicher sehr wichtige Organe, die Paraphyse und die Epiphyse.

Die Paraphyse entwickelt sich vom vordersten Abschnitte der epithelialen Decklamelle aus und stellt vielleicht bei einigen Arten (z. B. Anuren) einen extraventrikulär entwickelten Plexus chorioideus dar. Sie ist bereits bei den Vögeln rudimentär und bei den Säugern vielfach überhaupt nicht vorhanden. So auch beim Menschen. Eine paraphysenähnliche Bildung entwickelt sich beim Menschen im 2. Monate in der dorsalen Wand des Telencephalon medium, unmittelbar vor der Stelle, in welcher diese Wand in das Dach des Zwischenhirnes übergeht (Abb. 365). Es ist dies eine kleine, bald verschwindende, dorsalwärts gewendete Ausstülpung der epithelialen Wand des Telencephalon.

Die Zirbel, Epiphyse, Corpus pineale entsteht durch eine Ausfaltung des hintersten medianen Abschnittes der Decke des Zwischenhirnes. Bei niederen Wirbeltieren — bis zu den Reptilien — stellt sie wahrscheinlich ein Sinnesorgan dar, das, weil es seinem Baue nach dem Auge ähnelt und weil es am Scheitel des Kopfes zwischen den Ossa parietalia liegt, als Scheitelaug, Scheitelorgan, Parietalaug, Parietalorgan bezeichnet wird. Bei den Vögeln und Säugetieren dagegen entwickelt sich die Zirbel zu einer Drüse mit innerer Sekretion, deren Funktion sich beim Menschen vorwiegend bis etwa zum 7. Lebensjahre entfaltet und besonders für das Längenwachstum, für die chemische Verarbeitung der Fette, für die Entwicklung des Geschlechtes und der Gehirntätigkeit von Wichtigkeit ist.

Die Anlage der Zirbel tritt beim Menschen bei Embryonen von etwa 8 mm größter Länge als eine kleine dorsalwärts gewendete Ausbuchtung — Diverticulum pineale — des Zwischenhirndaches an jener Stelle auf, an welcher dieses Dach in die Decklamelle des Mittelhirnes übergeht (Abb. 347, 349, 351, 353, 359, 365). Die Zellen sind hier höher als in der Umgebung und bilden so eine Platte, die als Epiphysenplatte bezeichnet werden kann. Das Diverticulum pineale besteht daher aus cylindrischem Epithel. Der Hohlraum des Divertikels wird als Zirbelbucht, als Recessus pinealis oder als Recessus epiphyseos bezeichnet (Abb. 355, 366—368). Unmittelbar hinter dem Divertikel bildet sich die Commissura posterior aus, und zwar durch Nervenfasern, welche von den Nervenzellen eines Kernes entstehen, der am Boden des Aqueductus cerebri, vor dem Kerne des 3. Hirnnerven, liegt. Sie übergehen in das mediale Längsbündel der Haubenregion.

Der unmittelbar vor und seitlich von der Wurzel des Diverticulum pineale befindliche Abschnitt der Zwischenhirndecke gehört — als Zirbellippe — zur Anlage der Zirbel. Diese Anlage verlängert sich dorsalwärts, wodurch sich ihr Hohlraum, die Zirbelbucht, zur Zirbelhöhle, Ventriculus pinealis vergrößert (Abb. 367).

Vor der Abgangsstelle der Zirbelanlage vom Zwischenhirndache buchtet sich dieses dorsalwärts ein wenig zum Recessus suprapinealis aus (Abb. 366 bis 368).

Die Zellen der Zirbellippe und der vorderen Wand des Diverticulum pineale vermehren sich nun lebhaft, wodurch eine Zellmasse entsteht, die man als den

vorderen Zirbellappen bezeichnen kann (Abb. 366, 367). Später vergrößert sich dieser Lappen nur noch durch die Vermehrung seiner eigenen Zellen, da die Zellen der Zirbelbucht ihre Teilungsfähigkeit verlieren und sich in die Zirbelzellen umwandeln. Indem dann durch Vermehrung der Zellen der Hinterwand der Zirbelanlage (Abb. 368) auch ein hinterer Zirbellappen entsteht, der sich mit dem vorderen vereinigt, verschwindet — etwa im 5. Monate — die Zirbelhöhle bis auf einen kleinen basalen Rest, der am fertigen Gehirne als *Recessus pinealis* bezeichnet wird.

Die Zirbel steht ursprünglich, entsprechend ihrer Entstehung aus einer dorsalwärts gewendeten Ausfaltung, vertikal (Abb. 355), legt sich aber allmählich nach rückwärts um (Abb. 366—368), so daß sie auf die Vierhügelplatte zu liegen kommt. Diese Stellungsänderung wird wahrscheinlich durch den nach rückwärts über die Zirbel wachsenden Balken bewirkt.

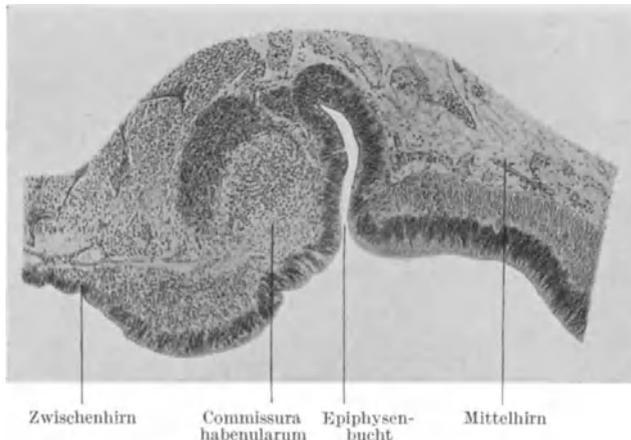


Abb. 355. Ein Teil des Zwischen- und Mittelhirndaches im medianen Langsschnitte. Embryo von 43 mm Scheitel-Steißlänge. 55fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

Die epitheliale Decklamelle des Zwischenhirnes verhält sich im übrigen wie die des Rautenhirnes. Sie ist, ebenso wie jene, eine *Lamina chorioidea epithelialis*, welche mit dem ihr aufliegenden gefäßreichen Bindegewebe der späteren *Pia mater* zusammen die *Tela chorioidea superior sive ventriculi tertii* bildet.

Wie die gleichnamige *Tela chorioidea* der vierten Hirnkammer faltet sie sich kammerwärts aus (Abb. 366—368), um *Plexus chorioidei* zu bilden. Dies erfolgt hier durch Bildung zweier symmetrischer Längsfalten neben der Mittellinie, welche zuerst im hinteren Abschnitte der Decke auftreten und dann rasch, annähernd parallel verlaufend, nach vorne wachsen, wo sie ein wenig divergieren. In diese Falten dringt das gefäßreiche Bindegewebe ein, wodurch sie zu den *Plexus chorioidei ventriculi tertii* gestaltet werden. Am vorderen Rande der *Tela chorioidea* des 3. Ventrikels übergehen diese *Plexus* in die hier vorhandenen vielen kleinen Ausfaltungen der *Tela* und setzen sich dann in die *Plexus chorioidei* der Seitenkammern des Endhirnes fort (vgl. Abb. 363). Die *Tela chorioidea* selbst setzt sich nach vorne in das Endhirn (in die dorsale Wand des *Telencephalon medium*) fort (vgl. Abb. 353).

Seitlich setzt sich die *Tela chorioidea* vermittels eines weißen Markstreifens, der *Stria medullaris thalami*, mit der Substanzmasse des *Thalamus* in Verbindung.

Die aus der Decklamelle des Zwischenhirnes entstehenden Gebilde kann man unter dem Namen Epithalamus zusammenfassen.

Die am fertigen Gehirne hinter dem Pulvinar des Thalamus liegenden Kniehöcker, Corpus geniculatum mediale und laterale, bilden den Metathalamus. Die Kniehöcker entstehen durch Anhäufungen von Nervenzellen, welche in den Höckern graue Kerne, Nucleus corporis geniculati medialis und lateralis, bilden. Die Corpora geniculata liegen ursprünglich weiter vorne und lateral. Ihre Verschiebung nach hinten ist eine Folge der Gestaltänderung des Thalamus: Sein ursprünglich vorderer Rand wird später zum seitlichen Rande (Abb. 361) und dies hat naturgemäß auch eine Verschiebung der Kniehöcker nach hinten zur Folge.

Aus dem Zwischenhirne entwickeln sich demnach der Thalamus, der Epi-, Meta- und Hypothalamus. Die Masse des gelieferten Materiales an Zellen — graue Substanz — übertrifft hier jene der Nervenfasern — weiße Substanz — bedeutend. Hierzu kommt noch die Bildung eines besonderen Organes, der Zirbel, einer Drüse mit innerer Sekretion — mitten aus einem zur Bildung von Nervengewebe bestimmten Zellmaterial. Allerdings erfolgt die Entwicklung dieses Organes von einer Zellart aus, welche sich von den übrigen Zellen der Hirnwand wesentlich unterscheidet: Die Decklamelle des Zwischenhirnes besteht, wie jene des Rautenhirnes, aus kubischen Zellen, welche wahrscheinlich auch eine sekretorische Tätigkeit ausüben und nicht vielleicht bloß ein Filter darstellen.

### Die Ausbildung des Endhirnes.

Das Endhirn stellt ursprünglich eine Vorwölbung der vorderen und namentlich der dorsalen Wand des primären Vorderhirnes dar, es ist also ein unpaares Gebilde. Sehr bald aber, schon bei etwa 6 mm langen Embryonen, beginnen sich die Seitenwände des Endhirnes infolge ihres stärkeren Flächenwachstums auszuwölben (Abb. 347, 349, 350, 353, 356) und gleichzeitig sinkt die im Wachstum zurückbleibende Vorderwand zwischen den sich ausbuchtenden Seitenwänden ein (Abb. 357, 359). Die beiden seitlichen Ausbuchtungen bilden die Anlagen der Großhirnhemisphären, die Hemisphärenbläschen. Um diese Ausbuchtungen entsteht jederseits eine Furche, die Hemisphärenfurche, Sulcus hemisphaericus (Abb. 347, 349, 353, 357, 362, 363). Sie bildet nach hinten zu die Grenze zwischen End- und Zwischenhirn, nach oben und vorne setzt sie sich auf die zwischen den Hemisphärenbläschen einsinkende Vorderwand des Endhirnes fort, basalwärts verstreichen die beiden Furchen allmählich. Die verdünnte Vorderwand des Endhirnes wird als Lamina terminalis bezeichnet (Abb. 353, 358, 365—367). An ihrer Außenfläche bildet sich eine — später schwindende — mediane Leiste — der Endhirnkiel — aus, zu deren beiden Seiten die vorderen Enden der Sulci hemisphaerici verlaufen (Abb. 357 bis 359, 362, 363).

Der Hohlraum des Endhirnes ist ursprünglich unpaar, ist also ein Ventriculus impar. Wenn sich nun die Hemisphärenbläschen immer mehr vergrößern und wenn gleichzeitig die Vorderwand des Endhirnes zwischen ihnen einsinkt, teilt sich dieser Ventriculus impar in einen mittleren engeren und in zwei seitliche weite Räume (Abb. 359, 362). Der mittlere Raum wird nach vorne von der Lamina terminalis begrenzt, welche ventral in den Boden, dorsal in die Decke des Zwischenhirnes übergeht (Abb. 353). Dieser Raum wird als Cavum Monroi bezeichnet, die beiden seitlichen Räume sind die Seitenkammern, Ventriculi laterales der Großhirnhemisphären. Die weite Öffnung, welche auf jeder Seite den mittleren Raum mit den beiden

seitlichen Räumen verbindet, wird als Foramen Monroi primitivum bezeichnet. Der das Cavum Monroi bergende mittlere Abschnitt des Endhirnes wird Telencephalon medium genannt. Das Endhirn besteht nunmehr aus einem unpaaren, mittleren Abschnitte, dem Telencephalon medium und aus den paarigen Hemisphärenbläschen, Gyrencephalon (Abb. 356, 357, 359, 362).

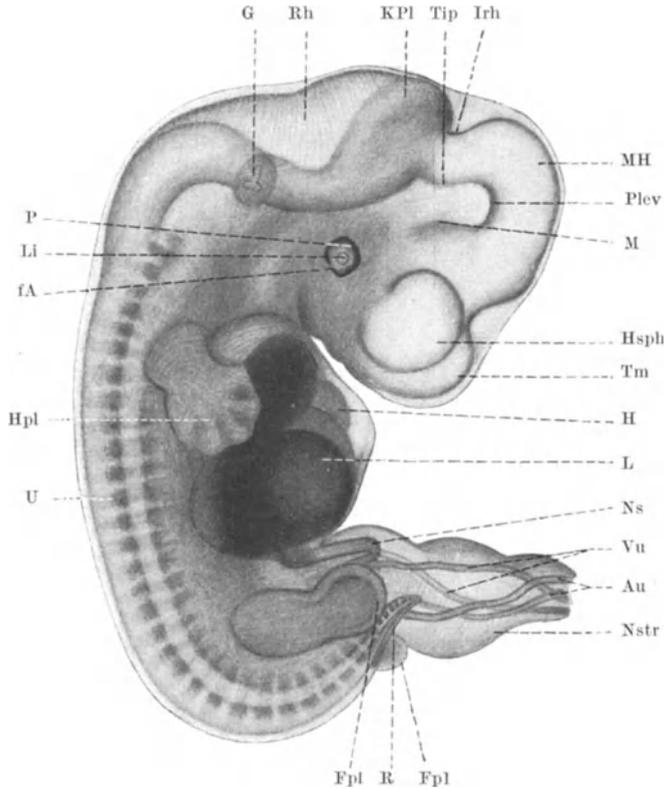


Abb. 356. Durchsichtig gemachter menschlicher Embryo von 12 mm größter Länge in Seitenansicht. fA fetale Augenspalte; Au Arteria umbilicalis; Fpl Fußplatte; G Gehörbläschen; H Herz; Hpl Handplatte; Hsph Großhirnhemisphäre; Irh Isthmus rhombencephali; KPl Kleinhirnplatte; L Leber; Li Linse; M Tuber mamillare; MH Mittelhirn; Ns Nabelschleife; Nstr Nabelstrang; P Pigmentblatt des Augenbeckers; Plev Plica encephali ventralis; R Rückenmarkende; Rh Rautenhirn; Tm Telencephalon medium; Tip Tuberculum interpedunculare; U Urwirbel; Vu Vena umbilicalis. 7-5fache Vergrößerung.

Durch die starke Vermehrung der Zellen ihrer Wand vergrößern sich die beiden Hemisphärenbläschen und wachsen nach allen Richtungen hin aus. Infolgedessen vertieft sich der Sulcus hemisphaericus immer mehr, besonders in seinem hinteren Abschnitte, der die Grenze zwischen dem End- und Zwischenhirne bildet. Hier hängt das Hemisphärenbläschen mit dem Zwischenhirne vermittels der Substanzmasse im Grunde der Hemisphärenfurche wie an einem Stiele mit dem Zwischenhirne zusammen (Abb. 357, Sh), weshalb diese Substanzmasse als Hemisphärenstiel bezeichnet wird. Nach vorne laufen die Hemisphärenfurchen auf der Vorderwand des Telencephalon aus (Abb. 358, 362); ventralwärts fließen sie, seicht werdend, miteinander zusammen (Abb. 358).

Die Hemisphärenbläschen sind anfangs halbkugelig, später eiförmig und so gelagert, daß ihre Längsachsen nach rückwärts divergieren (Abb. 351, 357). Indem sie nach vorne und nach hinten auswachsen und indem dann das

Telencephalon medium wegen seines viel geringeren Wachstums zwischen ihnen in die Tiefe sinkt, bildet sich zwischen ihnen ein tiefer sagittaler Spalt, die

Fissura longitudinalis cerebri, aus (Abb. 359, 370). Das embryonale Bindegewebe, das diesen Spalt ausfüllt, differenziert sich in seiner Mitte zur Falx cerebri (Abb. 363), dort wo es den Hemisphärenbläschen anliegt zur Pia mater.

Die einander zugekehrten medialen Flächen der beiden Hemisphärenbläschen flachen sich — offenbar unter dem Drucke des zwischen ihnen angesammelten embryonalen Bindegewebes — ab (Abb. 359) und übergehen infolgedessen dorsal mit einer Kante — Mantelkante — in die konvexen seitlichen Flächen.

Wenn sich die ursprünglich halbkugeligen Hemisphärenbläschen in die Länge strecken, so bleibt ihr vorderer und hinterer Abschnitt zunächst abgerundet. Eine stärkere Ausladung tritt zu Ende des 2. Monats im hinteren Abschnitte des unteren Randteiles der Hemisphäre

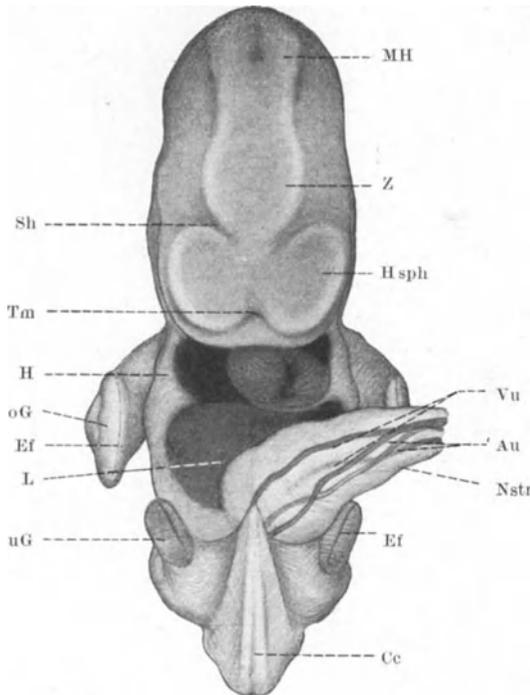


Abb. 357. Vorderansicht des Embryo der vorigen Abbildung. Ce hindurchschimmernder Canalis centralis des Rückenmarkes; oG, uG Anlage der oberen, unteren Gliedmaße; Ef Epithelfalte am freien Rande der Gliedmaßenanlage; Sh Sulcus hemisphaericus; Z Zwischenhirn. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Abb. 356.

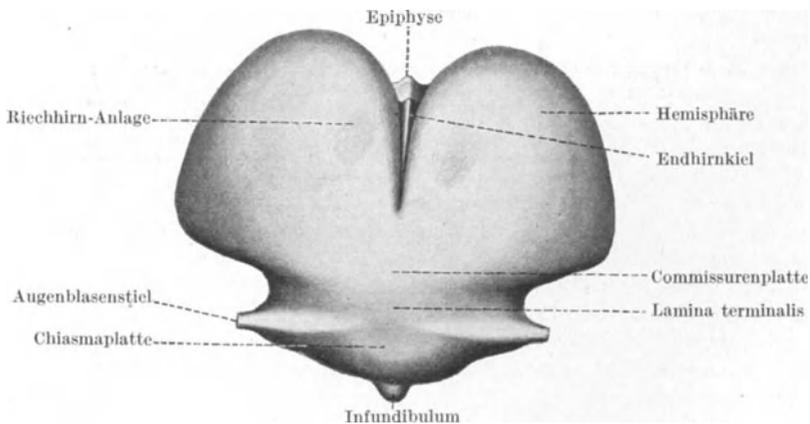


Abb. 358. Ansicht des Vorderhirnes eines menschlichen Embryo von 12,84 mm größter Länge (Modell vgl. Abb. 347). 12fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

auf. Es ist dies der Polus temporalis (Abb. 350, 370), der also früher als der Polus frontalis und occipitalis erscheint. Diese beiden Pole entstehen erst nachdem die betreffenden Abschnitte der Hemisphäre stärker

ausgewachsen sind. Der vordere Abschnitt wächst zunächst am raschesten, bleibt dann aber im Wachstum etwas zurück, um sich erst verhältnismäßig spät voll zu entfalten. Doch tritt sein Pol — als Ausladung des vordersten Abschnittes — etwas früher als der Polus occipitalis auf.

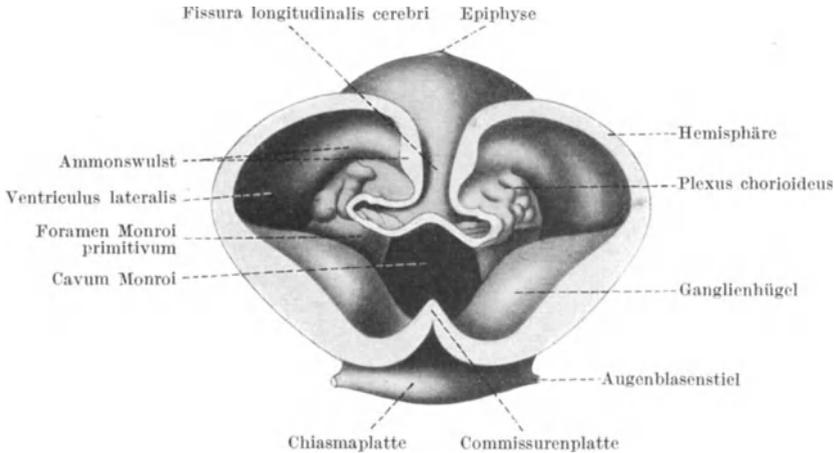


Abb. 359. Vorderansicht der Höhlenflächen des Endhirnes eines menschlichen Embryo von 17 mm Scheitel-Steiß-Länge nach dem durch einen Frontalschnitt geteilten Modell. 12fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

Aus dem vorderen Abschnitte der Hemisphäre entsteht der Lobus frontalis, aus dem mittleren der Lobus parietalis, aus der oberen, bzw. unteren Abteilung des hinteren Abschnittes der Lobus occipitalis und der Lobus temporalis mit den entsprechenden Polen (Abb. 360).

Bei ihrem Wachstum nach hinten gelangen die medialen Flächen der beiden Hemisphären zunächst an die Seitenflächen des Zwischenhirnes; indem sie sich auch dorsalwärts vergrößern, überlagern sie allmählich auch die Decke dieses Hirnabschnittes (Abb. 351) und erreichen im 4. Monate das Mittelhirn, dessen obere Platte sie im 6. Monate überwachsen (Abb. 369). Endlich wachsen sie auch über das Kleinhirn hinüber (Abb. 360, 370). Die Großhirnhemisphären lagern sich auf diese Weise

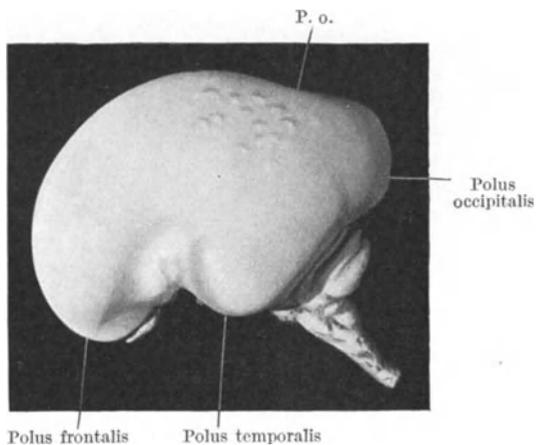


Abb. 360. Seitenansicht des Gehirnes eines menschlichen Embryo von 16 cm Scheitel-Steiß-Länge. P. o. Gegend der späteren Fissura parieto-occipitalis. Natürliche Größe. Nach HOCHSTETTER.

allmählich von der Seite und von oben her als Hirnmantel, Pallium um den Hirnstamm, Truncus cerebri, d. h. um alle jene Teile, welche von der Basis des Gehirns zum Groß- und Kleinhirne treten.

Die gestaltliche Umbildung der Hemisphären beeinflusst naturgemäß auch die Gestaltung der Höhlen des Endhirnes. Die Seitenkammern vergrößern sich entsprechend dem Wachstum der Hemisphären. Das im

Telencephalon medium befindliche, ursprünglich relativ weite Cavum Monroi dagegen wird infolge des geringen Wachstums des Telencephalon medium im Vergleiche zu den Seitenkammern immer kleiner und seine seitlichen, früher relativ weiten Öffnungen in die Seitenkammern werden immer enger (vgl. Abb. 353, 362, 363, 368, 371, 372). So wird das Cavum Monroi zu einem engen, medianen Spalte, der die Verlängerung der 3. Hirnkammer nach vorne bis an die Lamina terminalis bildet, welcher Kammer er auch zugeteilt wird. Seine engen Seitenöffnungen (Abb. 368) zu den beiden Seitenkammern sind die Foramina interventricularia (Monroi) des fertigen Gehirnes.

Die Seitenkammern selbst erhalten eine der Wachstumsart der Hemisphären entsprechende Form: Ihr mit dem Stirnlappen nach vorne auswachsender Abschnitt wird zum Vorderhorne, der seitlich vom Thalamus befindliche Abschnitt ist die Pars centralis, der in den Hinterhauptlappen einwachsende Abschnitt wird zum Hinterhorne und der in den Schläfelappen sich fortsetzende Abschnitt zum Unterhorne der Seitenkammer (Abb. 371, 372).

Die Vergrößerung der Hemisphären ist naturgemäß eine Folge ihres — örtlich verschiedenen — Flächenwachstums. Bei der weiteren Ausgestaltung der Hemisphären spielt außer dem Flächen-, vor allem das Dickenwachstum und zwar das örtlich verschiedengradige Dickenwachstum, die Hauptrolle.

An der Außenfläche der Hemisphären macht sich dies zuerst dadurch bemerkbar, daß der über dem unteren Ende der Hemisphärenfurche befindliche Abschnitt der Hemisphärenwand zu einer Grube einsinkt (Abb. 350, 360): Fossa cerebri lateralis (Sylvii). Diese Grube entsteht bereits bei 12—14 mm langen Embryonen und zwar nicht durch eine Einfaltung der Hirnwand, sondern vielmehr dadurch, daß sich die die Grube umsäumenden Wandabschnitte des Stirn-, Scheitel- und Schläfenlappens verdicken. Diese Wandabschnitte wachsen später auch in die Fläche stärker und legen sich infolgedessen als Klappdeckel, Operculum, über die Grube herüber, so daß diese jetzt nur nach Abhebung des Klappdeckels sichtbar gemacht werden kann. Der tiefe Spalt zwischen den die Grube deckenden Wandabschnitten der Hemisphäre wird nunmehr als Fissura cerebri lateralis (Sylvii) bezeichnet.

Den Inhalt, der noch im 5. Monate unbedeckten Grube bildet die Insel, Insula Reilii (Abb. 371). Die Insel stellt den sog. Stammlappen der Hemisphäre dar, denn von ihr erfolgt die Bildung fast aller „Stammganglien“ (nämlich des Claustrum, Putamen, Nucleus caudatus, Nucleus amygdalae, während das noch zu diesen Ganglien gehörende Pallidum wahrscheinlich vom Zwischenhirne entsteht).

Die Bildung dieser vom Stammlappen entstehenden Stammganglien beginnt noch vor dem Sichtbarwerden der Fossa cerebri lateralis. Schon bei etwa 12 mm langen Embryonen tritt in dem dieser Grube entsprechenden Wandabschnitte der Hemisphäre eine bedeutende Zellvermehrung ein, ein deutlicher Beweis auch dafür, daß diese Grube nicht durch Einfaltung dieses Wandabschnittes entsteht. Durch diese Zellvermehrung verdickt sich dieser Wandabschnitt der Hemisphäre so stark, daß er als Hügel — Ganglienhügel — in die Höhlung der Seitenkammer vorspringt (Abb. 353, 358, 362—364). An seiner freien Oberfläche verläuft eine seichte Längsfurche, so daß man an dieser Fläche eine mediale und eine laterale Abteilung unterscheiden kann (Abb. 362). Der Ganglienhügel entwickelt sich durch rege Zellvermehrung rasch zu einem mächtigen Gebilde, welches sich mit dem wachsenden Hemisphärenbläschen auch in der Längsrichtung vergrößert und nach vorne bis gegen das Foramen Monroi vorwächst. Innerhalb der Seitenkammer wird der Ganglienhügel vom Thalamus durch eine Furche — Sulcus terminalis — geschieden (Abb. 353). Diese ursprünglich tiefe Furche wird immer seichter, teils weil Ganglienhügel

und Thalamus aufeinander zu wachsen, vor allem aber deshalb, weil sie durch weiße Substanzmasse ausgefüllt wird, die dann an der Oberfläche als *Stria terminalis* hervortritt.

Der ursprünglich nur aus grauer Masse bestehende Ganglienhügel wird hierauf (im 2. Monate) durch einwachsende Stränge von Nervenfasern (weiße Substanz) in mehrere Abteilungen zerlegt: Die mediale, im Hohlraume der Seitenkammer und lateral vom Thalamus liegende bildet den *Nucleus caudatus*. Seitlich von diesem — getrennt durch weiße Masse und durch das *Pallidum* — liegt das *Putamen*, welches mit dem *Pallidum* zusammen den *Nucleus lentiformis* darstellt; weiße Substanz trennt das *Putamen* vom *Clastrum* und das *Clastrum* von der Rinde der Insel. Diese Rinde ist demnach der ursprüngliche Mutterboden aller dieser grauen Substanzmassen. Die weiße Substanzmasse zwischen dem Thalamus und dem *Nucleus caudatus* ist die *Capsula interna*, die zwischen dem *Putamen* und dem *Clastrum* befindliche die *Capsula externa* und die zwischen dem *Clastrum* und der Rinde der Insel eingelagerte die *Capsula externa*. Der *Nucleus caudatus* und *lentiformis* werden vorne nicht vollkommen voneinander getrennt, weshalb man sie auch gemeinsam als *Corpus striatum* bezeichnet. Ein Teil der grauen Masse wird als *Nucleus amygdalae* in den *Polus temporalis* verschoben.

Gleichzeitig mit dem Ganglienhügel und im besonderen mit dessen *Nucleus caudatus*

wächst auch der Thalamus und dies hat eine Änderung der Gestalt und der Lagebeziehung dieser beiden Gebilde zur Folge. Wie man aus der Abb. 361 a ersieht, besitzt der Ganglienhügel ursprünglich die Form eines annähernd gleichschenkeligen Dreieckes; der an der Basis dieses Dreieckes befindliche *Sulcus terminalis* verläuft schief caudal-lateral nach abwärts, entsprechend dem in dieser Richtung verlaufenden vorderen Rande des vierseitig begrenzten Thalamus. Indem sich nun der Thalamus vergrößert, verlängert sich sein vorderer Rand auf Kosten des seitlichen und er wird auf diese Weise selbst aus einer vorderen zur seitlichen Begrenzungslinie des Thalamus. So verliert der ursprünglich vierseitig begrenzte Thalamus eine Randseite und erhält die Form eines Dreieckes (Abb. 361 b), dessen nach hinten gekehrte Basis immer kürzer wird (Abb. 361 c). Der Ganglienhügel verlängert sich nun in der gleichen Richtung wie die ihm zugekehrte Seite des Thalamus, wobei er sich gleichzeitig verschmälert (Abb. 361). Hierdurch erhält er die dem *Nucleus caudatus* zukommende Form: Sein vorderer Abschnitt wird zum *Caput*, der hintere zur *Cauda nuclei caudati*. Der zwischen Thalamus und *Nucleus caudatus* befindliche *Sulcus terminalis* muß eine dieser Formwandung des Thalamus und des *Nucleus caudatus* entsprechende Verlaufsrichtung und Verlängerung erhalten. Während er ursprünglich fast quer verlief (Abb. 361 a), verläuft er jetzt schief von vorne medial nach hinten lateral (Abb. 361 c).

Die Verlängerung dieses Grenzgebietes zwischen dem Thalamus und dem Ganglienhügel ist notwendig, weil dies die einzige Stelle ist, an welcher — im

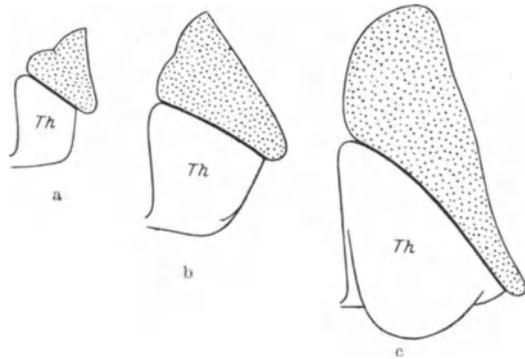


Abb. 361. Ansichten des Thalamus (Th) und des *Nucleus caudatus* (punktiert) von oben her bei drei menschlichen Embryonen (35–190 mm Scheitel-Steiß-Länge). Nach HOCHSTETTER.

Grunde des Sulcus terminalis — eine breite Verbindung zwischen dem Zwischen- und Endhirne besteht. Nur hier können daher Fasern aus dem Gebiete des Zwischenhirnes und aus den tiefer gelegenen Zentren nach aufwärts zu den Hemisphären und umgekehrt von den Hemisphären nach abwärts verlaufen. Deshalb wird diese Stelle, wie bereits erwähnt wurde, auch als „Stiel der Hemisphäre“, „Hemisphärenstiel“ bezeichnet (Abb. 357, Sh). Durch die Vergrößerung dieses Bezirkes wird Platz für die Nervenfasern (Capsula interna) geschaffen, welche die Verbindung zwischen den Hemisphären einerseits und dem Zwischenhirne sowie den übrigen tieferen Zentren vermitteln.

Die Formänderung des Thalamus hat auch eine Lageänderung der Kerne der Corpora geniculata zur Folge. Die betreffenden Nervenzellen liegen ursprünglich im vorderen seitlichen Abschnitte des Thalamus. Mit der Verlängerung

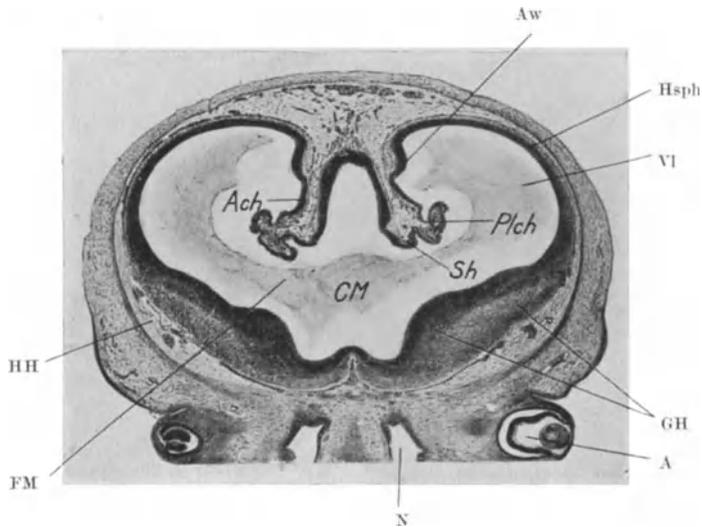


Abb. 362. Querschnitt durch das Vorderhirn eines menschlichen Embryo von 17 mm Scheitel-Steiß-Länge. A Auge; Ach Area chorioidea; Aw Ammons wulst; CM Cavum Monroi; FM Foramen Monroi primitivum; GH Ganglien hügel (mediale und laterale Abteilung); HH Anlage der Hirnhäute; Hsph Wand der Hemisphäre; N Nasenhöhle; Plch Plexus chorioideus; Sh Sulcus hemisphaericus; VI Ventriculus lateralis. 14fache Vergrößerung. Nach HOCHSTREITER.

und Schiefstellung der vorderen Begrenzungslinie des Thalamus — welche naturgemäß eine entsprechende Umlagerung der Substanzmassen des Thalamus nach sich zieht — rücken diese Nervenzellen nach hinten an die spätere Lagestelle der Corpora geniculata und bilden so den Metathalamus.

Eigenartig sind die Wachstumsvorgänge an der medialen Fläche der Hemisphären.

In einiger Entfernung von der Mantelkante bildet sich hier eine Verdickung aus (Abb. 358, Ammons wulst, 362, Aw), welche in leicht dorsal konvexem Bogen zuerst nach rückwärts zieht, dann nach vorne und unten umbiegt, um allmählich gegen den Polus temporalis hin zu verstreichen. Es ist dies die Anlage des Gyrus fornicatus, dessen oberer Abschnitt den Gyrus cinguli, dessen unterer Abschnitt am Schläfelappen den Gyrus hippocampi und das Cornu Ammonis bildet, weshalb diese Verdickung auch als Ammons- oder Hippocampus wulst bezeichnet wurde.

Der untere Rand der medialen Hemisphärenfläche wird von der Decke des Zwischenhirnes und des Telencephalon medium durch den Sulcus hemisphaericus geschieden (Abb. 353, 362, 363). Der zwischen der Anlage des Gyrus fornicatus

und dem Sulcus hemisphaericus befindliche Abschnitt der epithelialen Hirnwand bleibt dünn und kann, da er zur Bildung des Plexus chorioideus in Beziehung steht, als Area chorioidea bezeichnet werden (Abb. 362, 363). Seine Epithelzellen vermehren sich und er faltet sich nunmehr in die Seitenkammer als Plica chorioidea aus (Abb. 362, 363, 364). Da das benachbarte Bindegewebe in diese Falte eindringt, besteht sie aus dem eingefalteten Epithel der Area chorioidea — Lamina chorioidea epithelialis — und aus dem darunter liegenden gefäßreichen Bindegewebe. Die Bildung der Plica chorioidea schreitet, entsprechend dem Wachstum der Hemisphären, von vorne nach hinten fort und wird erst im 3. Monate beendet. Es bilden sich hierbei 3 oder 4 knapp neben-, bzw. über- und hintereinander stehende Falten, welche hierauf mit ihren Wurzeln derart zusammenrücken, daß sie eine einfache, gemeinsame Wurzel

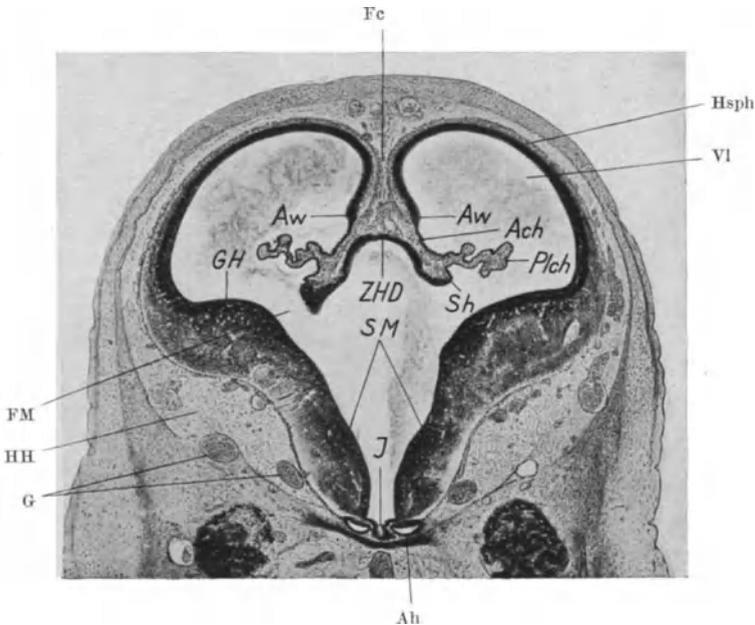


Abb. 363. Querschnitt durch das Vorderhirn eines menschlichen Embryo von 19,40 mm Scheitel-Steiß-Länge (vgl. Abb. 349). Ah Adenohypophyse; Fc Falx cerebri; G Blutgefäße; I Infundibulum; SM Sulcus Monroi; ZHD Zwischenhirndach; die übrigen Bezeichnungen wie bei der vorigen Abbildung. 5fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

erhalten. Erst wenn dies der Fall ist, bildet sich jener Teil der Plica chorioidea aus, welcher im späteren Unterhorne der Seitenkammer liegt. Er entsteht als unmittelbare Fortsetzung der schon ausgebildeten Plica chorioidea in Form einer einfachen Falte. Durch weitere Wucherung und reichliche Ausbildung von Blutgefäßen im Bindegewebe entsteht jederseits aus dieser Plica chorioidea der größte Teil des Plexus chorioideus ventriculi lateralis.

Früher noch als dieser Teil des Plexus chorioideus entsteht sein vorderster Abschnitt. Vorne bildet sich nämlich keine Area chorioidea aus und hier entsteht der Plexus dadurch, daß der den Sulcus hemisphaericus bildende epitheliale Wandabschnitt der Hemisphäre sowie der angrenzende Teil des zwischen den beiden Hemisphären befindlichen, die Fortsetzung des Zwischenhirndaches darstellenden epithelialen Wandgebietes des Endhirnes (Telencephalon medium) eine Plica chorioidea bildet, welche sich dann in die später von der Area chorioidea aus entstehende Plica chorioidea unmittelbar fortsetzt. Der vorderste

Abschnitt der beiden Plexus chorioidei ventriculi laterales (Abb. 359) reicht bis zum Foramen Monroi und übergeht daselbst in der bereits geschilderten Weise in die Plexus chorioidei ventriculi tertii.

Der unterhalb der Area chorioidea befindliche Teil der medialen Hemisphärenwand umfaßt, sobald das Hemisphärenbläschen um das Zwischenhirn herumgewachsen ist, die Seitenfläche des Thalamus. Der nach außen vorgewölbten Form dieser Seitenfläche entsprechend bildet die Hemisphärenwand hier eine medialwärts konkave Mulde, die Thalamusmulde. Innerhalb dieser Mulde,

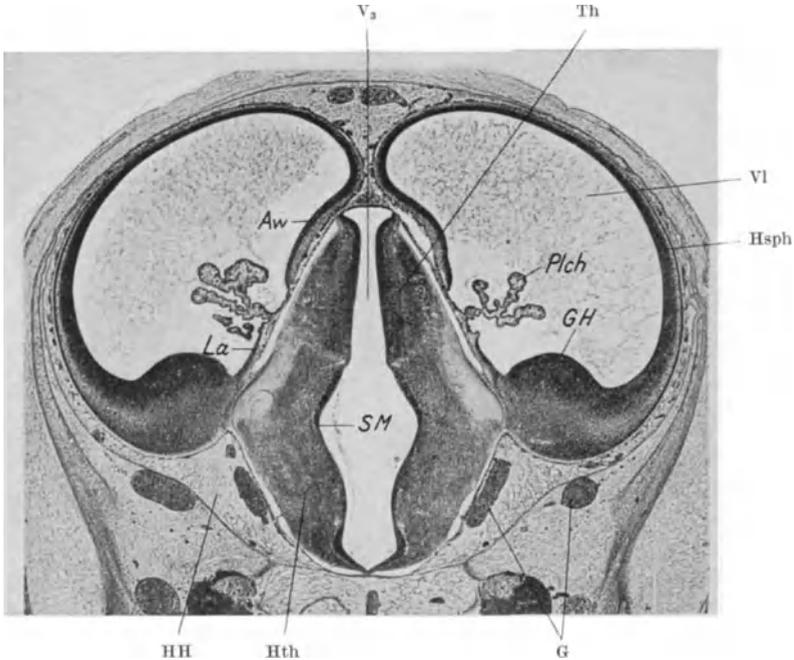


Abb. 364. Querschnitt durch die Hemisphären und durch das Zwischenhirn eines menschlichen Embryo von 25,1 mm Scheitel-Steiß-Länge. Hth Hypothalamus; La Lamina affixa; Th Thalamus; V<sub>3</sub> Ventriculus tertius; die übrigen Bezeichnungen wie bei den vorigen Abbildungen. 10fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

also unter und lateral von der Taenia chorioidea, ist die Hemisphärenwand sehr dünn. Diese dünne epitheliale Platte legt sich der Seitenfläche des Thalamus dicht an und verwächst schließlich mit ihr, weshalb sie als Lamina affixa bezeichnet wird (Abb. 364). Sie stellt einen medial vom Sulcus terminalis befindlichen, nach hinten sich verbreitenden Gewebstreifen dar, der nicht die ganze Seitenfläche des Thalamus deckt. Der nicht bedeckte Abschnitt dieser Seitenfläche taucht daher unmittelbar in die Seitenkammer ein und bildet einen Teil von deren medianen Wand. Es ist dies ein kleiner, nach hinten — gegen das vordere Ende der Lamina affixa — sich verschmälender Abschnitt des Vorderendes des Thalamus.

### Die Entwicklung des Corpus callosum, des Fornix cerebri, der Commissura anterior und des Cavum septi pellucidi.

Die vordere Wand des Telencephalon medium, die Lamina terminalis (Abb. 353), beginnt vor der Chiasmplatte, steigt dorsalwärts auf und übergeht ohne scharfe Grenze in die epitheliale Decklamelle des Zwischenhirnes. Diese

Lamina terminalis ist ursprünglich eine zarte Epithellamelle, in deren oberem Abschnitte sich aber bei Embryonen von etwa 7 mm Länge eine Verdickung auszubilden beginnt. Indem diese Verdickung auch in seitlicher Richtung zunimmt, werden durch sie die beiden Hemisphären miteinander verbunden, es wird also eine Commissur geschaffen. Die Verdickung heißt daher auch Commissurenplatte (Abb. 365). Sie ist nach außen hin flach, gegen das Cavum Monroi zu gewölbt und verbindet die vorderen Ränder der Foramina Monroi. Da sich diese Platte im vordersten Abschnitte des Endhirnes entwickelt, werden auch zuerst die vorderen Abschnitte der beiden Hemisphären durch sie miteinander verbunden. In dieser Commissurenplatte sind die Anlagen des Corpus callosum, des Fornix, der Commissura anterior und des Septum pellucidum enthalten. Die Hauptmasse stellt das Corpus callosum dar.

Die Commissurenplatte wächst nun durch Vermehrung ihres eigenen Zellmaterials und durch die Zunahme der von den Hemisphärenwänden her in sie eindringenden Nervenfasern in die Breite (Abb. 366, 367) und in die Länge (Abb. 368). Die Zunahme der Zahl dieser Nervenfasern ist eine Folge der Zunahme der Nervenzellen im Bereiche der Hemisphären. Die Größenzunahme des Corpus callosum erfolgt daher parallel mit jener der Hemisphären. Die neu entstehenden Nervenfasern können entweder an der Oberfläche der bereits gebildeten Balkenfasern oder — und dies dürfte, wenn nicht ausschließlich, so doch vorwiegend erfolgen — in der Tiefe zwischen den Balkenfasern vorwachsen. Das Wachstum der Commissurenplatte ist daher ein intussuptionelles. Daher bleibt auch die Form des Balkens während dessen Entwicklung im wesentlichen die gleiche, schon bei seiner ersten Anlage ist seine spätere Gestalt, wenn auch zunächst nur in gedrungener Form, zu erkennen. Das Wachstum des Balkens ist also eine Auseinanderdehnung seiner ersten Anlage in sagittaler Richtung. Bei diesem Wachstum schiebt sich der Balken allmählich über das Zwischenhirn und hierauf über die obere Fläche des Mittelhirnes vor. Die Ausdehnung in sagittaler Richtung erfolgt dabei mit einer nicht unbedeutenden Kraft, so daß sich die unter dem Balken liegenden Gebilde — Tela chorioidea ventriculi tertii und Epiphyse — dieser Wachstumsrichtung anpassen müssen. Die bereits erwähnte Stellungsänderung der Epiphyse ist wahrscheinlich eine Folge dieser Anpassung. Hierauf beruht vielleicht auch der Umstand, daß die vordere Abteilung der Tela chorioidea superior ursprünglich von der Arteria cerebri anterior, später von der Arteria cerebri posterior versorgt wird: Es scheint, daß der nach rückwärts wachsende Balkenwulst einen Druck auf die

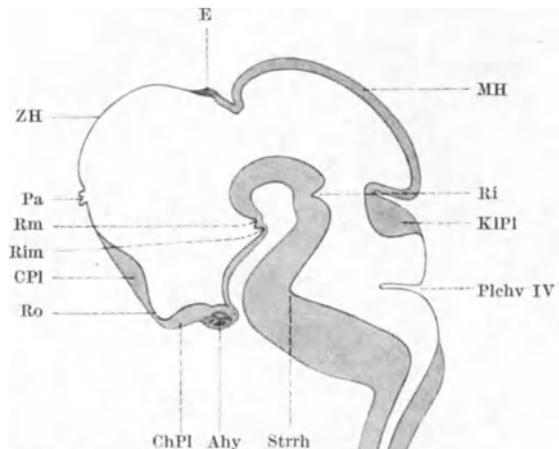


Abb. 365. Aus 3 Längsschnitten zusammengestellter Medianschnitt durch das Gehirn eines menschlichen Embryo von 25 mm Scheitel-Steiß-Länge. Ahy Adenohypophyse; Cc Canalis centralis des Rückenmarkes; CPI Commissurenplatte; ChPI Chiasmplatte; E Epiphyse; KIPi Kleinhirnplatte; MH Mittelhirn; Pa Paraphyse; Pchv IV Plexus chorioideus ventriculi quarti; Ri Recessus isthmi; Rim Recessus inframammillaris; Rm Recessus mammillaris; Ro Recessus opticus; Strrh Sulcus transversus rhombencephali; ZH Zwischenhirn. 5,3fache Vergrößerung.  
Nach HOCHSTETTER.

entstehenden Nervenfasern können entweder an der Oberfläche der bereits gebildeten Balkenfasern oder — und dies dürfte, wenn nicht ausschließlich, so doch vorwiegend erfolgen — in der Tiefe zwischen den Balkenfasern vorwachsen. Das Wachstum der Commissurenplatte ist daher ein intussuptionelles. Daher bleibt auch die Form des Balkens während dessen Entwicklung im wesentlichen die gleiche, schon bei seiner ersten Anlage ist seine spätere Gestalt, wenn auch zunächst nur in gedrungener Form, zu erkennen. Das Wachstum des Balkens ist also eine Auseinanderdehnung seiner ersten Anlage in sagittaler Richtung. Bei diesem Wachstum schiebt sich der Balken allmählich über das Zwischenhirn und hierauf über die obere Fläche des Mittelhirnes vor. Die Ausdehnung in sagittaler Richtung erfolgt dabei mit einer nicht unbedeutenden Kraft, so daß sich die unter dem Balken liegenden Gebilde — Tela chorioidea ventriculi tertii und Epiphyse — dieser Wachstumsrichtung anpassen müssen. Die bereits erwähnte Stellungsänderung der Epiphyse ist wahrscheinlich eine Folge dieser Anpassung. Hierauf beruht vielleicht auch der Umstand, daß die vordere Abteilung der Tela chorioidea superior ursprünglich von der Arteria cerebri anterior, später von der Arteria cerebri posterior versorgt wird: Es scheint, daß der nach rückwärts wachsende Balkenwulst einen Druck auf die

Arteria cerebri anterior ausübt, so daß sie obliteriert, worauf die Arteria cerebri posterior vermittle der bereits vorhandenen Anastomosen das Gefäßgebiet der Arteria cerebri anterior übernimmt.

Im 3. Monate entwickeln sich jene Nervenfasern, welche als Commissura anterior die Riechzentren in den beiden Schläfenlappen miteinander verbinden (Abb. 366—368, Ca). Sie durchziehen die Commissurenplatte.

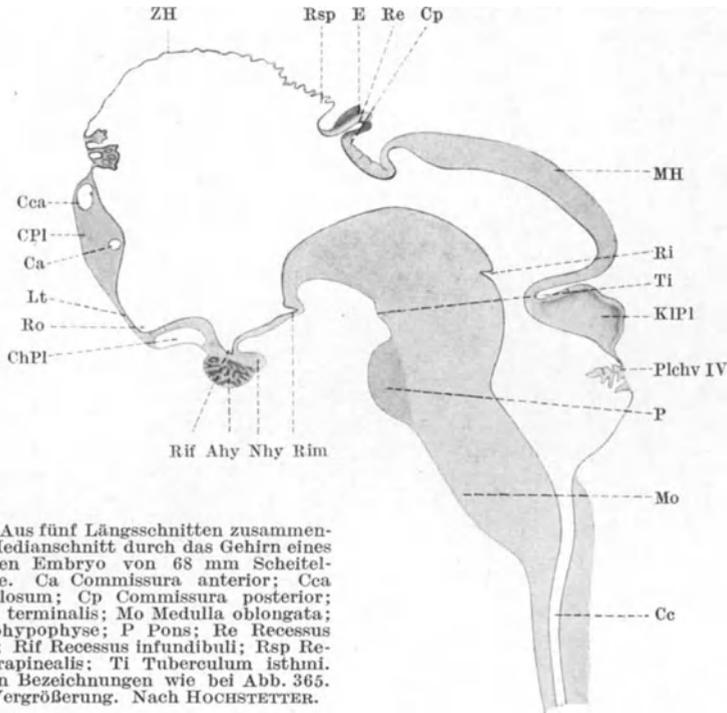


Abb. 366. Aus fünf Längsschnitten zusammengestellter Medianschnitt durch das Gehirn eines menschlichen Embryo von 68 mm Scheitel-Steiß-Länge. Ca Commissura anterior; Cca Corpus callosum; Cp Commissura posterior; Lt Lamina terminalis; Mo Medulla oblongata; Nhy Neurohypophyse; P Pons; Re Recessus epiphysos; Rif Recessus infundibuli; Rsp Recessus suprapinealis; Ti Tuberculum isthmi. Die übrigen Bezeichnungen wie bei Abb. 365. 5,5fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

Die Nervenfasern, welche die Verbindung zwischen den Nervenzellen des Ammonshornes mit dem medialen grauen Kerne des Corpus mammillare, bzw. mit dem Tuberculum olfactorium und parolfactorium vermitteln, stellen das Gewölbe, den Fornix dar. Sie bilden im hinteren Abschnitte der Commissurenplatte rechts und links von der Mittellinie je einen Wulst, die Gewölbesäulen, die Columnae fornycis, verlaufen dann an der Grenze der Wand der Hemisphären und des Zwischenhirnes als Randbogen (später: Corpus fornycis) dicht nebeneinander um das Zwischenhirn, worauf sie auseinander weichen und als Crura fornycis unter der unteren Fläche des Balkens zum Ammonshorn in das Unterhorn ziehen.

Zur Verbindung der beiden Cornua Ammonis bilden sich Nervenfasern aus, welche als Commissura hippocampi s. Psalterium unter dem Balkenwulste, zwischen den Crura fornycis verlaufen.

Im vorderen Abschnitte der Commissurenplatte bilden sich später basal von der Balkenanlage durch Auseinanderweichen der Gliazellen mit Flüssigkeit erfüllte Hohlräume aus. Sie fließen zu einem größeren von Gliabalken und -platten durchzogenen Raume zusammen, zum Cavum septi pellucidi (Abb. 368, C sp). Dieser Hohlraum wird nach vorne vom Balken, nach hinten von den Gewölbesäulen, seitlich von zwei dünnen aus der Commissurenplatte

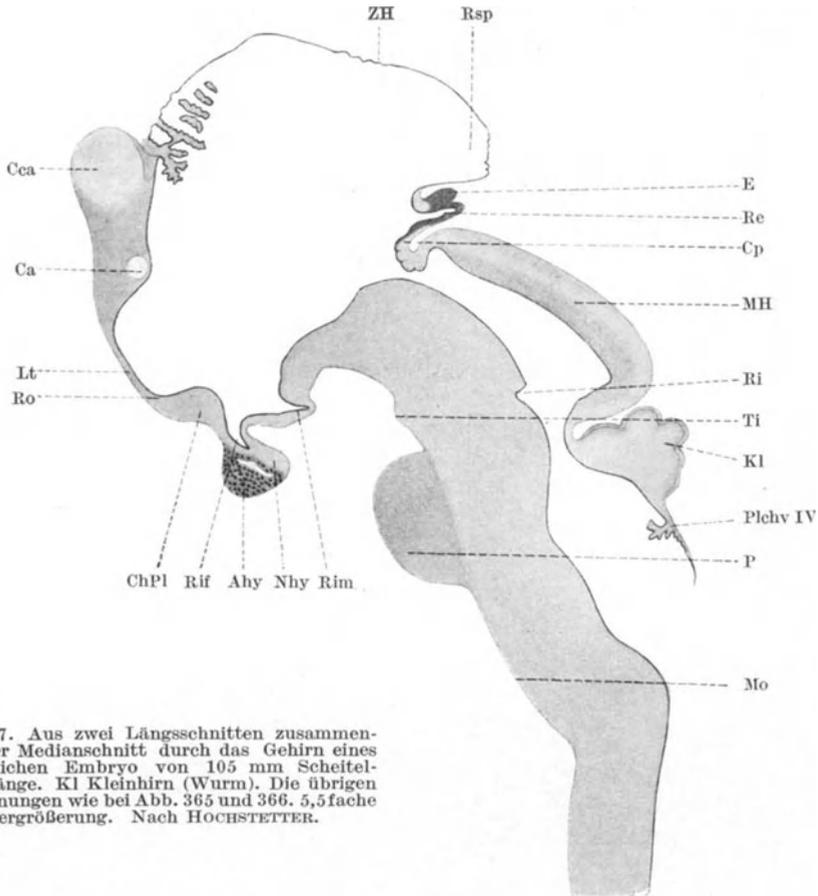


Abb. 367. Aus zwei Längsschnitten zusammengesetzter Medianschnitt durch das Gehirn eines menschlichen Embryo von 105 mm Scheitel-Steiß-Länge. Kl Kleinhirn (Wurm). Die übrigen Bezeichnungen wie bei Abb. 365 und 366. 5,5fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

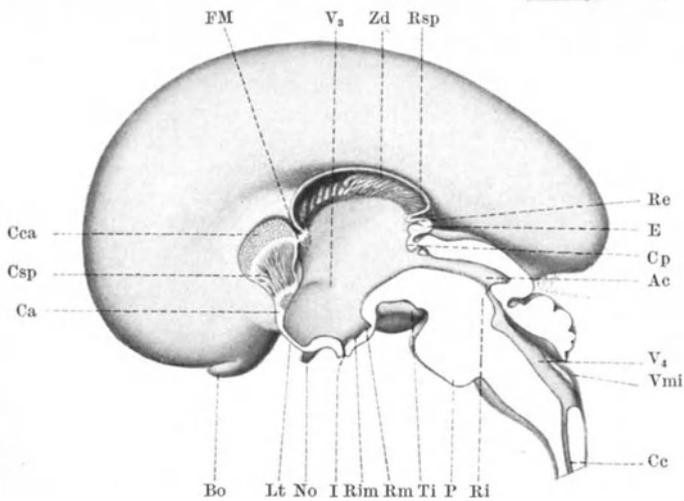


Abb. 368. Mediane Schnittfläche des Gehirnes eines menschlichen Embryo von 102 mm Scheitel-Steiß-Länge. Ac Aquaeductus cerebri; Bo Bulbus olfactorius; Csp Cavum septi pellucidi; FM Foramen Monroi; I Infundibulum; No Nervus opticus; V<sub>3</sub>, V<sub>4</sub> Ventriculus tertius, quartus; Vmi Velum medullare inferius; Zd Zwischenhirndach. Die übrigen Bezeichnungen wie bei den vorigen Abb. 1,5fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

entstandenen Marklamellen, *Septa pellucida*, begrenzt. Jedes *Septum pellucidum* bildet die mediale Wand im vordersten Abschnitte der Seitenkammer.

### Die Entwicklung der Furchen und Windungen der Großhirnhemisphären.

Von den am fertigen Gehirne vorhandenen Furchen wird als erste die *Fissura cerebri lateralis* bemerkbar. Sie entsteht, wie bereits erörtert wurde, nicht durch Einfaltung der Hemisphärenwand, sondern dadurch, daß die sie umrandenden Wandabschnitte stärker in die Dicke wachsen. Dies gilt von allen anderen Furchen: Sie entstehen an Stellen geringeren, die zwischen ihnen befindlichen Hirnwindungen an Stellen stärkeren Dickenwachstums der Hemisphärenwand. In dieser Wand bildet sich außen die graue Substanz als „Rinde“, innen die weiße Substanz als „Mark“ aus. Rinde und Mark wachsen nun gleichmäßig in die Dicke, es gibt zwischen ihnen keine Verschiedenheit des Wachstums.

Zu diesem Dickenwachstume gesellt sich auch ein mächtiges Flächenwachstum, so daß sich die Oberfläche der Hemisphärenwand bedeutend vergrößert.

Der Zeitpunkt des Erscheinens der Furchen ist ein verschiedener.

Die *Fissura cerebri lateralis* wird zuerst angelegt. Wie bereits geschildert wurde, erscheint sie als flache Grube zu Anfang des 2. Monats. Diese Grube — die *Fossa cerebri lateralis*, die spätere *Insula Reili* — wird jedoch erst nach dem 5. Monate vom *Operculum* bedeckt und so die *Fossa* zur *Fissura cerebri lateralis* gestaltet. Ihre Ausbildung wird jedoch erst nach der Geburt abgeschlossen.

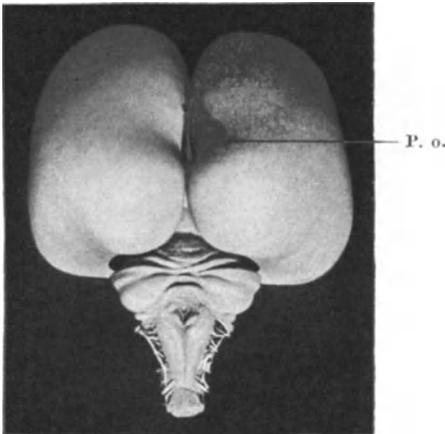


Abb. 369. Ansicht des in der Abb. 360 wiedergegebenen Gehirnes von der Hinterhauptgegend her. Natürliche Größe. P. o. Gegend der späteren *Fissura parieto-occipitalis*. Nach HOCHSTETTER.

Die übrigen Furchen beginnen erst nach der Mitte der Schwangerschaft zu erscheinen. Im 5. Monate tritt zwischen dem späteren *Lobus occipitalis* einerseits und dem *Lobus parietalis* und *temporalis* andererseits eine leichte Einkerbung auf (Abb. 369, 360, P. o.). Innerhalb dieser Einkerbung bilden sich dann die *Fissura parieto-occipitalis*, sowie die *Fissura calcarina* und die diese Furchen begrenzenden Windungen aus. Der *Sulcus corporis callosi* wird schon im 4. Monate sichtbar; der *Sulcus cinguli* und der *Sulcus parolfactorius posterior* erscheinen im 5., der *Sulcus centralis* und der *Sulcus olfactorius* im 6. Monate. Um diese Zeit beginnt auch die Ausbildung des bereits früher angedeuteten, jedoch erst nach Vorwachsen des *Operculum* über die *Fossa Sylvii* sich vertiefenden *Sulcus circularis Reili*.

Man hat die Furchen nach der Zeit ihres Erscheinens in primäre, sekundäre und tertiäre einzuteilen versucht, wobei unter den letzteren die erst nach der Geburt entstehenden Furchen verstanden werden. Doch ist eine Unterscheidung zwischen diesen Furchenarten nicht streng durchführbar. Im allgemeinen treten die Furchen erst nach der Mitte der Schwangerschaft auf, entwickeln sich dann aber rasch, so daß alle größeren Furchen zu Ende des Fetal-lebens bereits vorhanden sind.

Hinsichtlich des Zeitpunktes des Erscheinens, der Zahl, der Länge, der Verlaufsrichtung und der Tiefe der Furchen und demzufolge der Form der Windungen der Hemisphären bestehen schon bei älteren Feten große individuelle Verschiedenheiten. Auch geschlechtliche, insofern als sich die Unterschiede zwischen dem Gehirne des Mannes und des Weibes — einfacherer Furchentypus, kleinere und furchenärmere Stirn- und Schläfelappen beim Weibe — schon bei Feten erkennen lassen. Verschiedenheiten entstehen auch zwischen den beiden Hemisphären selbst.

Da die physiologische Bedeutung der Windungen eine verschieden große ist und da bei der Entwicklung nach der bereits früher erwähnten Regel alle funktionell wichtigeren Organe im allgemeinen früher als die minder wichtigen entstehen, so beeinflußt auch dieser Umstand die zeitliche Ausbildung der Furchen und Windungen.

Im wesentlichen sind es innere, uns noch unbekannte Ursachen, welche die Ausbildungsart der Furchen bestimmen.

Einen Einfluß übt auch die Gesamtform des Gehirnes aus, die bekanntlich eine verschiedene ist. So verlaufen die Furchen beim dolichocephalen Gehirne mehr longitudinal, beim brachycephalen mehr der Quere nach.

Für die behauptete Abhängigkeit der Gehirngestalt von der Form der Schädelkapsel liegen bei Feten keine zwingenden Beweise vor.

Von der medialen Fläche der Hemisphären wurde behauptet, daß der in longitudinaler Richtung wachsende Balken den Furchenverlauf bestimme, da die Furchen hier bei abnormen Gehirnen ohne Balken statt longitudinal radiär verlaufen. Da aber die Anomalie bei diesen Gehirnen nicht bloß den Balken, sondern auch die Hemisphären betrifft, so wird der abnorme Furchenverlauf wahrscheinlich durch diese abnorme Gestalt der Hemisphären selbst verursacht.

Der Fissura calcarina und der Fissura collateralis entsprechen Vorwölbungen der Wand des Hinter-, bzw. des Unterhornes der Seitenkammern, nämlich der Calcar avis und die Eminentia collateralis. Diese Vorwölbungen entstehen jedoch nicht durch die entsprechenden Furchen, sondern dadurch, daß sich die Wand der Seitenkammer an diesen Stellen durch eigenes Wachstum verdickt. Es ist dies also dasselbe Verhalten, wie es hinsichtlich der Bildung des Ganglienhügels vom Boden der Fossa cerebri lateralis aus besteht.

### Die Bildung des Riechlappens.

Im Gegensatze zu den Windungen der Großhirnhemisphären, welche nicht durch Ausfaltung, sondern lediglich durch Flächen- und Dickenwachstum der Hemisphärenwand entstehen, bildet sich bei Embryonen von etwa 13 mm größter Länge am Boden des Endhirnes eine Ausbuchtung aus, welche die Anlage des Riechhirnes, Riechlappens, des Lobus olfactorius, des Rhinencephalon darstellt (Abb. 347, 349). Diese Ausbuchtung verlängert sich (Abb. 350) und wird zu einem schmalen Lappen gestaltet, der später in einer sich durch diesen Lappen im 6. Monate ausbildenden Furche der unteren Fläche des Endhirnes (Sulcus olfactorius) liegt. Die Höhlung dieses Lappens ist eine Fortsetzung der Höhlung des Endhirnes und kann daher als Riechkammer, Riechventrikel, *Ventriculus olfactorius*, bezeichnet werden. Nach hinten läuft der Lappen am Polus temporalis der Hemisphäre mit einer bogenförmigen Linie, mit der *Stria olfactoria lateralis* aus.

Infolge der zunehmenden Verbreiterung der Hemisphäre stellt sich dieser zunächst in sagittaler Richtung verlaufende Lappen in die Quere ein. Sein früher vorderer, jetzt medialer Abschnitt biegt hierauf nach vorne um, verlängert sich und schwillt an seinem vorderen Ende durch Zellvermehrung zum

Riechkolben, Bulbus olfactorius an, während der übrige Abschnitt den Riechstreifen, Tractus olfactorius darstellt (Abb. 368, 370). An der Umbiegungsstelle bildet sich durch Verbreiterung des Riechstreifens das Trigonum olfactorium, von wo aus sich der Riechlappen in den Gyrus olfactorius medialis und lateralis fortsetzt, welche beiden Windungen an der medialen Hemisphärenfläche nach aufwärts verlaufen und so die Verbindung mit dem Rindengebiete

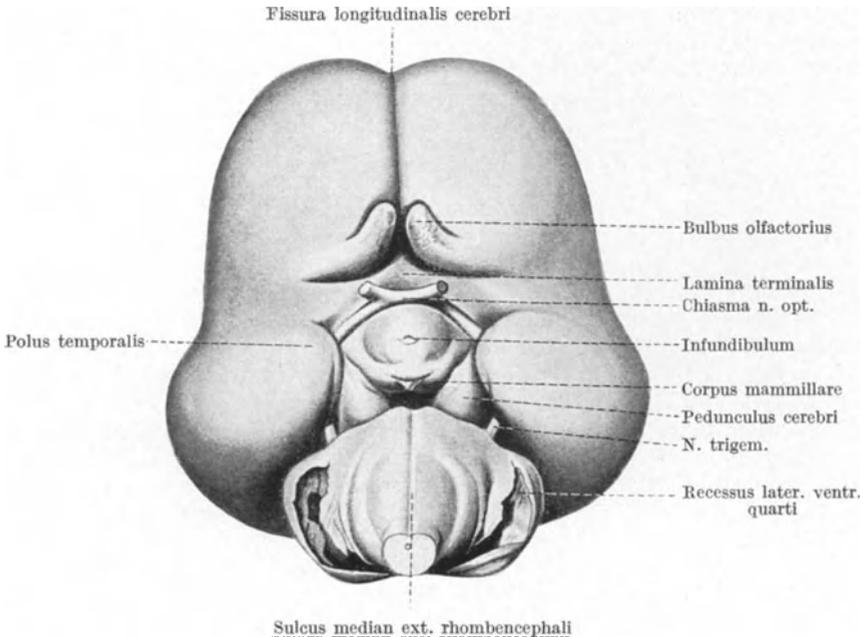


Abb. 370. Basis des Gehirnes eines menschlichen Embryo von 68 mm Scheitel-Steiß-Länge. 3fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

des Riechhirnes (Gyrus fornicatus, Hippocampus) herstellen. Der Gyrus olfactorius lateralis biegt mit seinem seitlichen Abschnitte nach hinten um und in dem so entstandenen Winkel bildet sich die Substantia perforata anterior aus. Während dieser Vorgänge verdickt sich die Wand des Bulbus und des Tractus olfactorius, so daß der Ventriculus olfactorius schwindet, Bulbus und Tractus daher solid werden.

### Die Hirnkammern, Ventriculi cerebri.

Die ursprünglich einheitliche und weite Höhlung des Hirnröhres läßt eine Teilung in mehrere Abschnitte erst dann erkennen, wenn auch an der Außenfläche des Gehirnes eine Gliederung in mehrere Abschnitte wahrnehmbar ist. Doch werden schärfere Grenzen zwischen diesen Abteilungen erst dann kenntlich, wenn sich Unterschiede zwischen weiten und engen Stellen bei ihnen ausbilden. Eine Verengung tritt zuerst entsprechend dem Isthmus rhombencephali (Abb. 337, 264, 365), hierauf im Bereiche des Mittelhirnes auf (Abb. 264, 365 bis 368). Durch die Krümmung des Met- gegen das Myelencephalon wird hierauf die Abgrenzung zwischen dem aus dem 4. und dem aus dem 5. sekundären Hirnbläschen stammenden Abschnitte der 4. Hirnkammer möglich. Die weitere Ausbildung der Hirnkammern erfolgt in Gemäßheit der Formgestaltung der fünf sekundären Hirnbläschen.

Entsprechend der Formung des 1. Hirnbläschens, des Endhirnes, zerfällt der ursprünglich unpaare Hohlraum in einen kleinen unpaaren mittleren Abschnitt, Ventriculus impar und in zwei seitliche große Hohlräume, die Seitenkammern, Ventriculi laterales. Durch die Foramina Monroi stehen diese Höhlen miteinander in Verbindung. Diese seitlichen Hohlräume wachsen mit den Hemisphären nach vorne, rückwärts und schläfenwärts aus (Abb. 371, 372), wodurch ihre späteren Abschnitte: Cornu anterius, posterius und inferius, sowie das Mittelstück: Pars centralis entstehen. Die ursprünglich epitheliale Wand wird später durch weiße Substanz, durch das Marklager der Hemisphären umwachsen.

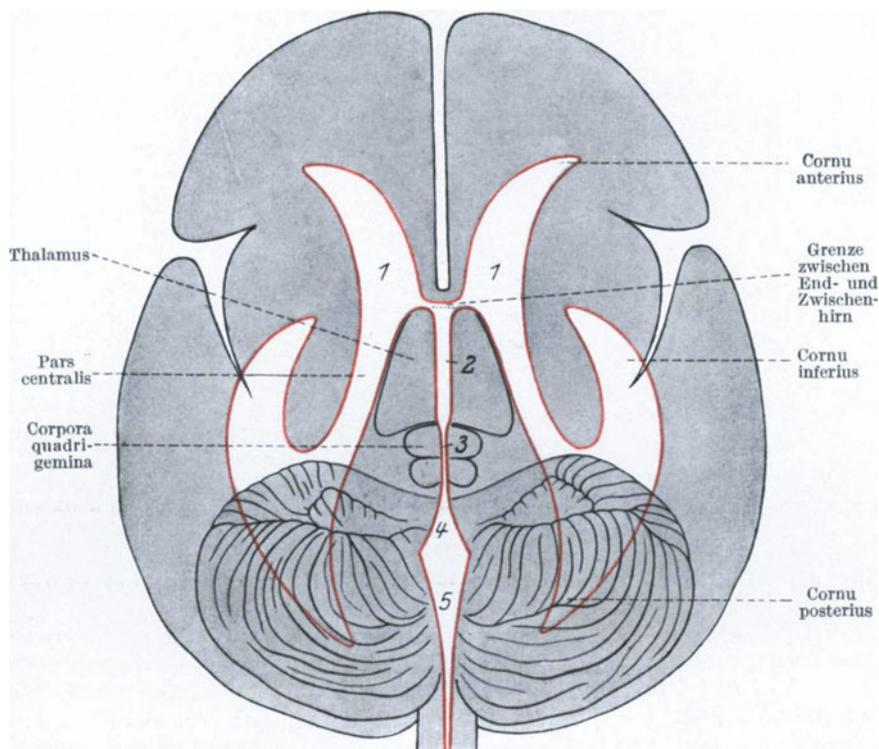


Abb. 371. Schematische Darstellung der Hirnkammern bei der Ansicht von oben. Die Kontur der Hirnkammern ist mit roter Farbe in das Gehirn eingezeichnet, die den fünf Hirnbläschen entsprechenden Abschnitte der Hirnkammern sind mit Ziffern bezeichnet.

Der Hohlraum des 2. Hirnbläschens wird durch das Dickenwachstum der Seitenwände des Bläschens zu einem engen Raume gestaltet, der als 3. Hirnkammer, Ventriculus tertius, bezeichnet wird (Abb. 368, 371, 372). Nach vorne geht er in den Ventriculus impar über, welcher gewöhnlich der 3. Hirnkammer zugerechnet wird. Der vordere Abschnitt dieser Kammer entstammt daher dem 1. Hirnbläschen, während der übrige größere Abschnitt vom 2. Hirnbläschen stammt. Die Grenze zwischen diesen beiden Abschnitten bildet eine Linie, welche vom hinteren Rande des Foramen Monroi (oder vom vorderen Rande des Thalamus) zum Recessus opticus verläuft (Abb. 371, 372). Erweiterungen des Hohlraumes der 3. Hirnkammer sind der Recessus pinealis, der Recessus opticus und der Recessus infundibuli. Die Beschaffenheit der Wände der 3. Hirnkammer wurde bereits beim Zwischenhirne erörtert.

Infolge des starken Dickenwachstums der Wände des Mittelhirnes erfährt der Hohlraum des 3. Ventrikels die stärkste Verengung. Er wird zum Aqueductus cerebri, der im zentralen Höhlengrau gelegen ist.

Das 4. und 5. Hirnbläschen bilden die 4. Hirnkammer, Ventriculus quartus (Abb. 368, 371, 372), deren Boden die Fossa rhomboidalis darstellt.

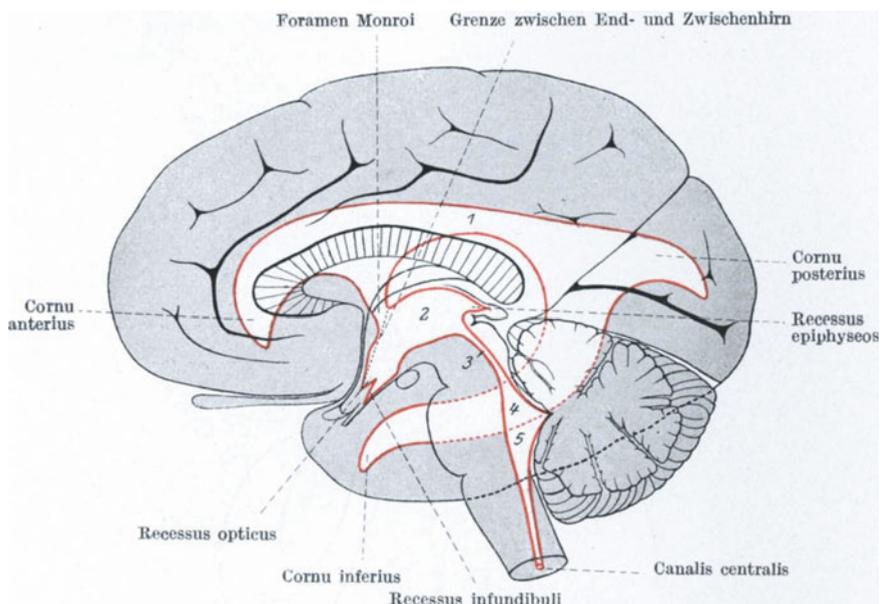


Abb. 372. Schematische Darstellung der Hirnkammern bei der Betrachtung von der medialen Fläche des Gehirnes.

Mit dem Hohlraume des Endhirnes communiciert ursprünglich der Ventriculus olfactorius, der, wie erwähnt wurde, später schwindet.

Der Hohlraum des Zwischenhirnes geht ursprünglich durch die Vermittlung des hohlen Augenblasenstieles in die Höhlung der Augenblase, in die Sehkammer, in den Ventriculus opticus über. Diese Kommunikation geht jedoch verloren, da der Hohlraum im Augenblasenstiele schwindet und da der Ventriculus opticus zu dem engen Spaltraume zwischen Retina und Tapetum nigrum eingeengt wird.

### Neuromerie.

In regelmäßigen Abständen gehen vom Rückenmarke 31 Nervenpaare, die Nervi spinales ab, so daß in dieser Hinsicht eine Metamerie, eine Segmentierung des zentralen Nervensystems besteht. Man hat daher vermutet, daß das Gehirn und das Rückenmark ursprünglich aus regelmäßig aufeinanderfolgenden Teilstücken — Metameren, Segmenten — aufgebaut gewesen sei, die man als Neuomeren bezeichnen könnte. Aus gewissen Befunden an Embryonen niederer Wirbeltiere glaubte man annehmen zu können, daß diese Neuomeren schon an der noch offenen Anlage des zentralen Nervensystems kenntlich seien und nannte dies primäre Neuomerie zum Unterschiede von der erst nach Schluß des Neuralrohres sichtbar werdenden sekundären Neuomerie. Jedem der Neuomere sollte ein bestimmter Nerv entsprechen, d. h. in jedem Neuomer sollte durch stärkere Ansammlung von Nervenzellen ein Nerven Kern entstehen.

Die einzelnen Neuomere sollen als Ausbuchtungen der Wand hervortreten, ihre Grenzen nach innen zu werden durch schmale Firste, nach außen durch seichte Einkerbungen der Wand des Nervenrohres gebildet (Abb. 374). Der zwischen je zwei dieser Firste, bzw. Einkerbungen befindliche Wandabschnitt ist ein Neuomer. Die Neuomeren des Rückenmarkes werden als Myelomeren, jene des Gehirnes als Encephalomeren bezeichnet.

Wenn auch bei niederen Wirbeltieren sowohl eine primäre als auch eine sekundäre Neuromerie nachweisbar ist, so ist sie doch keine vollständige, namentlich hinsichtlich des Hirnrohres. Beim Menschen ist eine primäre Neuromerie nicht vorhanden und die sekundäre Neuromerie läßt sich nur im Bereiche des Rhombencephalon und auch hier nur während eines kurzen Zeitraumes nachweisen, der in der 3. Woche beginnt und in der 5. bereits endet. Durch gegen die Lichtung des Rautenhirnes vorspringende Falten, denen außen leichte Einschnitte entsprechen (Abb. 373, 374, 336, 264, 231), entstehen zumeist sechs annähernd gleich breite Furchen an der Seitenwand und am Boden des Rautenhirnes, welche als Neuomeren betrachtet werden. Der hinter ihnen folgende Hirnabschnitt ist gleichfalls eingebuchtet, caudal aber nicht mehr durch einen Vorsprung der Wand abgegrenzt. Trotzdem kann auch er noch als Neuomer betrachtet werden, so daß im Rhombencephalon sieben Neuomeren — Rhombomeren — unterschieden werden können. Dieses Verhalten trifft auch für die übrigen Wirbeltiere zu und es soll bei niederen Wirbeltieren das 1. Rhombomer dem

Kleinhirne, das 2. dem Nervus trigeminus, das 4. dem Nervus facialis und acusticus, das 5. dem 9., das 6. dem 10. Hirnnerven entsprechen. Beim Menschen (Abb. 374) liegt dem zweiten Neuomer das Ganglion n. trigemini (Abb. 374, 385), dem 4. der Nervus facialis und acusticus, dem 5. das Ohrbläschen, dem 6. der Nervus glossopharyngeus, dem 7. der Nervus vagus (Abb. 374) an. Ob diesen Lagebeziehungen auch genetische Beziehungen, und welche entsprechen, ist noch nicht sichergestellt.

Dem Mittelhirne sollen zwei Neuomeren zukommen — entsprechend den am Boden des Aquaeductus cerebri liegenden Kernen des 3. und 4. Hirnnerven. Äußerlich erkennbar sind diese Neuomeren jedoch nicht.

Vor dem Mittelhirne läßt sich eine Neuromerie nicht nachweisen und sie ist hier auch unwahrscheinlich.

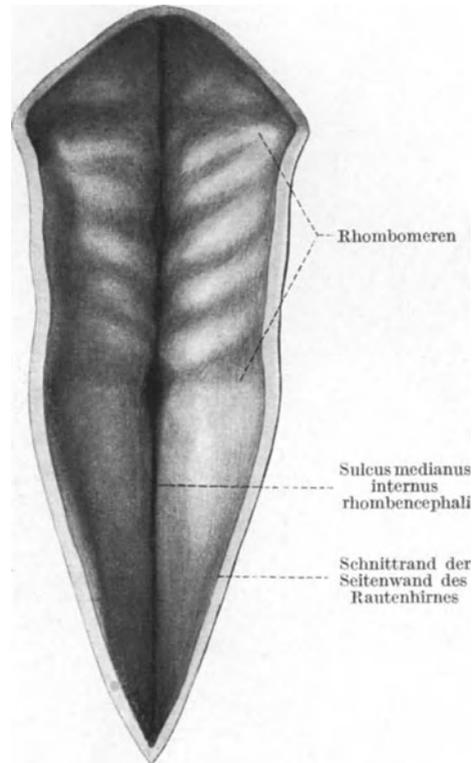


Abb. 373. Die Rhombomeren des Rautenhirnes eines menschlichen Embryo von 5 mm größter Länge bei der Betrachtung des Modelles von oben und nach Entfernung der Decke des Rautenhirnes. Rechts und links vom Sulcus medianus internus rhombencephali sieht man an den beiden Seitenwänden des Rautenhirnes die den Neuomeren entsprechenden Wülste und Furchen.  
44fache Vergrößerung.

Im Bereiche des Rückenmarkes besteht eine Neuromerie in dem Sinne, daß die Wurzeln der Rückenmarksnerven in regelmäßigen Abständen vom, bzw. zum Rückenmarke verlaufen. Doch sind scharfe Grenzen zwischen den einzelnen Abschnitten außen nicht sichtbar.

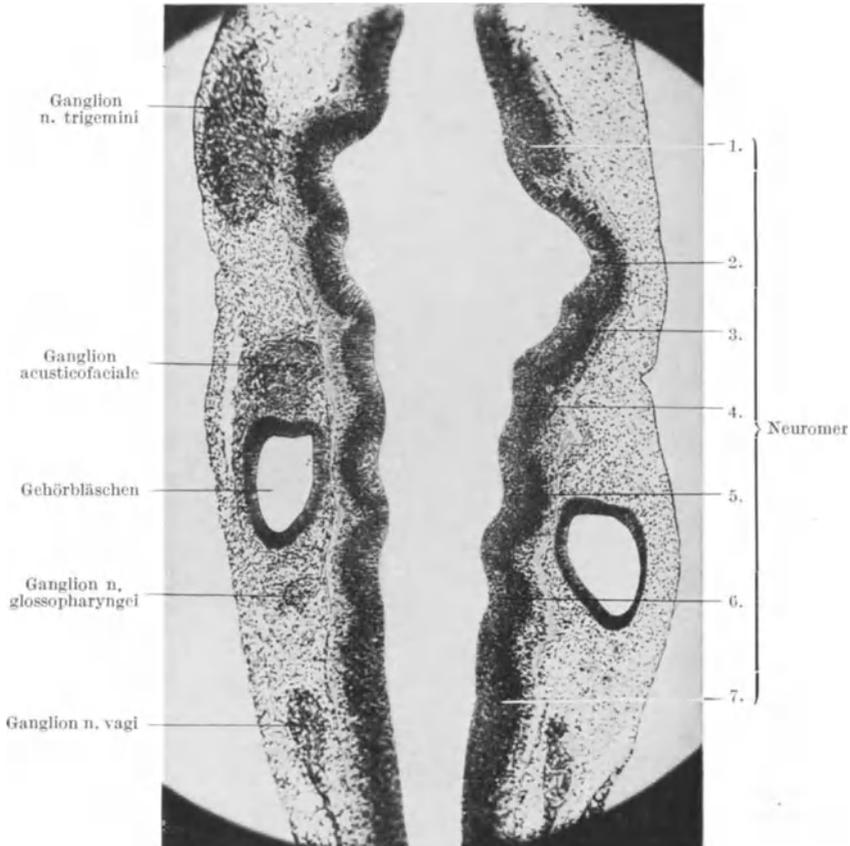


Abb. 374. Schiefer Horizontalschnitt durch das Rautenhirn eines 6,5 mm langen menschlichen Embryo. 2.-7. 2.-7. Neuromer. 50fache Vergrößerung.

## Die Entwicklung der Häute des Gehirnes und des Rückenmarkes.

Hirn und Rückenmark sind wie alle Organe in embryonales Bindegewebe eingebettet (Abb. 232, 268, 324, 107). Dieses stammt im Bereiche des segmentierten Mesoderms, also im Bereiche der Urwirbel, von dem aus den Sklerotomfortsätzen der Urwirbel (Abb. 104) entstandenen axialen Bindegewebe, in dem vor der Urwirbelregion gelegene Gebiete des Kopfes von dem unsegmentierten Kopfmesoderm. Die Grenze dieser beiden Gebiete liegt in der Gegend des Ohrbläschens, d. h. etwa am vorderen Rande des Myelencephalon.

Sowohl um das Gehirn wie auch um das Rückenmark herum bildet sich die mesodermale Umhüllung zuerst ventral und zu beiden Seiten, dann erst dorsal aus. An der dorsalen Seite bleibt sie auch stets dünner als seitlich und ventral.

Die Hülle um das Gehirn ist zunächst eine sehr zarte (Abb. 241, 242, 362 bis 364, 427), während sie um das Rückenmark rasch mächtig wird. Von dem benachbarten Bindegewebe ist sie zuerst morphologisch nicht unterscheidbar. Sobald jedoch die erste Andeutung der Anlage der Wirbel, bzw. der Schädelknochen in Form einer Verdichtung des embryonalen Bindegewebes sichtbar wird, ändert sich der histologische Charakter dieser Mesodermhülle (Abb. 375, 377, 378 ventral). Die bis dahin zarten Zellfortsätze werden dicker, kürzer, die von ihnen gebildeten Maschen daher enger und deutlicher. Die Hülle gleicht jetzt einem Gallertgewebe (Abb. 375). Es füllt den ganzen Zwischenraum

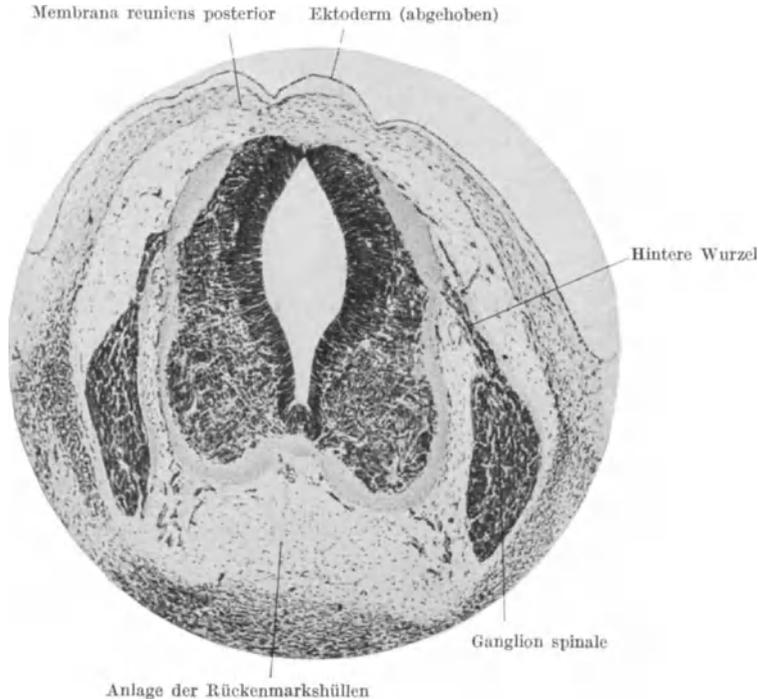


Abb. 375. Dorsaler Abschnitt eines Querschnittes durch den vorderen Teil des Rumpfes eines 17 mm langen menschlichen Embryo. 52fache Vergrößerung.

zwischen dem Rückenmarke und der inneren Fläche der Anlagen der Wirbelkörper und Wirbelbogen, bzw. zwischen dem Gehirne und der Anlage der Schädelknochen aus (Abb. 363, 364). Diese Zwischenräume sind verhältnismäßig sehr groß, vor allem deshalb, weil die weißen Markmassen noch nicht ausgebildet sind, daher das Volumen von Gehirn und Rückenmark nicht bloß absolut, sondern auch relativ geringer ist als später.

Zu Ende des zweiten Monates beginnt sich in diesem Gewebe eine Sonderung dadurch auszubilden, daß das Maschenwerk in den äußeren Lagen schwindet und daß sich die hier befindlichen Zellen dichter aneinander legen und so eine dünne, aber feste Membran bilden, die Anlage der harten Haut, der Pachymeninx oder Dura mater. Während jedoch diese Anlage im Bereiche des Schädels unmittelbar an der inneren Fläche der Schädelknochen entsteht, die Dura mater hier also mit dem inneren Periost verwächst, bildet sich die Dura mater im Bereiche des Wirbelkanals erst in einiger Entfernung von der inneren

Fläche der Wirbel aus. Nach außen von ihr erhält sich eine Zone des Gallertgewebes und in dieser Zone bilden sich die Plexus venosi interni des Rückenmarkes aus. Das Gallertgewebe erhält sich und wird zu jenem fettreichen Gewebe, in welchem die Plexus venosi liegen und welches das Wirbelperiost von der Dura mater trennt. Im Schädel dagegen, wo sich derartige Plexus nicht ausbilden können, verlaufen die Venen, gesammelt in bestimmten Bahnen, als Sinus durae matris.

Der unterhalb der Anlage der Dura mater befindliche sehr gefäßreiche Teil des Füllgewebes erfährt eine immer stärkere Auflockerung: Es bilden sich kleine Hohlräume, welche sich zu einem einheitlichen Hohlraume, dem Cavum subdurale, vereinigen. Gegen die Oberfläche des Rückenmarkes und Gehirnes zu wird dieser Raum zunächst durch einen nicht aufgelockerten, zellreichen Rest des Füllgewebes begrenzt, welcher die Anlage der weichen Haut, der Leptomeninx darstellt. Auch hier kommt es dann zur Auflockerung und Hohlraumbildung, wodurch das Cavum subarachnoidale entsteht, dessen Begrenzung durch die Arachnoidea und Pia mater gebildet werden.

Durch das Füllgewebe verlaufen die Blutgefäße und in ihm liegen die von und zu den Zentralorganen ziehenden Nerven und deren Ganglien. Besonders mächtig ist dieses Gewebe an den den späteren Cisternae subarachnoideae entsprechenden Stellen, sowie ventral vom Rückenmarke ausgebildet und es erhält sich an diesen Stellen auch länger als an den übrigen.

## Die Entwicklung der Hirn- und Rückenmarksnerven.

Die von und zu den Zentralorganen des cerebrospinalen Nervensystems verlaufenden Hirn- und Rückenmarksnerven sind anatomisch und entwicklungs-geschichtlich nicht von gleicher Art. Der Nervus olfactorius, opticus und acusticus nehmen allen anderen Nerven gegenüber eine Sonderstellung ein, lassen sich jedoch, da jeder von ihnen wiederum seine Besonderheit besitzt, nicht in eine einheitliche Gruppe einreihen. Die übrigen Gehirnnerven kann man mit den Rückenmarksnerven in eine Gruppe zusammenfassen, wenn man nicht bloß die Ausbildungsart dieser Nerven beim Menschen, sondern bei den Wirbeltieren überhaupt berücksichtigt. Als Typus ihrer Zusammensetzung und ihrer Entwicklung kann dann ein Rückenmarksnerv betrachtet werden, d. h. an jedem dieser Nerven kann ein motorischer und ein sensibler Anteil unterschieden werden, wobei der motorische Kern innerhalb, der sensible außerhalb des Zentralorganes gelegen ist. Hierzu gesellen sich Anteile, welche dem autonomen Nervensystem angehören. Die sensiblen Anteile fehlen beim Menschen dem 3., 4., 6. und 12. Hirnnerven, finden sich aber bei gewissen niederen Wirbeltieren auch bei diesen Nerven vor und werden — rudimentär und vorübergehend — beim 12. Hirnnerven auch beim Menschen angelegt. Bei den motorischen Anteilen der Hirnnerven sind jene zu unterscheiden, welche den im Vorder- und den im Seitenhorne des Rückenmarkes enthaltenen Nervenzellkernen — „Muskelkernen“ — entsprechen. Den im Vorderhorne enthaltenen Kernen entsprechen die Kerne jener Hirnnerven, welche rein motorisch sind, also die Kerne des 3., 4., 6. und 12. Hirnnerven, während die motorischen Kerne des 5., 7., 9., 10. und 11., also der gemischten Hirnnerven der Seitensäule des Rückenmarkes entsprechen.

Die Entwicklung der motorischen Anteile der Hirn- und Rückenmarksnerven beginnt früher als jene der sensiblen, insofern als die motorischen Nervenfortsätze früher von den betreffenden Nervenzellen der Zona nuclearis gebildet werden. Schon in der 3. Woche beginnen die vorderen Wurzeln der Rückenmarksnerven aus dem Randschleier auszutreten. Dieser Austritt erfolgt zuerst im Bereiche des Halsmarkes und schreitet in caudaler Richtung fort.

Eine Segmentierung ist hierbei nicht vorhanden, vielmehr treten die Nervenfortsätze der ganzen Länge des Rückenmarkes nach in gleichmäßigen Abständen aus. Da jedoch je eine Gruppe von Nervenfortsätzen zur Mitte der Muskellamelle je eines Urwirbels hin konvergiert, kommt eine den Urwirbeln entsprechende Segmentierung seitlich und in einiger Entfernung von den Austrittsstellen der motorischen Nervenfortsätze aus dem Rückenmarke zustande. Jedem Urwirbel entspricht demnach eine Gruppe von Nervenfasern, welche die vordere Wurzel eines Rückenmarksnerven darstellt. Nur zu den letzten Urwirbeln treten keine Wurzelfasern, da das untere Rückenmark keine Nervenzellen bildet. Jeder dieser vorderen Wurzeln der 31 Rückenmarksnerven entspricht eine Gruppe von Nervenzellen in der Vorder säule des Rückenmarkes, ein „Muskelkern“. In dieser Hinsicht besteht daher

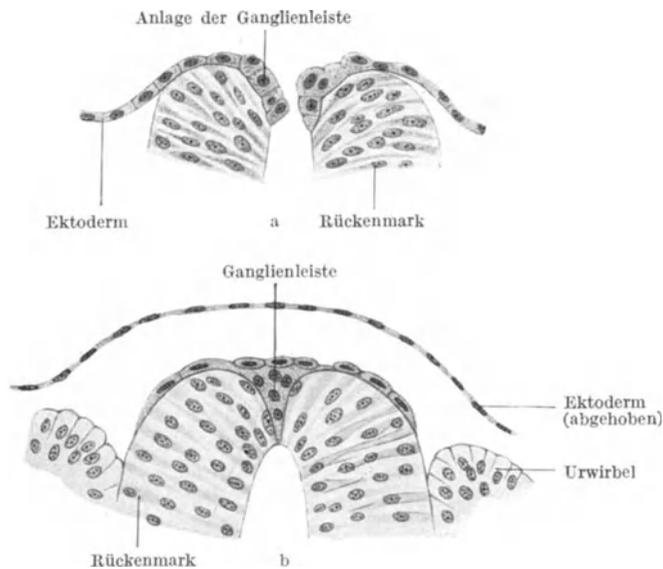


Abb. 376. Teile von Querschnitten durch einen menschlichen Embryo mit 13 Urwirbelpaaren. a durch die noch offene Medullarrohranlage; b durch das Medullarrohr in der Gegend des 3. Urwirbels. Die Anlage der Ganglienleiste ist durch dunklere Färbung bezeichnet. Nach LENHOSSEK.

eine Neuomerie des Rückenmarkes, jeder dieser Muskelkerne stellt ein Neuomer dar. Äußerlich ist diese Neuomerie nicht bemerkbar. Da jede der vorderen Wurzeln zu je einem Urwirbel, und zwar zu dessen Muskellamelle, zum Myotom, zieht, entspricht diese Neuomerie der Myomerie, welche, wie bereits erörtert wurde (S. 138), die erste Organsegmentierung des Körpers darstellt. — Später wird die Segmentierung auch an den Austrittsstellen der Wurzelfasern aus dem Rückenmarke bemerkbar.

Da die motorischen Anteile der Hirnnerven, wie erwähnt wurde, von zwei verschiedenen gelagerten Zellgruppen aus entstehen, entsprechen ihnen auch zwei Wurzelreihen. Die eine, die ventrale Wurzelreihe ist die Fortsetzung der vorderen Wurzeln des Rückenmarkes und gehört den rein motorischen Hirnnerven an, dem 3., 4., 6. und 12. Die andere, die laterale Wurzelreihe gehört den gemischten Hirnnerven an. Sie liegt dicht neben den zur Hirnwand ziehenden Fasern der Ganglien der betreffenden Nerven.

Die Bildung des sensiblen Anteiles der Nerven geht von der sog. Ganglienleiste, Ganglienstreif, Crista neuralis aus. Diese entsteht während

der Vereinigung der beiden Nervenwülste zum Nervenrohre. Bevor diese Vereinigung erfolgt, tritt an den einander zugekehrten Firsten der beiden Nervenwülste eine lebhafte Zellwucherung ein (Abb. 376 a). Die hierdurch entstandenen Zellen unterscheiden sich von den übrigen Zellen der Nervenanlage durch ihre rundliche Form und durch ihr helleres Aussehen. Sie schieben sich jederseits als ein solider Zellstrang zwischen das Ektoderm und die Verschlussstelle des Nervenrohres ein und bilden so die Ganglienleiste. Bei Embryonen mit 7 Urwirbelpaaren ist sie bereits vorhanden. Das Ektoderm schließt sich über ihr zusammen und sie wird keilförmig in der Verschlussstelle des Nervenrohres, zwischen den Firsten der beiden Nervenwülste eingeschlossen (Abb. 376 b). Schon nach kurzer Zeit, bereits bei Embryonen von etwa 3 mm größter Länge, löst sich die Ganglienleiste — und zwar zuerst im Bereiche des Gehirnes — vom Nervenrohre ab und ihre Zellen wandern nun, sich in zwei Gruppen teilend, auf jeder der beiden Körperseiten von der dorsalen zur seitlichen Fläche des Neuralrohres, wo sie liegen bleiben. Aus der unpaaren Ganglienleiste entstehen auf diese Weise zwei Leisten, welche zu beiden Seiten des Neuralrohres liegen.

Die Ganglienleiste wird über der ganzen Rückenmarksanlage gebildet und setzt sich nach vorne hin auch auf die Anlage des Gehirnes fort. Man kann demnach einen Rückenmarks- und einen Hirnteil der Ganglienleiste (Rumpf- und Kopf-Ganglienleiste), eine *Crista neuralis spinalis* und eine *Crista neuralis cerebralis* unterscheiden. Die *Crista neuralis cerebralis* ist nur im Bereiche des Rautenhirnes gut ausgebildet und nur hier löst sie sich vom Hirnrohre ab, um in zwei Abschnitte geteilt an dessen Seitenflächen herabzurücken und Ganglien zu bilden. Nach vorne vom Rautenhirne kommt es zwar beim Schlusse des Hirnrohres zu einer ähnlichen Zellwucherung, jedoch nicht zur Ablösung einer Leiste. Die Spur dieser Zellwucherung läßt sich auch noch an der offenen Anlage des Vorderhirnes erkennen, wo sie vorne mit einer Furche, dem *Sulcus cristae neuralis*, endigt (Abb. 384).

Eine Segmentierung ist an der Ganglienleiste zunächst nicht vorhanden. Indem aber später im Rückenmarksteile der Leiste in regelmäßigen, den Urwirbeln entsprechenden Abständen stärkere Zellvermehrung eintritt, entstehen Zellhaufen, welche die Anlagen der Spinalganglien darstellen. Es werden mehr solcher Anlagen (bis zu 36) gebildet als erhalten bleiben (31). Die am meisten caudal gelegenen Spinalganglien bilden sich später zurück. Die Kopf-ganglienleiste wird durch das Ohrbläschen in eine vordere und eine hintere Abteilung geteilt und zerfällt dann in vier Ganglien, die Kopfganglien, von welchen zwei vor, zwei hinter dem Ohrbläschen liegen. Aus den vor dem Ohrbläschen gelegenen beiden Ganglien entstehen das Ganglion *semilunare nervi trigemini* und das Ganglion *acustico-faciale*, aus welchem das Ganglion *geniculi nervi facialis* und das Ganglion *nervi acustici* entstehen; aus den hinter dem Ohrbläschen gelegenen Ganglien entwickeln sich die Ganglien des 9. und 10. Hirnnerven.

Über die Beziehung der Kopfganglien zu den sog. Sinnesplacoden siehe Entwicklung der Sinnesorgane.

Die aus den beiden Ganglienleisten entstandenen Spinalganglien bestehen aus Zellen verschiedener Art. Wie in den Zentralorganen kann man auch bei ihnen zunächst den Neuro- und den Glioblasten entsprechende Zellen unterscheiden. Die Glioblasten liefern die Kapsel- oder Mantelzellen, die Neuroblasten entwickeln sich zu drei Zellarten, in die für das betreffende Ganglion typischen Nervenzellen, in sympathische Nervenzellen und in gewissen Ganglien auch noch zu den chromaffinen Zellen der Paraganglien des *Sympathicus*. Endlich differenzieren sich gewisse Zellen — Lemmoblasten — zu den Scheidenzellen der Nervenfasern (Zellen der SCHWANNschen Scheide).

Die drei zuletzt genannten Zellarten wandern aus den Ganglien zu ihren bleibenden Lagestätten aus. Die im Ganglion verbleibenden Nervenzellen senden in der 5. Woche zwei Fortsätze aus, sie sind also bipolare Ganglienzellen. Diese ursprüngliche Bipolarität ändert sich bei den Zellen der Spinalganglien in eine scheinbare Unipolarität, da die beiden Nervenfortsätze mit ihren Abgangswurzeln zu einem ihnen gemeinsamen Zellfortsatze zusammenfließen, dann jedoch wieder auseinandergehen. Der eine der beiden Fortsätze der Nervenzellen der Kopf- und Spinalganglien wächst zentralwärts, d. h. bei den Ganglien der Hirnnerven zum Gehirne, bei den Spinalganglien zum Rückenmark; der andere wächst aus den Ganglien peripheriewärts in das Versorgungsgebiet des betreffenden Nerven aus. Diese Fortsätze stellen bei den Hirn- und Rückenmarksnerven den sensiblen Anteil dar. Während dieser bei den Rückenmarksnerven annähernd gleich stark, bzw. mit den vorderen motorischen Wurzeln übereinstimmend ausgebildet ist, ist er bei den einzelnen Hirnnerven ungleich stark entwickelt.

An der Bildung der Rückenmarksnerven beteiligen sich ferner Nervenfortsätze, welche aus den Zellen des vom 8. Hals- bis zum 3. Lendensegmente reichenden Nucleus sympathicus des Rückenmarkes auswachsen und — wahrscheinlich durch die hinteren Wurzeln — zum Grenzstrange des Sympathicus ziehen.

Endlich wachsen aus Nervenzellen des Mittel- und Rautenhirnes, sowie des Nucleus parasympathicus caudalis des untersten Rückenmarkabschnittes Nervenfortsätze aus, welche sich den Fasern des Nervus oculomotorius, facialis, glossopharyngeus, vagus und (als Nervus pelvius) den Nerven der Beckenorgane anschließen. Sie bilden den parasympathischen Anteil dieser Nerven.

### Die Rückenmarksnerven.

Nach der eben gegebenen Darstellung der allgemeinen Entwicklung der Hirn- und Rückenmarksnerven entstehen die vorderen Wurzeln der letzteren von den motorischen Zellen der Vordersäule des Rückenmarkes, die hinteren Wurzeln von den Spinalganglienzellen aus (Abb. 377, 379, 664). Zu den von diesen Quellen entstehenden Nervenfasern gesellen sich in gewissen Abschnitten die von den Zellen des Truncus sympathicus und des Nucleus parasympathicus stammenden Nervenfortsätze.

Die vorderen Wurzeln treten zunächst in ununterbrochener Reihe, später — schon bei Embryonen vom Anfange des 2. Monates — in segmentaler Weise aus dem Rückenmark aus. Die hinteren Wurzelfasern dagegen treten in fortlaufender Reihe in das Rückenmark ein (Abb. 379), weisen daher keine Segmentierung auf, ein Verhalten, das sich auch späterhin nicht ändert. Die von den Spinalganglien peripheriewärts abgehenden Fasern sind dagegen in den einzelnen Ganglien in entsprechende Bündel zusammengefaßt, also segmental angeordnet. Sie wachsen in lateral-ventraler Richtung auf die vorderen Wurzeln zu und vereinigen sich mit ihnen zur Bildung des kurzen Stammes eines Nervus spinalis (Abb. 377, 379). Dieser wächst im Mesoderm weiter, verzweigt sich und besitzt bereits bei 10 mm langen Embryonen die für einen Spinalnerven typischen Äste, den Ramus dorsalis und den Ramus ventralis, von welchen seitlich ein Ast zu den Rückenmarkshüllen und medial ein gegen die Aorta hinziehender Ast, der Ramus visceralis s. communicans (Abb. 381), abzweigt. Der stärkere Zweig ist der Ramus ventralis, welcher zur lateralen und ventralen Körperwand vorwächst und die hier vorhandenen Gewebe versorgt. Da die Gliedmaßen aus der seitlichen Körperwand aussprossen, wachsen Zweige der Rami ventrales auch in die Gliedmaßenanlagen ein (Abb. 378), und zwar von so vielen Spinalnerven als es der Breite der Gliedmaßenbasis entspricht.

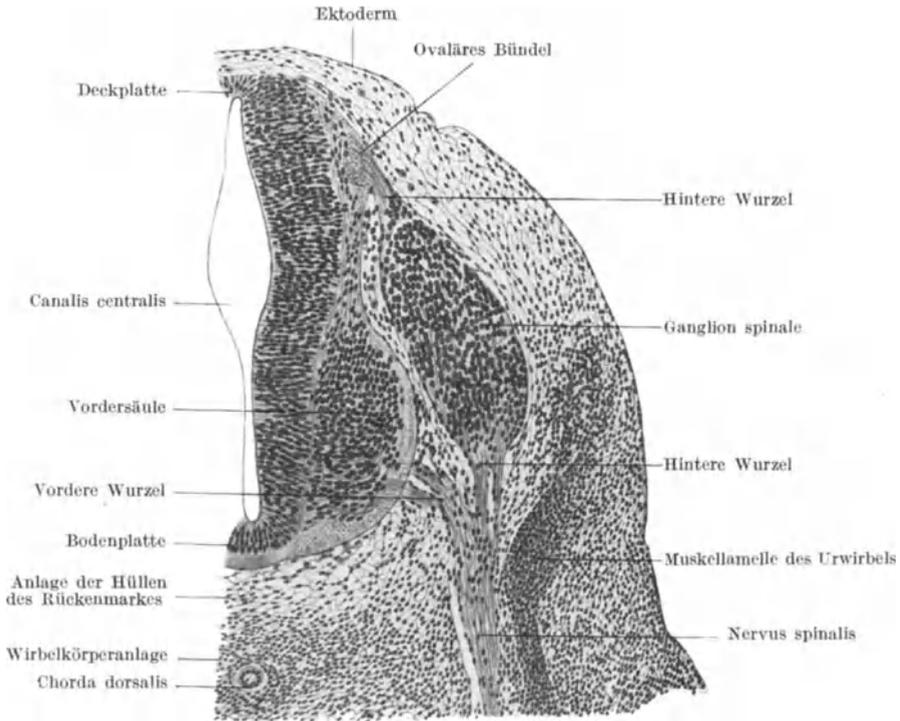
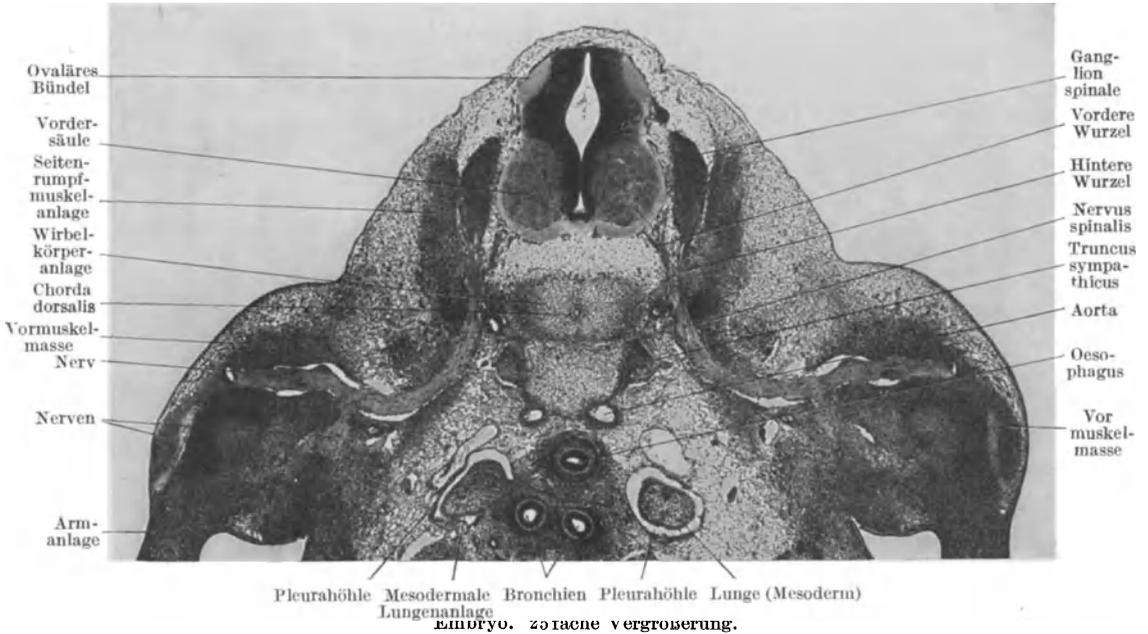


Abb. 377. Teil eines Querschnittes durch den Vorderrumpf eines 8,5 mm langen menschlichen Embryo. 82fache Vergrößerung.



Embryo. 20fache Vergrößerung.

Da sich die Anlage des Armes über die vier unteren Hals- und das erste Brustsegment, die Anlage des Beines über die fünf Lenden- und die drei oberen Sakralsegmente erstreckt, wachsen die Nerven dieser Segmente in die Gliedmaßenanlagen hinein. An der Eintrittsstelle in die Gliedmaßenanlage bilden die Nerven Plexus, und zwar — wegen der caudalwärts fortschreitenden Bildung

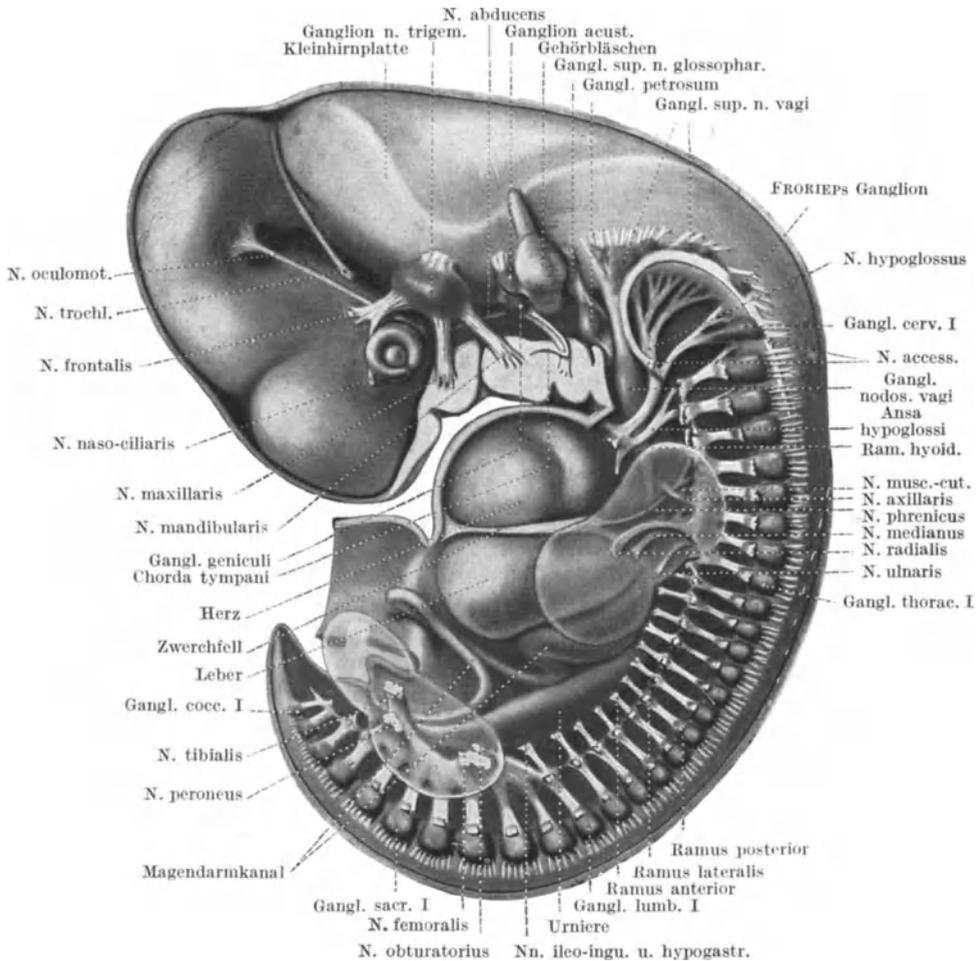


Abb. 379. Rekonstruktion des cerebro-spinalen Nervensystems eines 10 mm langen menschlichen Embryo. 10fache Vergrößerung. Nach STREETER.

der Spinalnerven — den Plexus brachialis schon bei 7 mm, den Plexus lumbosacralis erst bei 10 mm langen Embryonen. Eine Übersicht über die Rückenmarks- und Hirnnerven bei einem Embryo von dieser Länge gibt die Abb. 379.

Die Beziehungen zwischen den motorischen und sensiblen Anteilen der Spinalnerven einerseits und den von ihnen versorgten Gebieten andererseits sind bei niederen Wirbeltieren und im Anfange der Entwicklung der höheren Wirbeltiere sehr einfache. Jeder vorderen Wurzel entspricht ein Myomer, ein Myotom, d. h. die Muskellamelle eines Urwirbels, jeder hinteren Wurzel ein bestimmtes Hautgebiet, ein Dermomer oder Dermatomer (Abb. 493, 656). Den vorderen Wurzeln schließen sich aber einzelne Nervenfasern an, welche

von den kranial und caudal gelegenen Muskelkernen des Rückenmarkes stammen, so daß also in jeder Wurzel zwar die Hauptmasse der motorischen Fasern des betreffenden Spinalnerven, außerdem aber auch noch Fasern der benachbarten Nerven verlaufen. Allerdings treten diese Fasern zumeist nicht in die von dem betreffenden Spinalnerven versorgten, sondern in die kranial, bzw. caudal gelegenen Muskeln ein, so daß also die Muskeln zumeist nur von einem Spinalnerven versorgt werden und nur scheinbar eine Polyneurie der Muskeln besteht. — Eine weitere Komplikation tritt dadurch ein, daß sich die Myotome übereinander schieben, daß ferner die vielen, nicht aus der Muskel-lamelle der Urwirbel entstehenden Muskeln mannigfache Verschiebungen und Gestaltveränderungen erfahren, denen sich die Nerven dieser Muskeln anpassen müssen. Diese Umstände bilden die Hauptursache für den Faseraustausch zwischen den Spinalnerven, für die Bildung der Plexus. An den Abgangsstellen der Gliedmaßen vom Rumpfe sind die Bedingungen für die Bildung solcher Plexus naturgemäß besonders günstige, da die Entwicklung der Gliedmaßenmuskulatur die regelmäßige Anordnung der übrigen Rumpfmuskeln unterbricht und außerdem mannigfache Muskelverschiebungen veranlaßt. — Die segmentale Anordnung der sensiblen Endgebiete der Spinalnerven ist, wie die Myomerie, nur im Bereiche des Rumpfes deutlich ausgeprägt. Im Bereiche der aus dem Rumpfe auswachsenden Gliedmaßen erhalten die Dermatome eine weniger regelmäßige Anordnung und Form. Im übrigen greifen die Nerven der einzelnen Gebiete auch auf die unmittelbar benachbarten Hautgebiete über.

Die sensiblen Nervenfasern wachsen in ihre Endgebiete ein, wo sie teils mit freien Endverzweigungen, teils innerhalb besonderer Organe, der Endkörperchen, enden. Die motorischen Nervenfasern wachsen zwischen den Muskelgruppen, im embryonalen Bindegewebe, zu ihren Muskeln hin. Die Eintrittsstellen der Nerven in den Muskel liegen nahe der Mitte des Muskels auf der dem Nervenstamme zugekehrten Fläche des Muskels. Verlaufen die Muskelfasern quer zum Hauptstamme des Nerven, so steht auch der Nerv quer zu den Muskelfasern und gibt seine Zweige nach den beiden Seiten hin ab; verlaufen die Muskelfasern parallel zum Nervenstamme, so tritt der Nerv zumeist am proximalen Drittel des Muskels ein und seine Fasern verlaufen von der Eintrittsstelle aus in distaler Richtung parallel mit den Muskelfasern.

### Die Hirnnerven.

Entsprechend den früheren Erörterungen werden die Hirnnerven hier in drei Gruppen gesondert besprochen werden. Zur ersten Gruppe gehören der Nervus olfactorius, der Nervus opticus und der Nervus acusticus; zur zweiten die rein motorischen Nerven, der Nervus oculomotorius, trochlearis, abducens und hypoglossus; zur dritten die gemischten Nerven, und zwar der Nervus trigeminus, facialis, glossopharyngeus, vagus und accessorius.

**Nervus olfactorius.** Die Fasern des Nervus olfactorius entstehen vom Epithel des Riechsackes aus. Gewisse Zellen dieses Epithels werden zu Nervenfortsätzen, welche zu Ende des 1. Monats von ihrer basalen Seite aus einen Nervenfortsatz gegen das Gehirn zu aussenden. Die Gesamtheit dieser zunächst eng beieinander liegenden Fortsätze bildet einen kurzen einheitlichen Nervenstamm (Abb. 427). Da der Riechsack ursprünglich hinter der Riechhirnaufladung des Endhirnes liegt, wachsen die vom Riechsacke aussproßenden Nervenfasern nach vorne. Sie konvergieren hierbei, weil die Fläche des Riechlappens, an welcher sie endigen, kleiner als jene Fläche des Riechsackes ist, von welcher sie ausgehen. Die Nasenhöhle verschiebt sich später nach vorne bis unter den Riechlappen.

Infolgedessen verläuft der Nerv jetzt nicht mehr nach vorne, sondern nach aufwärts und er wird ferner kürzer. Da sich die Oberfläche des Riechlappens gleichzeitig vergrößert, die Endpunkte der Nervenfasern daher auseinander weichen, wird auch der Nerv selbst in seine Fasern aufgesplittert. Aus dem einheitlichen Nervenstrange entstehen auf diese Weise 15—20 Nervenfaserbündel, die Riechfäden, *Fila olfactoria*. Das embryonale Bindegewebe, in welchem sie liegen, liefert später unter anderem auch die *Lamina cribrosa* des Siebbeines, in deren Löcher die *Fila* eingeschlossen werden. Die Nervenfortsätze dringen in den *Bulbus olfactorius* ein, mit dessen Mitralzellen sie die *Glomeruli olfactorii* bilden.

An der medialen Seite des *Nervus olfactorius* tritt frühzeitig der *Nervus terminalis* auf. Seine Fasern ziehen mit dem *Nervus olfactorius* nach aufwärts und enden im medialen Abschnitte des *Bulbus olfactorius* im *Ganglion terminale*. Sie kommen wahrscheinlich aus dem *Ganglion terminale*, das von Zellen gebildet wird, welche vom Epithel der Riechgrube stammen und sich unter diesem Epithel ansammeln.

**Nervus opticus.** Die Fasern des Sehnerven entstehen als Nervenfortsätze der Ganglienzellschichte (*Ganglion nervi optici*) der *Retina*. Sie ziehen, in die Fläche umbiegend, in der Nervenfaserschichte der *Retina* zur späteren *Papilla nervi optici* und verlaufen dann im *Augenbecherstiele*, von Gliazellen und Bindegewebe umhüllt, weiter (Näheres siehe *Entwicklung des Auges*). Ein Teil von ihnen tritt im *Chiasma nervorum opticorum* auf die Gegenseite (Abb. 370). Die Fasern wachsen bis zu den Kernen des *Corpus geniculatum laterale*, des *Pulvinar* und des *Colliculus superior*. Da die *Retina* selbst einen Gehirnteil darstellt, ist der *Nervus opticus* ein Verbindungsstrang zwischen Hirnteilen. Er ist also kein Nerv, sondern eine Vereinigung von Projektions-, Commissuren- und Assoziationsfasern.

**Nervus acusticus.** Der *Nervus acusticus* entsteht aus den Fortsätzen der Nervenzellen des *Ganglion acusticum*, welche zentralwärts zur Hirnwand ziehen, um in den *Nuclei vestibulares* und *cochleares* zu enden (Näheres über das *Ganglion* und seine peripheren Fortsätze bei der *Entwicklung des Gehörganges*).

**Nervus oculomotorius.** Im vorderen Abschnitte des Mittelhirnes liegen beiderseits von der Mittellinie am Boden des *Aquaeductus cerebri* (Abb. 380, 381) mehrere Kerne. Die ventralwärts wachsenden Fortsätze der Nervenzellen dieser Kerne vereinigen sich zum *Nervus oculomotorius* (Abb. 379, 663, 664). Ihnen schließen sich Fasern an, welche vom mesencephalen Abschnitte des *Parasympathicus* stammen.

**Nervus trochlearis.** Die Kerne der beiden *Nervi trochleares* liegen zu beiden Seiten der Mittellinie im hinteren Abschnitte des Bodens des *Aquaeductus cerebri*. Die Nervenzellen senden ihre Fortsätze um den *Aquaeductus cerebri* herum dorsalwärts (Abb. 380), so daß sie, nachdem sie sich gekreuzt haben, dorsal rechts und links vom *Frenulum veli medullaris superioris* als *Nervi trochleares* (Abb. 379, 664) aus der Hirnsubstanz austreten. Der *Nervus trochlearis* ist der einzige Hirnnerv, dessen Fasern an der dorsalen Fläche des Gehirnes austreten.

**Nervus abducens.** Der Kern des 6. Hirnnerven liegt neben dem *Sulcus medianus internus rhombencephali* im 4. Neuromer des Rautenhirnes. Die von den Nervenzellen dieses Kernes ventralwärts auswachsenden Nervenfortsätze biegen nach ihrem Austritte aus dem Gehirne in rechtem Winkel nach vorne um (Abb. 380, 664). Der Kern des Nerven liegt ursprünglich etwas tiefer als später, er rückt also dorsalwärts vor. Er ist ferner verschieden lang, so daß er manchmal bis zum Kerne des *Nervus trigeminus* reicht.

**Nervus hypoglossus.** Der lange, im hinteren Abschnitte der *Fossa rhomboidalis* neben der Mittellinie gelegene Kern des 12. Hirnnerven entsendet die

Fortsätze seiner Nervenzellen ursprünglich in 3—4 segmentalen Bündeln ventralwärts. In der 4. Woche vereinigen sich diese Bündel zu einem Stamme, welcher um das Ganglion nodosum vagi nach vorne zur Anlage der Zungenmuskulatur wächst (Abb. 380, 379, 605, 664). Von den oberen Halsnerven wachsen Zweige an ihn heran, um mit ihm die Ansa hypoglossi zu bilden.

Die Kerne des Nervus oculomotorius, trochlearis, abducens und hypoglossus bilden, ihrer Lage nach, eine Fortsetzung der Kerne der vorderen Wurzeln der Rückenmarksnerven. Ihre Fasern entsprechen daher den vorderen Wurzeln der Rückenmarksnerven und sie treten daher auch ventral, rechts und links von der Mittellinie, an der „ventralen Wurzellinie“ aus dem Gehirne heraus. Der Kern des 12. Hirnnerven schließt unmittelbar an den motorischen Kern des 1. Halsnerven an. Nach vorne reicht er manchmal bis zum Kerne des Nervus abducens. Während sich nun bei diesen vier Hirnnerven bei manchen Wirbeltieren auch ein sensibler Anteil — Ganglion und sensible Wurzel — vorfindet, die Nerven daher dieselbe Zusammensetzung wie ein Rückenmarksnerv besitzen, entwickeln sich beim Menschen beim Nervus oculomotorius, trochlearis und abducens nur die motorischen, den vorderen Wurzeln der Rückenmarksnerven entsprechenden Anteile. Bei dem Nervus hypoglossus dagegen bildet sich auch beim Menschen ein kleines Ganglion (FRORIEP's Ganglion) mit einer hinteren sensiblen Wurzel aus (Abb. 379), das zwar gewöhnlich schon in der Mitte des 2. Monats verschwindet, manchmal aber erhalten bleibt.

Im Gegensatz zu den motorischen Augenmuskelnerven und zum Nervus hypoglossus sind der 5., 7., 9. und 10. Hirnnerv gemischte Nerven. Ihr sensibler Anteil stammt von den Kopfganglien, der motorische — auch visceral-motorische genannte — entsteht von Kernen aus, welche seitlich von den Kernen der rein motorischen Hirnnerven liegen und welche eine Fortsetzung der Kerne der Seitensäule des Rückenmarkes bilden. Die motorischen Wurzelfasern treten daher auch nicht in der ventralen, sondern in einer lateralen Wurzellinie aus dem Gehirne aus. Sie liegen infolgedessen den aus den Ganglien zum Gehirne aufsteigenden sensiblen Wurzelfasern dicht an (Abb. 380). Zu diesen Anteilen kommen noch vom Sympathicus und Parasympathicus stammende Fasern. Die Menge dieser verschiedenen Faserarten ist nun bei den einzelnen Nerven eine verschiedene.

**Nervus trigeminus.** Von jenem Teile der Ganglienleiste, welcher beim Schlusse des hinteren Abschnittes des Mittelhirnes und des vorderen Abschnittes des Rautenhirnes entsteht, bildet sich ein großes Ganglion (Abb. 334, 335, 379, 380, 381, 605, 663), das größte Ganglion des Embryo, das Ganglion semilunare nervi trigemini oder Gasseri. Es liegt der Seitenwand des Rautenhirnes in der Gegend der Rautenhirnbreite an. Infolge seiner Größe wölbt es die Körperwand des Embryo vor und ist daher als Wulst am Embryo bemerkbar (Abb. 212, 214, 215, GG). Schon in der 3. Woche senden seine Zellen Fortsätze aus. Die zum Gehirne ziehenden bilden den sensiblen Stamm, die Portio major des Nervus trigeminus. Sie wachsen in der Hirnwand als Tractus spinalis und cerebralis (Abb. 380) zum Nucleus tractus spinalis nervi trigemini bzw. zum Nucleus sensibilis nervi trigemini. Die vom Ganglion aus peripheriewärts ausgehenden Nervenfasern teilen sich in drei Stämme, welche nach vorne bzw. nach abwärts und hinten wachsen (Abb. 379, 380, 663, 664). Das Versorgungsgebiet dieser drei Stämme bildet der 1. Kiemenbogen, die Stirn-, Augen-, Nasengegend und die Mundbucht. Der nach vorne ziehende Stamm ist der Ramus ophthalmicus; er zieht über der Augenblase zur Stirne. Nach abwärts und vorne wächst der Ramus maxillaris in den Oberkieferfortsatz, nach abwärts und nach hinten der Ramus mandibularis in den Unterkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens (Abb. 379, 380, 427).

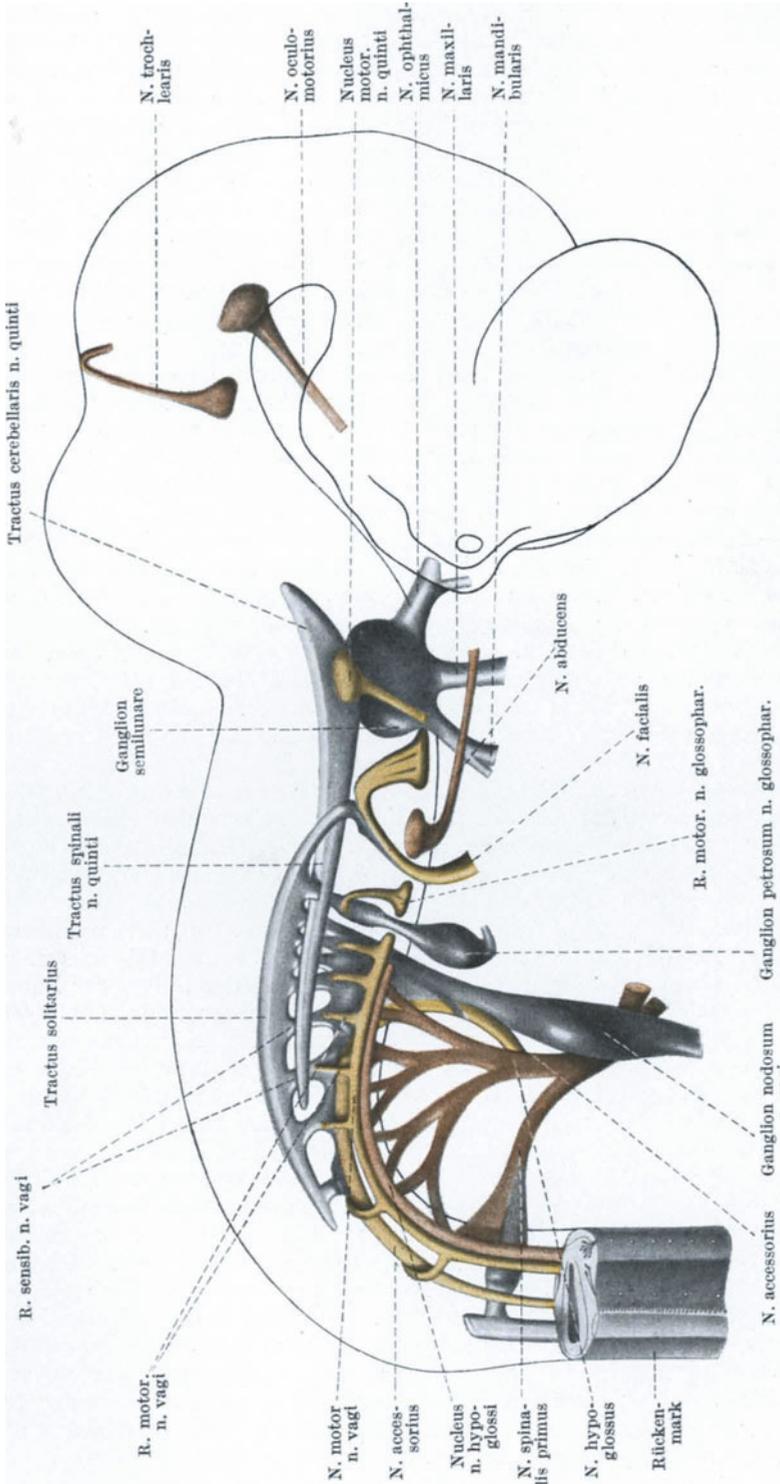


Abb. 380. Rekonstruktion und Lage der linksseitigen Hirnnerven eines 10 mm langen menschlichen Embryo. Ansicht von rechts. Die motorischen Kerne und Nerven sind durch hellbraune bzw. gelbe, die sensiblen durch graue Färbung gekennzeichnet. Mit Benutzung einer Abbildung von STRAESSER.

Der kleinere motorische Anteil des Nervus trigeminus wird von den Fasern gebildet, welche von den Nervenzellen des in der Seitenwand des Rautenhirnes gelegenen motorischen Trigeminuskernes (Nucleus masticatorius) auswachsen. Sie legen sich bei ihrem Hervortreten aus dem Gehirne als *Portio minor* dicht an die mediale Fläche der *Portio major* und an das Ganglion semilunare an (Abb. 380) und wachsen dann, indem sie sich eine Strecke weit dem Ramus mandibularis anschließen, in ihr Versorgungsgebiet ein (Kaumuskulatur, einige Muskeln des Mundbodens, des Mittelohres und des Gaumens).

Das Ganglion semilunare enthält außer den sensiblen auch noch Zellen des Sympathicus und Parasympathicus. Diese Zellen wandern mit sensiblen Zellen des Ganglion semilunare entlang der Äste peripheriewärts und bilden an diesen Ästen das Ganglion ciliare, sphenopalatinum, oticum und submandibulare (Abb. 381).

**Nervus facialis.** Die Hauptmasse des 7. Hirnnerven wird von motorischen Fasern gebildet, welche von einem hinter dem motorischen Kerne des Nervus trigeminus, hinter und seitlich vom 6. Hirnnerven liegenden, aus mehreren Zellgruppen bestehenden Kerne ausgehen. Diese Fasern wachsen jedoch nicht gleich ventralwärts vor, wenden sich vielmehr dorsal-, medialwärts und nach vorne, um dann erst im Bogen nach hinten, lateral und abwärts zu verlaufen (Abb. 379, 380, 663) — inneres Knie des Nervus facialis. Sie umgreifen dabei den Kern des Nervus abducens, der sich in dem von den Facialisfasern gebildeten Bogen dorsalwärts verschiebt. Nach ihrem Hervorsprossen aus der Rautenhirnwand wachsen sie als Nervus facialis nach abwärts und hinten in den 2. Kiemenbogen ein (Abb. 605, 663), wo sie u. a. auch zur Anlage des Platysma treten. Der obere Abschnitt dieses Muskels gelangt später in das Gebiet des Gesichtes, um dort die mimische Muskulatur zu bilden. Die zu diesem Muskelabschnitte getretenen Facialisäste wandern mit, so daß der Nervus facialis auch zum Gesichte gelangt (Abb. 666, 667).

Der sensible Anteil des Nervus facialis entsteht von dem kleinen Ganglion faciale oder geniculi, welches dem Ganglion acusticum zunächst so enge angeschlossen ist, daß man beide zusammen auch als Ganglion acustico-faciale (Abb. 334, 335, 374, 445) bezeichnet. Die zentralen Fortsätze des Ganglion faciale ziehen als Nervus intermedius in die Hirnwand und schließen sich daselbst den Fasern des Tractus solitarius an (Abb. 380); die peripheren Fortsätze wachsen als Teil der Chorda tympani und des Ramus lingualis n. trigemini zu den Geschmacksknospen am Rücken und an der Spitze der Zunge. Das Ganglion faciale trennt sich hierauf vom Ganglion acusticum (Abb. 452) und wird später mit dem Ganglion acusticum peripheriewärts verschoben und im Schläfenbein eingeschlossen. Da es hier in dem sog. äußeren Knie des Nervus facialis liegt, wird es als Ganglion geniculi bezeichnet.

Aus den parasympathischen Kernen des Rautenhirnes (Nucleus salivarius superior) wachsen Fasern zum Nervus facialis, welche den Nervus petrosus superficialis major und mit dem Nervus intermedius die Chorda tympani bilden. Sie wachsen zum Ganglion sphenopalatinum bzw. zum Ganglion submandibulare.

**Nervus glossopharyngeus.** Im Gegensatz zu dem vorwiegend motorischen Nervus facialis ist der Nervus glossopharyngeus fast ganz sensorisch. Sein von der Ganglienleiste hinter dem Ohrbläschen gebildetes Ganglion teilt sich in das Ganglion superius und petrosus (Abb. 380, 381). Die zentralen Fortsätze dieser Ganglien ziehen in der Hirnwand teils zum sensiblen Kerne des Nervus glossopharyngeus, teils als Teil des Tractus solitarius zum Nucleus tractus solitarii. Die peripheren Fortsätze wachsen nach abwärts in den 3. Kiemenbogen (Abb. 379, 663). — Der kleine motorische Anteil des Nerven stellt Fasern dar, welche von zwei dem 9. und 10. Hirnnerven gemeinsamen motorischen

Kernen — Nucleus ambiguus und Nucleus dorsalis — auswachsen. Diese Kerne liegen lateral von der vorderen Abteilung des Hypoglossuskernes. Die motorischen Fasern des Nervus glossopharyngeus wachsen zur Schlundwand und zum weichen Gaumen, um den Musculus stylopharyngeus, den Musculus levator veli palatini und Constrictoren des Pharynx zu versorgen. — Von einem Kerne des Rautenhirnes (Nucleus salivarius inferior) wachsen parasymphatische Fasern zum Nervus glossopharyngeus, um den Nervus tympanicus zu bilden und dann mit dem Nervus petrosus superficialis minor zum Ganglion oticum zu wachsen.

**Nervus vago-accessorius.** Der 10. und 11. Hirnnerv bilden zusammen einen gemischten Hirnnerv (Abb. 380, 381), dessen motorischer Anteil hauptsächlich vom Nervus accessorius gebildet wird. Dieser Anteil besteht aus Fasern, welche aus den bereits erwähnten dem Glossopharyngeus und Vagus gemeinsamen beiden motorischen Kernen im hinteren Abschnitte der Fossa rhomboidea (Nucleus ambiguus und dorsalis), ferner aus einem bis zum 4. Halssegmente reichenden, lateral vom Vorderhorne befindlichen Kerne auswachsen. Die letzterwähnten Fasern bilden den Hauptteil des Nervus accessorius, den man als den „spinalen“ dem aus dem Nucleus ambiguus entspringenden kleineren „cerebralen“ Anteile gegenüberstellen kann. An den spinalen Anteil wachsen Fasern der oberen Halsnerven heran, um mit ihm zusammen den Nervus accessorius zu bilden. Alle diese motorischen Vagoaccessoriusfasern wachsen hierauf in jene Muskeln hinein, für welche der 10. und 11. Hirnnerv bestimmt sind.

Der sensible Anteil des Vagoaccessorius entsteht vor dem hintersten Kopfganglion, dem Ganglion nervi vagi (Abb. 335). Dieses teilt sich in das kleine Ganglion jugulare und das größere Ganglion nodosum, sowie in mehrere kleinere und rudimentäre Accessoriusganglien (Abb. 379, 380). Die zentralen Fortsätze des Ganglion jugulare und nodosum wachsen in der Hirnwand teils als Tractus solitarius zum Nucleus tracti solitarii, teils zum sensiblen Kerne des Nervus vagus in der Ala cinerea. Die peripheren Fortsätze wachsen in den 4. Kiemenbogen und in das hinter ihm gelegene Gebiet ein (Abb. 379).

Aus einem medial vom Nucleus sensibilis nervi trigemini gelegenen Kerne wachsen zahlreiche parasymphatische Fasern zum Ganglion jugulare. Der parasymphatische Anteil des Nervus vagus ist ein sehr großer, da er für ein großes Versorgungsgebiet — für den Darm bis zur Flexura coli sinistra, für die Leber, Bauchspeicheldrüse, Milz, Niere, für die Lungen und für das Herz — bestimmt ist.

Der aus motorischen, sensiblen und hauptsächlich aus parasymphatischen Fasern gebildete Stamm des Vagus wächst caudalwärts vor, erreicht bei etwa 8 mm langen Embryonen den Oesophagus, um an dessen Seite in sein Endgebiet vorzudringen. Die von ihm abgehenden Äste sind gemischt. Der zum 4. Kiemenbogen ziehende Ast wird später zum Nervus laryngeus inferior s. recurrens. Er ist der Nerv dieses Kiemenbogens (Kiemenbogenerv) und zieht außen über die Arterie dieses Kiemenbogens (4. Kiemenbogenarterie, 4. Aortenbogen Abb. 236, 589, 590) hinweg. Diese Arterie wird später mit dem Herzen caudalwärts verschoben, eine Bewegung, welche der Nerv mitmachen muß. Da aus der linken 4. Kiemenbogenarterie der Aortenbogen, aus der rechten die Arteria subclavia dextra entsteht, bildet der Nervus laryngeus inferior später links eine Schlinge um den Arcus aortae, rechts um die Arteria subclavia. — Auch zum 3. Kiemenbogen gibt der Vagus einen Zweig ab, den Nervus laryngeus superior. Er besitzt bei Embryonen regelmäßig ein kleines Ganglion.

## 2. Die Entwicklung des autonomen Nervensystems.

### Der Sympathicus.

Wie bereits erwähnt wurde, enthalten die aus der Ganglienleiste entstandenen Ganglien auch die zur Bildung der Sympathicuszellen bestimmten Zellen, die Sympathicoblasten (Sympathoblasten).

Diese Zellen wandern nun frühzeitig aus den Ganglien entlang der hinteren Wurzeln zu den Stämmen der Rückenmarksnerven. Bei 6 mm langen Embryonen ist diese Wanderung bereits in vollem Gange. Entlang der vorderen Wurzeln sollen — nach einer nicht genügend begründeten Annahme — zum Stamme der Rückenmarksnerven auch noch Zellen wandern, welche aus dem Vorderhorne stammen und welche sich später in gleicher Weise wie die Sympathicoblasten verhalten sollen.

Entlang des Stammes der Rückenmarksnerven wandern die zunächst apolaren Sympathicoblasten zum Ramus ventralis nervi spinalis weiter, verlassen diesen jedoch bald, um medialwärts zur Vorderfläche der Wirbelkörperanlage vorzuwandern. Dort bleiben sie hinter und seitlich von den noch paarigen Aorten liegen (Abb. 378) und vermehren sich, so daß segmental angeordnete Nervenzellgruppen, Ganglien, entstehen. Diese liegen aber so dicht aneinander, daß sie jederseits einen zusammenhängenden Längsstrang, die Anlage des Grenzstranges des Sympathicus, bilden. Da die beiden Grenzstränge hinter und neben den Aorten liegen und diese caudalwärts konvergieren, kommen auch die beiden Grenzstränge caudalwärts einander immer näher zu liegen.

Die Nervenzellen der einzelnen Ganglien der Grenzstranganlage werden multipolar und senden nun kranial- und caudalwärts Fortsätze zu den benachbarten Ganglien aus, wodurch eine Teilung des Stranges in Abschnitte entsteht, von welchen die einen aus den Ganglien, die anderen aus den diese Ganglien verbindenden Zellfortsätzen bestehen. Der Zerfall in diese beiden Arten von Abschnitten wird um so deutlicher, als sich der ganze Strang entsprechend dem zunehmenden Längenwachstum des Embryo stark verlängert. Der ganze bei 9 mm langen Embryonen vorhandene Längsstrang wird nunmehr als der Grenzstrang des Sympathicus, als Truncus sympathicus (Abb. 381), die einzelnen Gruppen der Sympathicuszellen als Grenzstrangganglien oder, da sie den Wirbelkörpern aufliegen, als vertebrale Sympathicusganglien bezeichnet. Die Verbindungsstränge zwischen den Ganglien sind die Rami internodiales.

Die Wanderung der Sympathicoblasten beginnt bei den Spinalganglien der unteren 6 Brust- und der 3 oberen Lendennerven, um hierauf auch von den Spinalganglien der übrigen Rückenmarksnerven auszugehen. Sie betrifft jedoch nicht alle Halsnerven-Spinalganglien. Infolgedessen besteht der Halsteil des Grenzstranges nur aus 3 Ganglien — von welchen die beiden unteren zu einem zusammenfließen können —, während die drei folgenden Abschnitte des Grenzstranges eine annähernd den Körpersegmenten (Rückenmarksnerven) entsprechende Zahl von Ganglien besitzen, und zwar der Brustteil 10—12, der Lendenteil 4, der Kreuzbeinteil 3—4, wozu sich noch ein Ganglion coccygeum gesellt.

Im Bereiche des Halses erscheinen die Grenzstrangganglien früher als die Rami communicantes. Ihre Zellen stammen daher vom Sympathicus-Grenzstrange selbst und erst später, wenn sich die Rami communicantes ausbilden, gesellen sich Zellen zu ihnen, welche von den Spinalganglien der Halsnerven stammen.

Entlang des Weges der Sympathicoblasten vom Ramus ventralis der Rückenmarksnerven zum Grenzstrange wachsen später vom Nucleus sympathicus des Rückenmarkes aus zentrifugale weiße Fasern von den Rückenmarksnerven zu den Ganglien des Grenzstranges aus und andererseits wachsen auf dem gleichen

Wege von den Nervenzellen der Grenzstrangganglien graue Fasern in zentripetaler Richtung vor. Diese beiden Faserarten bilden zusammen den *Ramus communicans* eines Rückenmarksnerven (Abb. 381). Dieser ist also ursprünglich rein cellular, weil nur von der Kette der wandernden Sympathicoblasten gebildet, und besteht erst später aus Nervenfasern.

Bei etwa 10 mm langen Embryonen wandert nun ein Teil der Zellen der Grenzstrangganglien zur Vorderfläche der Aorta, zu den von der Aorta abgehenden Gefäßen und zu den Eingeweideorganen vor, wobei die vorgewanderten

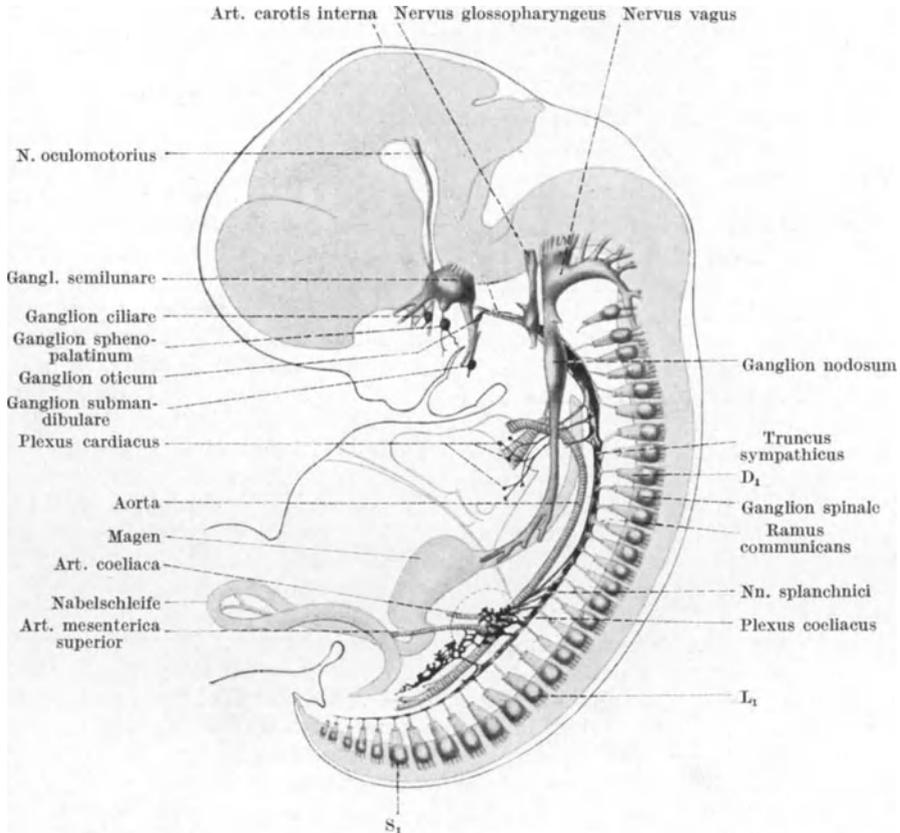


Abb. 381. Profilrekonstruktion des sympathischen Nervensystems eines 16 mm langen menschlichen Embryo. 6fache Vergrößerung. Mit Benützung einer Abbildung von STREETER.

Zellen durch Fortsätze mit den Grenzstrangganglien in Verbindung bleiben. Diese Fortsätze bilden die sympathischen Nerven (Nervi carotici, cardiaci, pharyngei, splanchnici usw.). Der Verlauf dieser Nerven ändert sich entsprechend den während der Entwicklung sich vollziehenden Lageänderungen der von ihnen versorgten Organe. So treten die Nervi splanchnici ursprünglich in querer Richtung an den embryonalen Darm heran. Da sich aber der Darm caudalwärts verschiebt, müssen sich auch die Eintrittsstellen der Nervi splanchnici in die Darmwand caudalwärts verschieben, wodurch diese Nerven ihre schief absteigende Verlaufsrichtung erhalten.

Die vorgewanderten Zellen häufen sich an gewissen Stellen zu neuen Gangliengruppen an, welche gegenüber den als primär bezeichneten Grenzstrangganglien

als sekundäre oder, ihrer Lage entsprechend, als prävertebrale Sympathicuszellen bezeichnet werden. Im Bereiche dieser Ganglien tritt eine Auflockerung der ursprünglich dichten Zellmassen ein, die Nervenzellen verbreiten sich über ein größeres Gebiet und bilden, da sie durch Fortsätze miteinander verbunden bleiben, Geflechte, Plexus (Abb. 381). So entsteht aus den zu beiden Seiten der Arteria coeliaca gelegenen Ganglia coeliaca der Plexus solaris, in welchen der Hauptteil des Nervus vagus einwächst. An den entsprechenden Arterien und Eingeweiden entstehen der Plexus mesentericus superior und inferior, der Plexus aorticus abdominalis, der Plexus gastricus, hepaticus, lienalis, renalis usw.

Von den sekundären Sympathicusganglien lösen sich Zellen ab, um in den Organen selbst tertiäre, viscerele Sympathicusganglien, Organ-ganglien zu bilden, welche sich wiederum in Plexus auflösen (z. B. Plexus myentericus, submucosus in der Darmwand).

### Nebenorgane oder Paraganglien des Sympathicus.

Außer den bereits erörterten Zellarten finden sich in den Spinalganglien noch Zellen vor, welche sich von den übrigen Zellen durch ihre Größe und durch ihr helleres Aussehen unterscheiden. Sie wandern mit den Sympathicoblasten zum Grenzstrange und von dort in das ganze Verbreitungsgebiet des Sympathicus. Frühzeitig unterscheiden sie sich auch chemisch von den übrigen Sympathicuszellen durch ihre Fähigkeit, sich in Lösungen chromsaurer Salze gelb oder braun zu färben, weshalb sie als chromaffine (phaeochrome) Zellen, ihre in den Spinalganglien enthaltenen Mutterzellen als Chromaffinoblasten bezeichnet werden. Die ersten Chromaffinoblasten treten bei etwa 17 mm langen Embryonen auf.

Im Verbreitungsgebiete des Sympathicus häufen sich die chromaffinen Zellen an verschiedenen Stellen in größeren oder kleineren Gruppen an, welche man als Nebenorgane oder als Paraganglien des Sympathicus oder als chromaffine Körper bezeichnet. Größere Paraganglien finden sich in der Nähe der sympathischen Ganglien des Halses und des Bauches, kleinere Paraganglien oder einzelne chromaffine Zellen oder Zellgruppen innerhalb oder in der Nähe der sympathischen Ganglien, besonders der Bauchhöhle und des Beckens, in individuell wechselnder Zahl und Gestalt vor. Schon bei etwa 22 mm langen Embryonen sind sie an allen jenen Stellen der Bauchhöhle vorhanden, an welchen sie überhaupt vorkommen. Bei älteren Feten und beim Neugeborenen ist ihre Zahl größer als beim Erwachsenen. Eine Vorstellung von ihrer Zahl, Größe und Lagerung beim Kinde gibt die Abb. 382. Besonders groß ist die Zahl dieser Paraganglien vor der Aorta und zwischen den beiden Nebennieren. Je nachdem ob sich diese oder jene von diesen kleinen Paraganglien bei einzelnen Individuen erhalten, finden sich in verschiedenen Organen der Bauchhöhle des Erwachsenen Paraganglien vor, z. B. im Ovarium. Von den großen Paraganglien erhalten sich beim Erwachsenen das an der Teilungsstelle der Arteria carotis communis gelegene Paraganglion intercaroticum und ferner das Paraganglion suprarenale, d. h. jene chromaffinen Zellen, welche in die Nebennierenanlage einwandern, um dort das Mark der Nebenniere zu bilden (s. Entwicklung der Nebenniere). Schon bei 18 mm langen Embryonen finden sich größere Paraganglien zu beiden Seiten der Aorta, in der Gegend der Abgangsstelle der Arteria mesenterica inferior vor. Diese Aortenkörper oder Paraganglia aortica sind auch noch beim Neugeborenen vorhanden. Der rechte ist zumeist etwas größer als der linke (Abb. 382) und die oberen Enden sind oft miteinander verbunden. Einen Querschnitt durch diese Gebilde und durch

ihre Nachbarschaft gibt die Abb. 383 wieder. Diese Paraganglia aortica beginnen sich schon bei älteren Feten zurückzubilden, zumeist in der Art, daß zuerst ihr Mittelteil aufgelockert wird und dann zugrunde geht, so daß nur noch ein

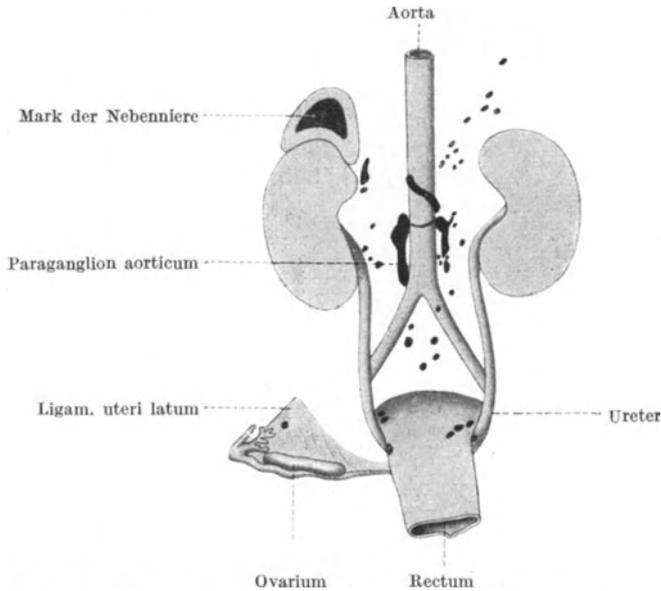


Abb. 382. Paraganglien eines 45 Tage alten Mädchens. Die linke Nebenniere entfernt, um die von ihr bedeckten Paraganglien sichtbar zu machen. Nach A. KOHN.

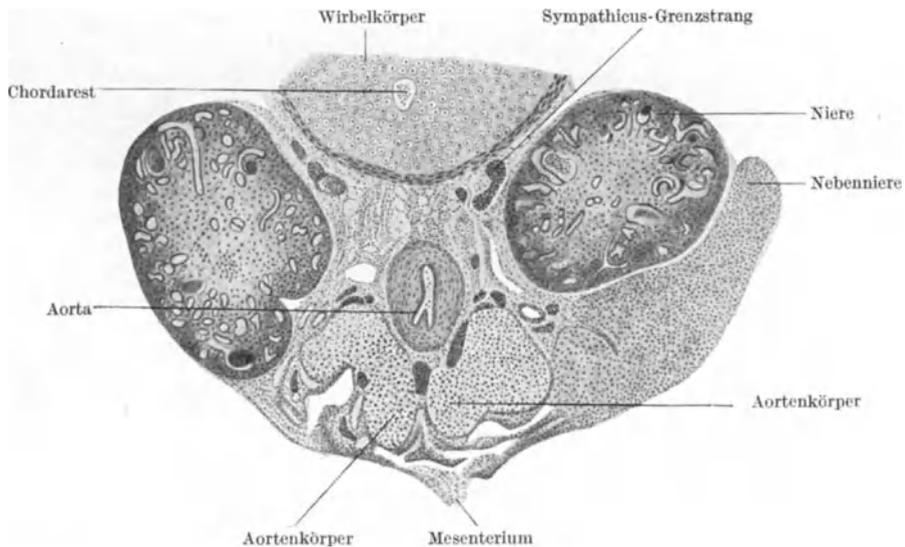


Abb. 383. Querschnitt durch die Aortenkörper und durch die ihnen benachbarten Gebilde eines 23 mm langen menschlichen Embryo. 30fache Vergrößerung. Nach ZUCKERKANDL.

kleinerer kranialer und ein größerer caudaler Abschnitt erhalten bleibt. Auch diese Reste bilden sich, und zwar verschieden rasch, zurück: sie können schon bei Zweijährigen hochgradig rückgebildet, andererseits aber bei Fünfjährigen

noch gut ausgebildet und selbst auch noch bei Neunzehnjährigen makroskopisch wahrnehmbar sein. Später kann man an ihrer Stelle nur noch bei mikroskopischer Untersuchung Reste chromaffinen Gewebes nachweisen.

Wie die Spinalganglien, so enthalten auch die Kopfganglien außer den ihnen selbst zukommenden Zellen auch noch Sympathicoblasten und Scheidenzellen. An sympathischen Zellen ist das Ganglion nervi trigemini besonders reich. Indem diese Zellen aus dem Ganglion längs der Trigeminusäste vorwandern und sich an bestimmten Stellen anhäufen, entstehen das Ganglion ciliare, sphenopalatinum, oticum und submandibulare. Doch nehmen an der Bildung dieser Ganglien auch noch andere Elemente — sensible, motorische und vor allem parasymphatische — Anteil. Insbesondere beteiligt sich der Nervus facialis mit Hilfe seines Ganglion geniculi an der Bildung des Ganglion sphenopalatinum und submandibulare. Die Beteiligung des Parasympathicus ist so groß, daß die Trigeminalganglien auch als parasymphatische Ganglien bezeichnet werden. Die übrigen Kopfganglien wurden bereits bei den betreffenden Hirnnerven besprochen.

### Der Parasympathicus.

Den Geflechten des Sympathicus bzw. gewissen Hirn- und Rückenmarksnerven gesellen sich Fasern zu, welche aus mehreren Kernen auswachsen und welche in ihrer Gesamtheit den Parasympathicus darstellen. Aus einem im Mittelhirne gelegenen Kerne wachsen diese Fasern mit dem Nervus oculomotorius zum Ganglion ciliare. Im Rautenhirne entwickeln sich mehrere Kerne des Parasympathicus: Aus dem Nucleus salivarius superior wachsen Fasern mit dem Nervus facialis einestheils mit dem Nervus petrosus superficialis major zum Ganglion sphenopalatinum, anderenteils mit der Chorda tympani zum Ganglion submandibulare und endlich mit dem Stamme des Nervus facialis selbst zu den Blutgefäßen der Gesichtshaut. Aus dem Nucleus salivarius inferior wachsen Fasern mit dem Nervus glossopharyngeus mittels der JACOBSONschen Anastomose zum Ganglion oticum. Aus dem in der Ala cinerea gelegenen Kerne stammen die parasymphatischen Fasern, welche die Hauptmasse des Nervus vagus bilden und mit ihm in sein Versorgungsgebiet auswachsen. Im Rückenmarke entwickelt sich ein parasymphatischer Kern im Seitenhorne. Er reicht vom 3. Lendensegmente bis zum caudalen Ende des Rückenmarkes und wird als Nucleus parasympathicus caudalis bezeichnet. Die von ihm auswachsenden Fasern gelangen auf dem Wege der hinteren Wurzeln mit dem 3. und 4. Sakralnerven als Nervi pelvici zum Plexus hypogastricus des Sympathicus und von hier aus zum Enddarme, zur Harnblase und zu den inneren und äußeren Geschlechtsorganen, zu den letzteren als Nervi erigentes.

### 3. Entwicklungsmechanik des Nervensystems.

Wie bereits erwähnt wurde (S. 394), lehren Versuche an Amphibienkeimen, daß die Anlage des zentralen Nervensystems potentiell bereits im Blastulastadium, also noch vor ihrem Sichtbarwerden, im Keime vorhanden ist. Die Determination des Ektoderms zur Medullarplatte erfolgt in der Richtung zur dorsalen Mittelebene des Keimes. Aber noch im Gastrulastadium vermag man Ektodermzellen, welche bei normaler Entwicklung Epidermiszellen geliefert hätten, zur Bildung einer Medullarplatte zu veranlassen, wenn man unter sie ein Stück des Urdarmdaches, ein Stück (der arteigenen, sogar auch der artfremden) Medullarplatte, präsumtives Mesoderm, Teile der sekundären Augenblase oder des bereits funktionierenden Gehirnes einschleibt. Diese Gebilde

— also auch die Medullarplatte selbst — wirken demnach als Organisatoren im Sinne der Medullarplattenbildung auf das Ektoderm ein. Ob eine derartige Einwirkung auf das Ektoderm auch bei der normalen Entwicklung der Medullarplatte, und zwar durch das Urdarmdach, notwendig ist, ist fraglich und nicht wahrscheinlich.

Der Fortschritt der Determinierung der Medullarplatte erfolgt in der Richtung vom Urmunde nach vorne.

Zu Ende der Gastrulation ist die Determination der Medullarplatte erfolgt, weshalb es von da ab nicht mehr möglich ist, die Ektodermzellen zur Bildung einer Nervenplatte anzuregen.

Die einmal gebildete Medullarplatte entwickelt sich durch Selbstdifferenzierung, also aus eigener Kraft, weiter. Demgemäß tritt auch alsbald eine Spezialisierung ihrer einzelnen Abschnitte ein und es ist wahrscheinlich, daß die Medullarplatte alsbald nach ihrer Entstehung ein Mosaik determinierter Organbezirke darstellt. Im Gehirnabschnitte der Nervenplatte der Amphibien ist eine frühzeitige Spezialisierung betreffs der Augenanlage (Abb. 408) und betreffs des Mittelhirnes, im Rückenmarksabschnitte betreffs der ventralen motorischen und der dorsalen sensiblen Bezirke, sowie betreffs der Segmente (Neuromere) erwiesen; frühzeitig ist ferner eine Polarität in kranio-caudaler Richtung innerhalb der Nervenplatte ausgebildet. Spätestens nach dem Schlusse des Nervenrohres sind auch die histologischen Vorgänge determiniert.

Die Verwachsung der beiden Medullarwülste zum Medullarrohre erfolgt durch aktive Zellvorgänge, also durch Potenzen, welche im Medullarmateriale selbst enthalten sind.

Für die spätere Formbildung und Differenzierung des Nervensystems ist die Funktion nicht notwendig: Auch in Lähmung versetzte Keime bilden ein normales Nervensystem aus.

Dagegen scheint die Differenzierung und die Betätigung der Neurone eines Bezirkes die quantitative Ausbildung auch anderer, benachbarter Bezirke zu beeinflussen. Der Wegfall von Neuronen führt daher eine Verkleinerung der Nervenzellen und ihrer Kerne in verschiedenen Bezirken des zentralen Nervensystems, sowohl der gleichen als auch der entgegengesetzten Seite, hervor.

Wie aus den vorangegangenen Erörterungen hervorgeht, spielen bei dem Aufbau des Rückenmarkes und des Gehirnes Ortsveränderungen der Nervenzellen eine große Rolle. Innerhalb der späteren grauen Substanz des Rückenmarkes und des Gehirnes wandern die Nervenzellen an bestimmte Stellen und im Gehirne dringen sie stellenweise auch in die weiße Substanz ein, um auch dort „Kerne“ zu bilden. Viel ausgiebiger noch sind die Wanderungen der Sympathico-, der Chromaffinblasten und der Scheidenzellen, welche letztere längs der zum Teile sehr langen Nervenfasern peripherwärts wandern. Nerven- und Scheidenzellen sind demnach ursprünglich amöboid beweglich und sie verlieren diese Eigenschaft erst dann, wenn sie an ihre bleibende Lagedstätte gelangt sind.

Die Wanderung dieser Zellen findet nun in ganz bestimmten Bahnen und nach ganz bestimmten Punkten hin statt. Die Kräfte, welche diese bestimmt gerichtete Wanderung bewirken, sind unbekannt. Um einen Chemotropismus — als allein wirkende Kraft — kann es sich hierbei nicht handeln, schon aus dem Grunde nicht, weil eine chemotropisch bewirkte Bewegung geradlinig erfolgen muß, die Zellen aber zumeist nicht in gerader Richtung wandern. Bei der Fortbewegung der Zellen im embryonalen Bindegewebe spielen wahrscheinlich jene Kräfte eine Rolle, welche auch das Wachstum der Nervenfasern beeinflussen. In letzter Linie handelt es sich aber sicherlich um einen aktiven Zellvorgang.

Die Differenzierung der Neuroblasten wird später von den Nervenfasermassen, also von den Nervenbahnen, beeinflußt, welche sich in der Nähe der Neuroblasten entwickelt haben. Die Neuroblasten lassen ihre Dendriten gegen diese Nervenbahnen hinwachsen, während ihre Neuriten senkrecht zur Verlaufsrichtung der Nervenbahnen aussprossen. Auch die Nervenzellen selbst bewegen sich gegen die Nervenbahnen hin. Man hat die Annahme ausgesprochen, daß diese als Neurobiotaxis bezeichneten Vorgänge durch elektrische Ströme verursacht werden, welche von den Nervenbahnen ausgehen (Theorie der stimulogenen Fibrillation).

Zur Erklärung des rätselhaft erscheinenden Umstandes, daß die Nervenfasern trotz ihres oft recht langen und nicht geradlinigen Verlaufes durch verschiedene Gewebe ihr normales Endziel erreichen, war man früher lediglich auf Hypothesen angewiesen. So nahm man an, daß die Nervenzellen von Anfang an mit ihren Endzielen durch feine, mit unseren Untersuchungsmitteln nicht wahrnehmbare Verbindungsfäden — „Urnervenbahnen“ — verbunden seien. Aus diesen — hypothetischen — Verbindungen sollten die Nervenfasern entstehen. Eine andere Hypothese fußte auf der — irrigen — Annahme, daß die Nervenzellen in Gruppen aus den Zentralorganen zu den Endorganen der späteren Nerven auswandern und so Zellketten bilden, aus welchen dann die Nerven entstehen sollten. Nach dieser „Zellkettenhypothese“ wäre demnach jede Nervenfasern als das Erzeugnis zahlreicher Zellen aufzufassen. Zur Stütze dieser Annahme wurde u. a. auf den Umstand verwiesen, daß jede Nervenfasern viele Kerne der SCHWANNschen Scheide, also viele Scheidenzellen besitzt. Diese Scheidenzellen sollten die Nervenfasern bilden helfen. Allein dieser Annahme widersprach schon der Umstand, daß die Nervenfasern im Gehirne und Rückenmark überhaupt keine Scheidenzellen besitzen.

Erst die experimentellen Untersuchungen erbrachten den Nachweis, daß die Nervenfortsätze als Ausläufer von den Nervenzellen entstehen. Isoliert man einzelne Nervenzellen junger Embryonen und läßt man sie in einer entsprechenden Flüssigkeit weiter leben, so kann man mit dem Mikroskope beobachten, daß diese Zellen Fortsätze aussenden, welche sich, und zwar verhältnismäßig bedeutend, verlängern. So konnte man bei Nervenzellen, welche von 3 mm langen Amphibienembryonen stammten, eine Verlängerung bis zu 1 mm beobachten und ferner feststellen, daß die Verlängerung in einer Minute ungefähr 0,001 mm beträgt. An ihrem jeweiligen Ende sind diese Fortsätze zu der sog. Wachstumskleule verdickt. Durchschnitten man den sich verlängernden Fortsatz, so ging sein peripherer (jenseits der Schnittstelle befindlicher) Abschnitt zugrunde, ein Beweis dafür, daß sein Leben von dem Zusammenhange mit der Nervenzelle abhängt. Nervenzelle und Nervenfortsatz (Achsenzylinder) stellen daher genetisch und funktionell eine Einheit, ein Neuron, dar. Auch die längsten Nervenfortsätze, diejenigen welche vom Lendenmark bis zu den Muskeln der Fußsohle reichen, sind durch Auswachsen aus einer der Nervenzellen des Lendenmarkes entstanden.

Es ist klar, daß die auswachsenden Nervenfortsätze auf dem langen Wege zu ihrem Endziele einer Führung bedürfen. Sie würde sich am einfachsten gestalten, wenn auf den wachsenden Nerven vom Endorgane aus ein Anziehungsreiz ausgeübt würde, der naturgemäß nur chemischer Natur sein könnte. Es läge also Chemotropismus vor. Allein diese Annahme ist unhaltbar, da im Falle eines Chemotropismus ein geradliniges Auswachsen der Nervenfortsätze zu ihren Endorganen stattfinden müßte, während die Nerven in Wirklichkeit zumeist auf vielfach verschlungenen Wegen, Geflechte bildend, verlaufen. Auch müßte man annehmen, daß von jedem Endorgane aus ein spezifischer Reiz auf die Nervenfortsätze ausgeübt wird, und daß die Nervenfortsätze selbst so spezialisiert

sind, daß jeder von ihnen nur auf einen besonderen, für ihn bestimmten Reiz reagiert. Man müßte also einen Epithelio-, Desmo-, Myotropismus usw. annehmen.

Von den Versuchen, welche zur Klärung dieser Fragen angestellt wurden, sind besonders die folgenden wichtig. Schneidet man einem Amphibienembryo die stummelförmige Gliedmaßenanlage in jenem frühen Entwicklungsstadium, in welchem noch keine Nerven in diese Anlage eingewachsen sind, ab und pflanzt man sodann an ihre Stelle die gleichfalls noch nervenlose Gliedmaßenanlage eines anderen Embryo, so wachsen in diese aufgepfropfte Gliedmaßenanlage Nerven von dem Wirttiere ein. Diese Nerven verhalten sich nun genau so, wie die Nerven einer normal entstandenen Gliedmaße: Sie bilden einen Plexus, aus welchem die normalen Gliedmaßenerven hervorgehen, welche die Muskulatur und die Haut der Gliedmaße in der typischen Weise versorgen. Die einwachsenden Nerven dringen also nicht in regelloser, sondern in einer ganz bestimmten Weise in die aufgepfropfte Gliedmaßenanlage ein, gleichsam als ob ihnen der Weg innerhalb des Gewebes dieser Anlage gezeigt würde. Der Versuch gelingt sogar auch dann, wenn die Gliedmaßenanlage nicht an ihre normale, sondern an eine abnorme Lagestätte, z. B. auf den Kopf des Embryo aufgepfropft wird. Dann wachsen die Nerven des Kopfes in die Gliedmaße ein, sie bilden aber an der Basis der Gliedmaße einen Plexus und innerhalb der Gliedmaße die typischen Gliedmaßenerven — wenigstens der Form nach (also z. B. einen dem Nervus ulnaris oder radialis usw. entsprechenden Nervenstamm), wenn auch nicht der Funktion nach: Wenn die einwachsenden Nerven z. B. Zweige des Nervus trigeminus sind, besitzen sie nur sensible Fasern, sie können daher die Muskeln nicht zur Tätigkeit veranlassen. Auch ortsfremde und funktionell verschiedene Nerven dringen demnach in dem Gewebe, in welches sie einwachsen, in ganz bestimmten Bahnen, zwangsläufig, vor. Daß die Fähigkeit hierzu nicht im Nerven selbst gelegen ist, lehrt schon der zuletzt erwähnte Versuch, bei welchem ja ein Nerv Bahnen einschlägt, welchen er bei seiner Entwicklung an der normalen Stelle niemals folgt. Die Bahn des einwachsenden Nerven wird ihm vielmehr in dem Gewebe selbst, in welches er einwächst, vorgeschrieben. Zerstört man den normalen Zusammenhang dieses Gewebes, indem man die Zellen des embryonalen Bindegewebes durcheinander wirft, so wachsen die Nerven in der Tat auch nicht mehr in der typischen, sondern in ganz regelloser Weise in dem Gewebe vor, so daß sich weder die betreffenden Plexus, noch die betreffenden Nervenstämme ausbilden.

Wenn es nun auch sichersteht, daß die Nervenfortsätze im embryonalen Bindegewebe zu ihrem Endziele vorwachsen, so ist es unbekannt, durch welche Kräfte sie bestimmt werden, in dem dichten Maschenwerk des morphologisch einheitlich erscheinenden embryonalen Bindegewebes so bestimmten Bahnen zu folgen. Die Zellen des embryonalen Bindegewebes sind durch Fortsätze — Plasmodesmen — miteinander verbunden (S. 185), so daß sie vielleicht sogar ein Syncytium darstellen. Ob die Nervenfasern längs dieser Plasmodesmen — extraplasmatisch — oder aber innerhalb der embryonalen Bindegewebszellen und ihrer Plasmodesmen — intraplasmatisch, encyctial — vorwachsen, ist strittig. Wie immer nun dieses Vorwachsen erfolgt, jedenfalls muß von gewissen Zellen des Mesoderms ein Reiz auf die vorwachsende Nervenfasern ausgeübt werden, damit sie in oder entlang gerade dieser Zellen vorwächst — welcher Natur dieser Reiz aber ist, entzieht sich derzeit unserer Kenntnis.

Es kann sich um ein Fortwachsen entsprechend den Stellen des geringsten Widerstandes handeln; oder um einen Stereotropismus, d. h. um ein Fortwachsen entsprechend einem Kontaktreize; auch chemische Faktoren können in Betracht kommen (Chemotropismus) und endlich wurden auch elektrische Ströme (Neurobiotaxis) als wirksam angenommen.

Die Nerven erreichen schon in frühen Entwicklungsstadien ihre Endorgane. In dieser Entwicklungsepoche liegen die Endorgane der meisten Nerven in unmittelbarer Nähe der Ursprungsstellen der Nerven aus den Zentralorganen, so daß die Nerven auf kurzem und geradem Wege ihr Endziel erreichen. Später ändert sich dies bei manchen Nerven. Der Nervus phrenicus z. B. muß von seiner Ursprungsstelle aus einen weiten Weg zurücklegen, um zum Zwerchfelle zu gelangen. Da nun die Anlage des Zwerchfelles viel weiter kranial, in der Höhe des Ursprunges des Nervus phrenicus liegt, so nimmt man an, daß der Nervus phrenicus, welcher frühzeitig an die Zwerchfellanlage heranwächst, von ihr bei ihrer Wanderung caudalwärts mitgezogen, daher passiv caudalwärts verlängert wird. Es ist aber auch möglich, daß der Nerv gleichmäßig mit der Zwerchfellanlage vorwächst, und zwar entlang von Plasmodiesmen, welche durch die wandernde Zwerchfellanlage als Leitgebilde für den Nerven bestimmt wurden. Nicht passives, sondern aktives Wachstum läge also bei Nerven von der Art des Nervus phrenicus vor.

Der vorwachsene Nervenfortsatz umgibt sich später bei den markhaltigen Nervenfasern mit einer Markscheide. Sie ist ein Erzeugnis des Fortsatzes selbst und ist vielleicht als Anlage von allem Anfange an am Fortsatze vorhanden. Auf die außerhalb der Zentralorgane des cerebro-spinalen Nervensystems befindlichen Nervenfortsätze wandern die von der Ganglienleiste, bzw. von den Spinalganglien stammenden Zellen der SCHWANNschen Scheide, Scheidenzellen hin und verbreiten sich längs der ganzen Nervenfasern. Schneidet man ein Stück der Ganglienleiste, bzw. einige Spinalganglien ab, so besitzen die betreffenden Nerven keine Kerne der SCHWANNschen Scheide. In späteren Entwicklungsstadien wandern vielleicht auch gewisse Zellen des Rückenmarkes entlang der vorderen Wurzel zu den Spinalnerven, um hier Scheidenzellen zu bilden. Man kann die Zellen der SCHWANNschen Scheide als die Gliazellen der peripheren Nerven auffassen.

Weder das Gehirn noch die Medulla oblongata sind zur Ausbildung der Körperform und zum Fortleben des Fetus notwendig: Fehlbildungen ohne Gehirn oder ohne Kopf können normale Körperform besitzen.

Die Spinalganglien ordnen sich entsprechend der Mitte der Myotome an. Zur segmentalen Abgliederung der Ganglien aus der Ganglienleiste ist die regelmäßige, segmentale Lagerung der Urwirbel notwendig. Stört man diese Anordnung, so wird auch die Anordnung der Spinalganglien eine unregelmäßige; nach Entfernung der Urwirbel unterbleibt die Differenzierung der Spinalganglien. Diese ist auch von der Nachbarschaft der medialen Urwirbellamelle, also vom Myotom, abhängig. Die Zahl der gebildeten Ganglienzellen wird von der Größe der innervierten Hautfläche und von der Zahl der Myotome beeinflußt.

## Die Sinnesorgane.

Das Wesen der Sinnesorgane wird durch das Sinnesepithel, d. h. durch jene Zellen bestimmt, welche den Sinnesreiz aufnehmen und ihn an die Nerven der betreffenden Sinnesorgane weiterleiten. Diese Zellen werden von verschiedenen Keimblättern geliefert: Beim Gehör- und Geruchsorgane vom Ektoderm, beim Geschmacksorgane vom Ekto- und Entoderm. Eine besondere Stellung nimmt das Auge ein, da sein Sinnesepithel unmittelbar vom Gehirne stammt, so daß es als ein Teil der Hirnwand betrachtet werden kann. Auch dem Geruchsorgane kommt eine ähnliche Stellung zu. Denn, wenn auch seine Zellen im Ektoderm entstehen, so sind sie doch Nervenzellen und nicht bloß, wie die Zellen des Gehör- oder Geschmacksorganes, besonders differenzierte Keimblatt-

zellen, an welche die Nerven nur herantreten, welche aber — im Gegensatz zu den Sinneszellen des Geruchsorganes — selbst keine Nervenfortsätze aussenden. Man kann daher jenen Teil des Ektoderms, welcher die Sinneszellen des Geruchsorganes liefert, als einen in das Ektoderm verlagerten Abschnitt des zentralen Nervensystems auffassen.

Allen Sinneszellen sind besonders differenzierte Zellen des betreffenden Keimblattes, bzw. der Hirnwand, beigegeben, welche als Schutz oder zur Funktionssteigerung dienen, die sog. Stützzellen. Hierzu kommen noch die aus dem Mesoderm stammenden Hüllen oder Bewegungsapparate.

Vorausgesetzt, daß die betreffenden Gebilde überhaupt Sinnesorgane sind, kann man auch vom Mesoderm gebildete, sog. mesodermale oder mesenchymale Sinnesorgane unterscheiden.

## Die Entwicklung des Auges.

### Die Entwicklung des Augenbeckers.

Die Anlage des Auges wird frühzeitig, bei Embryonen mit etwa 7 Urwirbelpaaren, noch während der Ausbildung des Hirnrohres sichtbar, und zwar dadurch, daß im vordersten Abschnitte jedes der beiden Nervenwülste eine Furche auftritt, die sich alsbald zu einer Grube — Sehgrube, Fovea optica

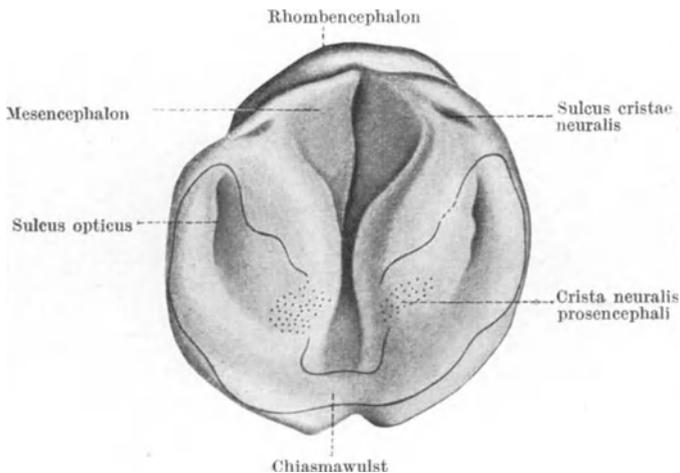


Abb. 384. Modell des Vorderendes eines menschlichen Embryo mit 12 Urwirbelpaaren. 75fache Vergrößerung. Nach BARTELMÉZ-EVANS.

vertieft (Abb. 384, Schnittbild eines späteren Stadiums Abb. 385). Diese Grube, sowie das sie umgebende Gebiet des Hirnwulstes stellen die Augenanlage dar. In der Abb. 384 ist dieses Gebiet durch eine Linie umgrenzt und man erkennt, daß diese beiderseitigen Gebiete ventral in einer schmalen Zone zusammenfließen, welche das vorderste Ende der Hirnanlage — später wahrscheinlich den Chiasmawulst — darstellt. An der lateralen Seite des Augenanlagegebietes geht der Hirnwulst in das Ektoderm über, an der medialen Seite liegt der vorderste Abschnitt der Kopfganglienleiste, die Crista neuralis prosencephali.

Wenn sich hierauf die beiden Hirnwülste miteinander zum Hirnrohre vereinigen, springt die unterdessen wachsende und sich vertiefende Sehgrube an der Seitenwand des primären Vorderhirnes als eine verhältnismäßig mächtige, vorne und hinten abgeplattete Ausbuchtung der Hirnwand seitlich vom vorderen

Neuroporus vor (Abb. 385). Sie nimmt rasch Kugelform an und wird nun als Augenblase, *Vesicula optica*, bezeichnet (Abb. 332, 334, 335, 386, 409 a, 589). Da sie eine Ausbuchtung der Hirnwand, also einen Teil des Gehirnes selbst darstellt, kann man sie auch als Ophthalmencephalon, ihre Lichtung als Sehkammer, *Ventriculus opticus* bezeichnen. Die Augenblase wächst in seitlicher Richtung gegen das Ektoderm vor, wobei ihre Längsachse

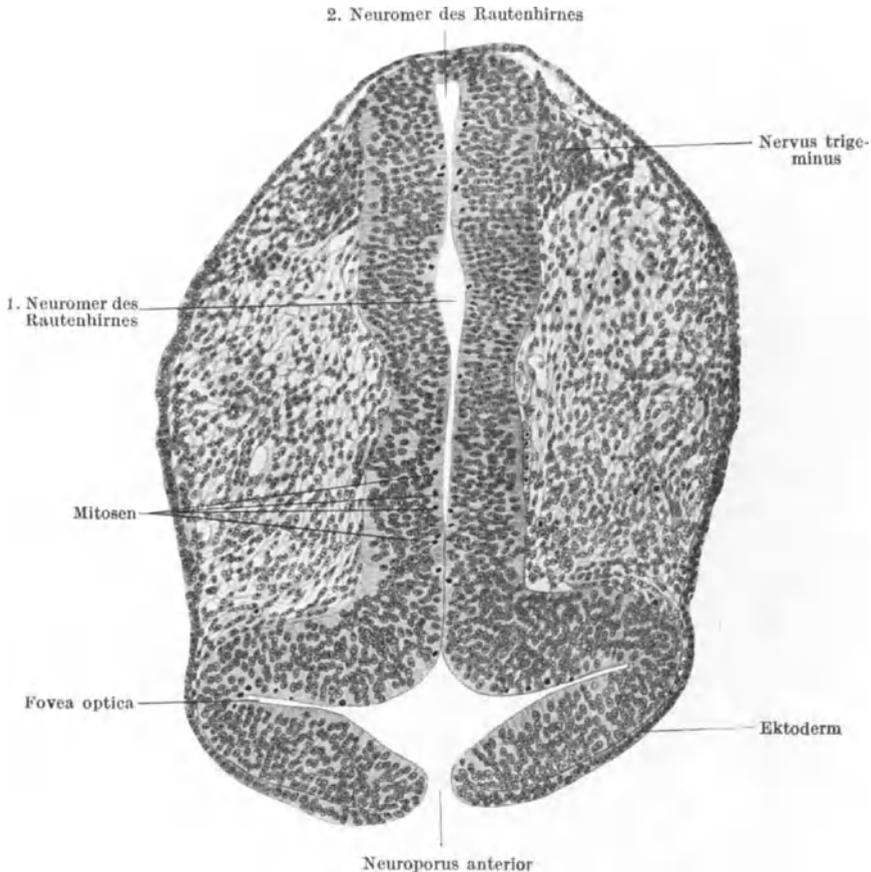


Abb. 385. Horizontalschnitt durch das Vorder- und Hinterhirn eines menschlichen Embryo mit 18 Urvirbelpaaren (vgl. Abb. 332 und 334). 133fache Vergrößerung.

ein wenig nach vorne und oben gerichtet ist. Sie drängt das Mesoderm zur Seite ab, so daß sie sich schließlich mit ihrer seitlichen Wand unmittelbar an das Ektoderm anlegt (bei etwa 4 mm langen Embryonen) und es leicht vorwölbt (Abb. 209, 211).

Entsprechend dem Breitenwachstum des Kopfes vergrößert sich der Raum zwischen der seitlichen Hirnwand und dem Ektoderm. Da die seitliche Wand der Augenblase dem Ektoderm angelagert bleibt, sondert sich die Augenanlage in zwei Abschnitte, in einen seitlichen, weiten, kugeligen, die Augenblase, und in einen engeren, die Augenblase mit dem Gehirne verbindenden Abschnitt, den Augenblasenstiel, *Pediculus opticus*. Das primäre Vorderhirn, von dessen Seitenwand die Augenanlage ursprünglich abgeht, sondert sich währenddessen in das End- und in das Zwischenhirn. Der Augenblasenstiel geht

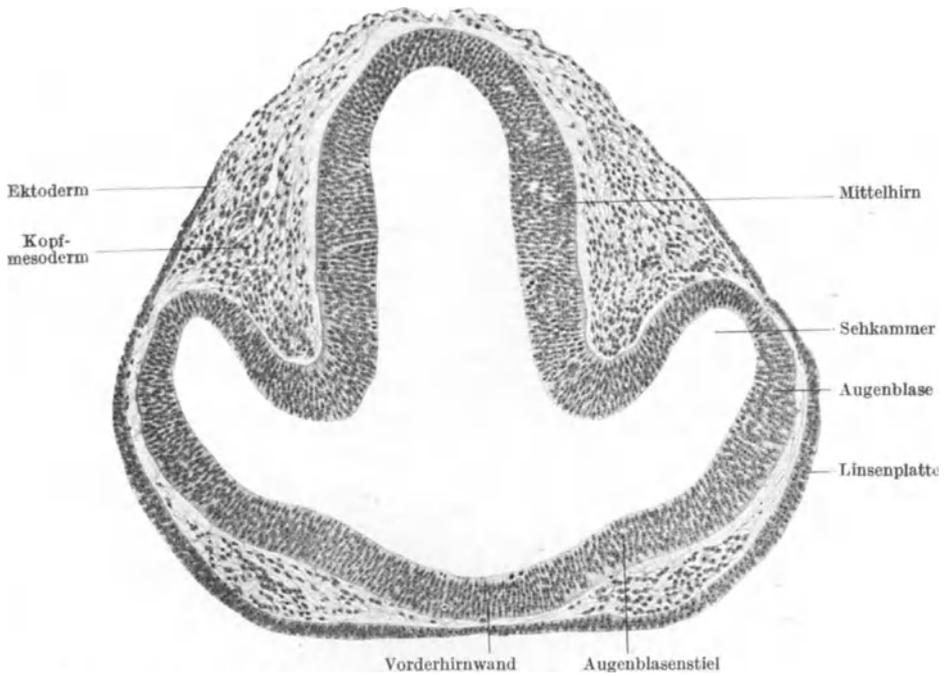


Abb. 386. Querschnitt durch den Vorderkopf eines 4 mm langen menschlichen Embryo. 125fache Vergrößerung.

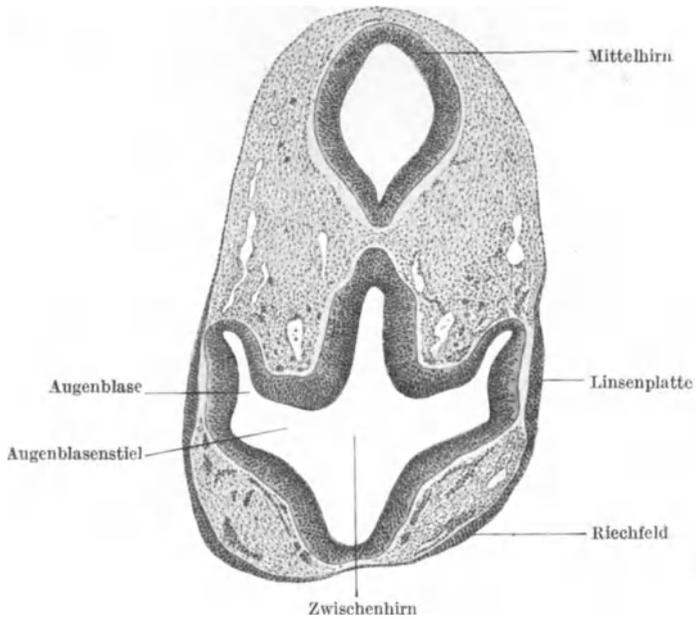


Abb. 387. Schiefchnitt durch das Mittel-, Zwischen- und Vorderhirn eines 5 mm langen menschlichen Embryo. 60fache Vergrößerung.

zunehmend, und zwar mit einer Erweiterung, dem Conus des Augenblasenstiemes oder Stielconus, vom unteren Abschnitte der Seitenwand des Zwischenhirnes ab (Abb. 347, 358). Die Höhle des Zwischenhirnes, der spätere dritte Ventrikel, setzt sich am Recessus opticus (Abb. 353, 365—367) in die Lichtung des Augenblasenstiemes (Abb. 388, 392) — Canalis opticus — und durch diesen in die Höhlung der Augenblase, in den Ventriculus opticus, fort.

Das Epithel der Augenblase ist hoch, zunächst einschichtig mehrreihig, später mehrschichtig. Wie in der Hirnwand liegen die in Teilung befindlichen Kerne in dem der Sehkammer zugekehrten Abschnitte des Epithels (ventrikuläre Mitosen. Abb. 385, 388, 389). Die Teilungen finden in der dem Ektoderm zugekehrten seitlichen („distalen“) Wand der Augenblase reichlicher als in den übrigen Wandteilen statt; diese Wand verdickt sich daher rasch und beginnt sich bei etwa 4 mm

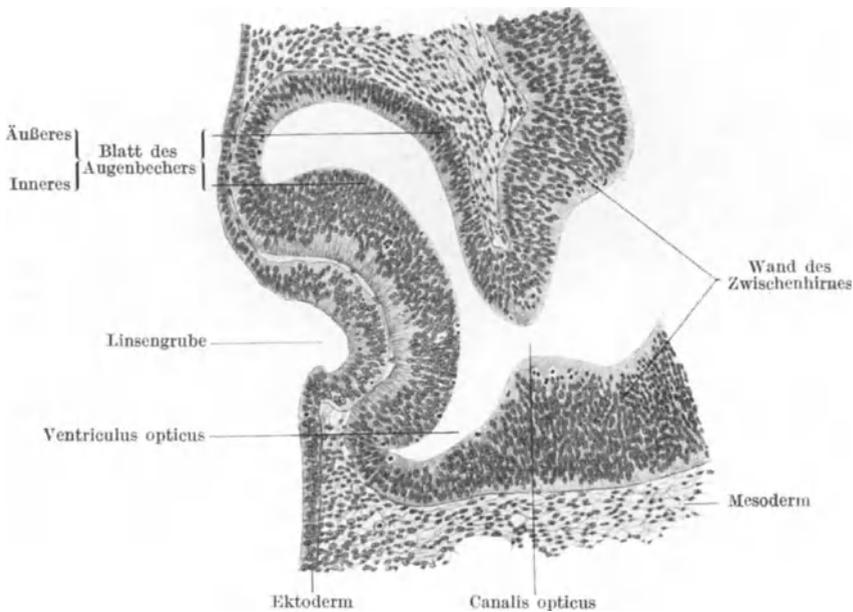


Abb. 388. Querschnitt durch die Augenanlage eines 6,5 mm langen menschlichen Embryo. 153fache Vergrößerung.

langen Embryonen gegen den Hohlraum der Augenblase zu einzustülpen (Abb. 387). Indem diese Einstülpung fortschreitet, wandelt sich die Augenblase allmählich in einen doppelwandigen Becher — Augenbecher, Cupula optica, Vesicula optica inversa — um (Abb. 388, 389, 337, 409 b), deren Stiel nunmehr auch als Augenbecherstiel, Pediculus cupulae opticae, bezeichnet wird. An diesem Becher kann man eine äußere, dünnere und eine innere, dickere Epithelwand unterscheiden: Lamina externa und interna cupulae opticae (Abb. 388, 389, 393). Die äußere Wand besteht aus einer einschichtigen Lage kubischer Zellen, in welchen bei etwa 7 mm langen Embryonen Pigmentkörnchen auftreten. Da aus dieser Wand das Tapetum nigrum hervorgeht, wird sie als Pigment- oder Tapetumblatt des Augenbeckers bezeichnet. Infolge dieser Pigmentierung seines äußeren Blattes wird der Augenbecher durch das Ektoderm hindurch sichtbar (Abb. 213, 214, 215, 278, 356). Die innere Wand des Augenbeckers liefert die innere Augenhaut, die sog. Netzhaut, die Retina, bildet daher das Netzhaut- oder Retinablatt

des Augenbechers. Diese beiden Blätter gehen am Rande der Öffnung des Bechers ineinander über. Diese kreisrunde Öffnung entspricht der Pupille des

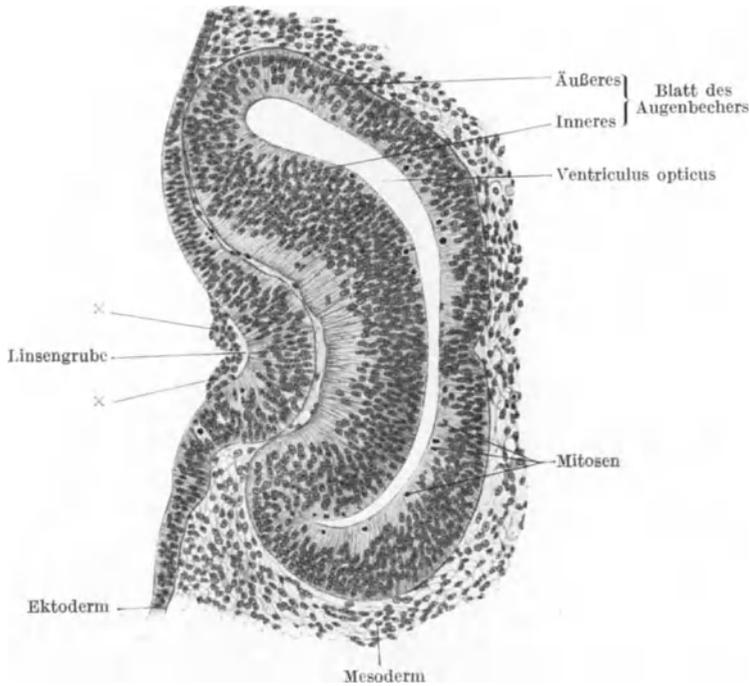


Abb. 389. Schnitt durch die Augenanlage eines 5 mm langen menschlichen Embryo. Bei  $\times$  abgestoßene Zellen. 156fache Vergrößerung.

Auges und heißt daher *Os pupillare cupulae opticae*. Ihr Rand, der Umschlagsrand der beiden Blätter des Augenbechers, ist der Pupillarrand, das *Labrum pupillare cupulae opticae* (Abb. 390, 393, 395). Die von dem Netzhautblatte umfaßte Höhlung des Augenbechers ist der Glaskörperraum, das *Antrum* oder *Cavum hyaloideum cupulae opticae* (Abb. 394). Dieser Hohlraum wird ursprünglich, vor der Bildung des Glaskörpers, fast ganz von der Linse ausgefüllt. Er vergrößert sich nicht bloß entsprechend dem Wachstum des ganzen Auges, sondern vor allem dadurch, daß sich das Netzhautblatt des Augenbechers immer mehr einstülpt und dem Pigmentblatte nähert. Dadurch wird der ursprüngliche Hohlraum der Augenblase, der *Ventriculus opticus*, immer mehr eingenengt, bis er schließlich, sobald sich die beiden Blätter des Augenbechers aneinandergelegt haben, ganz verschwindet (vgl. Abb. 386–389, 398, 402).

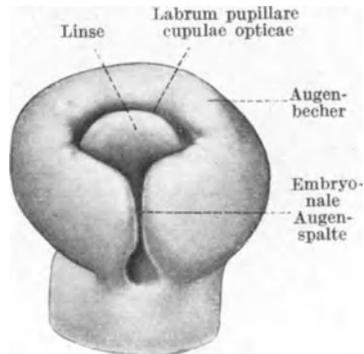


Abb. 390. Modell der Augenanlage eines 12,5 mm langen menschlichen Embryo von lateral und ventral her gesehen. 66fache Vergrößerung. Nach DEDEKIND-HOCHSTETTER.

Der Augenbecher wird auch „sekundäre Augenblase“ genannt — eine Bezeichnung, welche falsch ist, da es sich nicht um eine Blase handelt.

Die Einstülpung der seitlichen Wand der Augenblase findet gleichzeitig mit der Abschnürung der Linse vom Ektoderm statt und es hat — bei rein formaler Betrachtung dieser beiden Vorgänge — den Anschein, als ob diese Einstülpung durch die sich förmlich in das Auge eingrabende Linse verursacht würde. Daß dies nicht der Fall ist, beweisen jene Fälle von abnormer Entwicklung, bei welchen sich keine Linse ausbildet: Auch bei ihnen kommt es, trotz Fehlens der Linse, zur Entwicklung eines Augenbechers. Dies tritt, wie entsprechende Versuche an Amphibienembryonen lehrten, auch ein, wenn man die Bildung der Linse künstlich verhindert. Die Einstülpung und damit die Umwandlung der Augenblase in den Augenbecher erfolgt vielmehr dadurch, daß sich die

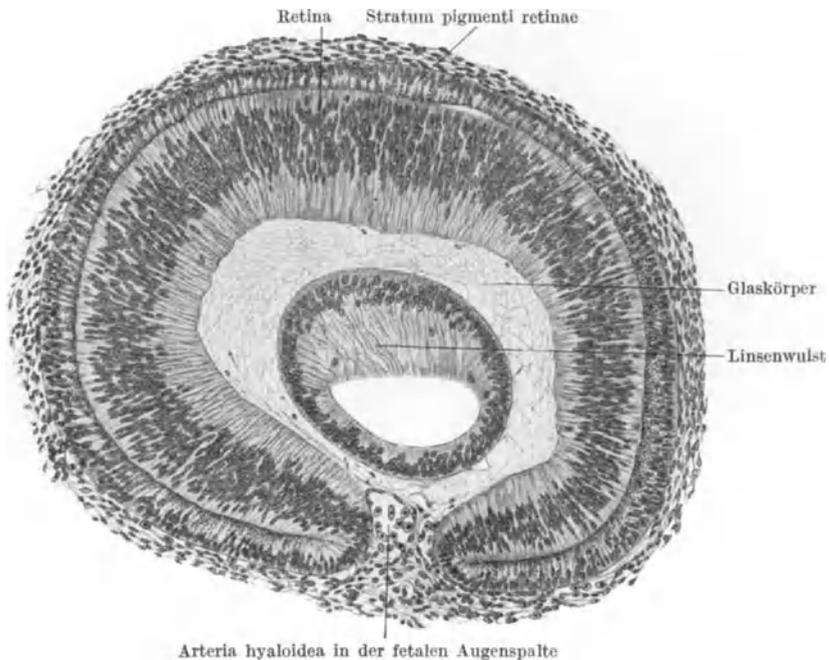


Abb. 391. Querschnitt durch den Augenbecher eines 9 mm menschlichen Embryo im Bereiche der fetalen Augenspalte. Die Punkte im Glaskörper sind keine Zellkerne, sondern Gerinnsel. 210fache Vergrößerung.

dem Ektoderm zugekehrte Seitenwand der Augenblase aus eigener Kraft verdickt und daß hierauf der zwischen ihr und der übrigen Augenblasenwand befindliche Wandabschnitt zu einem Wachstumszentrum wird: Die Zellen dieses Randabschnittes vermehren sich viel rascher als jene der verdickten Seitenwand der Augenblase, so daß dieser Randteil vorwächst und die Seitenwand der Blase in die Tiefe sinkt. Der Randteil wird zum Umschlagsrande, zum Pupillarrande des Augenbechers. Die in der Nähe des Pupillarrandes liegenden Zellen stellen auch späterhin das Wachstumszentrum des Auges dar (Abb. 144 b). Wenn sich auch die in die Tiefe sinkende seitliche Wand der Augenblase der Form des Auges anpassen, sich daher einstülpen muß, so besteht demnach der Bildungsvorgang des Augenbechers dennoch nicht in einer aktiven Einstülpung des Grundes des Augenbechers, sondern vielmehr in einem Vorwachsen, in einer Ausstülpung des Randes des Bechers.

Dieses Vorwachsen des Randes erfolgt nun im unteren Abschnitte des Augenbechers in geringerem Maße als in den übrigen Abschnitten. Infolgedessen

bildet sich hier ein Einschnitt aus, die Becherspalte, Augenbecherspalte, *Fissura cupulae opticae*, *Coloboma retinae* (Abb. 390, 391, 395, 337). Sie ist, sobald die Konturen des Augenbechers infolge der Pigmentierung seines äußeren Blattes deutlich durch das Ektoderm hindurchschimmern, auch von außen her bei der Betrachtung des ganzen Embryo wahrnehmbar (Abb. 213, 215, 278, 356). Diese Spalte setzt sich nun auch auf den Augenbecherstiel fort. Seine untere, dickere Wand wird von den Seitenwänden umwachsen und eingestülpt, so daß ein Querschnitt durch den Augenbecherstiel ein ähnliches Bild wie ein Schnitt durch den Augenbecher darbietet (Abb. 392a). Wie beim Augenbecher stellt auch beim Augenbecherstiel der Umschlagsrand zwischen der Seiten- und der unteren Wand ein Wachstumszentrum dar, weshalb die Seitenwände des Stieles allmählich die untere Wand umwachsen. Die Einstülpung der Augenblase setzt sich also auch auf den Augenbecherstiel fort, so

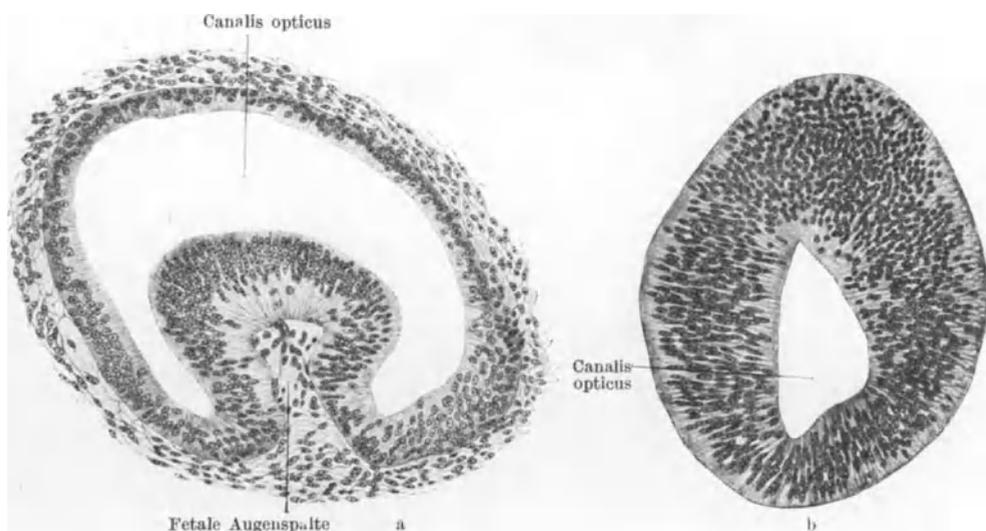


Abb. 392. Querschnitte durch den Augenbecherstiel eines 9 mm langen menschlichen Embryo.  
a Im distalen, b im proximalen Abschnitte des Stieles. 240fache Vergrößerung.

daß man auch bei ihm eine äußere, dünnere und eine innere, dickere Wand unterscheiden kann. Die Einbuchtung der inneren (unteren) Wand wird als Stielrinne, *Fissura pediculi optici*, *Coloboma nervi optici* bezeichnet. Sie reicht jedoch nicht bis in das proximale Endstück des Stieles (Abb. 392b).

Die *Fissura cupulae opticae* und die *Fissura pediculi optici* bilden zusammen die embryonale oder fetale Augenspalte. Doch wird dieser Name auch für jede von den beiden Spalten gebraucht.

Die Ausbildung der Augenspalte ist für die spätere Funktion des Auges notwendig. Der Augenbecherstiel wird später, da er als Leitgebilde für die von der Netzhaut zum Gehirn wachsenden Sehnervenfasern dient, zum Sehnerven. Würde die Beziehung zwischen dem Augenbecherstiel und den Wänden des Augenbechers dieselbe bleiben wie die des Stieles zur Augenblase, so wäre ein Auswachsen der Sehnervenfasern längs des Augenbecherstieles nicht möglich. Denn der Augenbecherstiel geht ursprünglich in jene Wand der Augenblase über, welche zum Pigmentblatte des Augenbechers wird (Abb. 388). Die Verbindung zwischen dem Netzhautblatte des Augenbechers und dem Augenbecherstiele wird erst dadurch hergestellt, daß sich der Grund der Augenbecherspalte — die

Netzhautanlage — in den Grund der Rinne des Augenbecherstieles fortsetzt (Abb. 390—392). Schnitte, welche vertikal durch die embryonale Augenspalte und parallel mit ihrer Längsachse hindurchgehen (Abb. 393, 409 c), zeigen den unmittelbaren Übergang des Netzhautblattes des Augenbechers in die innere, eingebuchtete Wand des Augenbecherstieles, während die äußere Wand des Stieles in das Pigmentblatt des Augenbechers übergeht.

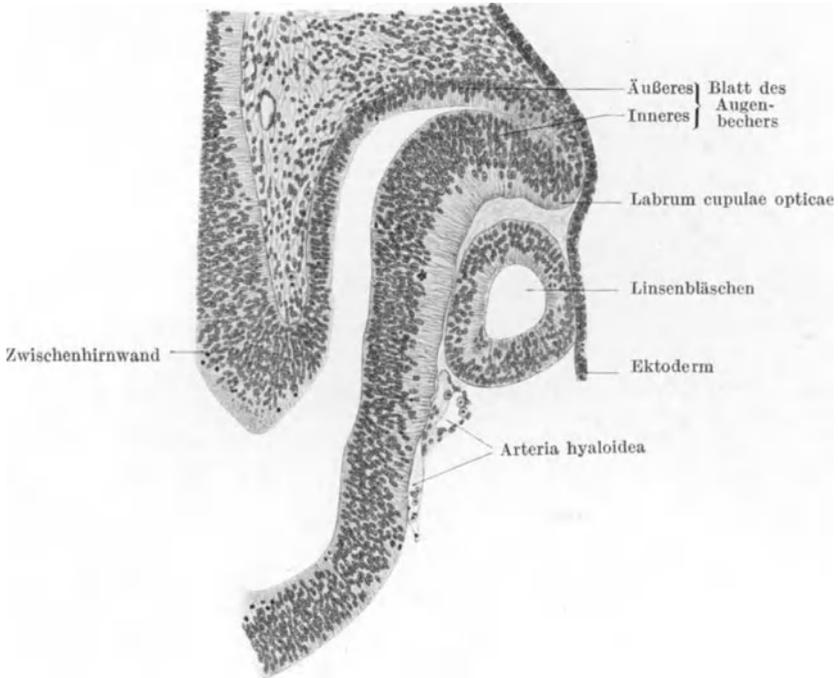


Abb. 393. Frontalschnitt durch die Anlage eines 8,5 mm langen menschlichen Embryo im Bereiche der embryonalen Augenspalte. 118fache Vergrößerung.

Das fortschreitende Breitenwachstum des Kopfes vergrößert den Abstand zwischen dem am Ektoderm der seitlichen Kopfwand verbleibenden Augenbecher und dem Gehirne immer mehr. Der ursprünglich kurze und weite Augenbecherstiel muß sich infolgedessen verlängern und verschmälern (Abb. 394). Sein erweitertes Anfangsstück, der Conus des Stieles, wird teils in die Seitenwand des Zwischenhirnes aufgenommen, teils streckt und verengt es sich. Ebenso verengt sich seine Lichtung, der Canalis opticus, immer mehr und mehr. Der Augenbecher ist nunmehr durch einen langen, dünnen, nur eine spaltförmige Lichtung besitzenden Stiel mit dem Gehirne verbunden (Abb. 394). Eine Rinne, die bereits genannte Stielrinne, Fissura pediculi optici, besitzt dieser Stiel nur mehr in seiner distalen, dem Augenbecher näheren Hälfte (Abb. 392). Diese entspricht daher der ganzen Länge des ursprünglichen Augenbecherstieles (Abb. 390), während die proximale Hälfte des Stieles offenbar erst später, bei der Verlängerung des Stieles, entsteht, und zwar aus der Zwischenhirnwand. Sie wird daher auch nicht mehr von der Einstülpung der Augenblase betroffen und nicht zu einer Rinne eingebuchtet.

Diese Rinne wird von dem in sie sofort nach ihrer Bildung eindringenden embryonalen Bindegewebe ausgefüllt, in welchem die Arteria centralis retinae

eingebettet ist. Der Endzweig dieser Arterie dringt in den Augenbecher als *Arteria hyaloidea* ein (Abb. 393).

Bei ungefähr 15 mm langen Embryonen nähern sich die Ränder der Augenspalte und verwachsen bei etwa 17 mm langen Embryonen miteinander, wodurch der Augenbecher nach unten hin abgeschlossen und der Augenbecherstiel auch in seinem distalen Abschnitte zu einem runden Strange gestaltet wird. Die

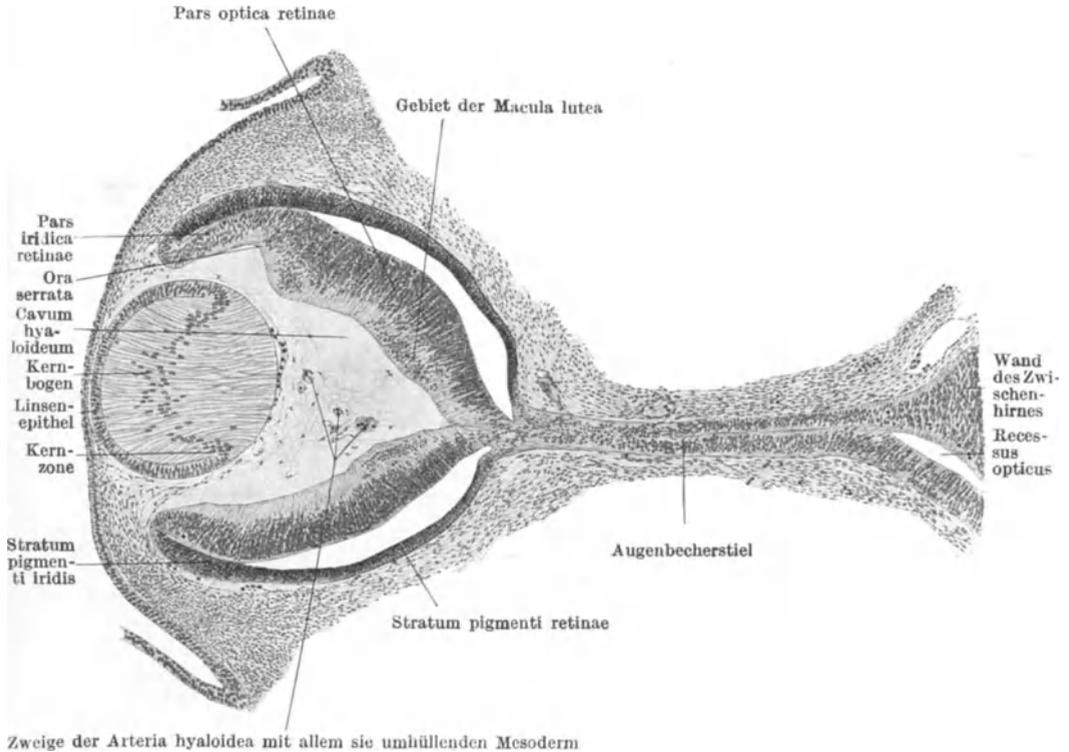


Abb. 394. Querschnitt durch die Augenanlage und durch den Augenbecherstiel eines 17 mm langen menschlichen Embryo. 76fache Vergrößerung.

Verwachsung beginnt oft in der Mitte der Spalte des Augenbecherstieles und schreitet von da aus nach beiden Richtungen hin fort, sie kann aber auch in distal-proximaler Richtung erfolgen — individuelle Verschiedenheiten spielen hierbei eine große Rolle. Erst nach dem Schlusse der Spalte ist die Augenanlage ein wirklicher Becher und seine Öffnung — die Pupille — ist erst jetzt ein kreisrundes Loch.

Bleibt der Verschluß der Augenspalte aus, so entsteht eine Hemmungs-Fehlbildung, welche man als *Colobom* bezeichnet. Die früher erwähnten Ausdrücke: *Coloboma retinae* und *Coloboma pediculi optici* sollten daher nicht für die normale Augenspalte verwendet werden.

Da die Linse während dieser Vorgänge gebildet wurde und das embryonale Bindegewebe um den Augenbecher herum eine dichte Hüllschichte als Anlage der Sklera und Chorioidea entwickelt hat, sind nach dem Schlusse der Augenbecherspalte alle wesentlichen Bestandteile des Auges in der Anlage vorhanden und stellen in ihrer Gesamtheit das „embryonale Auge“ dar. Es besitzt eine weite Pupille, die aber durch Vorwachsen des Pupillarrandes allmählich, rascher

vom 8. Monate ab, enger wird. Der vorgewachsene Pupillarrand bildet den epithelialen Teil der Iris, der demnach aus zwei Epithelblättern, der Fortsetzung des äußeren und des inneren Blattes des Augenbeckers, besteht.

Die Gestalt des Auges ist in allen Entwicklungsstadien eine bilateral-symmetrische. Sie bleibt jedoch nicht ganz so kugelig wie im Stadium der Augenblase und im Anfange der Bildung des Augenbeckers. Die obere Wand des Auges biegt nämlich später nicht mehr im Bogen in die beiden Seitenwände um, sie bildet vielmehr mit ihnen einen Winkel. Das gleiche gilt von dem Übergange der beiden Seitenwände in die untere, durch die fetale Augenspalte in zwei Hälften geteilte Wand. So entstehen vier Dellen des Konturs des Augenbeckers und bei seitlicher Betrachtung besitzt daher dieser Becher die Form eines Fünfeckes (Abb. 214, 215, 222, 356). Die obere Seite dieses Fünfeckes ist ein wenig nach abwärts vorgewölbt (Abb. 213, 215, 222) und die untere durch eine Lücke — die Augenbeckerspalte — in zwei gleich große Abschnitte geteilt. Diese Formgestaltung kommt durch entsprechende Biegungen des retinalen Blattes des Augenbeckers zustande, denen sich das dünne äußere Blatt anpassen muß. Durch dessen Pigmentierung wird dann die Gestalt des Augenbeckers durch das Ektoderm hindurch sichtbar.

Die Stellung der embryonalen Augen weicht von der späteren ab. Entsprechend dem lateralwärts gerichteten Auswachsen der Augenblasen stehen diese weit mehr lateral als das fertige Auge (Abb. 210—221, 417—419, 422). Während der Winkel, welchen der Sehnerv mit der Medianebene bildet, beim Erwachsenen ungefähr  $40^\circ$  beträgt, beträgt er bei 19 mm langen Embryonen  $65^\circ$ . Das Auge muß daher seine ursprüngliche Stellung ändern und sich medianwärts drehen. Dies hängt u. a. mit der Entwicklung der Nase zusammen (s. diese).

### Die Differenzierung der Wände des Augenbeckers.

Wenn auch der der späteren äußeren Wand des Augenbeckers entsprechende Wandteil der Augenblase dünner als die spätere innere Wand ist, so besteht auch er ursprünglich aus einem relativ hohen, 2—4schichtigen Epithel. Bei der Vergrößerung des Augenbeckers wandelt sich dieses Epithel bald in eine einschichtige Lage kubischer Zellen um. Bei etwa 7 mm langen Embryonen treten in dem der Netzhaut zugekehrten Abschnitte dieser Zellen gelbliche Pigmentkörnchen auf, welche rasch dunkler und schließlich schwarz werden. Ihre Zahl nimmt gleichzeitig zu, so daß sie fast die ganzen Zellen erfüllen (Abb. 391, 394, 395, 398, 402). Die Pigmentierung betrifft zunächst die im Grunde des Augenbeckers befindlichen Zellen und schreitet von da aus gegen den Pupillarrand zu fort. Die äußere Wand des Augenbeckers wird auf diese Weise im Bereiche der Pars optica retinae zur Pigmentschichte, zum Stratum pigmenti retinae oder Tapetum nigrum, im Bereiche des späteren Corpus ciliare zum Stratum pigmenti corporis ciliaris und im Bereiche der Iris zur vorderen Epithellamelle der Iris, zum Stratum pigmenti iridis (Abb. 394, 395, 398, 402). In den Zellen der Iris sind die Pigmentkörnchen vorwiegend in dem dem Auginneren zugekehrten Abschnitte des Zelleibes angehäuft. Ihre Zahl und ihre Färbung ist verschieden, wodurch die Färbung der Regenbogenhaut mitbewirkt wird.

Die innere Wand des Augenbeckers stellt frühzeitig ein sehr hohes, mehrreihiges, später mehrschichtiges Epithel dar, dessen Höhe gegen den Pupillarrand zu abnimmt. Noch bevor sich diese Wand vollständig eingestülpt und dicht an die äußere Augenbecherwand angelegt hat, lassen sich an ihr zwei durch eine scharfe Grenze voneinander getrennte Abschnitte unterscheiden (Abb. 395,

394): Ein größerer, im Grunde des Augenbechers befindlicher Abschnitt, innerhalb dessen das Epithel sehr hoch ist und ein kleinerer, dem späteren Corpus ciliare und der Iris entsprechender Abschnitt, dessen Epithel niedriger ist und gegen den Pupillarrand zu immer niedriger wird. Diese beiden Abschnitte sind durch eine Furche voneinander getrennt — die spätere *Ora serrata*. Der proximal von dieser Grenzfurche gelegene größere Abschnitt der Netzhaut ist die *Pars optica retinae*, der distale kleinere die *Pars caeca retinae*. Die Furche

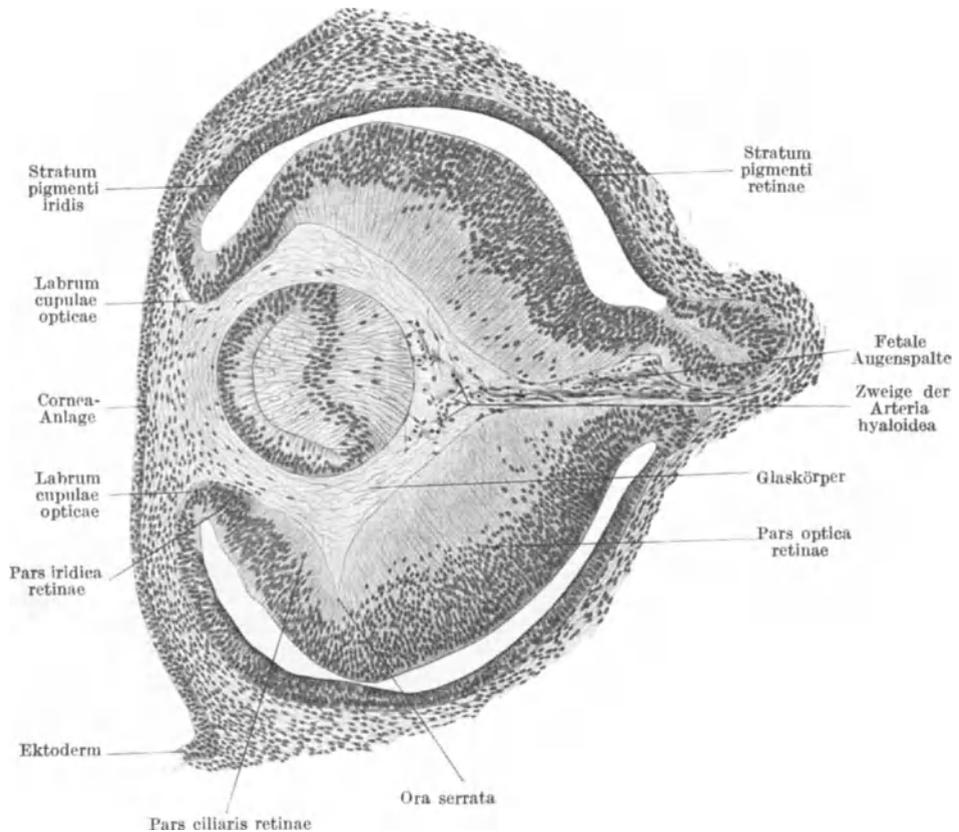


Abb. 395. Schnitt durch die Augenanlage und durch die embryonale Augenspalte eines 13,5 mm langen menschlichen Embryo. 157fache Vergrößerung.

zwischen diesen beiden Abschnitten kommt dadurch zustande, daß die beiden verschieden hohen Epithelbezirke nicht allmählich ineinander übergehen, sondern unvermittelt aneinander grenzen.

Die Differenzierung der *Pars optica retinae* beginnt noch während des Flächenwachstums und während der Dickenzunahme dieser Epithelschichte. Wie bei der Hirnwand finden die Zellteilungen in der der Sehkammer — später also dem immer enger werdenden Raume zwischen dem inneren und äußeren Blatte des Augenbechers — zugekehrten Zelllage statt (ventrikuläre Mitosen, Abb. 385, 389). So wird ein aus vielen Schichten gleichartig aussehender Zellen bestehendes Epithel geschaffen, dessen Höhe — d. h. also dessen Schichtenzahl — von der Mitte des Grundes des Augenbechers gegen die Ränder des Bechers hin abnimmt. In der Tiefe des Augenbechergrundes beginnt dann die Differenzierung der

Schichten der Netzhaut, d. h. die Spezialisierung der Netzhautzellen. Die in die Differenzierung eintretenden Zellen stellen, einer allgemeinen Regel folgend (S. 171), ihre Teilung ein. In dem Maße als die Differenzierung von der Mitte des Augenbechergrundes gegen die Ränder hin fortschreitet, schwinden daher die Mitosen, so daß nur noch die jeweilige Randzone der Pars optica retinae das Wachstumszentrum für die Netzhaut darstellt. Ist auch diese Randzone in den Differenzierungsvorgang eingetreten, so findet die Anbildung neuer Zellen nur noch in der Pars caeca retinae statt (Abb. 144 b).

Die Differenzierung der Schichten der Retina geht in der Richtung von innen nach außen vor sich, d. h. es bilden sich zuerst die dem Auginnenen, zuletzt die dem Tapetum nigrum zugewendeten Netzhautschichten aus. Das mehrschichtige Epithel der Pars optica retinae besteht wie das der Hirnwand teils aus Neuro-, teils aus Spongioblasten. Die Neuroblasten liefern die Zellen des Seh epithels und die Nervenzellen, die Spongioblasten die Stützzellen (MÜLLERsche Stützfasern) der Netzhaut.

Als erstes Zeichen der Differenzierung tritt in der Mitte der dem Auginnenen zugekehrten Fläche der Pars optica retinae eine helle, kernlose Zone auf (Abb. 387—389, 391, 394, 395, 398), welche dem Randschleier der Hirn- oder Rückenmarkswand entspricht. In diese Zone wachsen die Nervenfortsätze der Ganglienzellschichte der Netzhaut aus, legen sich parallel zur Netzhautoberfläche und wachsen dann in den Augenbecherstiel ein. Im Gebiete der späteren Macula lutea treten hierauf die ersten Zellen der Ganglienzellschichte auf (Abb. 394, 400), worauf sich die Ganglienzellschichte randwärts weiter ausbreitet. Die zentralen, funktionell wichtigsten Abschnitte der Netzhaut bilden sich demnach zuerst aus, was wiederum der bereits erwähnten allgemeinen Regel (S. 178) von der Beziehung zwischen der Wichtigkeit der Funktion und dem Zeitpunkte der Entwicklung entspricht. Innerhalb der Ganglienzellschichte bildet sich dann — aber erst im 7. Monate — eine Verdickung als Anlage der Fovea centralis aus. An dieser Stelle treten auch die Zapfen später als in den übrigen Bezirken der Netzhaut auf. Die Differenzierung an dieser Netzhautstelle ist offenbar eine besonders hochgradige, weshalb sie mehr Zeit erfordert. Stäbchen und Zapfen treten bereits im 3. Monate auf, und zwar als kleine Plasmafortsätze der betreffenden Zellen, welche über die Membrana limitans externa der Retina hinaus auf die Pigmentschichte hin vorwachsen. Durch die Ausbildung der beiden retikulären Schichten werden dann die einzelnen Lagen der Netzhaut voneinander getrennt. Erst im 3. Monate nach der Geburt sind alle Netzhautschichten vorhanden.

Das Epithel der Pars caeca retinae ist ursprünglich mehrreihig und verhältnismäßig hoch. Auch an seiner basalen Fläche bildet sich, wie bei der Pars optica retinae, ein allerdings schmaler Randschleier aus, der bis zum Pupillarrande reicht. Wenn dann, unter gleichzeitiger Vergrößerung des ganzen Auges, der Pupillarrand vorwächst, die Pupille verengt und so die Iris gebildet wird, verdünnt sich das Epithel zu einer einfachen Lage kubischer, gegen den Pupillarrand zu niedriger werdenden Zellen. An der Ora serrata gehen die Schichten der Pars optica retinae ineinander über und schließen sich unvermittelt an das Epithel der Pars caeca retinae an.

Die Pars caeca retinae besteht aus einem unmittelbar auf die Ora serrata folgenden Abschnitte, der Pars ciliaris retinae, und aus einem die hintere Fläche der Iris darstellenden Epithelblatte, der Pars iridica retinae. Das Epithel der Pars ciliaris ist höher als jenes der Pars iridica retinae. Es bildet bei 15 cm langen Embryonen radiäre Falten, denen entsprechend Wucherungen des Mesoderms erfolgen, wodurch die Processus ciliares entstehen. Die Pars iridica retinae legt sich dem Stratum pigmenti iridis dicht an, nur im Bereiche des

Pupillarrandes weichen diese beiden Epithellamellen auseinander, um den sog. Ringsinus zu bilden. In den Epithelzellen der Pars iridica treten später Pigmentkörnchen, und zwar zuerst am Pupillenrande auf. Bei 10 cm langen Embryonen reicht diese Pigmentierung nur wenig über den Pupillarrand hinaus vor, schreitet hierauf langsam weiter und erstreckt sich am Ende des Fetal-lebens bis in die Nähe der Processus ciliares.

Das Stratum pigmenti iridis stellt zusammen mit der Pars iridica retinae den epithelialen Bestandteil der Iris dar. Der mesodermale Bestandteil der Iris, das Stroma iridis, bildet sich an der Außenfläche des Stratum pigmenti iridis auf eine später noch zu beschreibende Weise. In ihm liegen bekanntlich der Musculus sphincter pupillae und der Musculus dilatator pupillae. Diese beiden Muskeln entstehen im Gegensatz zu den übrigen Muskeln des Körpers nicht aus dem Mesoderm, sondern aus dem vorderen

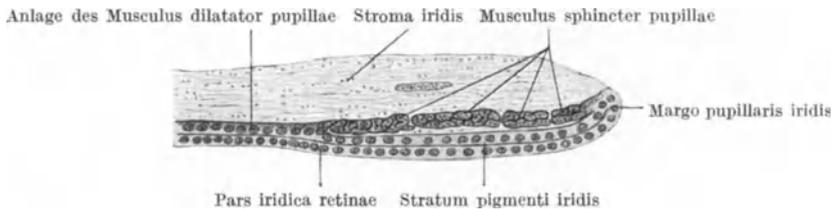


Abb. 396. Schnitt durch die Iris eines Neugeborenen. Nach SZILY.

Epithelblatte (Stratum pigmenti iridis) der Iris, sie sind also ektodermalen Ursprungs. Zuerst entsteht der Musculus sphincter pupillae: Unmittelbar am Pupillarrande tritt bei 10 cm langen Embryonen eine Zellvermehrung im Stratum pigmenti iridis auf, als deren Folge sich eine gegen den Ciliarrand der Iris zu wachsende Zellmasse ausbildet (Abb. 396). Das spärliche Pigment in den Zellen schwindet und sie wandeln sich in glatte Muskelzellen um. Noch beim Neugeborenen hängt der auf diese Weise gebildete Musculus sphincter pupillae mit den Epithelzellen des Pupillarrandes zusammen. Die Bildung des Musculus dilatator pupillae beginnt erst in der 24.—30. Woche: Im Bereiche der ciliaren Randzone des Stratum pigmenti iridis wandern die Zellkerne von der Außen- zur Innenseite der Zellen, in welcher sich später auch das in den Zellen enthaltene Pigment ansammelt. Die kernlosen Abschnitte der Zellen stellen sich radiär zur Pupille ein, Muskelfibrillen bilden sich in ihnen aus und diese in glatte Muskelzellen umgewandelten Zellen stellen den Musculus dilatator pupillae dar (Abb. 396).

### Die Entwicklung des Glaskörpers.

Der von dem retinalen Blatte umfaßte Hohlraum des Augenbechers wird ursprünglich fast ganz von dem Linsenbläschen ausgefüllt (Abb. 390, 393, 395). Das in der Rinne des Augenbecherstieles befindliche embryonale Bindegewebe braucht infolgedessen nur wenig vorzuwachsen, um bis an die dem Augeninneren zugekehrte „hintere“ Fläche der Linse zu gelangen (Abb. 393, 395). Zusammen mit dem von vorne her an die Linse gelangten embryonalen Bindegewebe (S. 486) breitet es sich dann an der ganzen Oberfläche der Linse als eine Linse allseitig umschließende Hülle aus (Abb. 395, 402). Sie wird als Gefäßkapsel der Linse, Tunica oder Capsula vasculosa lentis bezeichnet, da sich in ihr die Linsengefäße, Vasa lentis, verzweigen. In dem embryonalen Bindegewebe der Augenspalte verläuft nämlich eine Arterie (Abb. 391—393, 395), die Arteria centralis retinae, welche sich durch den späteren Glaskörperraum,

also durch das Cavum hyaloideum oculi, bis an die Hinterfläche der Linse fortsetzt, wo sie sich in der Gefäßkapsel der Linse verzweigt (Abb. 397). Diese Arterie wird wegen ihres Verlaufes durch den Glaskörper als Arteria hyaloidea bezeichnet. Wenn sich dann mit dem Wachstum des Auges auch der Hohlraum des Augenbechers und damit der Zwischenraum zwischen der hinteren Linsenfläche und der Netzhaut vergrößert, muß auch das embryonale Bindegewebe mit der Arteria hyaloidea entsprechend vorwachsen und es zieht dann ein Bindegewebsstrang von der Ansatzstelle des Augenbecherstieles am Augen-

Vorderfläche der Linse (nach abgezogener Membrana papillaris)

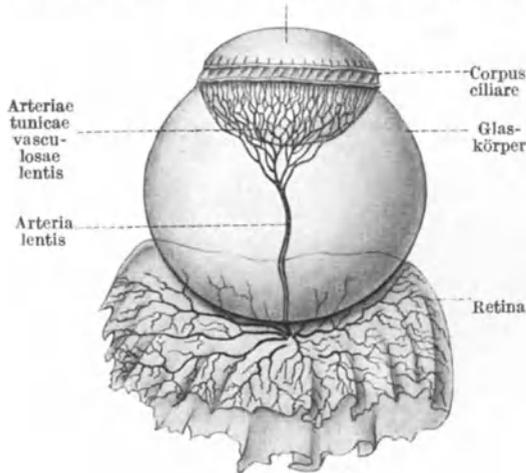


Abb. 397. Linse, Glaskörper und die zurückgeschlagene Netzhaut eines 6 Monate alten menschlichen Fetus. Die Gefäße reichen in der Netzhaut bis zur Ora serrata. Die Arteriae hyaloideae propriae sind bereits zurückgebildet. 4fache Vergrößerung. Nach O. SCHULTZE.

klaren, gallertigen Masse erfülltes Maschenwerk, der Glaskörper, entsteht (Abb. 394, 395, 398, 397). Es füllt den Hohlraum des Augenbechers aus, der deshalb als Glaskörperraum, Cavum hyaloideum, bezeichnet wird. Da dieser Hohlraum in seiner Mitte bereits von dem die Arteria hyaloidea zur Linsenkapsel führenden Bindegewebsstrange durchsetzt wird, kann sich in dieser Mitte kein Glaskörper entwickeln, der Glaskörper muß vielmehr um diesen Bindegewebsstrang einen Hohlraum bilden, der als Zentralkanal des Glaskörpers, Canalis hyaloideus, bezeichnet wird. Die Arteria hyaloidea, welche, eingehüllt in Bindegewebe, in diesem Kanale verläuft, gibt kleine Seitenzweige — Arteriae hyaloideae propriae — an die Peripherie des Glaskörpers ab (Abb. 394, 395). Diese Seitenzweige bilden sich vom 3. Monate ab samt dem sie umhüllenden Bindegewebe zurück, so daß die Arteria hyaloidea unverzweigt den Glaskörper als Arteria lentis durchzieht (Abb. 397), um sich hinter der Hinterfläche der Linse in Zweige aufzulösen, welche als Vasa lentis in die Gefäßkapsel der Linse eindringen. In den letzten Fetalmonaten bildet sich die Gefäßkapsel der Linse zurück. Diesem Schicksale verfällt auch die zu ihr ziehende Arteria hyaloidea (bzw. lentis) samt dem dieses Gefäß umhüllenden Bindegewebe. Der Canalis hyaloideus dagegen bleibt insofern erhalten, als sich seine Wände als Verdichtung des Glaskörpers erhalten. Auch das Anfangsstück des die Arteria hyaloidea umhüllenden Bindegewebsstranges erhält sich als eine in der Höhlung der Sehnervenpapille befindliche Bindegewebsmasse,

becher zur hinteren Fläche der Linse, mitten durch den Hohlraum des Augenbechers (Abb. 395).

Noch bevor der Augenbecher ausgebildet und der Randschleier an der dem Hohlraum des Augenbechers zugekehrten Fläche der Netzhaut angelegt ist, senden die Zellen der Pars optica retinae — wahrscheinlich nur jene, welche den Spongioblasten entsprechen — feinste Fortsätze in den Hohlraum des Augenbechers aus, welche bis zur Tunica vasculosa lentis vordringen. Diese Fortsätze verzweigen sich reichlich, die Zweige verbinden sich miteinander, so daß ein dichtes, zellfreies, dem Randschleier der Rückenmarkswand ähnliches, später von einer wasser-

welche beim Kinde einen etwa 2 mm hohen, in den Canalis hyaloideus hineinragenden Zapfen, Conus hyaloideus, bildet.

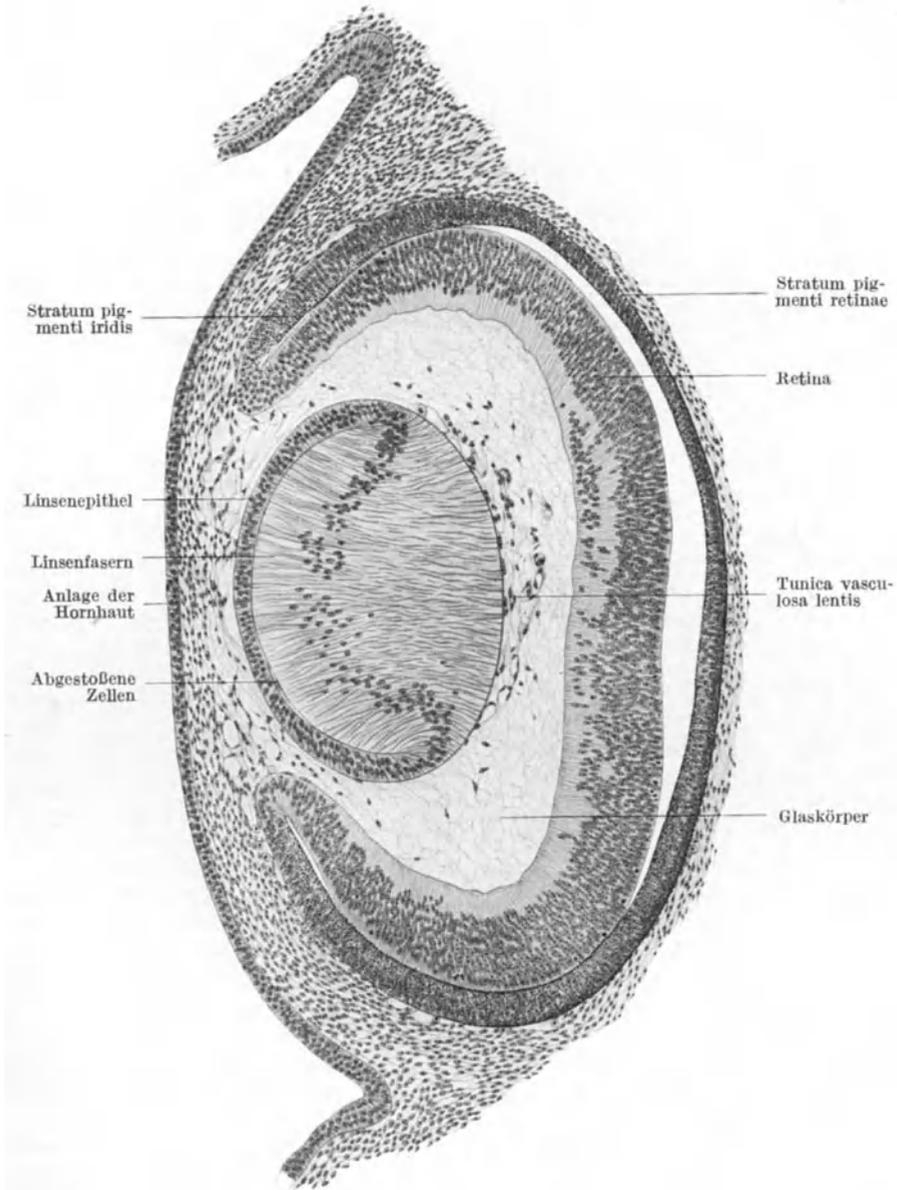


Abb. 398. Schnitt durch die Augenanlage eines 16 mm langen menschlichen Embryo.  
130fache Vergrößerung.

Der Glaskörper ist demnach ein Erzeugnis gewisser Zellen der Netzhaut, das mit dem Randschleier der Rückenmarkswand verglichen werden kann. Er entstammt dem äußeren Keimblatte — Mesoderm beteiligt sich an seiner Bildung nicht.

Die Bildung des Glaskörpers erfolgt von der Pars optica retinae aus. Ähnliche, nur festere und weniger verzweigte Fortsätze als jene, aus welchen der Glaskörper entsteht, werden auch von den Zellen der Pars ciliaris retinae ausgesendet. Sie werden als *Fibrae zonulares* bezeichnet und wachsen bis an den Rand der Linse heran, mit deren Kapsel sie sich verbinden. In ihrer Gesamtheit stellen sie den Aufhängeapparat der Linse, die *Zonula ciliaris* (*Zinni* oder *Ligamentum suspensorium lentis*) dar.

### Die Entwicklung der Linse.

Als bald nachdem die Augenblase an das Ektoderm der seitlichen Kopfwand herangewachsen ist, werden die Ektodermzellen im Bereiche und in der unmittelbaren Umgebung der Berührungsstelle des Ektoderms mit der seitlichen Augenblasenwand höher, vermehren sich lebhaft und lassen auf diese Weise bei

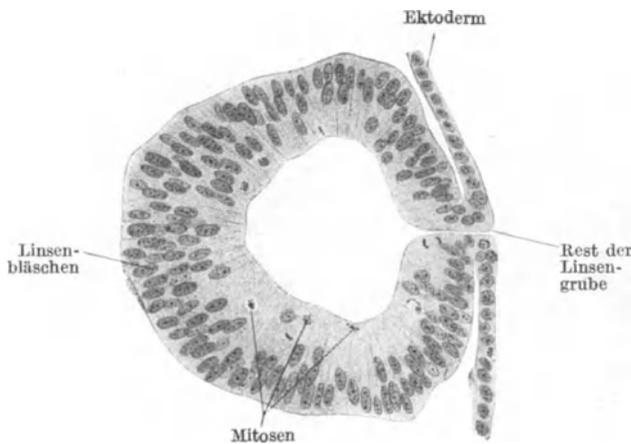


Abb. 399. Schnitt durch das noch mit dem Ektoderm zusammenhängende Linsenbläschen eines 5 mm langen Embryo von *Mus decumanus*. 286fache Vergrößerung.

etwa 4 mm langen Embryonen eine annähernd kreisförmige Zone mehrschichtigen Epithels entstehen, welche über das Niveau des benachbarten niedrigeren, dorsalwärts nur einschichtigen Epithels vorragt. Diese Ektodermzone stellt die erste Anlage der Linse dar. Da ihre freie Oberfläche etwas abgeplattet ist, wird diese Anlagezone als *Linseplatte* bezeichnet (Abb. 386, 387, 413). Da diese Anlagezone als *Linseplatte* bezeichnet (Abb. 386, 387, 413). Da diese Anlagezone als *Linseplatte* bezeichnet (Abb. 386, 387, 413).

Die basale Fläche dieser Platte liegt der Seitenwand der Augenblase an. Diese buchtet sich ein, um das retinale Blatt des Augenbeckers zu bilden. Gleichzeitig mit dieser Einbuchtung erfolgt bei etwa 5–6 mm langen Embryonen auch eine Einbuchtung der Linseplatte, wodurch eine zunächst seichte und weit offene Grube, die *Linsengrube*, entsteht (Abb. 388, 389, 210, 212). Die während dieser Vorgänge anhaltende Zellvermehrung ist so bedeutend, daß oft nicht alle neu gebildeten Zellen zur Linsenanlage verwendet und abgestoßen werden. Sie sinken unter der Linsenanlage ein oder bleiben im Grunde der Linsengrube haften (Abb. 389), geraten daher später in die Höhlung des Linsenbläschens, wo sie zugrunde gehen.

Die Linsengrube vertieft sich immer mehr, so daß sich die Linsenanlage zu einem von einer mehrreihigen Epithelwand gebildeten Bläschen mit einem verhältnismäßig weiten Hohlraume umwandelt: *Linsenbläschen* (Abb. 393). Der Schluß des Bläschens kommt dadurch zustande, daß sich die Linsengrube nach außen hin immer mehr verengt (Abb. 399), so daß ihre Ränder schließlich miteinander verwachsen. Das Linsenbläschen ist nunmehr nach außen hin abgeschlossen und hängt nur noch an einer eng begrenzten Stelle seiner seitlichen Wand mit dem Ektoderm zusammen. Auch dieser Zusammenhang löst sich und das Linsenbläschen liegt dann bei etwa 8 mm langen Embryonen frei unter dem Ektoderm, das sich über ihm geschlossen hat. Bei Embryonen dieses

Alters ist die Linse durch das Ektoderm hindurch sichtbar (Abb. 213, 214, 216, 278, 356). Auch der Spalt in der seitlichen Wand des Bläschens (Abb. 399) schließt sich, und zwar noch während der Ablösung des Bläschens vom Ektoderm. Bald nach der Ablösung der Linse vom Ektoderm scheiden die Zellen des Linsenbläschens eine cuticulare Bildung, die Linsenkapsel, ab, welche die Linse allseitig umhüllt. Sie ist strukturlos und an der vorderen (seitlichen) Wand etwas dicker als an der hinteren, dem Augenninneren zugekehrten Wandfläche. Diese Linsenkapsel verdickt sich allmählich, so daß sie beim Erwachsenen das Doppelte ihrer ursprünglichen Dicke besitzt.

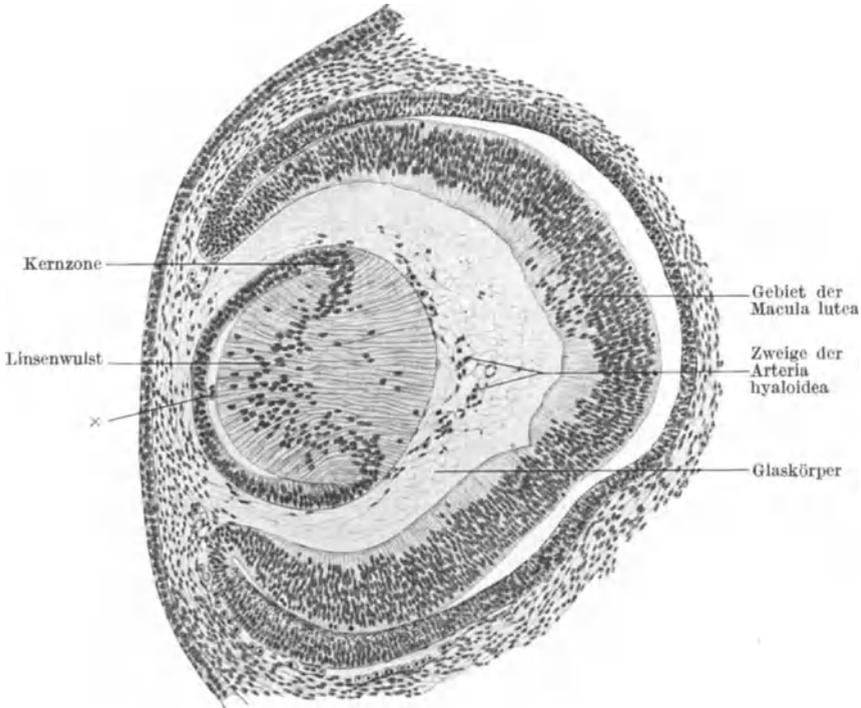


Abb. 400. Schnitt durch das Auge eines 17 mm langen menschlichen Embryo. Bei  $\times$  in die Richtung der Linse abgestoßene, zugrunde gehende Zellen. 154fache Vergrößerung.

Nach Ausbildung der Linsenkapsel ist die Linse als ein rein epitheliales Gebilde gegen ihre Umgebung abgeschlossen. Da kein Mesoderm in ihr vorhanden ist und keines mehr in sie einwandern kann, erfolgt ihre Entwicklung — im Gegensatz zu den übrigen Organen — ohne Mitbeteiligung des Mesoderms.

Die zum Wachstum der Linse notwendige Zellvermehrung innerhalb des Linsenbläschens erfolgt im Bereiche jener Zellage, welche der freien Fläche der Linsenplatte entspricht und welche nunmehr die Wandbekleidung der Höhlung des Bläschens bildet. Hier finden sich daher die Karyokinesen vor (Abb. 399). Wie bei der Linsenplatte kann auch beim Linsenbläschen die Zellvermehrung so stark sein, daß ein Teil der neugebildeten Zellen in die mit Flüssigkeit erfüllte Höhlung des Linsenbläschens ausgestoßen wird (Abb. 398, 400). Dort gehen die abgestoßenen Zellen bald zugrunde.

Von allem Anfange an besteht ein Unterschied zwischen den Wänden des Linsenbläschens: Die dem Ektoderm zugekehrte seitliche (vordere) Wand

ist dünner als die im Glaskörperaume befindliche mediale (hintere) Wand (Abb. 393, 387—389). Beide Wände werden jedoch durch ein einschichtiges Epithel gebildet.

Unmittelbar nach der Abschnürung des Linsenbläschens vom Ektoderm beginnen sich die Zellen der medialen Wand zu verlängern, und zwar vor allem gegen die Höhlung des Linsenbläschens zu. Diese Verlängerung betrifft zuerst die in der Mitte der medialen Wand befindlichen und ergreift allmählich auch die weiter randwärts gelegenen Zellen. Die sich verlängernden Zellen bilden einen nach vorne zu konvexen Wulst, Linsenwulst oder Linsenpolster (Abb. 391, 400). Indem sich dieser Wulst entsprechend der Verlängerung der Zellen vergrößert, verengt er die Höhlung des Linsenbläschens, die daselbst vorhandene Flüssigkeit wird resorbiert und der Hohlraum von den in die Länge gewachsenen Zellen vollkommen ausgefüllt (Abb. 394). So wird die Linse bei etwa 15 mm langen Embryonen ein solider Körper.

Die Verlängerung der Zellen der dem Augenninneren zugewendeten hinteren oder medialen Wand des Linsenbläschens ist der Beginn der Umwandlung dieser Zellen in Linsenfasern (Abb. 394). Diese Differenzierung ist mit dem Verluste des Teilungsvermögens verbunden: Während die Linse ursprünglich dadurch wächst, daß sich alle ihre Zellen, also auch die ihrer hinteren Wand, vermehren, hört die Teilung der Zellen der hinteren Wand auf, sobald diese Zellen etwa 0,18 mm lang geworden sind. Sie wandeln sich dann in glasige Gebilde um, in die prismatischen Linsenfasern. Dieser Umbildungsvorgang betrifft zuerst die in der Mitte der Hinterwand der Linse befindlichen Zellen und schreitet von da aus gegen den Äquator der Linse zu fort. Die weitere Zunahme der Linsenfasern wird nunmehr von den jeweils im Äquator der Linse befindlichen Zellen besorgt, welche sich teilen und zu neuen Linsenfasern umbilden. Da hier die Kerne der Linsenzellen deutlicher hervortreten und dicht aneinander liegen, wird dieser äquatoriale Abschnitt der Linse als Kernzone bezeichnet (Abb. 394, 400, 402). Die Reihe dieser Kerne setzt sich in die nach vorne zu konvexe Reihe der stäbchenförmigen Kerne der jungen Linsenfasern fort, wodurch in der Hinterwand der Linse der Kernbogen entsteht (Abb. 394, 402). Die neugebildeten Linsenfasern werden auf die bereits entstandenen, gegen die Mitte zu gelegenen Linsenfasern abgelagert, es findet also ein appositionelles Wachstum der Linsenfaser-masse statt und die Kernzone stellt die Wachstumszone der Linse dar (Abb. 144c). Doch finden auch noch Teilungen in dem zunächst 3—4 reihigen (Abb. 393—395, 398), später aber einreihigen einschichtigen, kubischen Epithel der Vorderwand der Linse (Abb. 402), in dem Linsenepithel statt, welchem die Linsenfaser-masse dicht angelagert ist. Die Bildung neuer Linsenfasern erfolgt nach neueren Untersuchungen nicht, wie man früher glaubte, zeitlebens, sondern nur während der ersten 20 Lebensjahre. Die zuerst entstandenen Linsenfasern verlieren noch während des Fetallebens ihre Kerne, werden von den später gebildeten Fasern überlagert und bilden den Linsenkern.

Das Wachstum der Linse findet demnach innerhalb des Linsenepithels durch gleichmäßig verstreute Zellteilungen, betreffs der Linsenfaser-masse appositionell innerhalb der äquatorialen Kernzone statt. Außer der auf diese Weise bewirkten Vermehrung der Zellenzahl wirken bei diesem Wachstum auch noch die Verlängerung und die Verdickung der Linsenfasern mit. Die ursprünglich kugelige Linse erhält dadurch ihre spätere abgeplattete Gestalt.

Entsprechend der regelmäßigen Anordnung der Zellen im Bereiche der Kernzone werden die Linsenfasern tangential zum Linsenäquator regelmäßig übereinander gelagert, wodurch meridionale Reihen entstehen. In Äquatorialschnitten werden die Linsenfasern quer getroffen und bilden daher radiäre Reihen, die man als radiäre Lamellen bezeichnet. Während die Zahl dieser Lamellen (Linsenfasern) bei einem drei Monate alten Kinde mit 1474 festgestellt wurde,

ergab die Zählung bei Erwachsenen im Mittel etwa 2250 Lamellen. Diese Zahl wird zu Beginn des 3. Jahrzehnts des Lebens erreicht und damit erlangt auch die Linse ihre bleibende Größe. Die Linse gehört somit, wie das zentrale Nervensystem (S. 411), zu den Dauerorganen des Körpers (S. 171). Zählungen bei Säugetieren ergaben ferner, daß die Zahlen der radiären Lamellen in den Linsen der beiden Augen eines Tieres entweder gleich sind oder nur um sehr wenig voneinander abweichen: Der Aufbau der Linse erfolgt offenbar nicht bloß in Hinsicht auf die Anordnung und die Form, sondern auch in Hinsicht auf die Zahl der Zellen (Linsenfasern) in streng geregelter Weise.

An den beiden Oberflächen der Linsenfasermasse stoßen die verdickten Enden der Linsenfasern später im Linsenstern aneinander. Die Bildung dieses Sternes beginnt bereits im 2. Monate, wenn der Stern auch erst etwa im 4. Monate deutlich erkennbar ist. Seine Bildung erfolgt dadurch, daß sich die jüngeren Linsenfasern um die älteren im Bogen herumlegen und daß sie hierbei — da die gleich alten Linsenfasern die gleiche Länge besitzen — um so tiefer auf die vordere Fläche der Linsenfasermasse herabreichen, je höher sie an der hinteren enden und umgekehrt. Zuerst stoßen die Enden der Linsenfasern an der Hinterfläche der Linsenfasermasse in einer horizontalen, an der Vorderfläche in einer vertikalen Naht aneinander. Jede dieser linearen Nähte wird bei dem Wachstum der Linse zuerst zu einem Winkel, hierauf durch Ausbildung eines von der Winkelspitze ausgehenden Schenkels zu einem dreistrahligen Sterne umgewandelt, dessen Strahlen auf den beiden Linsenflächen entgegengesetzt gestellt sind (um  $180^{\circ}$  gegeneinander gedreht). In dieser Form erhält sich der dreistrahlige Linsenstern des Kindes nur am Linsenkerne, während in den äußeren Schichten aus der Verzweigung der ursprünglichen Strahlen ein aus 9—12 Strahlen bestehender Stern entsteht.

Innerhalb des Linsenbläschens und später innerhalb der Linse herrscht ein nicht unbeträchtlicher Druck, welcher bei der Entstehung der Form und der regelmäßigen Anordnung der Linsenfasern wahrscheinlich eine Rolle spielt.

Die embryonale Linse besitzt eine verhältnismäßig bedeutende Größe. Beim Neugeborenen hat sie bereits ihre bleibende Dicke erreicht und der Durchmesser ihrer Äquatorialebene beträgt etwa  $\frac{2}{3}$  des Durchmessers des Erwachsenen. Die Umwandlung ihrer ursprünglichen Kugelgestalt wurde bereits erörtert. Die Abplattung soll im höheren Alter noch zunehmen.

Weder beim Embryo noch beim Erwachsenen enthält die Linse — im Gegensatz zu anderen Organen — Blutgefäße. Dies ist auch unmöglich, da die Linse ein rein epitheliales Organ ist, daher das als Träger der Blutgefäße notwendige Bindegewebe in ihr fehlt. Das Blut, welches die embryonale Linse zu ihrem Wachstum benötigt, wird ihr daher auf andere Weise, und zwar durch die Blutgefäße der bereits erwähnten Tunica vasculosa lentis zugeführt. Die Arterien dieser Gefäßkapsel stammen von der Arteria lentis (Abb. 397), vorne aus dem von den Arteriae ciliares longae gebildeten Circulus arteriosus iridis major. Das venöse Blut fließt in ein den Pupillarrand umgreifendes Ringgefäß und durch dieses in die Choriocapillaris zu den Venae vorticosae ab. Nach der Rückbildung der Gefäßkapsel der Linse können Nährsubstanzen nur noch aus der Gewebsflüssigkeit des Auges zur Linse gelangen. Diese Verhältnisse bilden wohl den Hauptgrund dafür, daß die Linse, so lange sie ihre Gefäßkapsel besitzt, rasch wächst und schon beim Fetus fast ihre bleibende Größe erreicht.

### Die Differenzierung der mesodermalen Hülle des Augenbeckers.

Wenn die vom Kopfmesoderm umhüllte Augenblase gegen das Ektoderm zu vorwächst, drängt sie das zwischen ihrer seitlichen Wand und dem Ektoderm

befindliche embryonale Bindegewebe zur Seite, so daß sich dann diese seitliche Augenblasenwand unmittelbar dem Ektoderm anlegen kann (Abb. 386, 387). An dieser Berührungsstelle entwickelt sich, wie früher geschildert wurde, die Linse. Sobald diese vom Ektoderm abgeschnürt und im Augenbecher eingelagert ist, beginnt das Mesoderm zwischen den Augenbecher und die Linse

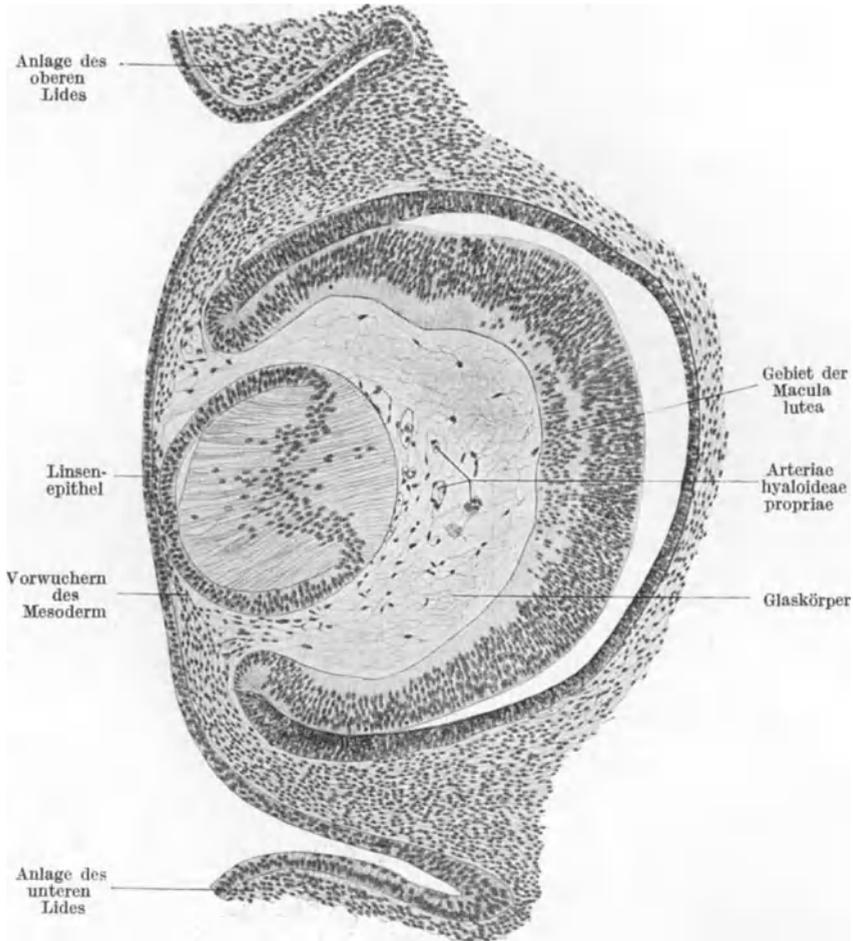


Abb. 401. Schnitt durch das Auge eines 17 mm langen menschlichen Embryo. 148 fache Vergrößerung.

einerseits und das Ektoderm andererseits vorzuwuchern (Abb. 401, 394). Augenbecher und Linse werden infolgedessen von einer geschlossenen, gemeinsamen, vom Sehnerven durchbohrten embryonal-bindegewebigen Hülle umschlossen (Abb. 398, 400, 402). Aus ihr entwickelt sich die mittlere und die äußere Augenhaut, d. h. also die Chorioidea, das Corpus ciliare, das Stroma iridis, sowie die Sklera und die nicht epithelialen Elemente der Cornea. Nach außen zu übergeht diese Hülle allmählich in das embryonale Bindegewebe der Seitenwand des Kopfes. Aus diesem Bindegewebe entsteht die Fascia bulbi (Tenoni), das episklerale Gewebe (Abb. 402) und das Corpus adiposum orbitae; nach vorne zu setzt es sich in das Bindegewebe der Haut, d. h. hier: der aus Hautfalten entstehenden Augenlider fort. Das spätere Septum orbitale bildet wohl auch

genetisch die Grenze zwischen dem Bindegewebe der Haut und dem um den Augenbecher befindlichen embryonalen Bindegewebe.

Dieses Bindegewebe ist ursprünglich völlig gleichartig, sondert sich aber bald in zwei Abteilungen, welche sich voneinander durch die verschieden dichte Anordnung der Zellen und durch die Form der Zellkerne unterscheiden (Abb. 402).

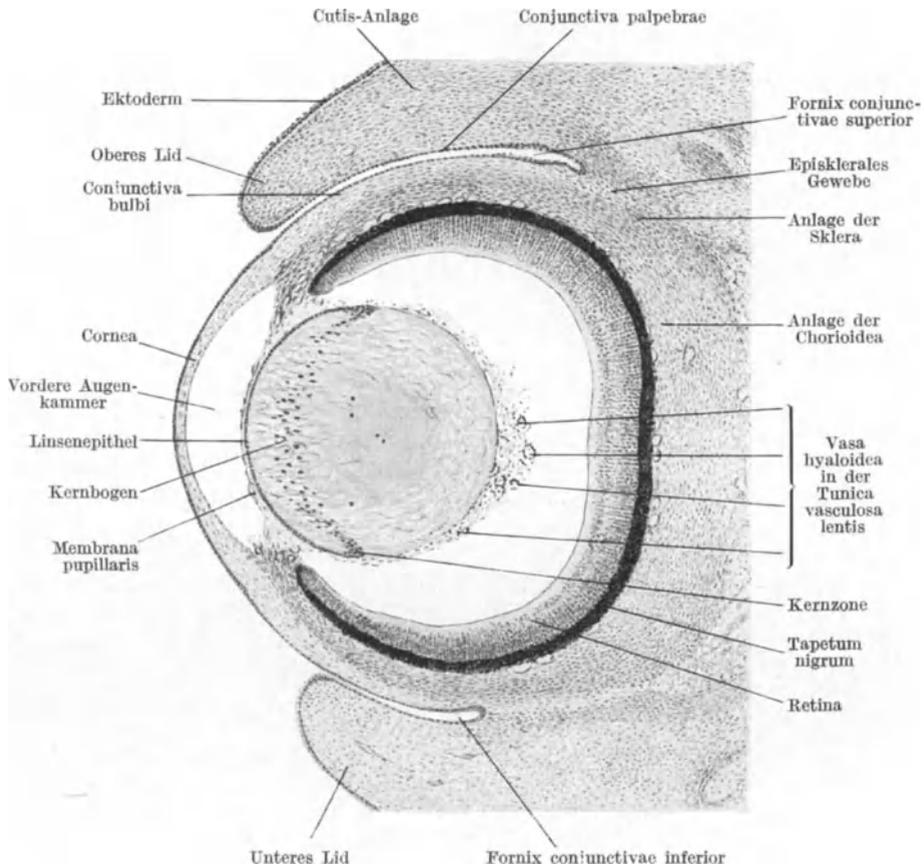


Abb. 402. Schnitt durch das Auge eines 20 mm langen menschlichen Embryo. 52 fache Vergrößerung.

Die innere, dem Tapetum nigrum anliegende Schichte wird in ihrem dem Bereiche der Pars optica retinae entsprechenden Abschnitte durch das Einwachsen von Blutgefäßen aufgelockert. Im 6. Monate hat diese Auflockerung einen bedeutenden Grad erreicht, so daß nunmehr diese Schichte als Chorioidea und ihre innere, ein engmaschiges Capillarnetz darstellende Zone als Choriocapillaris erkennbar ist. In der äußeren Zone legen sich die Bindegewebszellen zu Lamellen zusammen, um die Suprachorioidea zu bilden. In dem Gewebe der Chorioidea werden zahlreiche Pigmentzellen ausgebildet, welche zusammen mit den reichlichen Blutgefäßen die Färbung dieser Schichte der Augenwand hervorrufen.

Die Anbildung der Chorioidea findet genau entsprechend der Augenbecherwand statt, sie bleibt also im Bereiche der Augenbecherspalte zunächst aus. So lange diese Spalte besteht, besteht auch eine Chorioidealspalte (Coloboma chorioideae). In dem Maße aber, als die Ränder der Augenspalte aufeinander zu wachsen und dann miteinander verwachsen, rückt auch das Mesoderm der

Chorioideaanlage von beiden Seiten her gegen die Mitte vor, um sich dann in der Mitte zusammenschließen, so daß der Chorioidealspalt verschlossen wird. Bleibt der Verschuß der Augenbecherspalte abnormerweise aus, so bleibt auch der Chorioidealspalt erhalten, es besteht ein *Coloboma retinae et chorioideae*. Dieses Verhalten spricht dafür, daß das Epithel des Augenbechers einen formativen Einfluß auf das den Augenbecher umhüllende embryonale Bindegewebe ausübt, wie dies früheren allgemeinen Erörterungen entspricht (S. 174).

Der dem Bereiche der *Pars ciliaris retinae* entsprechende, dem *Stratum pigmenti corporis ciliaris* anliegende Abschnitt des embryonalen Bindegewebes differenziert sich in anderer Weise. Die Auflockerung, sowie die Ausbildung einer *Choriocapillaris* bleibt hier aus, das Bindegewebe wuchert in die von der *Pars ciliaris* gebildeten Falten zur Bildung der *Processus ciliares* ein und differenziert sich in seinem äußeren Abschnitte in glatte Muskelzellen, welche den *Musculus ciliaris* darstellen. Zusammen mit dem *Stratum pigmenti corporis ciliaris* und der *Pars ciliaris retinae* bildet dieser Abschnitt der mittleren Augenhaut das *Corpus ciliare*.

Nach vorne zu übergeht das embryonale Bindegewebe des *Corpus ciliare* in die Mesodermmasse, welche sich nach der Ablösung der Linse vom Ektoderm zwischen der Linse und dem Augenbecher (genauer: dem *Stratum pigmenti iridis*) einerseits und dem Ektoderm andererseits angesammelt hat (Abb. 395, 398, 400) und welche diesen Zwischenraum ganz ausfüllt. Am Linsenäquator geht dieses Mesoderm in das mit den *Vasa hyaloidea* an die Hinterfläche der Linse gelangte Mesoderm über, mit dem zusammen es die bereits erörterte *Tunica vasculosa lentis* bildet.

Zu Ende des 4. Monates treten nun mitten in dieser Mesodermmasse Lücken auf, welche miteinander zusammenfließen, so daß ein zentraler Hohlraum entsteht, welcher die vordere Augenkammer darstellt (Abb. 402). Sie ist im 6. Monate noch seicht und vertieft sich erst im 8. Monate. Ihre Wände werden von den erhalten gebliebenen Resten der Mesodermmasse gebildet.

Die eine von diesen Mesodermwänden legt sich nun dicht dem Ektoderm an und übergeht mit ihrem Randteile in die Anlage der äußeren Augenhaut. Sie differenziert sich zu den nicht-epithelialen (nicht-ektodermalen) Gewebeelementen der *Cornea*, also zur *Substantia propria corneae* und zur *Membrana Descemeti*, außerdem aber auch zum Epithel der hinteren Hornhautfläche. Das Ektoderm über dieser Mesodermmasse bildet sich in anderer Weise als das der Umgebung aus und liefert so das *Hornhautepithel* (Abb. 395, 398 u. a.). Auf diese Weise entsteht demnach die *Cornea* aus einem ektodermalen und aus einem mesodermalen Anteile.

Nach einer anderen Darstellung liefert das zwischen Linse und Ektoderm vorgedrungene Mesoderm bloß das Epithel der hinteren Hornhautfläche. Die *Substantia propria corneae* soll aus Mesodermzellen entstehen, welche vom Rande der Hornhaut her aus dem den Augenbecher umhüllenden mesodermalen Mantel zwischen das Hornhautepithel und die *Membrana Descemeti* vordringen.

Die basale, dem Augenbecher zugekehrte Mesodermwand der vorderen Kammer zieht gleichmäßig über das *Stratum pigmenti iridis* und über die Pupille hinweg. Sie kann daher als *Membrana irido-pupillaris* bezeichnet werden. Der mittlere Abschnitt der *Membrana irido-pupillaris* füllt die Pupille aus, kann daher von dem Randteile der Membran als *Pupillarmembran*, *Membrana pupillaris* unterschieden werden. Da diese den vorderen Abschnitt der *Tunica vasculosa lentis* darstellt, enthält sie die vorderen Zweige der *Vasa lentis*. Diese

bilden ursprünglich ein gleichmäßiges Maschenwerk, später (Abb. 403) regelmäßig radiär angeordnete Randschlingen.

Nachdem vorher die Arteria hyaloidea und die Gefäße in der Tunica vasculosa lentis (Vasa lentis) zugrunde gegangen sind, beginnt sich — im 9. Fetalmonate — auch die Pupillarmembran rückzubilden, wodurch erst den Lichtstrahlen der freie Eintritt in das Augeninnere ermöglicht wird. Der übrige, vor dem Stratum pigmenti iridis befindliche Abschnitt der Membrana irido-pupillaris bleibt erhalten und liefert das Stroma iridis bzw. mit seinem Randteile das beim Neugeborenen gut entwickelte chorioideale Netzwerk im Iriswinkel der vorderen Kammer (in der Kammerbucht).

Die Iris entsteht demnach aus einem epithelialen, den beiden Blättern des Augenbeckers entstammenden und aus einem mesodermalen Anteile. Dem ersteren entstammen die Pars iridica retinae und das Stratum pigmenti iridis; aus dem mesodermalen Anteile entsteht das Stroma iridis. Es ist ursprünglich pigmentfrei, erst später treten Pigmentzellen in ihm auf. Die Entstehung der in ihm eingelagerten Muskeln wurde bereits erörtert (S. 479).

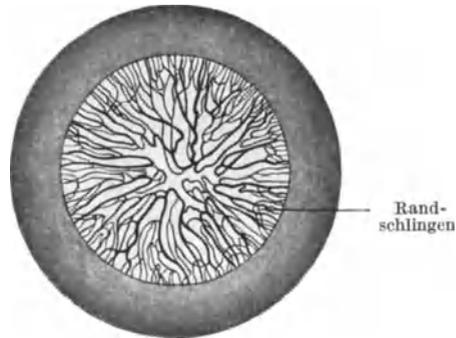


Abb. 403. Blutgefäße der Pupillarmembran eines 8 Monate alten menschlichen Fetus.  
Nach O. SCHULTZE.

Indem sich das um den Linsenäquator befindliche embryonale Bindegewebe, das einen Teil der Tunica vasculosa lentis darstellt, rückbildet, entsteht als eine Erweiterung der vorderen die hintere Augenkammer.

Während in den inneren Lagen der mesodermalen Hülle des Augenbeckers durch Auflockerung und reichliche Gefäßausbildung die Chorioidea entsteht, verdichtet sich das embryonale Bindegewebe in den äußeren Lagen zur Anlage der Sklera (Abb. 402). In diesem verdichteten Bindegewebe sind nur wenige Gefäße vorhanden, die Zellen ordnen sich zu derben, sich durchflechtenden, sehnigen Bündeln an, in welche die Sehnen der Augenmuskeln übergehen. Nach vorne zu setzt sich dieses Gewebe in die Substantia propria corneae fort, wobei es sich an der Übergangsstelle zum Skleralwulste verdickt. Hier, sowie im Bereiche der Durchbohrungsstelle der Sklera durch den Sehnerven und im hinteren Abschnitte der innersten Lagen der Sklera (Lamina fusca sclerae) entwickeln sich Pigmentzellen.

Nach außen von der Sklera befindet sich lockeres, gefäßreiches Bindegewebe, aus welchem die Fascia bulbi, das episklerale Gewebe und das Corpus adiposum orbitae entsteht.

### Die Entwicklung des Sehnerven.

Der Nervus opticus entsteht aus den von der Ganglienzellschichte der Retina gegen das Gehirn zu, sowie aus weniger zahlreichen vom Gehirne zur Retina wachsenden Nervenfortsätzen und aus dem Augenbecherstiele. Die Zellen dieses Stieles sind Spongioblasten, welche sich verlängern und durch Fortsatzbildung ein Neurogliagerüst entstehen lassen, in dessen Maschen die Nervenfortsätze eindringen. Die Nervenfortsätze der Ganglienzellschichte verlaufen an der dem Glaskörper zugekehrten Fläche der Retina zur Eintrittsstelle des Sehnerven in die Netzhaut (Papilla nervi optici), durchbrechen dann die Chorioidea

und Sklera und treten in das aus den Zellen des Augenbecherstieles entstandene Neurogliagerüst. Das gleiche gilt von den vom Gehirne zur Retina wachsenden Nervenfortsätzen. Die ersten Nervenfasern treten bei etwa 15 mm langen Embryonen im distalen Teile des Sehnerven auf und sie können schon bei 17 mm langen Embryonen bis zum Recessus opticus vorgewachsen sein. Zwischen die Nervenfasern dringt gefäßführendes Bindegewebe ein und teilt den Nerven in mehrere Bündel. Markscheiden treten an den Fasern des Sehnerven erst im 3. Lebensmonate auf.

Der Canalis opticus des Augenbecherstieles wird bei der Ausbildung der Stielrinne zusammengedrückt und zu einem halbmondförmigen Spalte verengt (Abb. 392 a). Da die Fasern des Nervus opticus zuerst in die seitlichen und ventralen Abschnitte, dann erst in den dorsalen Abschnitt des Augenbecherstieles eindringen, wird der Canalis opticus zuerst dorsalwärts, dann ventralwärts verschoben. Gleichzeitig werden seine Wände immer enger aneinander gedrängt, bis sie im 3. Fetalmonate miteinander verwachsen. — Auch die Ränder der Stielrinne verwachsen, wie jene der Augenbecherspalte, miteinander, so daß dann die in der Stielrinne enthaltenen, von Bindegewebe eingehüllten Blutgefäße, die Arteria und Vena centralis retinae, im Inneren des Nervus opticus verlaufen. Da aber die Stielrinne nur im distalen Teile des Augenbecherstieles vorhanden ist, treten diese Gefäße erst in den distalen Teil des Sehnerven ein, und zwar etwa 15—20 mm hinter der Papilla nervi optici.

Da der Augenbecherstiel die Grundlage für die Entstehung des Nervus opticus bildet und da dieser Stiel seiner Entstehung nach einen Teil des Gehirnes darstellt, kann der Sehnerv als eine Hirnbahn betrachtet werden, welche den zur Retina umgewandelten Teil des Gehirnes mit anderen Gehirnteilen verbindet.

Lichtempfindung ist bereits beim Neugeborenen vorhanden, die Bildaufnahme ist jedoch erst im 3. Monate möglich.

### Die Entwicklung der Augenlider und der Bindehaut.

Das von der Linse, vom Augenbecher und von dessen mesodermaler Hülle gebildete embryonale Auge liegt unter dem Ektoderm und tritt an der Seite des Kopfes, über dem Oberkieferfortsatze des 1. Kiemenbogens als freie, unbedeckte Vorwölbung hervor (Abb. 216, 417). Zu Beginn des 2. Monats tritt im Ekto- und Mesoderm der um diese Vorwölbung herum befindlichen Hautanlage eine Zellwucherung ein, so daß sich zuerst über dem Auge ein Wulst (Abb. 214), dann eine das ganze Auge — genauer: die Sklera und Cornea — ringförmig umziehende Falte ausbildet, welche die Anlage der Lider darstellt (Abb. 401, 402, 217—219, 418, 419, 420, 427). Der Raum zwischen den freien Rändern dieser Falte — der spätere Lidspalt — ist zunächst weit und rund, es sind also noch keine Augenwinkel vorhanden. Die Faltenränder reichen übrigens nasen- und schläfenwärts über die Gegend der späteren Augenwinkel hinaus vor. Durch Fortdauer der Zellwucherung beginnt nun die Falte über das Auge herüberzuwachsen, indem sie sich verbreitert. Je nachdem ob dies nasen- oder schläfenwärts früher erfolgt, bildet sich nasen- oder schläfenwärts zuerst eine Verengerung der Lidspalte als Anlage des medialen bzw. lateralen Augenwinkels aus. So ist beim Embryo der Abb. 218 zwar bereits der laterale, aber noch nicht der mediale Augenwinkel vorhanden. Bei den Embryonen der Abb. 419 und 420 besteht das entgegengesetzte Verhalten, während beim Embryo der Abb. 217 beide Augenwinkel ungefähr zu gleicher Zeit entstanden sein dürften. Durch die Ausbildung der Augenwinkel wird die ursprünglich einheitliche Ringfalte um das Auge in zwei Abteilungen, eine obere und eine untere, geteilt — in die beiden Augenlider (Abb. 420). Indem

sich diese verbreitern, wird der früher weite und runde Lidspalt (Abb. 419, 420) immer mehr eingeengt (Abb. 421, 217, 219), wobei er zuerst oval, dann zu einem schmalen Spalte gestaltet wird. Entsprechend der Zunahme der Verbreiterung der Lidfalten von den beiden Seiten (Augenwinkeln) gegen die Mitte zu wird auch die Lidspalte von den Seiten gegen die Mitte zu eingeengt, die Augenlider nähern sich mit ihren freien Rändern immer mehr und verwachsen schließlich im 3. Monate — von den beiden Seiten zur Mitte zu — miteinander zur Bildung der Lidnaht (Abb. 404, 406, 220, 221). Der Lidspalt verschwindet daher und das Auge wird nunmehr durch die miteinander verwachsenen Lider bedeckt.

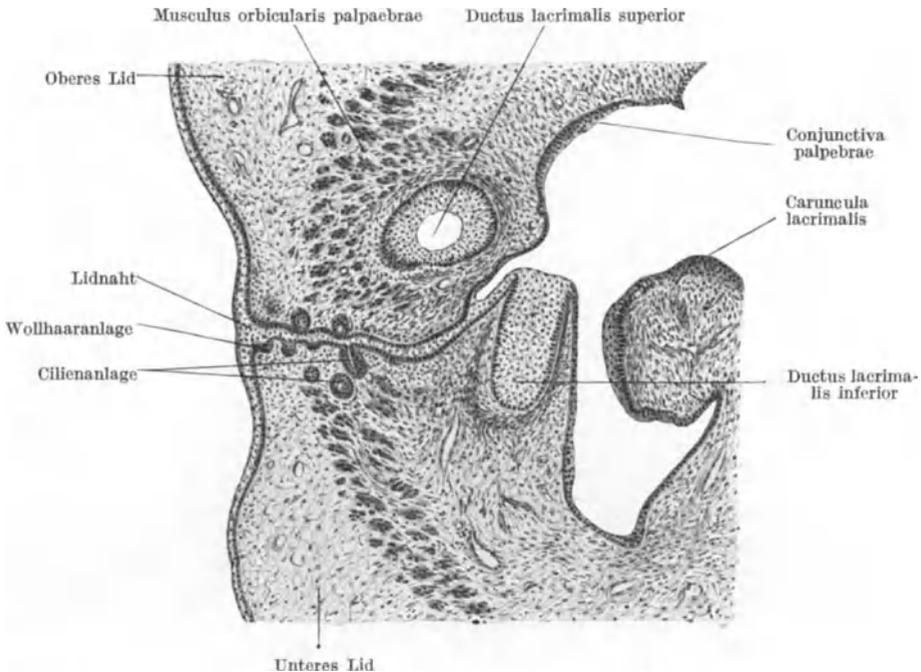


Abb. 404. Längsschnitt durch den inneren Augenwinkel eines 14 cm langen menschlichen Fetus. 45fache Vergrößerung.

Über der geschlossenen Lidspalte kann sich durch Wucherung des Epithels der Lidränder eine epitheliale Leiste, die Lidleiste, ausbilden. Sie zieht über das untere Lid quer oder über das Ober- und Unterlid schräg hinweg und verschwindet bald.

Innerhalb der Lidnaht sind die Epithelien der Lidränder zu einer einheitlichen Masse miteinander verschmolzen (Abb. 404). In ihrer Mitte tritt im 5. Monate eine Verhornung der Epithelzellen ein und Sekrete der unterdessen gebildeten Talgdrüsen der Lider dringen hier vor. Dadurch kommt es allmählich zur Trennung der beiden Lider voneinander, zur Lösung der Lider, die im 7. oder 8. Monate beendet ist. Jetzt ist eine Lidspalte wieder vorhanden und das Auge wird wieder frei.

Bald nach der Verklebung der Lidränder treten an ihnen Epithelknospen als Anlagen der Wimpern (Cilien) auf (Abb. 404). Sie entwickeln sich, indem sie schräg in das embryonale Bindegewebe einwachsen, nach dem Typus der Wollhaare. Sie werden in 2—3 hintereinander gelegenen Reihen angelegt, die vorderste bei 8 cm, die hintere bei etwa 13 cm langen Embryonen. Als

seitliche Ausbuchtungen entstehen von ihnen aus die Talg- und später (16 cm) die Schweißdrüsen (MOLLschen Drüsen) der Lider. Die Lidrandtalgdrüsen (MEIBOMsche Drüsen) entstehen bei 13 cm langen Embryonen unmittelbar aus Epithelknospen, welche sich hinter der hinteren Cilienreihe in regelmäßiger Anordnung entwickeln (Abb 407 b). Ihre Sekretion beginnt bereits zu Ende des 5. Monates. Indem sie sowie die Cilien sich verlängern, trennen sie einen Teil des Musculus orbicularis als Lidrandmuskel, Musculus ciliaris (Riolani), von dem übrigen Muskel ab. Um die Anlagen der Lidrandtalgdrüsen bildet sich später eine gemeinsame dichte Bindegewebshülle aus — die Anlage des Tarsus.

Während sich die äußere Schichte der Lider wie die übrige Haut differenziert, entwickelt sich die innere, dem Auge zugewendete Schichte zu einer Art Schleimhaut, zur Bindehaut der Lider, zur Conjunctiva palpebrarum (Abb. 402, 404, 405). Sie geht im Fornix conjunctivae superior und inferior (Abb. 402, 405) in das vor der Sklera befindliche Ekto- und Mesoderm über, in die Conjunctiva bulbi (Abb. 402), deren Epithel sich unmittelbar in das Hornhautepithel fortsetzt. Noch zur Zeit der Lidnaht bildet sich im inneren Augwinkel eine Bindehautfalte aus, welche mit dem bei manchen Wirbeltierarten vorkommenden dritten Augenlide, der Nickhaut, verglichen werden kann. Sie verdünnt sich von der Mitte des Fetallebens an und wird so zur Plica semilunaris.

Die Entwicklung der Caruncula lacrimalis steht mit der Entwicklung der Tränenröhrchen in Beziehung, weshalb sie gemeinsam mit dieser geschildert werden wird.

### Die Ausbildung des Tränenapparates.

Zu Anfang des 3. Monates bildet das Epithel im seitlichen Abschnitte des Fornix conjunctivae superior 5—8 zapfenförmige Wucherungen aus, welchen sich im 4. Monate noch 1—2 hinzugesellen können. Diese soliden Epithelknospen bilden die Anlage der Tränendrüse (Abb. 405). Indem sie in das

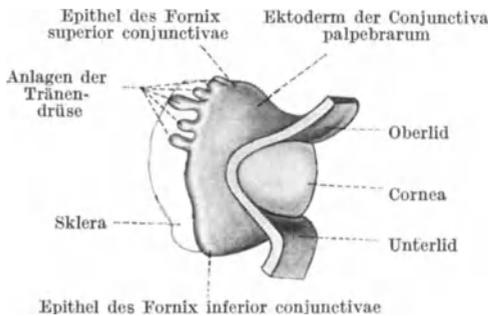


Abb. 405. Rekonstruktion des Bindehautsackes und der Anlage der Tränendrüse eines menschlichen Embryo von 32 mm Scheitel-Steiß-Länge. 22fache Vergrößerung. Nach SPECIALE-CRINCIONE.

embryonale Bindegewebe einwachsen, wandeln sie sich in keulenförmige Gebilde um, welche sich verzweigen und dann hohl werden. Bei ihrem Wachstum entlang der äußeren Oberfläche des embryonalen Auges werden sie von der nach vorne wachsenden Sehne des Musculus levator palpebrae superioris in zwei Gruppen gesondert, eine obere und eine untere. Diese beiden Gruppen werden von einer gemeinsamen Bindegewebshülle umwachsen, so daß sie wie ein Drüsenkörper erscheinen. Die histologische Ausbildung erfolgt erst

nach der Geburt, weshalb die Tränendrüse erst ungefähr vom 3. Monate ab zu funktionieren vermag. Beim Neugeborenen besitzt die Tränendrüse nur  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  ihrer späteren Größe. Erst vom 5. Monate ab beginnt die Entwicklung der kleineren Conjunctivaldrüsen, der sog. akzessorischen Tränendrüsen, wobei zuerst die Fornix-, dann (im 7. Monate) die tarsalen Drüsen (KRAUSEschen und

WOLFRINGschen Drüsen) entstehen. Auch nach der Geburt können solche kleine Drüsen angelegt werden. Der Typus der Entwicklung aller dieser Drüsen ist derselbe wie jener der Tränenrüse.

Die Entwicklung der ableitenden Tränenwege, der Tränenröhrchen, des Tränensackes und des Tränennasenganges geht von der bereits früher (S. 264) erwähnten Augen- oder Tränen-Nasen-Furche (-Rinne), vom Sulcus nasolacrimalis, aus (Abb. 214—216, 426). Diese Furche verläuft vom vorderen Rande des Auges, von der Stelle des späteren medialen Augenwinkels, zwischen dem seitlichen Abschnitte des Stirnwulstes und dem Oberkieferfortsatze des 1. Kiemenbogens schief nach abwärts und medialwärts zur Riechgrube (Abb. 416).

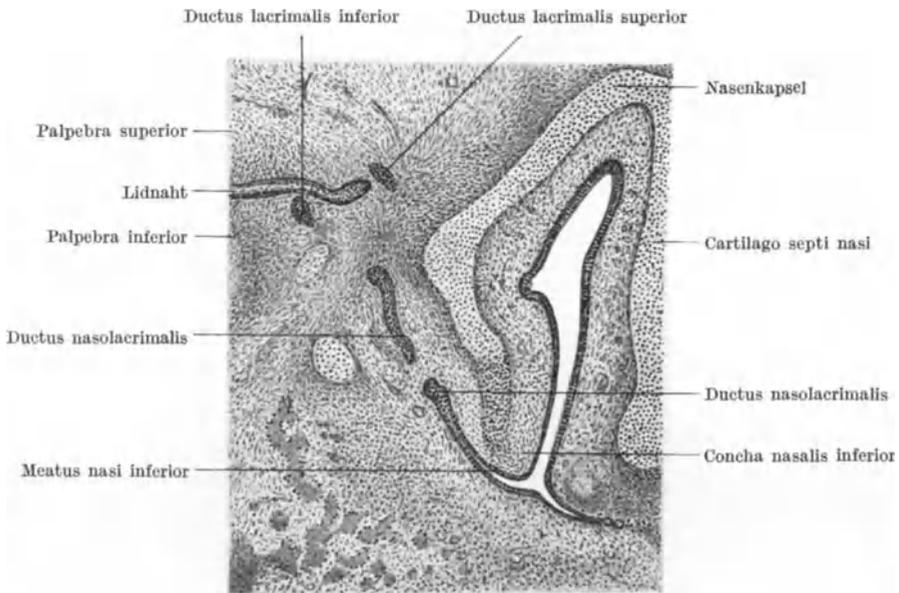


Abb. 406. Frontalschnitt durch die Nasenhöhle und durch die Anlage der Tränenwege eines 64 mm langen menschlichen Fetus. 145fache Vergrößerung.

Bei etwa 10 mm langen Embryonen beginnt sich diese ursprünglich seichte Furche zu vertiefen, worauf sich bei etwa 15 mm langen Embryonen ihr Epithel als ein solider Strang vom Ektoderm ablöst und in das Mesoderm eingräbt. Dem Höhenwachstum des Kopfes entsprechend verlängert sich dieser die Anlage des Tränennasenganges darstellende Strang nach aufwärts und nach abwärts. Unten geht er bei Embryonen des 3. Monates in das Epithel der seitlichen Nasenhöhlenwand über, und zwar unterhalb der Anlage der Concha nasalis inferior (Abb. 406). Das obere Ende des Stranges teilt sich in zwei Knospen, welche sich verlängern und gegen den medialen Augenwinkel zu wachsen. Sie stellen die Anlagen der Tränenröhrchen, der Ductuli lacrimales dar. Die dicke Anlage des oberen Röhrchens wächst, indem sie im Bogen um den medialen Augenwinkel herumgeht, auf den Rand des oberen, die dünne, aber längere und früher entstehende Anlage des unteren Röhrchens auf den Rand des unteren Augenlides zu (Abb. 406, 407, 404). Bei etwa 40 mm langen Embryonen verschmelzen diese Anlagen mit dem Epithel des Lidrandes, der durch sie — zur Papilla lacrimalis — vorgewölbt wird (Abb. 404). Während diese Verschmelzungsstelle am Oberlide dicht am inneren Augenwinkel, medial

von den Cilien- und Drüsenanlagen liegt, befindet sie sich am Unterlide weiter lateralwärts (Abb. 407). Unmittelbar unterhalb der Vereinigungsstelle der beiden Röhrrchen bildet sich eine Verdickung des oberen Endes des noch soliden Tränennasenganges aus, die Anlage des Tränensackes, *Saccus lacrimalis*. In ihr beginnt im 3. Monate die Aushöhlung der ableitenden Tränenwege, deren Ende sie zu Anfang des 4. Monats erreicht. Der Durchbruch der Mündungsstellen findet jedoch in der Nasenhöhle erst im 6., an den Lidern erst im 7. Monate statt.

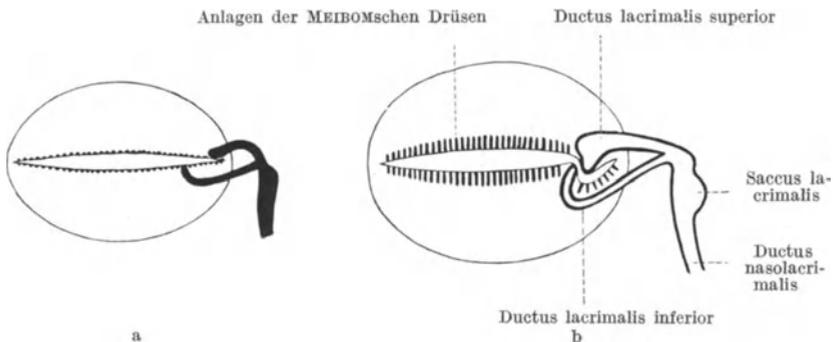


Abb. 407. Schematische Darstellung der Ausbildung der Ductus lacrimales, des Saccus und der Caruncula lacrimalis, sowie der MEIBOMschen Drüsen. Die in Wirklichkeit geschlossene Lidspalte ist offen dargestellt. a Von einem 40 mm langen menschlichen Embryo; die Lidrüsen fehlen in diesem Stadium noch, ihre zukünftige Lage ist hier jedoch schematisch angedeutet; b von einem 17 cm langen Fetus. Nach ASK.

Da das untere Tränenröhrchen, im Gegensatz zum oberen, mitten unter den Anlagen der Cilien und Drüsen des Lidrandes endet (Abb. 407), trennt es die am meisten medial gelegenen dieser Anlagen von den übrigen ab. Bei dem Wachstum des Tränenröhrchens wird der diese Anlagen bergende mediale Abschnitt des Unterlides als Falte in den medialen Augenwinkel verschoben, wo er die Caruncula lacrimalis (Abb. 404) aus sich entstehen läßt.

### Die Entwicklung der Augenmuskeln.

Von den glatten Binnenmuskeln des Auges entstammen, wie dies bereits geschildert wurde, der *Musculus sphincter und dilatator pupillae* dem Ektoderm, alle übrigen (*Musculus ciliaris, orbitalis, glatter Lidmuskel*) dem Mesoderm.

Mesodermaler Herkunft sind auch die quergestreiften Muskeln des Augapfels und des oberen Lides (Abb. 428—430, 663, 664). Sie entstehen aus dem Mesoderm des Kopfes. Ob man in diesem Mesoderm Metameren unterscheiden kann und ob jedem dieser Metamere ein bestimmter Hirnnerv und die von diesem Nerven versorgte Muskulatur entspricht, ist strittig. So sollen die *Nervi oculomotorius, trochlearis und abducens* zu bestimmten Metameren des Mesoderms gehören und aus diesen Metameren sollen die von den betreffenden Nerven versorgten Muskeln entstehen.

Die Anlage für den *Musculus rectus superior und levator palpebrae superioris* soll eine gemeinsame sein. Von ihrer medialen Hälfte soll sich dann der *Musculus levator palpebrae superioris* abspalten, um sich hierauf im 4. Monate über den geraden oberen Augenmuskel zu schieben.

### Das Wachstum des Auges.

Das fetale Auge ist leicht asymmetrisch, da seine temporale Hälfte stärker ausgewölbt ist. Beim Neugeborenen sind Hornhaut und Linse verhältnismäßig groß,

die Strecke zwischen der Eintrittsstelle des Sehnerven und der Fovea centralis ist fast vollständig ausgebildet, die vorderen Abschnitte des Auges dagegen, besonders der Ciliarkörper, noch nicht weit entwickelt. Da sich dann die mediale Hälfte des Augapfels stärker als die laterale vergrößert, werden Hornhaut und Linse lateralwärts verschoben. Die Linse vergrößert sich nur äquatorial, ihr Dickendurchmesser nimmt sogar etwas ab. Während des Wachstums ändern sich die Längen der Durchmesser des Auges: Beim Neugeborenen ist der sagittale Durchmesser der längste, dann wächst der vertikale rasch an, so daß das Auge im 9. Jahre kugelförmig wird. Diese Gestalt ändert sich durch die weitere Zunahme der Länge des vertikalen Durchmessers. Das Wachstum des Auges endet vor der Beendigung des Körperwachstums. Das Volumen des Auges nimmt hierbei — wie das Gehirn — um mehr als das Dreifache zu, ebenso das Gewicht, während das Gesamtgewicht des Körpers um das 21fache zunimmt.

### Entwicklungsmechanik des Auges.

Leichter als bei jedem anderen Organe ist es beim Auge möglich, die Entwicklung experimentell zu beeinflussen und dadurch einen Einblick in die gestaltenden Ursachen der Entwicklung des Auges zu gewinnen.

Bei Amphibienkeimen konnte auf diese Weise nachgewiesen werden, daß die Anlage der Augenbecher bereits in der noch offenen Anlage des Medullarrohres vorgebildet enthalten ist. Flach ausgebreitet und scharf begrenzt liegt diese paarige Anlage (Abb. 408) im vorderen Abschnitte der beiden Medullarwülste jederseits von der Mittellinie und reicht lateralwärts bis zum seitlichen Rande der Medullarwülste. Innerhalb jeder dieser beiden Augenanlagen sind bereits zwei Zonen von verschiedener prospektiver Bedeutung vorhanden: Der äußere Bezirk der Anlage enthält das Bildungsmaterial für das Tapetum nigrum, während der von ihm umfaßte innere Bezirk die Anlage der Retina darstellt. Medianwärts schließt sich an diesen Bezirk eine Zone an, von welcher der Augenblasenstiel entsteht. Die Anlagebezirke der beiden Augenblasenstiele reichen jedoch nicht

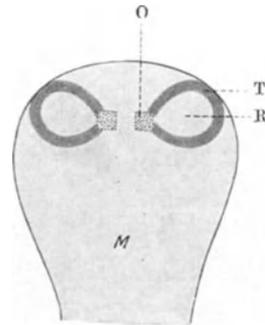


Abb. 408.

Schematische Darstellung der Lage und der Zusammensetzung der beiden Augenanlagen in der noch offenen Anlage des Hirnrohres. M Medullarplatte; O Anlagebezirk des Augenblasenstieles; R Anlagebezirk der Retina; T Anlagebezirk des Tapetum nigrum.

bis zur Mittellinie vor, lassen vielmehr den mittleren Abschnitt der Medullaranlage frei — aus ihm entwickelt sich der zwischen den Abgangsstellen der beiden Augenblasenstiele befindliche Abschnitt der ventralen Hirnwand.

Wenn sich später die Anlagezone des Auges als Augenblase aus der Seitenwand des Gehirnes vorbuchtet (Abb. 409 a), muß ihr innerer Bezirk die seitliche Wand, ihr äußerer Bezirk die übrigen Wände der Augenblase bilden. Nach der Einstülpung der Augenblase (Abb. 409 b) stellt dann der innere Bezirk der Augenanlage die Retina, der äußere das Tapetum nigrum dar und der Anlagebezirk des Augenbecherstieles, also des späteren Sehnerven, geht unmittelbar in das retinale Blatt des Augenbechers über (Abb. 409 c).

Sehr belangreich sind die Versuchsergebnisse, welche betreffs der Entwicklung des Augenbechers, der Linse, der Hornhaut und der Iris erzielt wurden.

Verhindert man durch entsprechende Versuche die Ausbildung der Linse — sei es durch Abtragung des Ektoderms oder durch Verlagerung der Augenblase

in die Tiefe des Kopfmesoderms — so stülpt sich die Augenblase trotzdem zum Augenbecher ein. Dies wurde auch bei Fehlbildungen festgestellt, bei welchen sich die Linse nicht entwickelt hatte. Die Umbildung der Augenblase zum Augenbecher erfolgt also nicht — wie dies aus dem formalen Ablaufe der Entwicklung hervorzugehen scheint (Abb. 388, 389, 390, 393) — passiv durch die sich in den Augenbecher einsenkende Linse, sondern aktiv durch Kräfte, welche in der Augenblase selbst enthalten sind. Es handelt sich also um Selbstdifferenzierung der Augenblase.

Die Linse entwickelt sich stets von jener Stelle des Ektoderms aus, an welche sich die Augenblase mit ihrer seitlichen, später das retinale Blatt des Augenbechers darstellenden Wand anlegt (Abb. 386). Aus entsprechenden Versuchen bei Knochenfischen, Amphibien und Vögeln, sowie aus in der Natur entstandenen Fehlbildungen konnte nun erschlossen werden, daß sich bei manchen von diesen Tierarten eine Linse auch dann entwickelt, wenn die Berührung

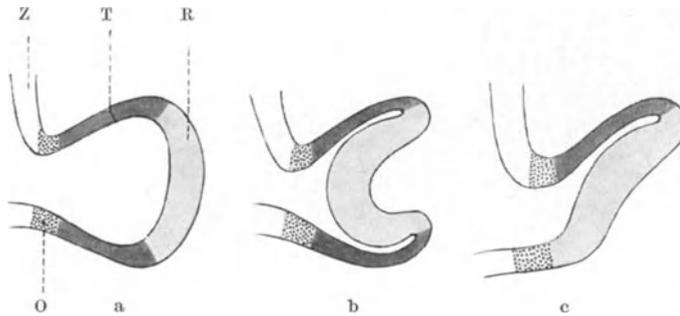


Abb. 409. Schematische Darstellung des Verhaltens der Anlagenbezirke des Auges bei der weiteren Entwicklung. a Schnitt durch die Augenblase; b Schnitt durch den Augenbecher; c Schnitt durch den Augenbecher im Bereiche der fetalen Augenspalte. Z Wand des Zwischenhirnes; die übrigen Bezeichnungen wie in Abb. 408.

des Ektoderms durch die Augenblase — im Versuche — verhindert wird oder — im natürlichen, aber abnormen Geschehen — ausbleibt. Bei diesen Tierarten (Knochenfische, einige Amphibienarten) erfolgt demnach die Linsenentwicklung durch Selbstdifferenzierung von einer ganz bestimmten, zur Linsenbildung befähigten Gruppe von Ektodermzellen aus, welche Zellen man geradezu als Linsenbildungszellen bezeichnen kann. Bei den übrigen Tierarten erfolgt die Linsenbildung nur dann, wenn die Augenblase das Ektoderm berührt und nur dort, wo sie dies tut. Hier erfolgt also die Linsenentwicklung als abhängige Differenzierung und nicht von einer örtlich und potentiell genau bestimmten Anlage, nicht von einer bestimmt vorgebildeten Gruppe von Ektodermzellen, nicht von „Linsenbildungszellen“ aus. Vielmehr besitzen nicht bloß jene Ektodermzellen, aus welchen die Linse tatsächlich entsteht, sondern auch noch andere die Fähigkeit, eine Linse zu bilden. Diese Fähigkeit entfalten jedoch nur jene Ektodermzellen, welche durch die Berührung mit der Augenblase hierzu angeregt werden. Das Ektodermgebiet, welchem diese Fähigkeit zukommt, ist bei den verschiedenen Tierarten ein verschieden großes: Bei den einen betrifft es nur den Kopf, bei den anderen auch den Rumpf, so daß es auch z. B. möglich ist, das Ektoderm der Bauchhaut zur Lieferung einer Linse zu veranlassen.

Die Entwicklung der Linse ist demnach bei diesen Tierarten die Folge eines von der seitlichen Wand der Augenblase auf das Ektoderm ausgeübten Kontaktreizes, dessen Wesen noch unbekannt, der aber wohl vorwiegend chemischer Natur ist. Dieser formative Reiz wirkt nicht bloß qualitativ, sondern auch

quantitativ, da die Größe der Linsenplatte und infolgedessen auch die Größe der späteren Linse von der Größe der Berührungsfläche zwischen Augenblase und Ektoderm abhängt. Bei manchen Tierarten wirkt dieser Reiz lediglich als Auslösungsreiz, d. h. die einmal ausgelöste Linsenbildung geht zwangsläufig weiter vor sich, bei anderen Tierarten wiederum hängt auch die Weiterentwicklung der Linse von der normalen Lagebeziehung der Linse zum Augenbecher, also von Einflüssen des Augenbeckers ab.



Abb. 410. Schnitt durch das Auge einer Larve von *Salamandra maculata*, welchem 54 Tage 9 Stunden vorher die Linse entfernt worden war. Am oberen Pupillarrande der Iris hat sich ein Linsenbläschen gebildet. 74fache Vergrößerung.

In dieser Art, also durch abhängige Differenzierung, entwickelt sich die Linse auch beim Menschen. Dies geht aus Fehlbildungen hervor, bei welchen die Linse gerade auf jener Körperseite fehlte, auf welcher die Augenblase abnormerweise nicht vorhanden oder nicht bis an das Ektoderm herangewachsen war.

Die Fähigkeit des Ektoderms, nicht bloß von einer bestimmten, eng begrenzten Zellgruppe aus eine Linse bilden zu können, läßt sich aus der früher erörterten (S. 166) Tatsache verstehen, daß die Organanlagen ursprünglich überhaupt nicht streng lokalisiert sind, daß vielmehr die embryonalen Zellen ursprünglich zahlreiche Potenzen in sich bergen, auch solche, welche sie bei der normalen

Entwicklung nicht entfalten und daß im besonderen die Zellen eines Keimblattes ursprünglich alle jene Potenzen besitzen, welche dem betreffenden Keimblatte überhaupt zukommen. Erst allmählich tritt eine Einschränkung dieser Potenzen ein, wodurch sich die bestimmte Lokalisierung von Anlagen ausbildet. So besitzen auch die Zellen des gesamten oder eines großen Gebietes des Ektoderms bei jenen Tierarten, bei welchen sich die Linse durch abhängige Differenzierung entwickelt, bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium die Fähigkeit, eine Linse zu bilden. Erst mit der fortschreitenden Differenzierung des Ektoderms verlieren sie diese Fähigkeit an allen anderen Körperstellen als an der normalen Bildungsstelle der Linse. Dies erfolgt jedoch bei den verschiedenen Tierarten in verschiedenem Grade und es kann sich diese Fähigkeit bei manchen von ihnen an einzelnen Körperstellen auch zeitlebens, wenn auch latent, erhalten.

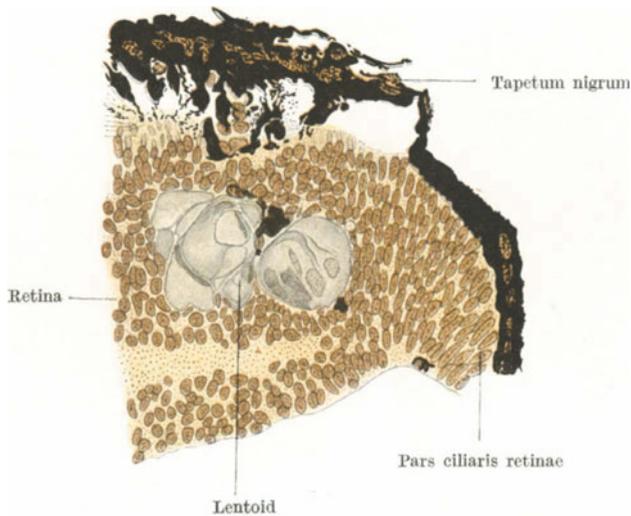


Abb. 411. Künstlich erzeugte Lentoide in der Retina einer Salamanderlarve. 205fache Vergrößerung.

Dies ist bei den urodelen Amphibien der Fall. Entfernt man bei ihnen die Linse, so bildet sich eine neue, und zwar dadurch, daß die Zellen des oberen Pupillarrandes ein Linsenbläschen bilden (Abb. 410). Dieses schnürt sich später von der Iris ab, kommt daher in die Pupille zu liegen, wo es sich dann zu einer völlig normalen und funktionsfähigen Linse ausbildet. Die dem äußeren Keimblatte entstammenden Zellen der Iris haben demnach die ursprünglich den Ektodermzellen zukommende Fähigkeit zur Linsenbildung bei diesen Tieren über das embryonale Leben hinaus behalten, wenn sie auch von dieser Fähigkeit normalerweise niemals Gebrauch machen und sie erst entfalten, wenn vorher die in normaler Weise entstandene Linse aus dem Auge entfernt wurde. Doch nicht bloß die Zellen der Iris, auch die Zellen der Retina haben diese Fähigkeit behalten und durch abnorme Reize kann sie in ihnen entfacht werden. Allerdings ist es infolge der räumlichen Verhältnisse, unter welchen diese abnorme Differenzierung der Retinazellen stattfindet, nicht möglich, daß sich eine normal geformte Linse hierbei ausbildet, vielmehr können nur linsenartige Gebilde, sogenannte Lentoide, entstehen, deren Elemente aber Linsenfasern sind (Abb. 411). Derartige Lentoide können nicht bloß aus der Retina, sondern z. B. auch aus dem Ektoderm der Seitenfläche des Kopfes und sogar aus dem ektodermalen Epithel des Mundhöhlendaches entstehen. Alle diese

Fälle bilden einen Beweis für das Vorhandensein von Potenzen verschiedener Art in Ektodermzellen, welche diese Potenzen bei der normalen Entwicklung überhaupt nicht entfalten.

In erstaunlich hohem Maße haben sich solche Potenzen im Tapetum nigrum der urodelen Amphibien erhalten: Entfernt man bei diesen Tieren die Linse, die Retina und den größten Teil des Tapetum, so kann der erhaltene Teil des Tapetum einen neuen Augenbecher mit allen seinen Bestandteilen bilden! Wenn demnach auch nach dem früher Gesagten in der Augenanlage der offenen Medullaranlage Retina und Tapetum nigrum bestimmt gelagert sind (Abb. 408), so handelt es sich hierbei nicht um die prospektive Potenz, sondern um die prospektive Bedeutung der Tapetumanlage.

Ähnliche Verhältnisse wie betreffs der Linse bestehen hinsichtlich der Entwicklung der Hornhaut. Entsprechende Versuche an Amphibienembryonen lehrten, daß nicht bloß eine ganz bestimmte Zellgruppe des Ektoderms zur Bildung des Hornhautepithels befähigt ist, daß sich vielmehr jede Stelle des Ektoderms, an welche sich der Augenbecher mit der Linse anlagert, in Hornhautepithel umzubilden vermag. Die besondere Differenzierung des Ektoderms in Hornhautepithel ist demnach die Folge eines vom Augenbecher und von der Linse auf das Ektoderm ausgeübten formativen Reizes, sie ist eine abhängige Differenzierung. Alle Ektodermzellen oder wenigstens die Ektodermzellen eines großen Körpergebietes besitzen die Potenz zur Bildung des Hornhautepithels, nur jene entfalten aber diese Potenz, welche durch den genannten formativen Reiz hierzu angeregt werden. Diese Potenz bleibt bei den urodelen Amphibien über das embryonale Leben hinaus in den Ektodermzellen erhalten.

Die besondere Differenzierungsart des unter dem Hornhautepithel gelegenen embryonalen Bindegewebes zur Substantia propria corneae ist wahrscheinlich durch formative Reize bedingt, welche teils vom Hornhautepithel, teils vom Augenbecher ausgehen.

Die Differenzierung und der Fortbestand von Linse und Hornhaut sind von Stoffen abhängig, welche von den inneren Schichten des Auges gebildet werden und welche durch den Säftestrom an die Linse und Hornhaut gelangen: Außerhalb des Auges geht die Linse zugrunde, auch wenn sie in normales Körpergewebe eingebettet wird; junge Linsen, in die Augen älterer Tiere eingepflanzt, entwickeln sich rascher, dem Entwicklungsstadium des Wirttieres entsprechend; entfernt man das Auge unterhalb der Cornea, so verliert diese die sie kennzeichnenden Merkmale und differenziert sich wie die Körperhaut.

Auch betreffs der Entwicklung der Conjunctiva bulbi scheinen ähnliche Verhältnisse zu bestehen wie betreffs der Entwicklung der Cornea.

Die Pigmentierung des Stroma iridis und des Tapetum nigrum kommt beim Menschen vielleicht in ähnlicher Weise zustande wie bei den urodelen Amphibien. Bei ihnen konnte durch Versuche gezeigt werden, daß die endgültige Pigmentierung der Iris durch Stoffe verursacht wird, welche in einer bestimmten Periode der Entwicklung im Larvenkörper entstehen, durch den Blutstrom zum Stroma iridis gelangen und hier gewisse Zellen zur Pigmentbildung anregen. Es handelt sich hierbei um einen Auslösungsreiz: Sind diese Stoffe zum Stroma iridis gelangt, so erfolgt die Pigmentierung der Iris zwangsläufig weiter, auch wenn die Zufuhr dieser Stoffe zur Iris unterbrochen wird. In ähnlicher Weise scheint sich auch die Entwicklung der Iris Muskeln zu vollziehen.

Die Pigmentbildung im äußeren Blatte des Augenbechers und in der Chorioidea des Menschen ist ein oxydativer Vorgang, welcher nur während einer bestimmten Periode des embryonalen Lebens stattfindet.

Auf die Differenzierung der Chorioidea und der Sklera übt der Augenbecher wahrscheinlich auch durch Berührungsreize und durch den intra-ocularen Druck einen Einfluß aus. Entfernt man bei gewissen Amphibienlarven die Augenblase, so bildet sich der bei diesen Tieren vorhandene Knorpel in der Sklera stärker als in der Norm aus, weil seine Entwicklung offenbar nicht wie in der Norm durch den Einfluß des Augenbeckers gehemmt wird.

## Die Entwicklung des Geruchsorganes, der Nasen- und der Mundhöhle sowie des Gesichtes.

Die Entwicklung des Geruchsorganes, bzw. der dieses Organ bergenden Nasenhöhle steht zu der Entwicklung der Mundhöhle und des Gesichtes in Beziehung, weshalb diese Entwicklungsvorgänge gemeinsam erörtert werden sollen.

### Die Entwicklung des Riechsackes.

Die Umgrenzung der in die primäre Mundhöhle führenden Mundspalte wird, wie bereits erörtert wurde (S. 287, Abb. 238), von fünf Wülsten gebildet, oben von dem unpaaren, das Endhirn enthaltenden Stirnwulste, seitlich und unten von den paarigen Ober- und Unterkieferfortsätzen des 1. Kiemenbogens. Die beiden Oberkieferfortsätze sind voneinander durch den Mundspalt getrennt, die Unterkieferfortsätze vereinigen sich miteinander, wobei

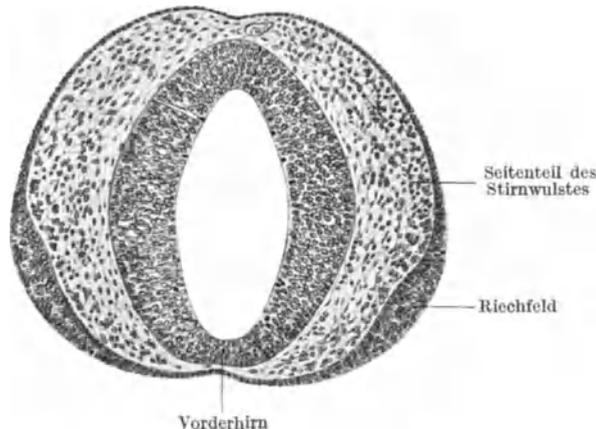


Abb. 412. Querschnitt durch das vordere Kopfe eines menschlichen Embryo mit 28 Urwirbelpaaren (4 mm größte Länge). 72fache Vergrößerung.

sich an der Vereinigungsstelle eine Furche ausbildet (Abb. 416). Man kann diese fünf Wülste auch als Gesichtsfortsätze bezeichnen, da aus ihrer Vereinigung das Gesicht entsteht. Ihre Substanzmasse wird — abgesehen von den in ihnen liegenden Organen des Ekto- und Entoderms — von embryonalem Bindegewebe gebildet, welches außen vom Ektoderm bekleidet wird (Abb. 412, 414). Jedem der Fortsätze kommt ein besonderer Nerv zu, und zwar dem Stirnwulste der Ramus ophthalmicus, dem Oberkieferfortsatze der Ramus maxillaris, dem Unterkieferfortsatze der Ramus mandibularis des Nervus trigeminus (Abb. 427).

Bei etwa 4 mm langen Embryonen verdickt sich nun das Ektoderm im seitlichen und im ventralen Abschnitte der beiden Hälften des Stirnwulstes,

wobei es den Charakter eines Sinnesepithels annimmt. Dieser Ektodermbezirk hebt sich dadurch von seiner Nachbarschaft als eine besondere, nach außen konvexe Zone ab (Abb. 412, 387, 210), welche entsprechend ihrem späteren Schicksale als Riech- oder Nasenfeld, als *Area nasalis* bezeichnet wird. Dieses Riechfeld hat die Form eines Ovale (Abb. 413). Die Längsachsen der beiden Riechfelder konvergieren ventralwärts und der Abstand der beiden Felder ist relativ größer als jener der späteren Nasenlöcher. Hinter den Riechfeldern befindet sich ein ihnen formal ähnliches Ektodermgebiet, das der Linsenplatten (Abb. 413, 387).

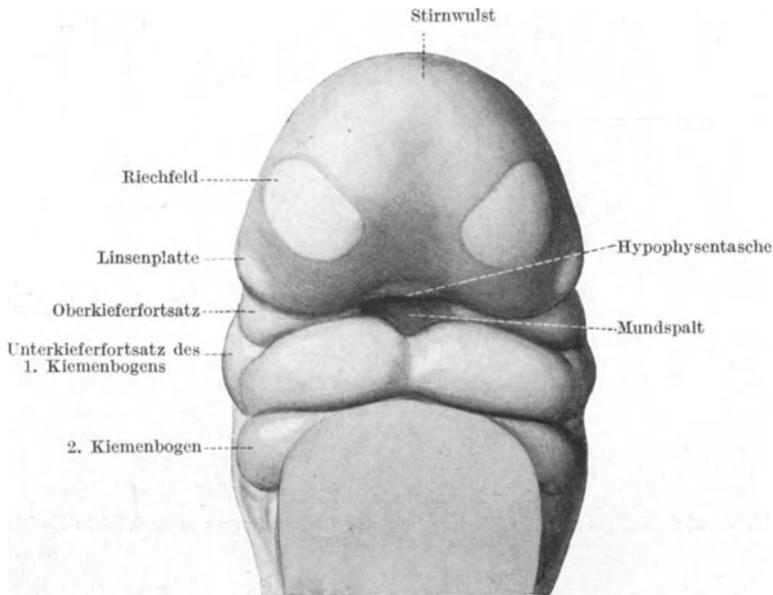


Abb. 413. Gesicht eines menschlichen Embryo von 4,9 mm Nacken-Steiß-Länge. Mutmaßliches Alter: 26 Tage. Ansicht von vorne. Nach einem Modelle von K. PETER. 35fache Vergrößerung.

Durch die fortdauernde Zellvermehrung im Bereiche dieses ektodermalen Riechfeldes entsteht ein mehrschichtiges Epithel. Unmittelbar nach dem Eintritte der Zellwucherung im Ektoderm des Riechfeldes setzt auch eine lebhaftere Zellvermehrung in dem im Umkreise des Feldes befindlichen Mesoderm ein, wodurch sich der das Riechfeld umgebende Randabschnitt des Stirnwulstes wallartig über das Feld zu erheben beginnt. Das Feld selbst erscheint jetzt nicht mehr nach außen konvex, sondern abgeplattet, weshalb es nunmehr als Riech- oder Nasenplatte bezeichnet wird. Diese Platte beginnt sich nun bei etwa 6 mm langen Embryonen in das Mesoderm einzusenken, wodurch die Riech- oder Nasengrube, die *Fovea nasalis* (Abb. 414, 211, 212) entsteht. Diese Einsenkung erfolgt teils durch aktive Einwucherung des Ektoderms der Riechplatte in das unter ihr gelegene Mesoderm, teils dadurch, daß sich das Ekto- und besonders das Mesoderm am Rande der Riechplatte so stark vermehren, daß sie einen immer höher werdenden Wall um die sich einsenkende Riechgrube bilden. Der Wall umgibt die ganze Riechgrube (Abb. 212), tritt aber an ihrer medialen und an ihrer lateralen Seite schon deshalb stärker hervor, weil diese Seiten entsprechend der ovalen Form der Grube länger sind als die obere und untere Seite der Grube (Abb. 211). Man bezeichnet daher diese

Abschnitte des Randwalles mit besonderen Namen, und zwar als mittlerer und als seitlicher Nasenfortsatz oder Nasenwall (Abb. 414, 415, 417).

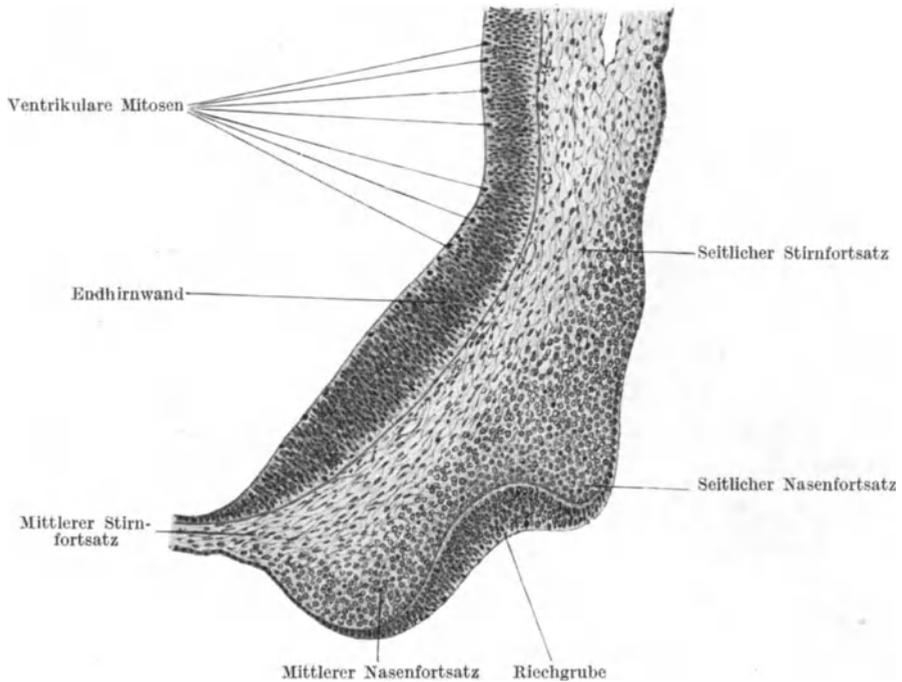


Abb. 414. Frontalschnitt durch die Riechgrube eines 8,5 mm langen menschlichen Embryo. 66fache Vergrößerung.

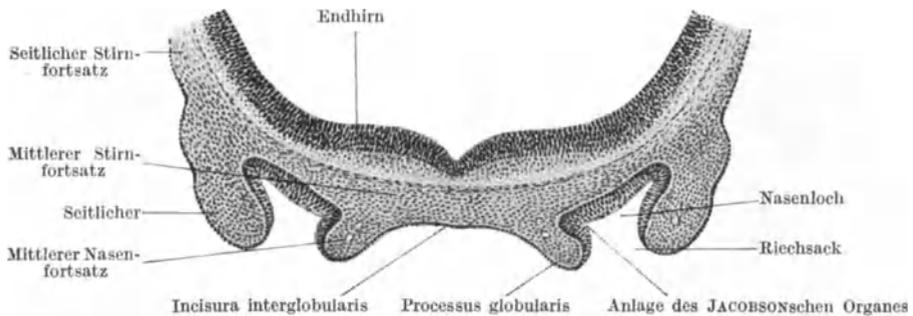


Abb. 415. Frontalschnitt durch die Riechsäcke eines 7 mm langen menschlichen Embryo. 26fache Vergrößerung.

Durch das weitere Vordrängen des Grundes der Riechgrube in das Mesoderm und durch die gleichzeitig erfolgende stärkere Ausbildung der Nasenfortsätze verlängert sich die Riechgrube in caudaler Richtung zu einem Blindsacke, dem Riechsacke, Nasensacke, Saccus nasalis (Abb. 415, 425). Seine Öffnung nach außen ist das Nasenloch, die spätere äußere Nasenöffnung. Beim Einwachsen des Riechsackes in die Tiefe verengert sich diese ursprünglich weite Öffnung immer mehr. Eine innere Nasenöffnung ist noch nicht vorhanden, da der Riechsack hinten blind endet.

ist durch den breiten und tiefen Sulcus supranasalis von der sich nunmehr formenden Stirn getrennt (Abb. 217—221, 416—421). Die Ausbildung des Nasenrückens hat zur Folge, daß die Nasenlöcher immer mehr nach unten zu liegen kommen (vgl. Abb. 416—422, 432—435, 218—221). Aus der Area infranasalis und aus dem mittleren Nasenfortsatze entsteht der vorderste Abschnitt des Septum nasi und der mittlere Abschnitt der Oberlippe, das Philtrum; aus dem Processus globularis die untere Umrandung des Nasenloches, wobei dieser Processus mit dem seitlichen Nasenfortsatze verwächst (Abb. 422).

Die ursprünglich breite Form der Nase bleibt trotz der allmählichen Erhebung des Nasenrückens beim Fetus erhalten, wenn auch die relative Breite abnimmt. Auch der Neugeborene besitzt daher wie der Fetus (Abb. 421 b) eine kurze, breite, von der Stirne durch einen Sulcus supranasalis getrennte Stumpfnase und erst im postfetalen Leben bildet sich allmählich die Form der kindlichen Nase aus. Dieser Umbildungsvorgang wird erst durch die Ausbildung der Knochen und Knorpel der Nase und des Gesichtsskelettes beendet und von ihr wesentlich beeinflußt. Vorher fließt das embryonale Bindegewebe der einzelnen Bestandteile der Nasenanlage zu einer einheitlichen Masse zusammen. Da die Knorpel- und Knochenbildung in dieser einheitlichen Masse stattfindet, hält sie sich auch nicht mehr an die ursprünglichen Grenzen zwischen den Bestandteilen der Nasenanlage.

Vom Ende des 2. bis zum 5. Monate sind die beiden Nasenlöcher durch je einen Epithelpfropf verschlossen. Er ragt über die äußere Nasenöffnung hinaus vor (Abb. 219 b, 220, 421, 441).

Die Verschmälerung des ursprünglich breiten Nasengebietes ist für die Formung des ganzen Gesichtes von großer Wichtigkeit: Das Gesicht wird schmaler, die Augen nähern sich und sehen nicht mehr nach den Seiten, sondern nach vorne; gleichzeitig wird das Gesicht höher und tritt auch nach vorne zu stärker vor.

### Die Ausbildung des Gesichtes.

Betrachtet man die Abb. 416—421, 214—221, so erkennt man, daß der Gesichtsteil des embryonalen Kopfes im Verhältnisse zu dessen Hirnteil um so kleiner ist und um so weniger nach vorne vorragt, je jünger der betreffende Embryo ist. Innerhalb des Gesichtsteiles tritt ferner die verhältnismäßig mächtige Stirngegend, die breite und flache Nase, die seitliche Stellung der Augen und die breite Mundspalte hervor — Merkmale des embryonalen Gesichtes, welche mit dem zunehmenden Alter der Embryonen, entsprechend der Verschmälerung und Erhebung der Nase, abnehmen.

Zur Bildung des Gesichtes treten der Stirnwulst sowie die beiden Ober- und Unterkieferfortsätze des 1. Kiemenbogens zusammen (Abb. 238, 416). Man kann daher diese Gebilde auch als Gesichtsfortsätze bezeichnen. Die Stirn wird von dem oberen Abschnitte des Stirnwulstes gebildet, während der unterhalb der Stirne befindliche Abschnitt des Gesichtes (Abb. 416) von dem mittleren und von den beiden seitlichen Stirnfortsätzen, sowie von den beiden Fortsätzen des 1. Kiemenbogens gestaltet wird. Hierbei umfassen die seitlichen Stirn- und die Oberkieferfortsätze das Auge, die unteren Abschnitte der mittleren und seitlichen Stirnfortsätze, nämlich die mittleren und seitlichen Nasenfortsätze, die Nasenlöcher. Den oberen Rand der Mundöffnung bilden die beiden Oberkieferfortsätze, ferner die beiden Processus globulares und die Incisura interglobularis der Area infranasalis; den unteren Rand die beiden Unterkieferfortsätze (Abb. 416, 426). Zwischen diesen verschiedenen Fortsätzen befinden sich — außer dem Mundspalte — Furchen (Abb. 416, 214).

Die eine trennt den seitlichen Nasen- vom Oberkieferfortsatze, verläuft vom Auge zum unteren Rande des Nasenloches und ist die bereits erwähnte Augennasen- oder Tränenfurche (Abb. 426, 214—216); eine andere befindet sich zwischen dem Processus globularis und dem seitlichen Nasenfortsatze; eine dritte trennt das Vorderende des Oberkieferfortsatzes vom Processus globularis und wird als stomato-nasale Furche oder als primäre Gaumenrinne (Abb. 417) bezeichnet.

Die Bildung des unterhalb der Stirne befindlichen Teiles des Gesichtes kommt nun dadurch zustande, daß diese Furchen durch das Verwachsen der sie begrenzenden Fortsätze zum Schwunde gebracht werden und daß die Fortsätze selbst in verschiedenem Grade auswachsen. Dieses Wachstum erfolgt außerdem in individuell verschiedener Weise, woraus sich die großen individuellen Verschiedenheiten der Gesichtsbildung erklären. Die Ursachen für diese Verschiedenheiten sind hauptsächlich durch Erbfaktoren gegeben. Schon vom 4. Monate ab treten individuelle Merkmale am Fetus auch äußerlich hervor. Die endgültige Ausgestaltung des Gesichtes erfolgt allerdings erst durch die Ausbildung der Weichteile und — noch mehr — der Knochen und der Knorpel. Eine besonders große Rolle spielt hierbei die Ausbildung der Nebenhöhlen der Nase und die Ausbildung des Gebisses. Sehr wichtig ist ferner die Stellung der Kiefer zueinander. Zur Zeit des Aufrichtens der Gaumenfortsätze beginnt der bis dahin unterentwickelte und weniger weit als der Oberkiefer vorragende Unterkiefer vorzuwachsen, und zwar manchmal so stark, daß eine embryonale Progenie entsteht. Der Unterkiefer bleibt dann aber wieder im Wachstum zurück, so daß um die Mitte der Schwangerschaft eine Mikrognathie des Unterkiefers und eine Prognathie des Oberkiefers vorhanden ist (S. 266, Abb. 218—220). Dann erst kommt es allmählich zu einem Ausgleiche zwischen Ober- und Unterkiefer, so daß kurz vor der Geburt die normale Lagebeziehung zwischen den beiden Kiefern erreicht wird. Der Grad des Vorwachsens des Unterkiefers unterliegt jedoch individuellen Schwankungen.

Bei der Verwachsung der Gesichtsfortsätze (Abb. 416—422) kommt es naturgemäß zuerst zu einer Verschmelzung der äußeren, ektodermalen Bedeckung dieser Fortsätze. Hierauf durchwächst das embryonale Bindegewebe der Fortsätze die Verschmelzungsstelle des Ektoderms, so daß die mesodermalen Anteile der Fortsätze zu einer einheitlichen Masse embryonalen Bindegewebes zusammenfließen und die betreffende Furche verschwindet. Eine besondere Entwicklung tritt, wie bereits geschildert wurde (S. 493), im Bereiche der Augennasenfurche ein, deren Epithel sich zuerst in das embryonale Bindegewebe als solider Epithelstrang — die Anlage des Tränennasenganges — einsenkt, worauf erst die Furche verschwindet.

Durch das Verstreichen der Furche zwischen dem seitlichen Nasenfortsatze und dem Processus globularis wird der untere Rand des Nasenloches abgeschlossen. Das Verschwinden der Augennasenfurche hat zur Folge, daß die Seitenwand der Nase in die vom Oberkieferfortsatze gebildete Wange übergeht; dem unteren Abschnitte dieser Furche entspricht — der Lage nach — die zwischen dem Nasenflügel und der Wange befindliche Furche. Die Verwachsungsstelle zwischen dem Oberkieferfortsatze und dem Processus globularis bleibt jederseits als der vorspringende seitliche Rand des mittleren Abschnittes der Oberlippe, des Philtrum (Abb. 421 a) erhalten.

Die Wangen entstehen demnach aus den seitlichen und oberen Abschnitten der beiden Oberkieferfortsätze. Zwischen der Wange und der Oberlippe bildet sich frühzeitig die Lippenwangenfurche, Sulcus nasolabialis, aus (Abb. 219, 420). Die Oberlippe entsteht in ihrem seitlichen Anteile aus den unteren Abschnitten der Oberkieferfortsätze, während ihr Mittelteil, das Philtrum, aus den sich

stark verschmälernden unteren Abschnitten der Area infranasalis (Incisura interglobularis) und aus den Processus globulares hervorgeht (Abb. 416—423, 432, 435). Die Unterlippe entwickelt sich aus den miteinander vereinigten beiden Unterkieferfortsätzen des 1. Kiemenbogens. Die Entstehungsart der äußeren Nase wurde bereits besprochen.

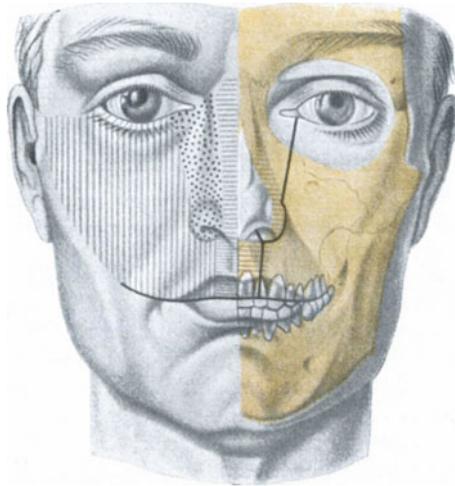


Abb. 422. Schematische Darstellung der Beteiligung der Gesichtsfortsätze an der Bildung des Gesichtes. In der rechten Gesichtshälfte ist das Gebiet der Area triangularis horizontal breit, das des mittleren Nasenfortsatzes und der Area infranasalis horizontal eng schraffiert, das Gebiet des seitlichen Nasenfortsatzes punktiert, das des Oberkieferfortsatzes vertikal schraffiert dargestellt. Linkerseits sind die Schädelknochen eingezeichnet, wobei das Gebiet des Zwischenkiefers (Os praemaxillare) durch horizontale Schraffierung angegeben ist. Der schwarze Strich, welcher vom rechten Mundwinkel in die Wange hineingeht, deutet die Ausdehnung der embryonalen Mundspalte und den Verlauf einer queren Gesichtsspalte an. Die schwarzen Linien auf der linken Gesichtshälfte geben die ungefähre Richtung jener Gesichtsspalten an, welche durch die ungenügende Verwachsung der betreffenden Gesichtsfortsätze entstehen (schiefer Gesichtsspalt, seitliche Lippenspalte, Zerteilung des Zwischenkiefers). Nach E. KALLIUS.

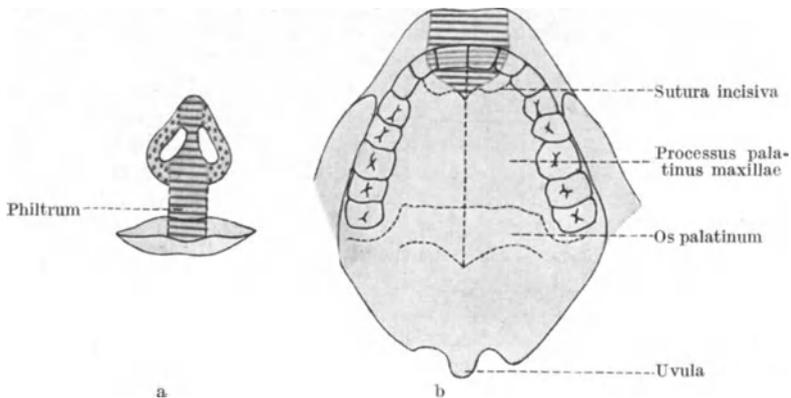


Abb. 423. Schematische Darstellung der Beteiligung des seitlichen, des mittleren Nasenfortsatzes und der Area triangularis a an der Bildung der unteren Fläche der äußeren Nase und der Oberlippe, b an der Bildung der Oberlippe und des Zwischenkiefers. Das Gebiet des seitlichen Nasenfortsatzes ist punktiert, das Gebiet des mittleren Nasenfortsatzes und der Area triangularis schraffiert dargestellt. Mit Benützung von Abbildungen von INOUE (a) und von PETER (b).

Die embryonale Ober- und Unterlippe wird durch die bereits erwähnte Lippenfurche (S. 291) in eine äußere und innere Abteilung geschieden, in die Lippe und in die Anlage des Processus alveolaris des Ober- bzw. Unterkiefers. Wie die Oberlippe besteht bekanntlich auch der Oberkieferknochen

aus einem seitlichen und aus einem mittleren Abschnitte, dem Zwischenkiefer. Allein die Grenze zwischen diesen beiden Abschnitten des Oberkiefers, die *Sutura incisiva*, entspricht nicht der Grenze zwischen dem mittleren und seitlichen Abschnitte der Oberlippe, also nicht der stomatonasalen Furche oder primären Gaumenrinne (Abb. 422, 423 b). Die Verknöcherung tritt nämlich erst nach dem Schwunde dieser Furche in dem zu einer einheitlichen Masse zusammengefloßenen embryonalen Bindegewebe der miteinander verwachsenen Fortsätze ein, sie hält sich daher auch nicht mehr an die früher bestandenen Grenzen. Während die *Sutura incisiva* zwischen dem seitlichen Schneide- und dem Eckzahne verläuft, geht die stomatonasale Furche mitten durch die Anlage des seitlichen Schneidezahnes hindurch. Die beiden *Ossa incisiva* zusammen entsprechen demnach nicht dem aus dem mittleren Stirnfortsatze entstandenen Philtrum der Oberlippe, sondern einem größeren, zum Teile auch aus den beiden Oberkieferfortsätzen entstandenen Gebiete (Abb. 422, 423 b).

Wie die übrigen Gesichtsfortsätze, so verwachsen auch die Ober- und Unterkieferfortsätze, wenn auch nur in ihren seitlichen Abschnitten miteinander. Der Mundspalt ist ursprünglich sehr breit und reicht bis fast zur Gegend der äußeren Ohröffnung (Abb. 218, 238, 416, 420). Indem nun die Seitenteile der Ober- und Unterkieferfortsätze miteinander verwachsen, wird der Mundspalt immer enger (Abb. 219—221, 416—422). Die Breite der Mundöffnung hängt von dem Grade dieser Verwachsung ab.

Entsprechend der ursprünglichen Breite der Mundöffnung sind auch die sie begrenzenden Anlagen der Ober- und Unterlippe verhältnismäßig größer als später und daher in demselben Maße die Wangen kleiner. Je weiter der Mundspalt ist, desto schmaler ist die Wange, je enger der Mundspalt durch die Verwachsung der seitlichen Abschnitte der beiden Lippen wird, desto größer wird die Wange. Man kann die miteinander verwachsenden Teile der ursprünglichen Lippen als „Wangenlippen“ von den nicht miteinander verwachsenden „Mundlippen“ unterscheiden. Die Verwachsung selbst schreitet in der Richtung von der Seite zur Mitte der Lippe hin fort und sie beginnt ferner im äußeren, also im Haut-Abschnitte der Lippe, um dann gegen ihre innere (Schleimhaut-) Fläche vorzurücken. Entsprechend der Verwachsungsstelle findet sich daher bei Embryonen zunächst eine Verwachsungsfurche oder Verwachsungsrinne, *Sulcus buccalis*, an der inneren Fläche der Wange vor, die bei manchen Tieren zeitlebens erhalten bleibt und sich zu einem Sacke erweitern kann. Nach vollzogener Verwachsung besteht an der Verwachsungsstelle eine Vorragung der Schleimhaut, der Verwachsungswulst, *Torus villosus*. Er ist beim Neugeborenen noch gut ausgebildet und ein Rest von ihm kann sich auch beim Erwachsenen als schmale, leistenartige Erhebung, als „Verwachsungsnaht“, als „Wangennaht“ erhalten.

Zu vollständiger, d. h. kein Anzeichen einer stattgefundenen Vereinigung mehr darbietenden Verwachsung gelangen nur die äußeren (Haut-) Abschnitte der Wangenlippen. Die Verwachsung der inneren Abschnitte, also der Lippen säume, erfolgt dagegen in der Art, daß sich an der Verwachsungsstelle ein histologisch von der benachbarten Wangenschleimhaut verschiedener Bezirk, die Saumgegend, ausbildet. Diese Saumgegend bildet histologisch eine Übergangsform zwischen der äußeren Haut und der Wangenschleimhaut. Ihre Papillen sind hoch und ragen als Zotten über die Oberfläche vor (Abb. 424). Durch diese zottentragende Saumgegend wird die Wangenschleimhaut in eine obere (maxillare) und eine untere (mandibulare) Abteilung geschieden. Diese beiden Abteilungen setzen sich auf die Innenflächen der Ober-, bzw. der Unterlippe fort. Auch die Saumgegend geht auf die Lippen über (Abb. 424), und

zwar auf den Lippensaum, d. h. auf die zwischen dem Haut- und dem Schleimhautabschnitte der Lippe eingeschobene, dem Lippenrote entsprechende Zone. Bei älteren Feten und bei Neugeborenen besteht dieser Lippensaum aus einer inneren und aus einer äußeren Zone, so daß man von einem doppelten Lippensaume sprechen kann. Die innere Zone ragt über die Oberfläche der äußeren vor und bildet so den Lippenwulst oder Lippentorus. Histologisch lassen sich diese beiden Zonen voneinander und von der Haut bzw. Schleimhaut wohl unterscheiden: Im Bereiche der äußeren Zone ist das Epithel dicker als an der behaarten Haut der Lippe und die Papillen reichen bis zur Mitte der Epitheldicke; im Bereiche der inneren Zone verdickt sich das Epithel auf das Vierfache, die Papillen sind sehr hoch, schlank und spitz zulaufend. Sie können über die Oberfläche der Lippe vorragen und so die sog. Lippenzotten bilden, welche jedoch schon in den ersten Wochen nach der Geburt verschwinden.

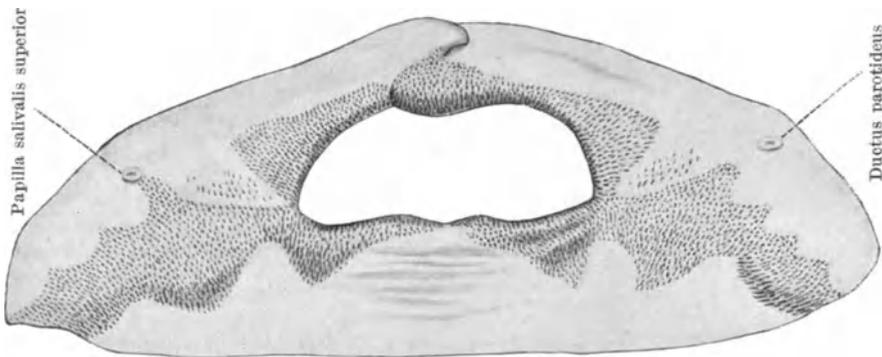


Abb. 424. Schleimhaut der Lippen und Wangen eines Neugeborenen. Man überblickt den mit Zotten versehenen Teil der Schleimhaut der Wangen und der Lippen. Nach RAMM.

Man hat die innere, diese Lippenzotten tragende Zone als *Pars villosa*, die vor ihr gelegene, glatte Zone als *Pars glabra* bezeichnet. Am besten ausgebildet ist die *Pars villosa* am *Tuberculum labii superioris*; seitlich kann sie über den Mundwinkel hinaus auf der Wangenschleimhaut bis zum aufsteigenden Aste des Unterkiefers reichen.

Der doppelte Lippensaum des Neugeborenen stellt eine Anpassung an die Saugtätigkeit dar — die mächtigen Papillen der *Pars villosa* dienen als ein Greiforgan. Später bildet sich dieser Doppelsaum zurück, kann aber auch noch beim Erwachsenen in Form einer rauhen Zone des Lippenrotes erhalten sein.

Das Gesicht entsteht demnach aus der Verschmelzung vieler Einzelteile zu einer Einheit. Wird diese Verschmelzung abnormerweise verhindert, so muß es zur Bildung von Spalten — Gesichtsspalten — kommen (Abb. 422). Unterbleibt z. B. die Verwachsung der seitlichen Abschnitte der Ober- und Unterkieferfortsätze, so bildet sich der „quere Gesichtsspalt“ aus, die Mundöffnung reicht hierbei bis zur Ohrgegend (Abb. 422). Erhält sich die Augennasenfurche, so trennt eine Furche die Seitenwand der Nase von der Wange — „schräger Gesichtsspalt“ (Abb. 422, 136). Bleibt die Verschmelzung zwischen dem *Processus globularis* und dem Oberkieferfortsatze aus, so besteht ein Spalt zwischen dem Philtrum und dem Seitenteile der Oberlippe — „seitlicher Lippenspalt“ („Hasenscharte“ [Abb. 422, 130]). Dieser Spalt kann sich auch auf den Oberkiefer fortsetzen (Abb. 422), er geht dann durch die Alveole des seitlichen Schneidezahnes hindurch und es ist zu beiden Seiten des Spaltes je ein kleiner Zahn oder nur auf einer Seite ein Schneidezahn vorhanden. Dieser Spalt ist

daher von der eventuell erhalten bleibenden Sutura incisiva wohl zu unterscheiden, welche zwischen den Alveolen des seitlichen Schneide- und des Eckzahnes hindurchgeht. Wird endlich die Incisura interglobularis nicht zum Ausgleiche gebracht, so entsteht ein „medianer Lippenspalt“.

### Die Entwicklung der sekundären Nasenhöhlen, der sekundären Mundhöhle und des Gaumens.

Wie bereits erörtert wurde, entwickelt sich der Riechsack durch aktive Einwucherung des Epithels der Riechplatte in das Mesoderm. Entsprechend der gleichzeitig erfolgenden Verlängerung des ganzen embryonalen Kopfes verlängert sich auch der Riechsack, wahrscheinlich hauptsächlich dadurch, daß sich die Zellen an seinem blinden Ende stark vermehren. Diese Verlängerung ist übrigens keine bedeutende und sie erfolgt in der Art, daß sich das caudale

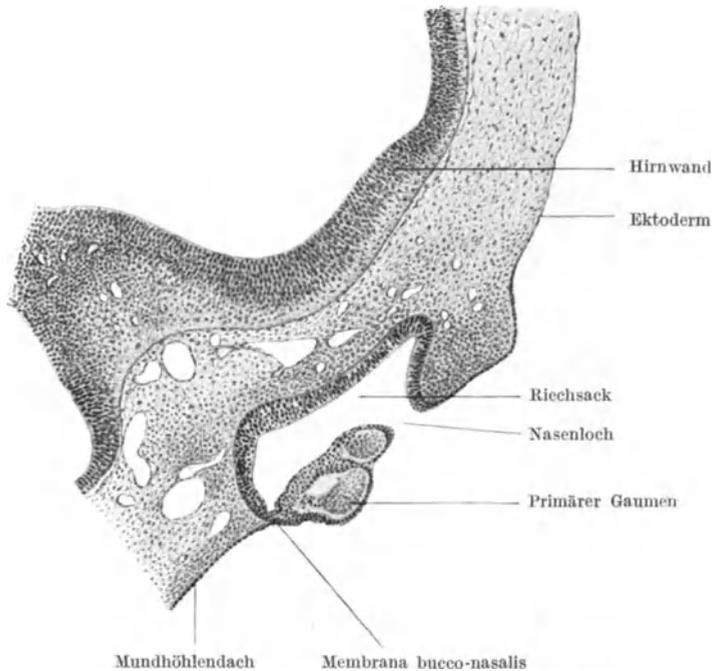


Abb. 425. Längsschnitt durch den Riechsack eines 13 mm langen menschlichen Embryo. 90fache Vergrößerung.

Ende des Riechsackes dem Dache der primären Mundhöhle nähert und sich schließlich — unter Verdrängung der Mesodermzellen — dem Epithel dieses Daches im vorderen Abschnitte der Mundhöhle dicht anlegt (Abb. 425, 426). Die aus der Anlagerung des Riechsackes an das Epithel des Mundhöhlendaches entstandene Epithelmembran wird als Membrana bucco-nasalis bezeichnet. Diese Membran reißt bei etwa 15 mm langen Embryonen durch, so daß sich der Riechsack nunmehr in die primäre Mundhöhle öffnet. Die Öffnung (Abb. 432) wird als primäre oder primitive Choane bezeichnet. Die Substanzmasse zwischen den beiden Nasenlöchern einerseits und den beiden primären Choanen andererseits stellt den primären Gaumen dar (Abb. 425, 433). Die bereits erwähnte Furche, welche den vordersten Abschnitt des primären

Gaumens, den *Processus globularis*, vom Oberkieferfortsatze des 1. Kiemenbogens trennt, wird daher als primäre oder primitive Gaumenfurche (oder -rinne) bezeichnet (Abb. 416, 217). Der vordere, zwischen den beiden Nasenlöchern befindliche Abschnitt des primären Gaumens (Abb. 416, 217) tritt außen als *Area infranasalis* und als *Incisura interglobularis* zutage; er liefert, nach dem früher Gesagten, den mittleren Abschnitt der Oberlippe. Der hinter den Nasenlöchern, also zwischen den beiden Riechsäcken befindliche Abschnitt dieses primären Gaumens (Abb. 426) liefert den vorderen, zwischen den Riechsäcken befindlichen Abschnitt des *Septum nasi* und den Zwischenkiefer, weshalb dieser Abschnitt auch als Zwischenkiefergaumen (*Prämaxillare*) bezeichnet wird.

Der vorderste Abschnitt der Nasenscheidewand entsteht, wie bereits erörtert wurde, aus der zwischen den beiden Nasenlöchern befindlichen Substanzmasse des mittleren Stirnfortsatzes.

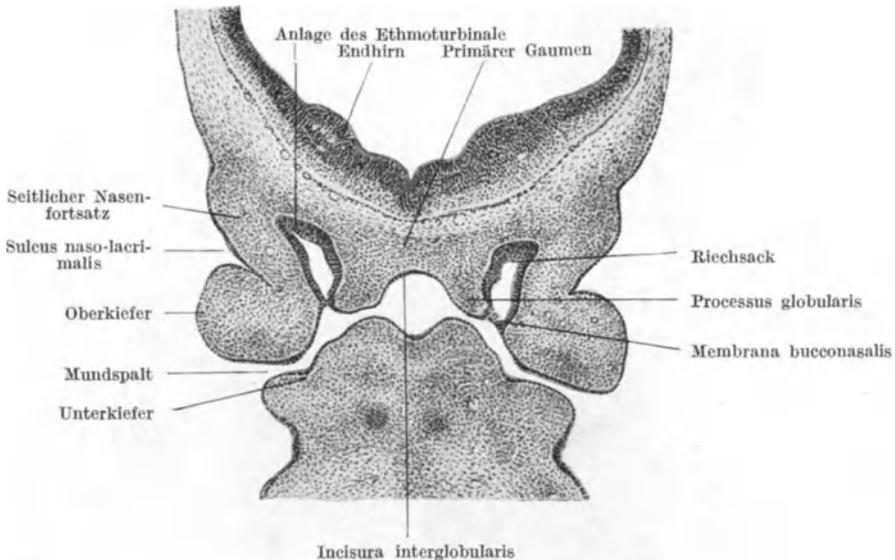


Abb. 426. Frontalschnitt durch die Riechsäcke eines 12,5 mm langen menschlichen Embryo. 27fache Vergrößerung.

Nach dem Durchbruche der *Membrana bucco-nasalis* befindet sich auf jeder Seite des embryonalen Kopfes eine durch das Nasenloch nach vorne, durch die primäre Choane nach hinten sich öffnende Höhle, die primäre Nasenhöhle. Sie vergrößert sich später sehr bedeutend, so daß aus ihr der größte und funktionell wichtigste Teil der späteren Nasenhöhle, der sekundären Nasenhöhle, hervorgeht. Diese sekundäre Nasenhöhle entsteht dadurch, daß sich ein Teil der primären Mundhöhle mit der primären Nasenhöhle zu einem einheitlichen Hohlraum vereinigt. Der Rest der primären Mundhöhle stellt die bleibende, die sekundäre Mundhöhle dar.

Die Scheidung der primären Mundhöhle in einen Nasen- und in einen Mundabschnitt erfolgt durch die Gaumenfortsätze, Gaumenleisten oder Gaumenplatten, *Processus palatini*. Die Seitenwand der primären Mundhöhle wird durch den Oberkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens gebildet. Gegen Ende des 1. Monats wächst der untere innere Abschnitt der Oberkieferfortsätze zu einem ventralwärts gerichteten Fortsatze, zur „Gaumenplatte“, aus (Abb. 427). Da sich unterdessen im vorderen Abschnitte der primären Mundhöhle die Zunge entwickelt hat und den Mittelraum der Mundhöhle ganz

ausfüllt, wachsen die beiden Gaumenplatten an den Seitenflächen der Zunge nach abwärts (Abb. 428, 256). Der Raum zwischen ihnen, die embryonale Gaumenspalte (Abb. 429, 432, 435), wird daher durch die Zunge vollständig ausgefüllt. Von dem durch den Stirnwulst gebildeten Dache der primären

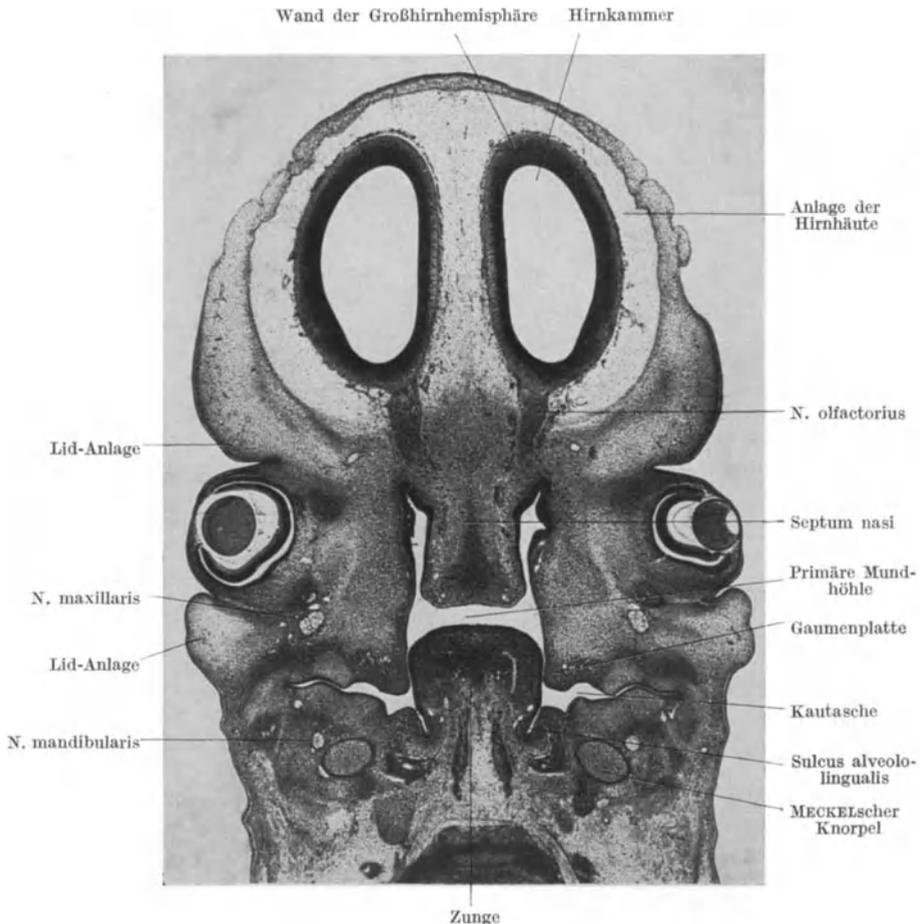


Abb. 427. Frontalschnitt durch den Vorderkopf eines 16,5 mm langen menschlichen Embryo. Die Linse des rechten Auges weist eine Anomalie auf. 29fache Vergrößerung.

Mundhöhle wächst ferner — in Verlängerung der Scheidewand der primären Nasenhöhlen nach rückwärts — in der Mittellinie, also vom mittleren Stirnfortsatz aus, ein von ektodermalem Epithel bekleideter Mesodermstrang nach abwärts, welcher die dorsale Abteilung der primären Mundhöhle in zwei Hälften teilt (Abb. 427—431). Er stellt die Anlage des Septum nasi dar. Seine Bildung beginnt vorne und schreitet langsam nach hinten fort, so daß er also vorne zuerst tiefer herabreicht als hinten. Vorne reicht daher auch die Oberfläche der Zunge bis dicht an die untere Fläche dieses Septum heran (Abb. 427, 428), hinten, wo noch kein Septum gebildet wurde, bis an das Dach der Mundhöhle, das in diesem Entwicklungsstadium die Basis des Schädels darstellt. Der seitlich von der Zunge und von den Gaumenleisten befindliche Abschnitt der primären Mundhöhle wird als Kautasche bezeichnet (Abb. 427

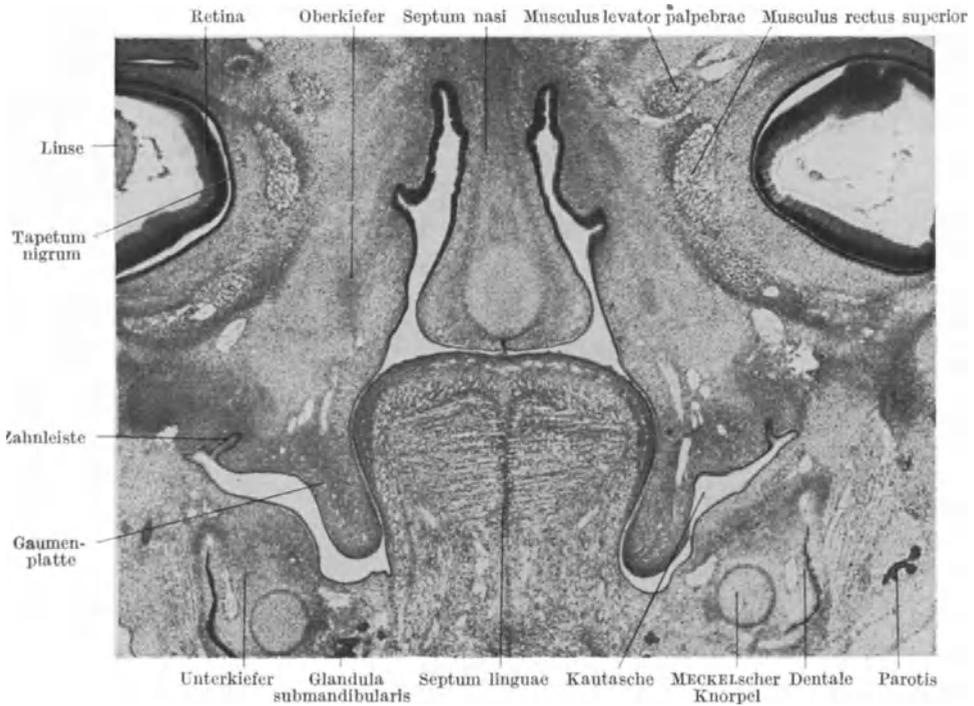


Abb. 428. Frontalschnitt durch die primäre Mundhöhle eines etwa 20 mm langen menschlichen Embryo. 25fache Vergrößerung.

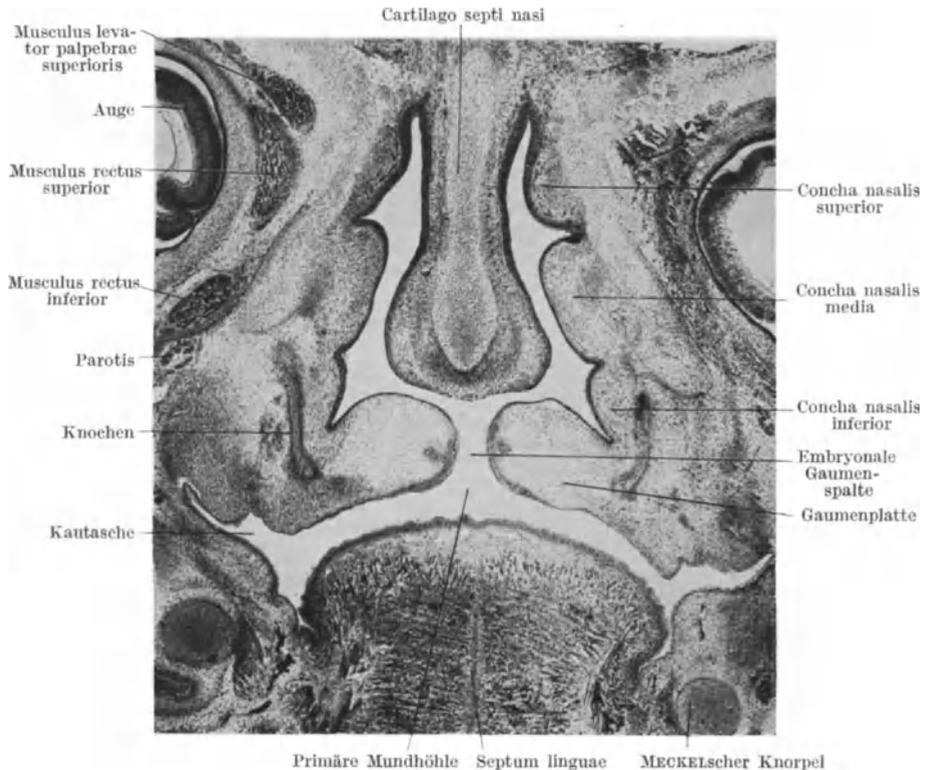


Abb. 429. Frontalschnitt durch die primäre Mundhöhle eines 64 mm langen menschlichen Embryo. 18fache Vergrößerung.

bis 431). In ihrer oberen und unteren Wand bilden sich in der bereits beschriebenen Weise die Lippenfurche und die Zahnanlagen aus, ihr äußerer Abschnitt wird hierdurch zum Vestibulum oris, ihr innerer Abschnitt bildet einen Teil des Cavum oris.

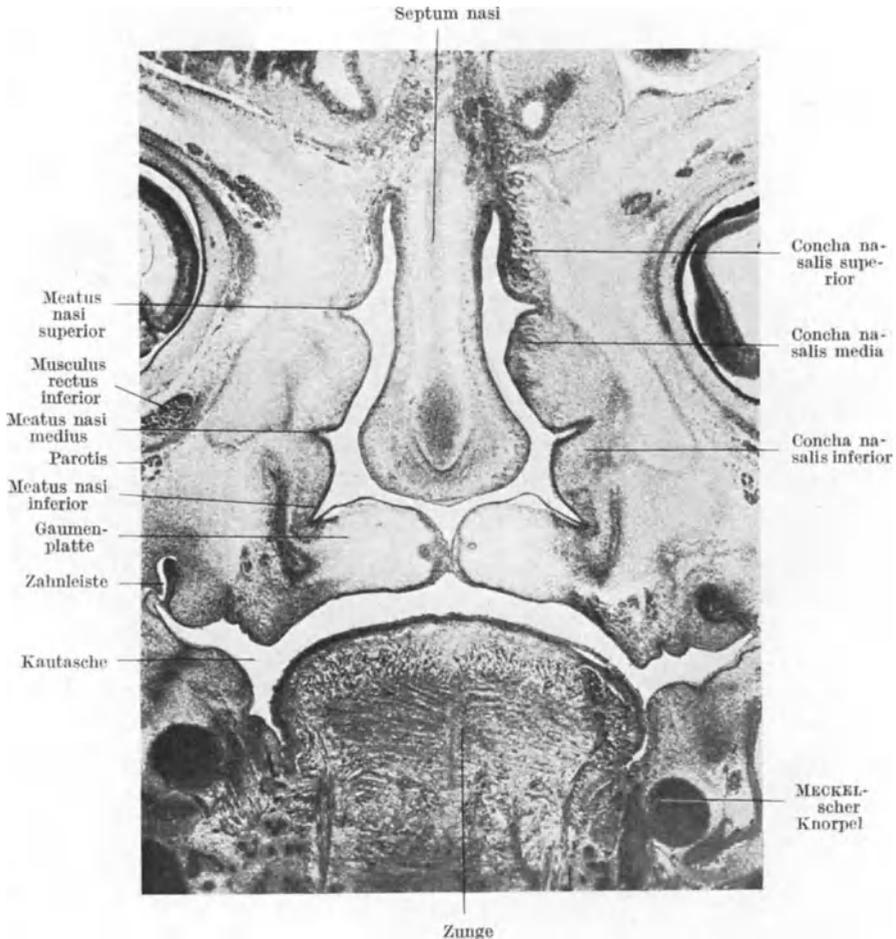


Abb. 430. Bild eines vor dem Schnitte der Abb. 429 gelegenen Frontalschnittes durch denselben Embryo. 20fache Vergrößerung.

Die Gaumenplatten reichen mit ihrem vorderen Ende bis zum vorderen Ende der primären Choanen (Abb. 432). Sie ziehen an der Seite dieser Choanen nach rückwärts bis zur hinteren Schlundwand, in welcher sie mit einer Falte — der Anlage des Arcus palato-pharyngeus — enden. Frühzeitig tritt in der Mitte ihres freien Randes eine kleine Vorrangung auf — die Anlage der Uvula (Abb. 432, 433), welche demnach eine paarige ist.

Die nach abwärts, also vertikal eingestellten Gaumenplatten richten sich nun langsam derart auf, daß sie schließlich horizontal stehen und ihre freien Ränder einander zukehren (Abb. 429, 432). Diese Stellungsänderung wird dadurch ermöglicht, daß die ursprünglich hochstehende Zunge nach abwärts rückt (vgl. Abb. 427, 428 mit Abb. 429—431) und so den zwischen den Gaumenplatten befindlichen Spalt frei macht. Die tiefere Einstellung der Zunge ist

eine Folge der tieferen Einstellung des Mundhöhlenbodens, zum Teile wird sie auch durch die mit der Verlängerung der Zunge einherschreitenden Abflachung bewirkt. Die Einstellung der Gaumenplatten aus der vertikalen in die horizontale Lage ist die Folge ungleichen Wachstums innerhalb der Gaumenleisten selbst und wird durch das gleichzeitig erfolgende Vorwachsen des Unterkiefers gefördert.

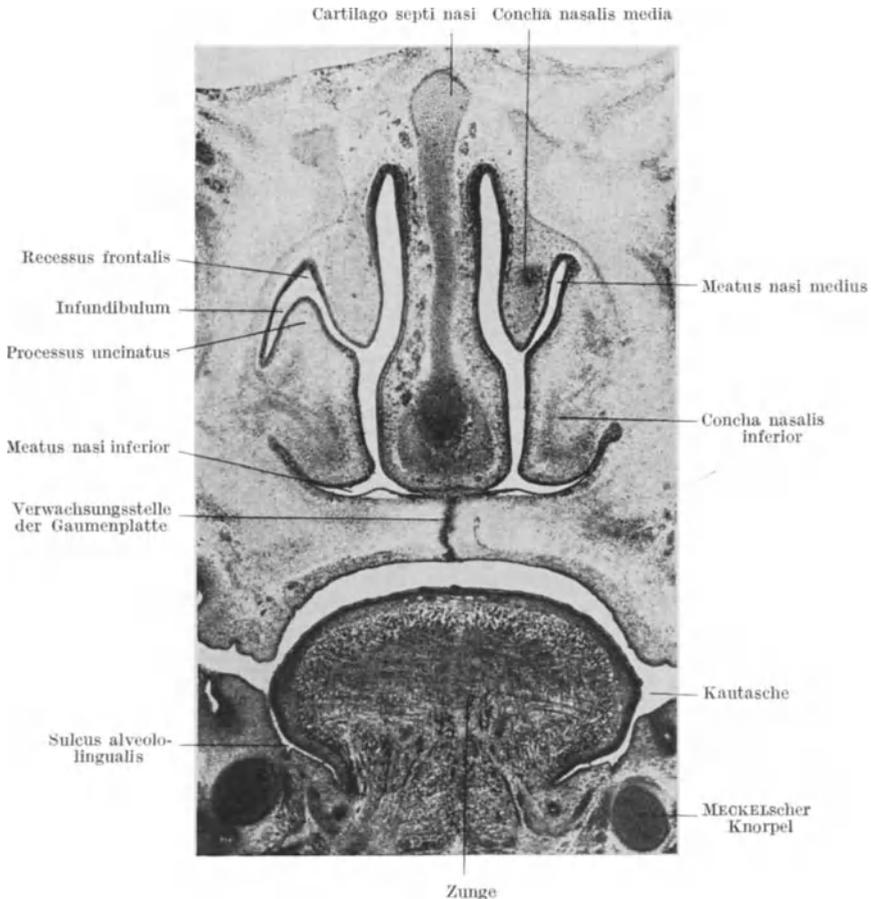


Abb. 431. Ein vor dem vorigen Schnitte gelegener Frontalschnitt durch denselben Embryo. 18fache Vergrößerung.

Der Raum zwischen den freien Rändern der beiden Gaumenplatten, die embryonale Gaumenspalte (Abb. 429, 432), wird nun dadurch immer mehr und mehr eingeengt, daß sich die Gaumenplatten verbreitern und infolgedessen aufeinander zu wachsen, bis sie sich berühren (Abb. 430). Sie verwachsen dann mit ihren freien Rändern vollständig (Abb. 431) und bilden eine Substanzmasse, welche als sekundärer Gaumen die primäre Mundhöhle in eine obere und eine untere Abteilung sondert. Die untere Abteilung ist die sekundäre Mundhöhle. Die über dem sekundären Gaumen gelegene Abteilung der primären Mundhöhle wird durch das nach abwärts wachsende Septum nasi (Abb. 427 bis 431) in zwei Hälften, in die beiden Nasenhöhlen, geschieden. Unterhalb des freien Randes des Septum communicieren diese beiden Höhlen zunächst miteinander (Abb. 430). Indem nun das Septum nach abwärts bis auf die Mitte

der oberen Fläche des sekundären Gaumens vorwächst (Abb. 431), werden die beiden Nasenhöhlen vollständig voneinander geschieden. An der Verwachsungsstelle werden die miteinander verlöteten Ektodermhüllen des Septum und des Gaumens von dem in sie eindringenden Mesoderm durchwachsen und so zum Schwunde gebracht. Das embryonale Bindegewebe des Septum nasi vereiniget sich dadurch mit jenem des Gaumens.

Die vorderen Enden der Gaumenplatten reichen, wie erwähnt wurde, bis zum vorderen Ende der primitiven Choanen (Abb. 432). Wenn sich dann diese vorderen Enden der Gaumenplatten miteinander vereinigen, liegen die primären Choanen über den Gaumenplatten. Die primären Choanen werden daher von der Mundhöhle durch das vordere Ende des sekundären Gaumens getrennt und sie öffnen sich nunmehr in die beiden über dem sekundären Gaumen gelegenen Nasenhöhlen. Aus dieser Vereinigung der primären Nasenhöhlen mit dem

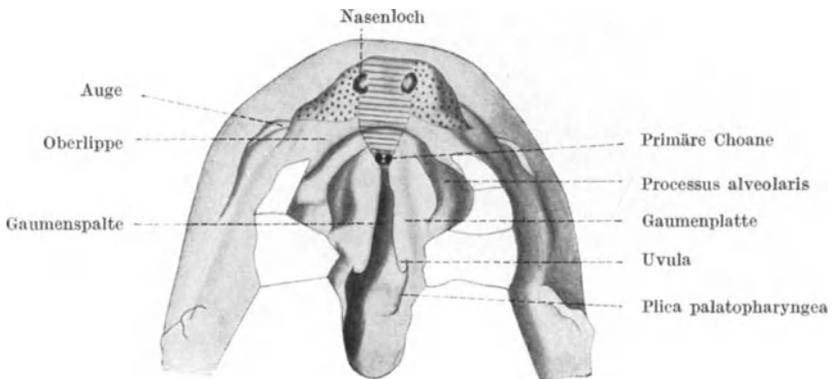


Abb. 432. Gesicht und Mundhöhlendach eines 26 mm langen menschlichen Embryo. Das Gebiet des seitlichen und des mittleren Nasenfortsatzes, sowie der Area triangularis ist wie in den Abb. 422 und 423 durch Punktierung bzw. Schraffierung angegeben. Mit Benützung einer Abbildung von PETER.

durch den sekundären Gaumen von der primären Mundhöhle abgetrennten Nasenhöhlen entstehen die bleibenden sekundären Nasenhöhlen. Die Grenze zwischen dem aus der primären Nasen- und dem aus der primären Mundhöhle stammenden Gebiete der sekundären Nasenhöhle bildet am fertigen Schädel eine Linie, welche von der Nasenöffnung des Canalis incisivus zum vorderen unteren Winkel des Keilbeinkörpers zieht (Abb. 433, 440). Diese Linie gibt — als Grenzlinie zwischen den beiden genetischen Bestandteilen der fertigen Nasenhöhlen — auch die Lage der primären Choane an. Infolge der später erfolgenden Verschiebungen innerhalb der sekundären Nasenhöhle — Verschiebung der Nasenmuscheln nach hinten — ist eine genaue Abgrenzung der ursprünglichen Gebiete der primären Mund- und Nasenhöhle später nicht mehr möglich. Jedenfalls entsteht aus der primären Nasenhöhle das Vestibulum nasi und der größte Teil des Cavum nasi. Der Anteil der primären Mundhöhle an der Bildung der Nasenhöhle ist demnach ein geringerer als jener der primären Nasenhöhle.

Die sekundären Nasenhöhlen öffnen sich nach der Bildung des sekundären Gaumens über diesem in den Schlunddarm. Diese Öffnungen werden als sekundäre Choanen oder kurzweg als Choanen bezeichnet. Ihre Stellung ist eine ganz andere als jene der primären Choanen: Diese stehen horizontal (Abb. 425, 431), später schief nach hinten unten geneigt (Abb. 433, 440), die sekundären Choanen dagegen vertikal (Abb. 433, 440).

Die Verwachsung der beiden Gaumenplatten miteinander, also der Verschluss der embryonalen Gaumenspalte, erfolgt zuerst in einiger Entfernung hinter ihren vorderen Enden und von da aus nach vorne und nach hinten. Das vom Dache der primären Mundhöhle nach abwärts wachsende Septum nasi erreicht die Gaumenplatten erst, nachdem sie sich zum sekundären

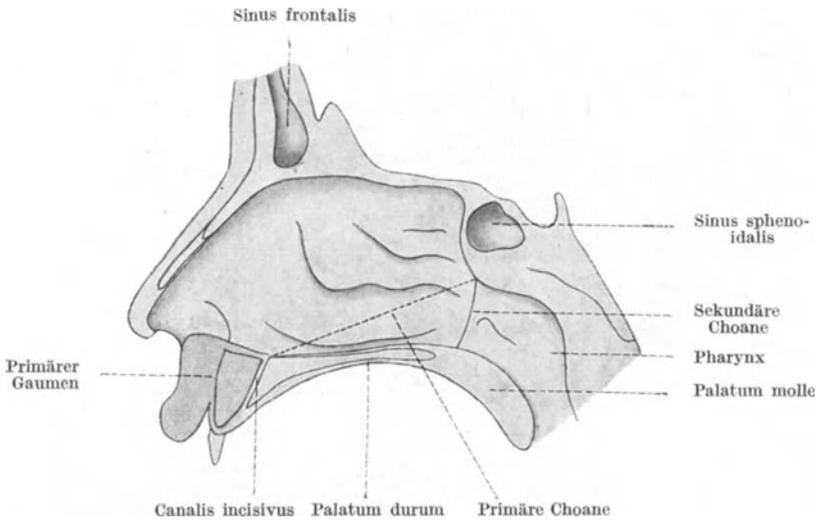


Abb. 433. Längsschnitt durch die Nasenhöhle und durch den Gaumen: Die durchbrochene Linie gibt die Lage der primären Choane und die hintere Begrenzung der primären Nasenhöhle an. Der primäre Gaumen ist durch dunklere Farbe angegeben. Mit Benützung einer Abbildung von PETER.

Gaumen miteinander vereinigt haben (Abb. 434a). Die vorderen Enden der beiden Gaumenplatten dagegen, die sich vor den vorderen Enden der beiden primären Choanen befinden, können sich nicht miteinander vereinigen, da in die dreieckige Lücke zwischen ihnen das untere Ende der Scheidewand der beiden primären Choanen und primären Nasenhöhlen (Abb. 434b) wie ein Keil vordringt. Die Gaumenplatten verwachsen mit dieser, den hinteren medialen Abschnitt des primären Gaumens, d. h. also den unteren Rand des mittleren Stirnfortsatzes darstellenden Scheidewand, wodurch die Gaumenspalte auch nach vorne hin abgeschlossen wird. Den beiderseitigen Verschmelzungsstellen der Gaumenplatten mit dieser Scheidewand entsprechen die Ductus nasopalatini, am harten Gaumen das Foramen incisivum. Ob diese Ductus aus den durch die Verwachsung der Gaumenplatten mit dem primären Gaumen entstehenden oder aus sekundär sich bildenden Epithelsträngen und durch nachträgliche Aushöhlung dieser Stränge hervorgehen, ist noch nicht sicher festgestellt. Diese die Mund- und Nasenhöhle miteinander verbindenden Gänge erhalten sich nur ausnahmsweise ganz, gewöhnlich geht ihr mittlerer Abschnitt zugrunde. Die zwischen den Ausmündungen der Ductus in der Mundhöhle befindliche Papilla palatina (Abb. 437) entsteht wahrscheinlich nicht aus

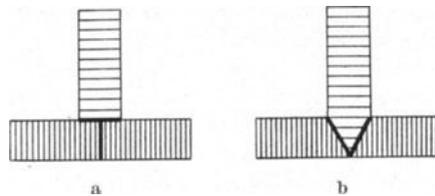


Abb. 434. Schematische Darstellung der Verwachsung der Gaumenplatten mit dem Septum nasi. a Im Gebiete der primären Mundhöhle; b am hinteren Rande des primären Gaumens. Das Septum ist durch quere, die Gaumenplatte durch vertikale Schraffierung bezeichnet.

den vorderen Enden der Gaumenplatten, sondern aus dem vorspringenden vorderen unteren Ende des Septum nasi.

Die Verschmelzung der beiden Gaumenplatten schreitet nach hinten bis zur Anlage der Uvula vor (Abb. 435), wo sie zunächst Halt macht. Die Uvula ist daher zunächst paarig und erst später tritt allmählich auch eine Verwachsung der beiden Uvula-Anlagen ein. Dies erfolgt zumeist erst nach dem fetalen Leben. Bis zum 5. Lebensjahre weist bei einem Drittel der Kinder eine Einkerbung der Uvulaspitze auf die paarige Anlage hin. Diese Einkerbung findet sich bei 20-jährigen noch in 9%, bis zum 30. Jahre in 3%, bei 30–60-jährigen in 0,9% der Fälle vor, die Verwachsung dauert daher noch im späteren Leben fort.

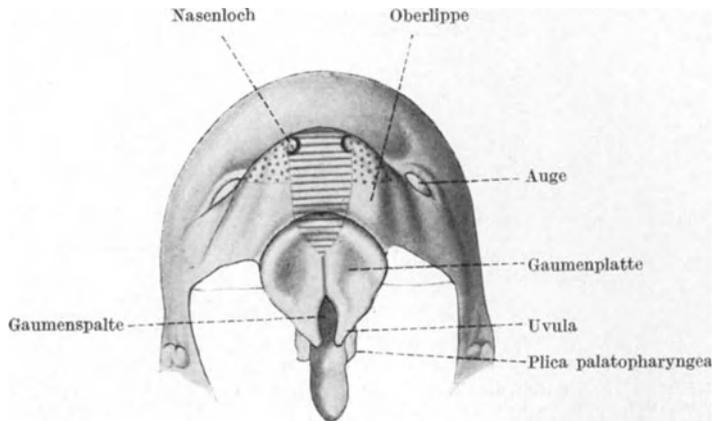


Abb. 435. Gesicht und Mundhöhlendach eines 30 mm langen menschlichen Embryo. Punktierung und Schraffierung wie in Abb. 432. Mit Benützung einer Abbildung von PETER.

Das hintere Ende jeder der beiden Gaumenplatten läuft in die Plica palatopharyngea aus (Abb. 435, 432, 437), vor welcher später vom 2. Kiemenbogen bzw. von der 2. Kiementasche aus die Plica palatoglossa entsteht.

Der bleibende Gaumen entsteht demnach vorne aus dem primären Gaumen (Abb. 425, 433) und aus dem sich zwischen das hintere Ende des primären Gaumens und das vordere Ende der Gaumenplatten einschiebenden vorderen unteren Ende des Septum nasi (Abb. 434), hinten aus den miteinander sich vereinigenden beiden Gaumenplatten (Abb. 431).

Im embryonalen Bindegewebe der vorderen Abteilung des bleibenden Gaumens tritt später Verknöcherung ein, wodurch die Scheidung in den harten und weichen Gaumen eintritt (Abb. 433).

Das Epithel des Gaumens stammt im vorderen Abschnitte vom Ektoderm der Mundbucht, im hinteren Abschnitte vom Entoderm des Schlunddarmes. Wo die Grenze zwischen diesen beiden Abschnitten gelegen ist, läßt sich — nach dem über die Rachenhaut Gesagten (s. S. 290) — nicht sicher angeben.

Hemmungen des Verwachsens der beiden Gaumenplatten miteinander verursachen Spaltbildungen im Bereiche des Gaumens — Gaumenspalten, die oft mit Lippenspalten kombiniert sind.

Im ungefähren Bereiche des späteren harten Gaumens wuchert das Epithel an der Verwachsungsstelle der beiden Gaumenplatten (Abb. 431) und bildet sog. Epithelperlen. Bei Feten und auch noch bei Neugeborenen sind diese Epithelperlen bis stecknadelkopfgroße, runde, knorpelharte, weißliche Knötchen, welche die Schleimhautoberfläche in der Raphe palati etwas vorwölben und zusammen einen Epithelstrang von unregelmäßiger Form darstellen (Abb. 436).

Er hängt stellenweise mit dem Gaumenepithel zusammen und reicht vom Foramen incisivum bis zum weichen Gaumen. Die Härte dieses Epithelstranges, sowie seine häufige Umhüllung mit derbem Bindegewebe haben Veranlassung zu der Annahme gegeben, daß er zur Verstärkung des noch nicht

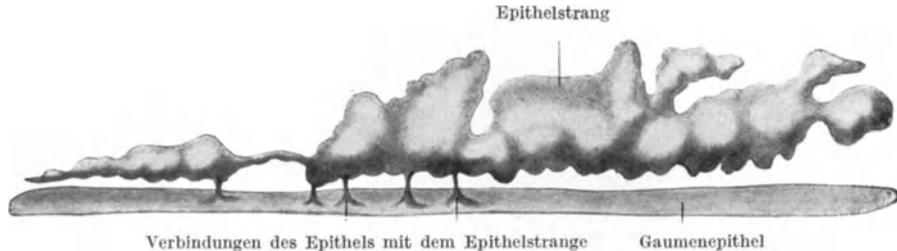


Abb. 436. Modell des Epithelstranges in der medianen Raphe des harten Gaumens eines 5 monatlichen menschlichen Fetus. Nach BERGENGRÜN.

verknöcherten, daher leicht beweglichen Gaumens dient. Seine Rückbildung beginnt bereits in der ersten Hälfte des Fetallebens und ist gewöhnlich schon im 3. Lebensjahre beendet. Abnormerweise können sich jedoch Reste dieses Stranges erhalten.

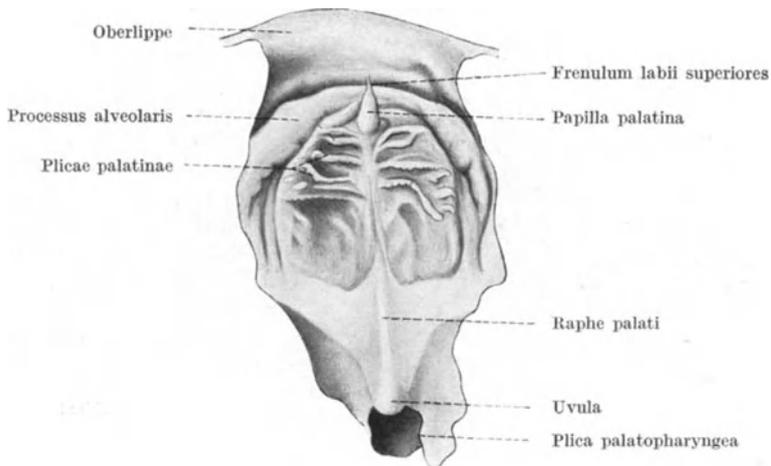


Abb. 437. Gaumen eines neugeborenen Kindes. Nach PETER.

Die Vereinigungsstelle der beiden Gaumenplatten ist bis zur Mitte des 3. Fetalmonates als mediane Raphe an der unteren Fläche des Gaumens erkennbar (Abb. 437). Zu beiden Seiten von ihr entstehen im Gebiete des harten Gaumens 5—7 Querfalten der Schleimhaut, die queren Gaumenleisten, *Plicae palati transversae* (Abb. 437). An ihren hinteren Rändern bilden sich kleine fransenartige Fortsätze aus. Beim Neugeborenen ist die hintere Leiste bereits rückgebildet, die übrigen Leisten haben ihre Fortsätze verloren und sind in Reihen von Papillen zerfallen. Beim Erwachsenen ist die Rückbildung weiter fortgeschritten und die queren Gaumenleisten können vollständig schwinden.

Das bleibende Septum nasi entsteht in seinem vorderen Abschnitte, zwischen den beiden primären Nasenhöhlen, aus dem embryonalen Bindegewebe des mittleren Stirnfortsatzes (Abb. 426), in seinem hinteren Abschnitte aus dem vom Dache der primären Mundhöhle herabwachsenden Septum (Abb. 427—431).

### Das JACOBSONsche Organ, Organon vomero-nasale.

Bei Embryonen von 7—8 mm Länge tritt an der medialen Wand der Riechgrube eine Vertiefung auf (Abb. 415, JACOBSONSches Organ), welche so weit vorne liegt, daß man sie sogar von außen sehen kann, solange der seitliche

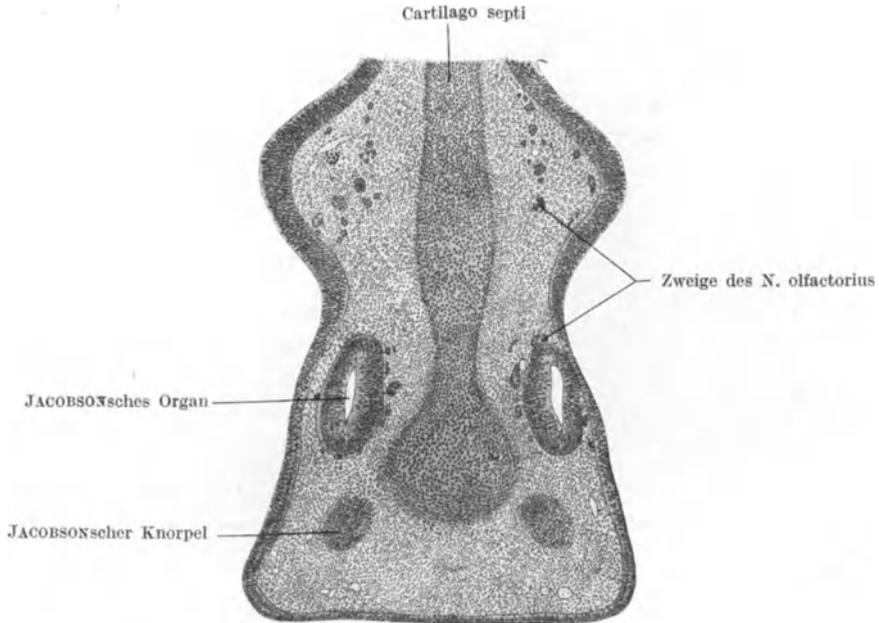


Abb. 438. Frontalschnitt durch das Septum nasi eines 22 mm langen menschlichen Embryo. 55fache Vergrößerung.

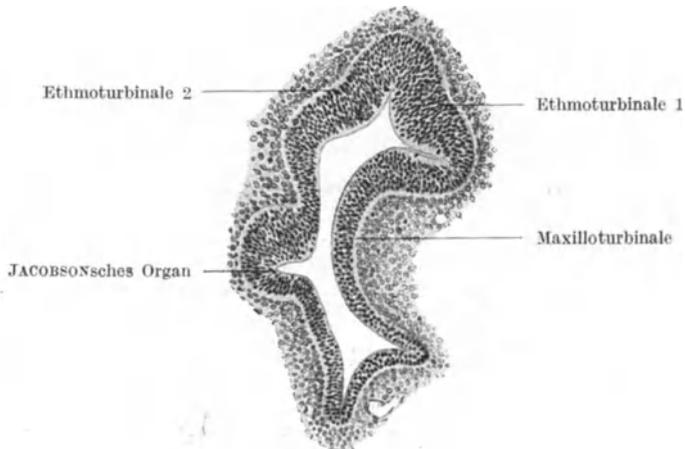


Abb. 439. Frontalschnitt durch die Nasenhöhle eines 15 mm langen menschlichen Embryo. 71fache Vergrößerung.

Nasenfortsatz nicht bis nach vorne vorgewachsen ist. Durch Zellvermehrung am Grunde dieser Rinne entsteht ein in das Mesoderm des Septum nasi in sagittaler Richtung einwachsender, seitlich etwas plattgedrückter Schlauch

(Abb. 438). Sein Epithel, besonders das an seiner medialen Wand, ist hoch und besitzt den Charakter eines Sinnesepithels. Hinten endet der Schlauch blind (Abb. 440), vorne öffnet er sich an der Seitenwand des Septum nasi in die Nasenhöhle (Abb. 439). Er wird als JACOBSONSches Organ, Organon vomero-nasale bezeichnet. Im fertigen Zustande bildet es einen 2—9 mm langen Schlauch, welcher dem Knorpel der Nasenscheidewand anliegt und vorne mit einer engen Öffnung in die Nasenhöhle mündet.

Das hohe Epithel der medialen Wand dieses Schlauches ist ein Sinnesepithel, dessen Neuroblasten Nervenfortsätze gegen das Gehirn zu auswachsen lassen, welche sich den Fasern des Nervus olfactorius anschließen. Die laterale Wand besitzt ein niedriges Epithel und das unter diesem Epithel gelegene Bindegewebe ist sehr gefäßreich.

Das JACOBSONSche Organ entwickelt sich bis zum 5. Monate weiter, weist jedoch — wie alle rudimentären Organe — sehr verschiedene Grade der Ausbildung auf. Später können Rückbildungserscheinungen an ihm auftreten. Doch ist es bei Neugeborenen fast stets noch vorhanden und es kann sich — in verschiedenem Ausbildungsgrade — auch beim Erwachsenen erhalten.

In dem Bindegewebe des Septum nasi entwickelt sich frühzeitig unter dem JACOBSONSchen Organe ein kleiner Knorpelstab, welcher einem bei niederen Tieren mächtiger ausgebildeten und dem JACOBSONSchen Organe näher liegenden Knorpel entspricht. Er wird als JACOBSONScher, basaler oder paraseptaler Knorpel bezeichnet (Abb. 438).

### Die Entwicklung der Nasenmuscheln.

Die Muscheln bilden sich in der primären Nasenhöhle aus. Deren Wände sind ursprünglich glatt, nur im Bereiche der Öffnung des JACOBSONSchen Organes vertieft. Das Epithel wuchert dann an gewissen Stellen in die Tiefe und schnürt infolgedessen Teile des embryonalen Bindegewebes voneinander ab. Auf diese Weise entstehen an der Wand der primären Nasenhöhle mehrere an ihrer Außenfläche mit Epithel bekleidete mesodermale Wülste, welche die Anlagen der Nasenmuscheln darstellen. Der formative Einfluß des Epithels bei der Organentwicklung kommt hier klar zum Ausdruck. Die ursprüngliche Wandfläche der primären Nasenhöhle ist demnach später nicht in den Furchen zwischen den Muscheln, sondern auf der Oberfläche der Muscheln selbst zu suchen.

Der Entstehung und der Lage nach kann man zwei Arten von Nasenmuscheln unterscheiden: Haupt- und Nebenmuscheln. Die Hauptmuscheln entstehen zuerst und unmittelbar aus der Wand der primären Nasenhöhle, die Nebenmuscheln entwickeln sich erst später, teils auf, teils zwischen den Hauptmuscheln. Noch vor der Bildung der primären Choanen entsteht in der angegebenen Weise an der lateralen Wand des Riechsackes ein Wulst, das Maxilloturbinale, die spätere Concha nasalis inferior. Die Furchen, welche diesen Wulst oben und unten begrenzen, entsprechen dem mittleren und dem unteren Nasengange. Die beiden den unteren Nasengang begrenzenden Epithelwände verschmelzen jedoch alsbald fast ganz miteinander (Abb. 431, 406), so daß der untere Nasengang nur als seichte Furche vorhanden ist. Später tritt dann wieder eine Aushöhlung ein, doch ist der Meatus nasi inferior beim Neugeborenen noch sehr enge und die untere Nasenmuschel liegt unmittelbar über dem Boden der Nasenhöhle.

Über dem Maxilloturbinale kann sich ein kleiner Wulst ausbilden — oder von dem Maxilloturbinale durch eine Furche abtrennen —, welcher dem Nasoturbinale gewisser Tierarten entsprechen und sich zum Agger nasi entwickeln soll. Doch ist dies nicht erwiesen.

Gleichzeitig oder bald nach der Anlage des Maxilloturbinale entsteht am Übergange der medialen in die laterale Wand des Riechsackes bei ungefähr 15 mm langen Embryonen ein Wulst (Abb. 439), aus welchem das Ethmoturbinale primum, die Anlage der mittleren Nasenmuschel, *Concha nasalis media* hervorgeht. Aus einem zweiten, mehr medial gelegenen Wulste (Abb. 439) entsteht das Ethmoturbinale secundum, d. h. die *Concha nasalis superior*. Diese Wülste werden allmählich auf die laterale Wand der Nasenhöhle, an die spätere Lagestätte der Nasenmuscheln, verschoben und gleichzeitig die Furchen zwischen ihnen zu den entsprechenden Nasengängen vertieft (Abb. 429—431). Von der oberen und hinteren Ecke des Riechsackes kann sich noch ein Ethmoturbinale tertium bilden, das sich aber anscheinend nicht weiter entwickelt.

Von dem Ethmoturbinale primum wird ein kleiner vorderer Abschnitt in die Seitenwand der Nasenhöhle einbezogen, der übrige liefert die mittlere Muschel. Auf ihrer sowie auf der Oberfläche der oberen Muschel treten verschieden viele Furchen auf, durch welche die Muscheln zerteilt und Nebenmuscheln bzw. Siebbeinzellen gebildet werden. Auf diese Weise entsteht die *Concha nasalis suprema*, welche demnach eine Nebenmuschel darstellt.

Von den zwischen den Hauptmuscheln entstehenden Nebenmuscheln (*Conchae obtectae*) ist die größte die *Bulla ethmoidalis*. Indem die Furche zwischen der mittleren und unteren Muschel — der mittlere Nasengang — tief einschneidet, entsteht das *Infundibulum* (Abb. 431), als dessen untere Begrenzung der *Processus uncinatus* (Abb. 431) aus der Nasenwand herausgeschnitten wird. Dorsal vom *Infundibulum* entstehen durch Furchenbildungen Nebenmuscheln und zwei von ihnen verschmelzen miteinander zur *Bulla ethmoidalis*.

Die untere und die mittlere Muschel wachsen mit ihren hinteren Abschnitten über den Bereich der primären Nasenhöhle hinaus nach hinten.

### Die Entwicklung der Nebenhöhlen der Nase.

Von den Nebenhöhlen der Nase entstehen der *Sinus frontalis*, der *Sinus maxillaris* und die *Cellulae ethmoidales* von den Nasengängen, der *Sinus sphenoidalis* von der oberen hinteren Ecke der Nasenhöhle aus. Während der *Sinus maxillaris* und der *Sinus sphenoidalis* stets von der gleichen Stelle aus entstehen, bestehen in dieser Hinsicht bei den übrigen Nebenhöhlen große individuelle Schwankungen. Nach der Pubertät bilden sich ferner bei allen Nebenhöhlen hinsichtlich der Größe und Form große individuelle Unterschiede aus.

Wie bei der Entstehung der Nasenmuscheln, so tritt auch bei der Entwicklung der Nebenhöhlen der Nase der formative Einfluß des Epithels klar hervor: Die Nebenhöhlen entstehen dadurch, daß das Epithel der Seitenwände der Nasenhöhlen an bestimmten Stellen in die Tiefe wuchert, wodurch mit Epithel bekleidete Höhlen im Mesoderm entstehen. Von dem bereits erwähnten *Infundibulum* (Abb. 431), also vom mittleren Nasengange aus, entwickeln sich in dieser Weise der *Sinus maxillaris* und die *Cellulae ethmoidales anteriores*, vom oberen Abschnitte des *Infundibulum*, vom *Recessus frontalis* (Abb. 431) aus, entstehen vier *Cellulae ethmoidales superiores (frontales)*, von welchen sich eine — oder der *Recessus frontalis* selbst — zum *Sinus frontalis* erweitert. Zwischen der *Bulla ethmoidalis* und der *Concha nasalis media* entstehen *Cellulae ethmoidales*, welche die *Bulla* pneumatisieren: „Bullazellen“. Vom *Meatus nasi superior* entstehen 2—3 Siebbeinzellen, über der *Concha nasalis superior* eine oder mehrere *Cellulae ethmoidales posteriores*.

Der Sinus maxillaris entsteht im 3. Monate als eine kleine, lateralwärts gerichtete Tasche. Bei Neugeborenen ist er noch klein, etwa erbsengroß. Erst bei Beginn der 2. Dentition setzt seine Vergrößerung ein, die mit der Erlangung der charakteristischen Form dieses Sinus einhergeht. Ungefähr gleichzeitig mit dem Sinus maxillaris beginnt die Entwicklung des Sinus sphenoidalis. Beim Neugeborenen ist er noch kleiner als der Sinus maxillaris, beginnt jedoch bereits vom 3. Jahre ab stärker zu wachsen. Der Sinus frontalis wird erst zu Ende des 1. Lebensjahres angelegt, wächst bis zum 11. Jahre sehr langsam, von da ab etwas rascher, um erst im 20. Lebensjahre seine bleibende Größe zu erlangen, oder, nach anderen Angaben, um langsam bis in das Greisenalter an Größe zuzunehmen. Die Cellulae ethmoidales sind bei Neugeborenen enge Taschen, welche sich aber rasch vergrößern.

Die zeitlich verschiedene Ausbildung der Nebenhöhlen ist eine Folge des zeitlich verschiedenen Größenwachstums der Knochen, in welchen diese Nebenhöhlen liegen. Die Wachstumsrichtung und damit die Form der Nebenhöhlen wird wahrscheinlich von der Funktion der Knochen wesentlich beeinflusst: Entsprechend der funktionellen Beanspruchung der Knochen bilden sich nur an gewissen Stellen Knochenwände und Knochenbalken aus, zwischen welchen sich die Nasennebenhöhlen — vielleicht nur als tote Räume zwischen den Knochenbalken — ausbreiten können.

### Das postfetale Wachstum der Nasenhöhlen.

Wenn auch beim Neugeborenen alle wesentlichen Bestandteile der Nase — bis auf den Sinus frontalis — bereits vorhanden oder angelegt sind, so unterscheidet sich seine Nase hinsichtlich des Größenverhältnisses der einzelnen Bestandteile zueinander wesentlich von der Nase des Erwachsenen. So ist der zwischen der Concha nasalis media und der Lamina cribrosa befindliche Siebbeinabschnitt doppelt so hoch als der untere, als der Kieferabschnitt, während diese beiden Abschnitte der Nase beim Erwachsenen gleich groß sind. Die Atmung erfolgt daher zunächst durch den oberen Abschnitt, erst nach dem 2. Lebensjahre wird auch der mittlere, noch später der untere Nasengang für die Atmung benützt. Der hintere Abschnitt der Nasenhöhlen ist ferner ursprünglich sehr niedrig und beginnt sich erst vom 3. Lebensjahre ab zu erhöhen. Das Ostium pharyngeum tubae liegt daher beim Fetus unterhalb, beim Neugeborenen in der Ebene des Gaumens und erst am Ende des 2. Lebensjahres in der Verlängerung des hinteren Endes der unteren Muschel. Ebenso wie die Höhe nimmt auch die Breite der Nasenhöhlen vom 2. Lebensjahre ab zu. Die bleibenden Verhältnisse werden erst im 8. Lebensjahre erreicht, dann tritt ein gleichmäßiges Größenwachstum ein.

Diese Ausbildung der Dimensionen der Nasenhöhlen steht mit dem Wachstum des Gesichtsteiles des Schädels, besonders des Oberkiefers, in Beziehung. So tritt das Längenwachstum der Nasenhöhlen in stärkerem Maße erst nach der durch die Ausbildung der Mahlzähne bewirkten Verlängerung der Oberkiefer ein.

### Die Ausbildung der Schleimhaut der Nasenhöhlen.

Das Epithel der Nasenhöhlen ist von verschiedener Herkunft: In der primären Nasenhöhle stammt es vom Riechfelde, im übrigen Abschnitte der Nasenhöhle von der primären Mundhöhle ab. In beiden Abschnitten ist es ektodermaler Natur. Das Epithel des Riechfeldes nimmt jedoch dem übrigen Ektoderm gegenüber eine Sonderstellung ein, da sich aus ihm nicht bloß Epithelzellen, sondern auch Nervenzellen differenzieren. Es enthält also auch Neuroblasten und kann deshalb als ein in das Ektoderm verlagertes Teil der Hirnanlage betrachtet werden.

Das hohe, mehrreihige Cylinderepithel der Riechplatte und der Riechgrube wird gegen den Rand der Platte bzw. Grube zu niedriger und übergeht ohne scharfe Grenze, aber rasch in das angrenzende niedrige Ektoderm (Abb. 412, 414, 415, 425, 426). Innerhalb des Riechsackes sondert es sich bereits in zwei Abschnitte: Im Grunde des Riechsackes und im JACOBSONSchen Organe bleibt es hoch, in den übrigen Abschnitten wird es immer niedriger (Abb. 439). Bei der Vertiefung des Riechsackes wird außerdem — wahrscheinlich — das Ektoderm in der Umgebung der Öffnung des Riechsackes zur Bildung der Nasenhöhle mit herangezogen. Vielleicht liefert dieses Ektoderm das geschichtete Pflasterepithel des Nasenvorhofes, das im Gegenfalle aus dem Epithel der Riechplatte entstehen müßte. Dieses Epithel sondert sich in zwei histologisch verschiedene Abschnitte: In das mehrreihige flimmernde Cylinderepithel der Regio respiratoria

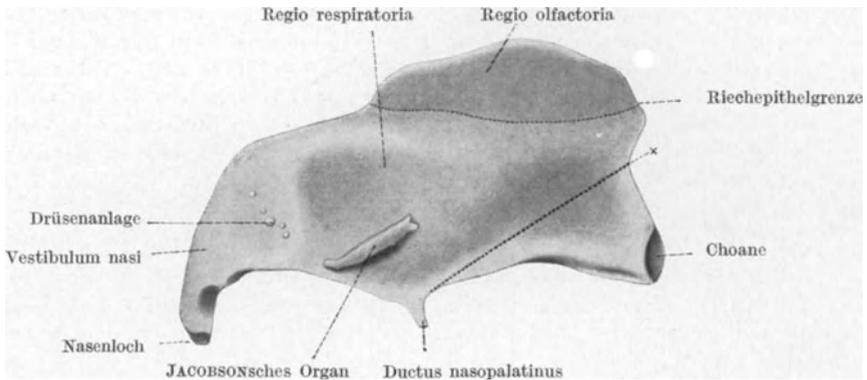


Abb. 440. Modell des Epithels der Nasenhöhle eines 53,2 mm langen menschlichen Embryo, von der medialen Seite her gesehen. Die mit x bezeichnete Linie gibt die Grenze zwischen der primären Nasenhöhle und dem aus der primären Mundhöhle entstehenden Teile der sekundären Nasenhöhle an. Nach BROMAN.

und in das Sinnesepithel der Regio olfactoria. Diese Sonderung erfolgt in der Richtung von unten nach aufwärts. Bei 25 mm langen Embryonen umfaßt das Gebiet der Regio olfactoria auch noch die mittlere Nasenmuschel, erst später wird es auf das Gebiet der oberen Muschel und auf den entsprechenden Teil der Nasenscheidewand eingeengt (Abb. 440).

Innerhalb des Epithels der Regio olfactoria tritt eine Sonderung der Zellen in Riech- und in Stützzellen bereits in der 4. Woche auf. Die Riechzellen sind Nervenzellen, deren Nervenfortsätze gegen das Gehirn zu auswachsen und in der 6. Woche den Bulbus olfactorius erreichen. Sie bilden zusammen einen Nervenstrang, den Nervus olfactorius (Abb. 427), dessen verschiedene Verlaufsrichtung und dessen Sonderung in die Fila olfactoria bereits besprochen wurde. Der Nervus terminalis schließt sich ihm eng an und tritt caudal vom Bulbus olfactorius zum Gehirne. Einzelne Zellen des Epithels der Regio olfactoria wandern in das Mesoderm ein und bilden sich wahrscheinlich in Scheidenzellen um.

Geruchsempfindung ist bereits im 8. Fetalmonate vorhanden.

In der Regio respiratoria bildet sich das Epithel zu einem mehrreihigen flimmernden Cylinderepithel aus. Diese Umbildung wird im 4. Fetalmonate beendet.

Das Epithel der äußeren Nasenöffnungen beginnt in der Mitte des 2. Monates von der medialen Wand aus stark zu wuchern, um den bereits erwähnten (S. 268), das Nasenloch ganz verstopfenden Epithelpfropf zu bilden (Abb. 441, 418,

421, 219, 220). Im 5.—6 Monate tritt im Zentrum dieses Epithelpfropfes eine Verhornung und Rückbildung ein, welche bald zur Wiedereröffnung der Nasenlöcher führt. Reste des Epithelpfropfes können sich aber noch lange erhalten.

Drüsen treten in spärlicher Menge zu Anfang der 4. Woche in der Regio olfactoria auf. Im 2. Monate bilden sich kleine, Drüsenanlagen ähnliche Epithelwucherungen im JACOBSONSchen Organe aus. Zu Anfang des 3. Monats entwickeln sich kleine Drüsen am Boden des Sinus maxillaris. Die Hauptzahl der Drüsen der Regio respiratoria beginnt ihre Entwicklung im 3.—4. Monate in Form solider, später hohl werdender Zapfen. Bei 18—30 mm langen Embryonen entwickelt sich an der Seitenwand der Nasenhöhle eine Drüsenanlage, welche bereits im 3. Monate wieder geschwunden ist. Sie entspricht der bei vielen Säugetieren sehr gut ausgebildeten Glandula nasalis lateralis major. Auch die besonders bei den Nagetieren stark ausgebildeten Drüsen des Nasenvorhofes werden beim Menschen angelegt, dann aber wieder rückgebildet (Abb. 440).

Das Bindegewebe der Nasenschleimhaut trägt noch im 5. Monate den Charakter des embryonalen Bindegewebes. Im 6. Monate treten Bindegewebsbündel in ihm auf und in den letzten Fetalmonaten erfährt es seine Ausgestaltung. Ungewöhnlich reich ist es an Blutgefäßen, die bereits im 5. Fetalmonate zwei Gefäßnetze, ein tiefes und ein subepitheliales, bilden.

Im hinteren unteren Abschnitte der Nasenscheidewand, entsprechend dem Vomer, bilden sich bei vielen Feten im 4. Monate 8—9 Schleimhautfalten, Plicae septi, aus (Abb. 442). Sie verlaufen parallel, nahezu horizontal

und nehmen ein Gebiet der Nasenscheidewand ein, das vom Keilbeinwinkel bis in die Nähe der Öffnung des JACOBSONSchen Organes reicht. Nach dem 8. Monate beginnt ihre Rückbildung, nach der Geburt verschwinden sie meist. Bleiben sie bestehen, so bilden sie Wülste an der Nasenscheidewand.

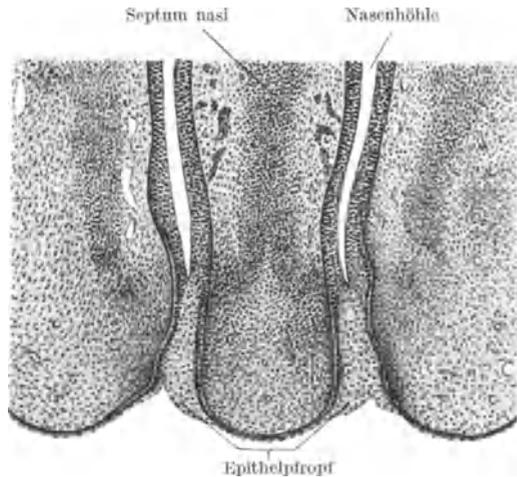


Abb. 441. Horizontalschnitt durch die Nasenlöcher eines 20 mm langen menschlichen Embryo. 39fache Vergrößerung.

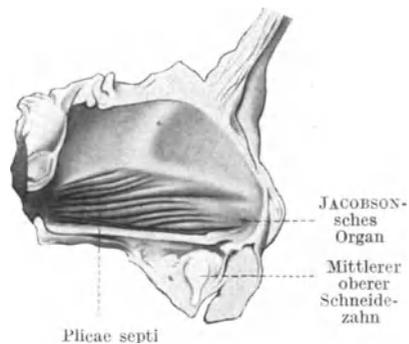


Abb. 442. Nasenscheidewand eines 8monatlichen menschlichen Fetus mit besonders gut ausgebildeten Plicae septi. Nach KILLIAN.

### Die Knorpel- und Knochenbildung im Bereiche der Nase.

Solange die Wände der Nase nur durch Epithel und Bindegewebe gebildet werden, bezeichnet man sie als „membranös“ und spricht von einem „membranösen Stadium“. In der Mitte des 2. Monats verdichtet sich das embryonale

Bindegewebe an den später knorpeligen Stellen zum „Vorknorpel“, womit die Verknorpelung der Wände beginnt. Zuerst tritt der Knorpel der Nasenscheidewand auf (Abb. 429, 431, 406), wobei die Verknorpelung von hinten nach vorne fortschreitet. Sie geht dann in der Richtung von unten nach oben auf die Seitenwände sowie auf die Muscheln über (Abb. 406) und ergreift die Concha inferior in der 8., die Concha media in der 9., die Concha superior in der 12. Woche. Auf diese Weise entsteht zu Ende des 3. Monats eine einheitliche, hinten mit dem Keilbeinkörper zusammenhängende Knorpelmasse, die als knorpelige Nasenkapsel bezeichnet wird (Abb. 406, 637, 638). Auf ihrem Dache befinden sich zwei große Öffnungen zum Durchtritte für die beiden Nervi olfactorii. Durch Knochenbälkchen werden diese Löcher später in viele Abteilungen (Lamina cribrosa) zerlegt, in welchen die Fila olfactoria verlaufen.

Von dieser knorpeligen Nasenkapsel erhalten sich nur die beim Erwachsenen vorhandenen Nasenknorpel, die übrigen Teile der Kapsel werden durch Bindegewebe oder durch Knochen ersetzt.

Die Knochen entstehen teils als Deckknochen, d. h. durch Verknöcherung des dem Knorpel anliegenden Bindegewebes unter Zugrundegehen dieses Knorpels, teils durch Verknöcherung von Knorpel. Die Verknöcherung der Deckknochen beginnt am Ende des 2. Monats im Ober- und im Zwischenkiefer (Maxillare und Prämaxillare), dann im Os palatinum. Bei ungefähr 3 cm langen Embryonen tritt die Verknöcherung im Septum nasi zwecks Bildung des Vomer ein: Im hinteren Abschnitte des Septum nasi bilden sich zu beiden Seiten der Cartilago septi Knochenplatten aus, welche unter der Cartilago septi miteinander zusammenhängen. Unter Verdrängung der Cartilago vereinigen sie sich zur Zeit der Pubertät zum Vomer. Auch die beiden Nasenbeine entstehen als Deckknochen auf dem Rücken der Nasenkapsel. Ihre Verknöcherung beginnt bei 2–4 cm langen Embryonen.

Das Siebbein und die Nasenmuscheln entstehen durch Verknöcherung des Knorpels. Die Verknöcherung beginnt im Siebbein zu Ende des 5. Monats in der Lamina papyracea, während sie die Lamina perpendicularis erst im 6. Monate nach der Geburt ergreift. An den Muscheln beginnt die Verknöcherung im 6. Monate an der Concha inferior und schreitet von da aus nach aufwärts fort.

### Entwicklungsmechanik des Geruchsorganes.

Wie das Ektoderm nicht von vornherein in Zellen spezialisiert ist, welche teils nur die Epidermis, teils nur das zentrale Nervensystem zu bilden vermögen, so besteht auch nicht von vornherein eine Spezialisierung bestimmter Ektodermzellen zur Bildung der Riechplatte. Entfernt man nämlich bei jungen Embryonen von *Rana fusca* die Riechplatte, so bildet sich von dem die Wundstelle deckenden Ektoderm der Umgebung eine neue aus. Das Gebiet, welches die Potenz zur Bildung einer Riechplatte enthält, ist demnach größer als das der normalen Riechplatte. Seine Ausdehnung ist jedoch nicht sehr groß, denn die Neubildung einer Riechplatte bleibt aus, wenn man mit der Riechplatte auch ein größeres Stück des umgebenden Ektoderms entfernt.

Wenn der Riechsack nicht bis an das Epithel des Mundhöhlendaches heranwächst, unterbleibt die zur Bildung der Choanen notwendige Gestaltung im Bereiche des Mundhöhlenepithels, während sich selbst dann eine Choane ausbildet, wenn auch nur ein rudimentärer Riechsack zum Mundhöhlenepithel vordringt. Die Entwicklung der Choanen erfolgt demnach nicht als Selbst-, sondern als abhängige Differenzierung.

Entfernt man mit der Riechplatte viel von dem umgebenden Ektoderm, so kann sich, wenn auch kein Riechsack, so doch eine Nasenöffnung ausbilden. Das

zur Bildung einer Nasenöffnung fähige Ektodermgebiet reicht demnach über das zur Bildung des Riechsackes befähigte Gebiet hinaus vor.

## Die Entwicklung des Gehör- und Gleichgewichtsorganes.

Der zur Wahrnehmung des Schalles, der Orientierung im Raume und der Stellung des Körpers dienende Sinnesapparat, der stato-akustische Sinnesapparat, stellt morphologisch und genetisch eine Einheit dar. In einem Organe, in dem häutigen Labyrinth, untergebracht, wird er auch von einem einzigen Nerven, vom Nervus acusticus, versorgt. Aus einer einheitlichen Anlage entstehend, sondert sich das häutige Labyrinth in das zur Wahrnehmung der Schalleindrücke dienende innere Ohr und in das durch die Bogengänge dargestellte Gleichgewichtsorgan. Zu diesen Organen gesellt sich der aus der 1. Kiemenfurche und aus der 1. Schlundtasche entstehende Schalleitungsapparat, bestehend aus dem äußeren und aus dem mittleren Ohre.

### Die Entwicklung der ektodermalen (epithelialen) Elemente des häutigen Labyrinthes.

Die Anlage des häutigen Labyrinthes tritt ungewöhnlich früh auf. Schon bei Embryonen mit 2—3 Urvirbelpaaren kann sie als eine Verdickung des Ektoderms seitlich von der Hinterhirnanlage sichtbar sein. Da sie der Anlage der Linse und des Geruchsorganes, der Linsen- und der Riechplatte, ähnlich ist, bezeichnet man sie als Ohr- oder Gehörplatte. Wie die gleichartig aussehenden Zellen der Linsen- und der Riechplatte beginnen sich auch die hohen Ektodermzellen der Ohrplatte — aber erst bei Embryonen mit etwa 14 Urvirbelpaaren — in das unter ihnen gelegene Mesoderm einzusenken, wodurch eine Grube, die Ohr- oder Hörgrube entsteht, deren obere Hälfte der Wand des Rautenhirnes unmittelbar anliegt (Abb. 443). Diese Grube vertieft sich hierauf ziemlich rasch, wobei sie sich abrundet und — wie die Linsengrube — zu einem Bläschen gestaltet, dem Ohr-, Gehör- oder Labyrinthbläschen (Abb. 444, 445). Die ursprünglich weite Öffnung des Bläschens nach außen wird immer enger, bis sie sich ungefähr in der 3. Woche schließt. Das Bläschen steht jedoch noch einige Zeit hindurch mit dem Ektoderm durch einen soliden Epithelstrang in Verbindung (Abb. 335). Bei 4—6 mm langen Embryonen löst sich diese Verbindung und das Ohrbläschen liegt dann frei im Mesoderm zwischen der Rautenhirnwand und dem Ektoderm. Es ist mit einer hellen Flüssigkeit — Endolympe oder endotische Flüssigkeit — gefüllt und schimmert am Embryo durch das Ektoderm hindurch (Abb. 356), bzw. wölbt es die äußere Oberfläche des Kopfes ein wenig vor (Abb. 213, 214). Der Seitenfläche des Rautenhirnes liegt es im Bereiche des 5. Neuromers (Rhombomers) an (Abb. 374, 444) und unmittelbar vor ihm liegt das Ganglion acustico-faciale (Abb. 335, 374, 444). Die Beziehung der Labyrinthanlage zu den Kiemenfurchen ändert sich während der Entwicklung: Während die Gehörplatte und die Gehörgrube dorsal von der 2. Kiemenfurche liegen, befindet sich die Gehöranlage später dorsal von der 1. Kiemenfurche (Abb. 213, 214). Dies wird durch die mächtige Entfaltung des 2. Kiemenbogens und durch die hierdurch bewirkte Verschiebung der 2. Kiemenfurche nach hinten, sowie durch das Größenwachstum des 1. Kiemenbogens bewirkt, die Gehöranlage selbst ändert ihre Stellung gegen das Gehirn nicht.

Aus dem Gehörbläschen entstehen die epithelialen Elemente des Labyrinthes; alle übrigen Gewebsbestandteile entwickeln sich aus dem das Gehörbläschen umhüllenden Mesoderm. Formbestimmend für die Gesamtform

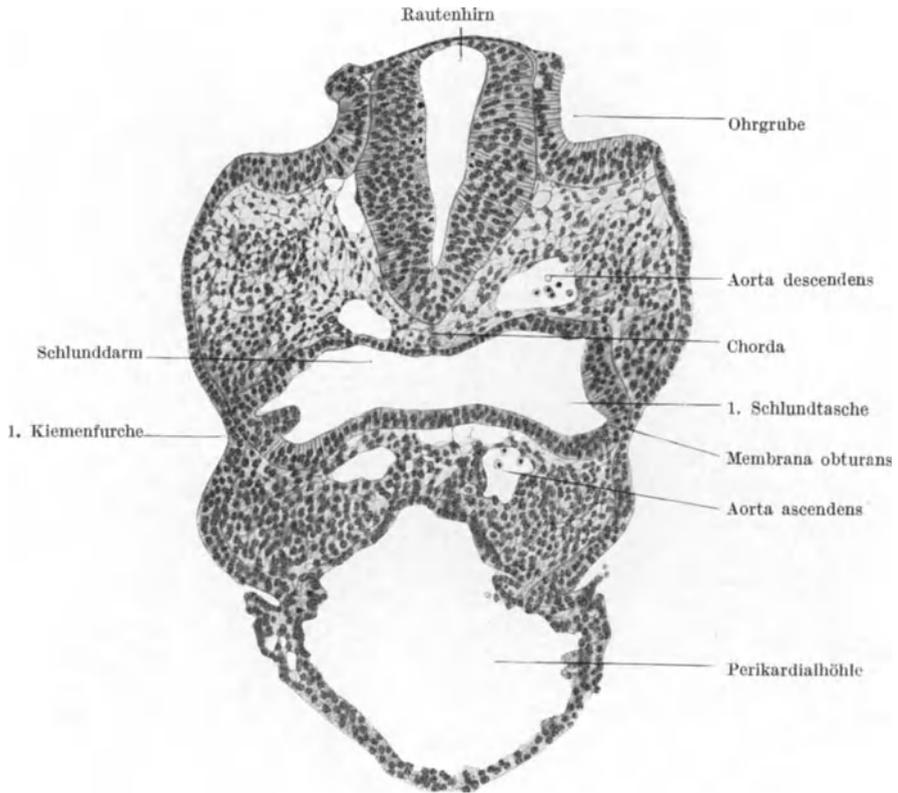


Abb. 443. Querschnitt durch die Gegend der Ohrgruben eines 4,2 mm langen menschlichen Embryo mit 18 Urvirbelpaaren. 120fache Vergrößerung.

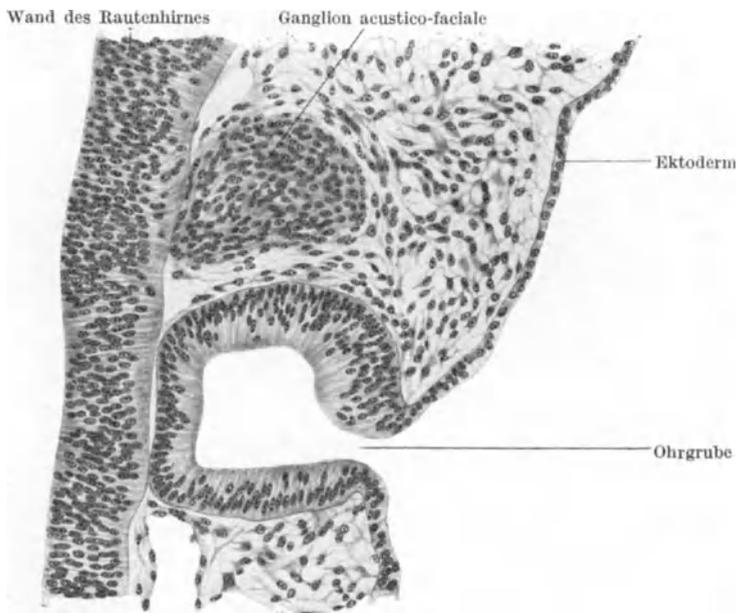


Abb. 444. Teil eines Horizontalschnittes durch das Rautenhirn und durch die Ohrgrube eines menschlichen Embryo mit 25 Urvirbelpaaren (2,7 mm Länge). 235fache Vergrößerung.

des Labyrinthes ist jedoch die Entwicklungsart seines epithelialen Bestandteiles, also des Gehörbläschens.

Das vom Ektoderm abgelöste Gehörbläschen ist in seinem dorsalen Abschnitte schmaler als im ventralen, also eiförmig, ferner seitlich etwas abgeplattet (Abb. 335, 278).

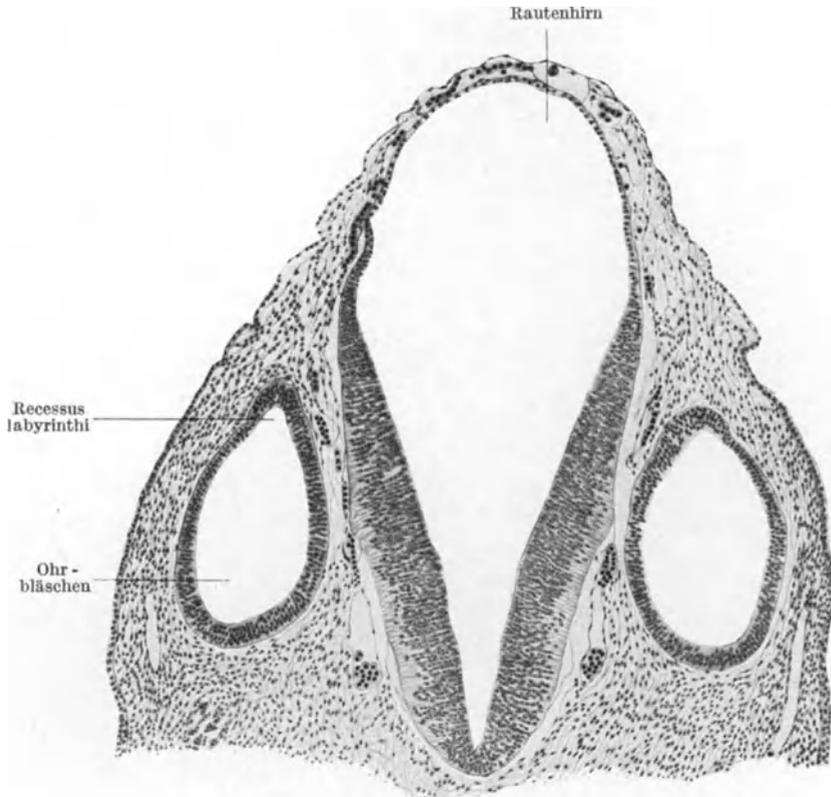


Abb. 445. Querschnitt durch das Rautenhirn und durch die Ohrbläschen eines 5 mm langen menschlichen Embryo. 86fache Vergrößerung.

Noch während oder unmittelbar nach seiner Ablösung vom Ektoderm wächst von der dorsalen Wand des Gehörbläschens ein Gang aus, der Labyrinth- anhang, *Recessus labyrinthi* (Abb. 445, 447–449). Er verlängert sich in dorsaler Richtung und gliedert sich hierbei in einen unteren, langen und engen Abschnitt, den *Ductus endolymphaticus* (Abb. 446, 451, 452, 453, 278), sowie in eine unmittelbar unter dem zugespitzten oberen Ende befindliche Erweiterung, den *Saccus endolymphaticus* (Abb. 446, 450, 451). Während dieser Verlängerung des *Recessus labyrinthi* wird dessen Abgangsstelle vom Gehörbläschen auf die mediale Wand des Bläschens (Abb. 446) dadurch verschoben, daß sich ein Teil der lateralen Bläschenwand dorso-medialwärts verschiebt.

Etwa gleichzeitig mit der Bildung des *Ductus endolymphaticus* beginnt die Entwicklung der häutigen Bogengänge. Der Unterschied zwischen dem weiteren dorsalen und dem engeren ventralen Abschnitte des Gehörbläschens bildet sich stärker aus, so daß man an dem Bläschen eine obere und eine untere Abteilung: *Pars superior*, *Pars vestibularis* oder *Utriculus* und *Pars*

inferior, Pars cochlearis oder Sacculus unterscheiden kann (Abb. 446, 452, 278). Die Bogengänge entstehen nun aus taschenförmigen Ausstülpungen der Pars superior. Lateral vom Recessus labyrinthi entsteht zunächst eine gemeinsame Anlage für den oberen und den hinteren Bogengang, und zwar als eine annähernd sagittal gestellte, dorsalwärts gerichtete Ausstülpung der Wand des Utriculus (Abb. 446, 447). Die beiden Epithelwände, welche den Hohlraum dieser Ausstülpung begrenzen, legen sich nun an zwei Stellen dicht aneinander, so daß an der Außenfläche der Ausstülpungen zwei durch einen First voneinander

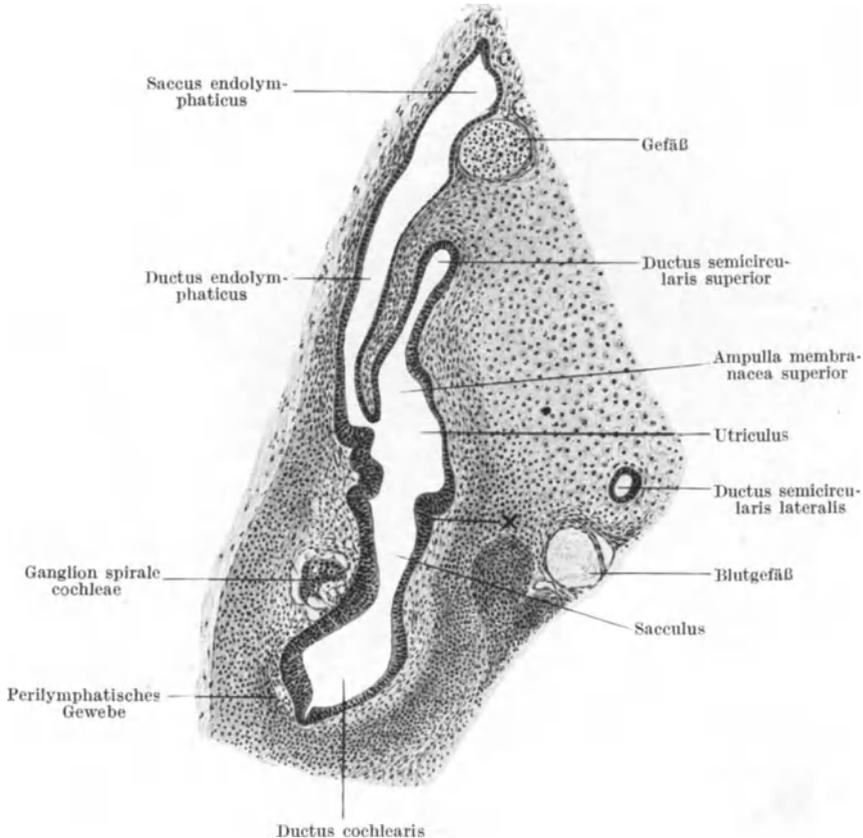


Abb. 446. Durchschnitt durch die Labyrinthanlage eines 18 mm langen menschlichen Embryo. Die mit x bezeichnete Hinweislinie in der Abbildung entspricht der Grenzfläche zwischen dem Utriculus und Sacculus. 41fache Vergrößerung.

geschiedene Gruben entstehen (Abb. 447). Innerhalb dieser Gruben verschmelzen die beiden Epithelwände miteinander; die dadurch entstandene Epithelmembran reißt ein, so daß an Stelle der Gruben Löcher entstehen (Abb. 448, 449), welche alsbald vom Mesoderm durchwachsen werden. Nur der peripherische, sowie der zwischen den beiden Löchern befindliche Abschnitt der Ausstülpung bleibt demnach erhalten, und zwar als halbkreisförmiger Hohlkanal. Der vordere Teil des peripherischen Abschnittes stellt den Ductus semicircularis superior, der hintere den Ductus semicircularis posterior, der zwischen den beiden Löchern befindliche Abschnitt das diesen beiden Ductus gemeinsame Mittelstück, das Crus commune dar (Abb. 448, 449). Diese beiden Bogengänge liegen ursprünglich in derselben Ebene (Abb. 447). Sie verschieben sich

jedoch allmählich derart gegeneinander, daß ihre Ebenen einen lateralwärts offenen rechten Winkel miteinander bilden, dessen Scheitel das Crus commune darstellt (Abb. 450, 451). — Alsbald nach der gemeinsamen Anlage dieser beiden Bogengänge wölbt sich auch die laterale Wand der Pars superior des Gehörbläschens zu einer Tasche aus (Abb. 448, 452), welche die Anlage des Ductus semicircularis lateralis s. horizontalis darstellt. Seine Entwicklung erfolgt in der gleichen Weise wie jene der beiden anderen Bogengänge: Die beiden Epithelwände der Tasche legen sich in der Mitte der Tasche

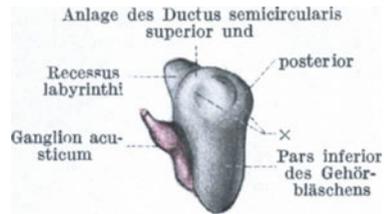


Abb. 447. Durchschnitt durch die Anlage des häutigen Labyrinthes eines 6,6 mm langen menschlichen Embryo, von der lateralen Seite gesehen. Nach STREETER. 25fache Vergrößerung.

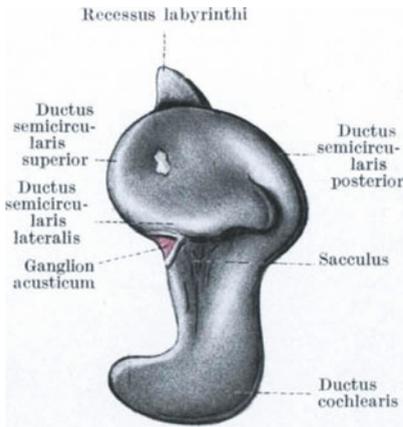


Abb. 448. Modell der Labyrinthanlage eines 11 mm langen menschlichen Embryo, von der lateralen Seite gesehen. Nach STREETER. 25fache Vergrößerung.

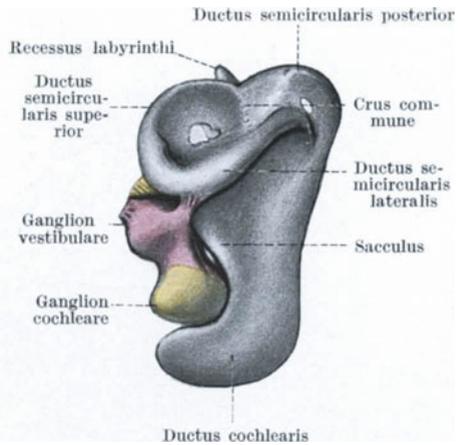


Abb. 449. Modell der Labyrinthanlage eines 13 mm langen menschlichen Embryo. Nervus vestibularis rot, Nervus cochlearis gelb. Von der lateralen Seite gesehen. Nach STREETER. 25fache Vergrößerung.

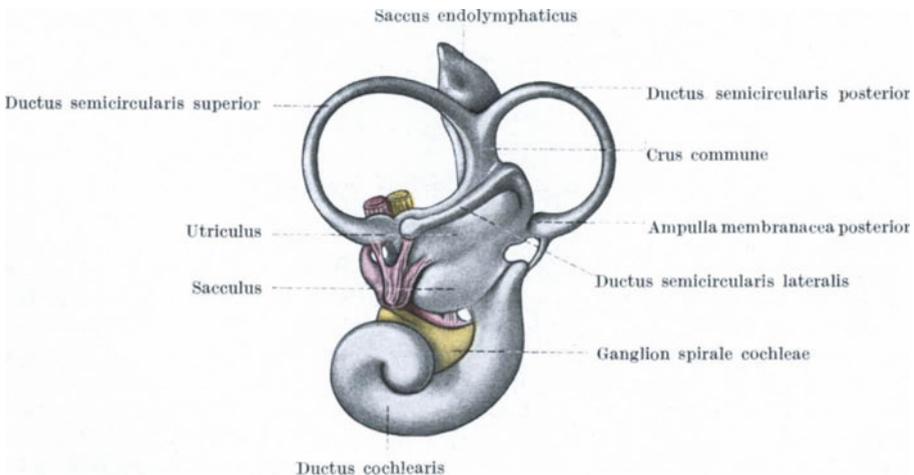


Abb. 450. Modell der Labyrinthanlage eines 20 mm langen menschlichen Embryo. Von der lateralen Seite gesehen. Nervus vestibularis rot, Nervus cochlearis gelb. Nach STREETER. 20fache Vergrößerung.

aneinander (Abb. 447, ×), verschmelzen und reißen durch (Abb. 448, 449); der um das so entstandene Loch erhalten bleibende peripherische Abschnitt der Tasche wird zum Ductus semicircularis lateralis. Dieser Bogengang besitzt im Gegensatz zu den beiden anderen Gängen von vornherein seine spätere Lage. Seine Anlage ist kleiner als die der beiden anderen Bogengänge und er bleibt auch späterhin der kleinste Bogengang.

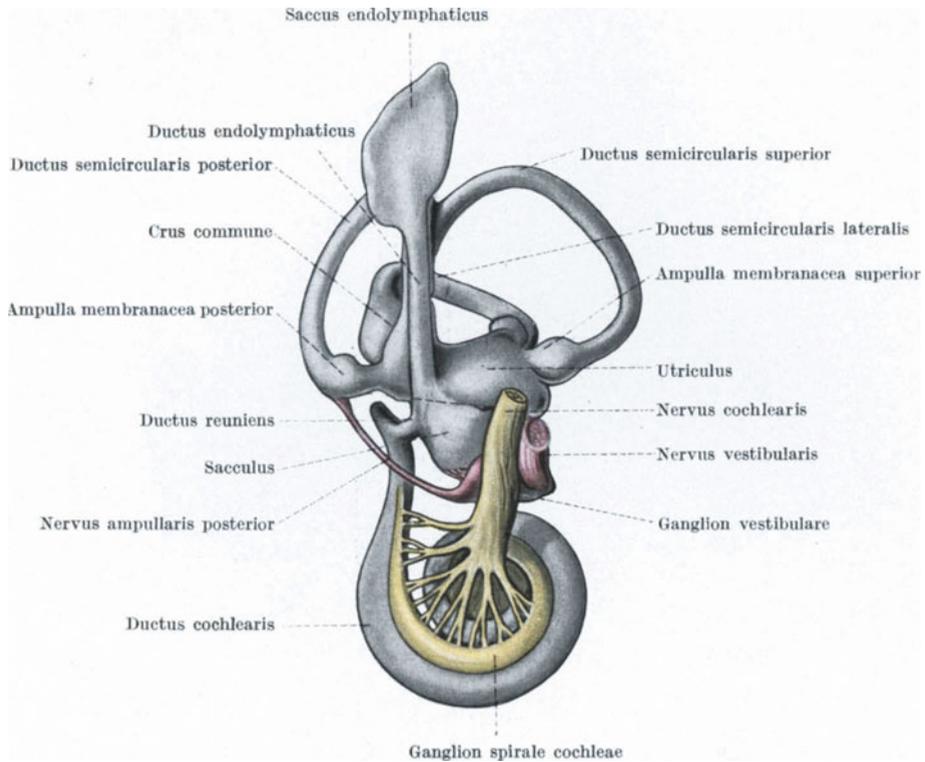


Abb. 451. Modell der Labyrinthanlage eines 30 mm langen menschlichen Embryo, von der medialen Seite gesehen. 21fache Vergrößerung. Nach STREETER. 18fache Vergrößerung.

Die Gestalt der Bogengänge ist entsprechend ihrer Entstehung aus einer Ausstülpung der Gehörbläschenwand ursprünglich eine plumpe (Abb. 447 bis 449), erst später gewinnen sie ihre regelmäßige Form (Abb. 450, 451). Jeder von ihnen besitzt an einer seiner Abgangsstellen von der Pars superior des Gehörbläschens (vom Utriculus) eine halbkugelige Erweiterung, mittels welcher er in die Wand dieser Pars superior übergeht: Ampulla membranacea superior, posterior und lateralis (Abb. 446, 450, 451).

Bald nach der Anlage der Bogengänge verlängert sich das ventrale Ende der Pars inferior des Gehörbläschens nach vorne zu und bildet so einen Epithelschlauch, welcher die Anlage der häutigen Schnecke, den Ductus cochlearis, darstellt (Abb. 446, 448, 449). Indem sich dieser Epithelschlauch verlängert, krümmt er sich — den räumlichen Verhältnissen entsprechend und wohl auch aus eigener Kraft — zu einer Spirale um (Abb. 450, 451), welche bei 2 cm langen Embryonen  $1\frac{1}{2}$ , zum Schlusse  $2\frac{1}{2}$  Windungen aufweist.

Die bereits erwähnten beiden Abschnitte des Gehörbläschens, die Pars superior und die Pars inferior, sind zunächst nicht scharf gegeneinander abgegrenzt.

Während der Entwicklung der Bogengänge und der Schnecke streckt sich das Gehörbläschen in dorsoventraler Richtung (Abb. 446, 448, 452). Durch eine von seiner lateralen Wand gegen die Abgangsstelle des Ductus endolymphaticus vorwachsende Falte (Abb. 446  $\times$ ) wird es in die bereits erwähnten zwei Abteilungen geteilt, in eine obere, hintere, von welcher die Bogengänge ausgehen: Utriculus, und in eine untere, vordere, von welcher die Schnecke abgeht: Sacculus

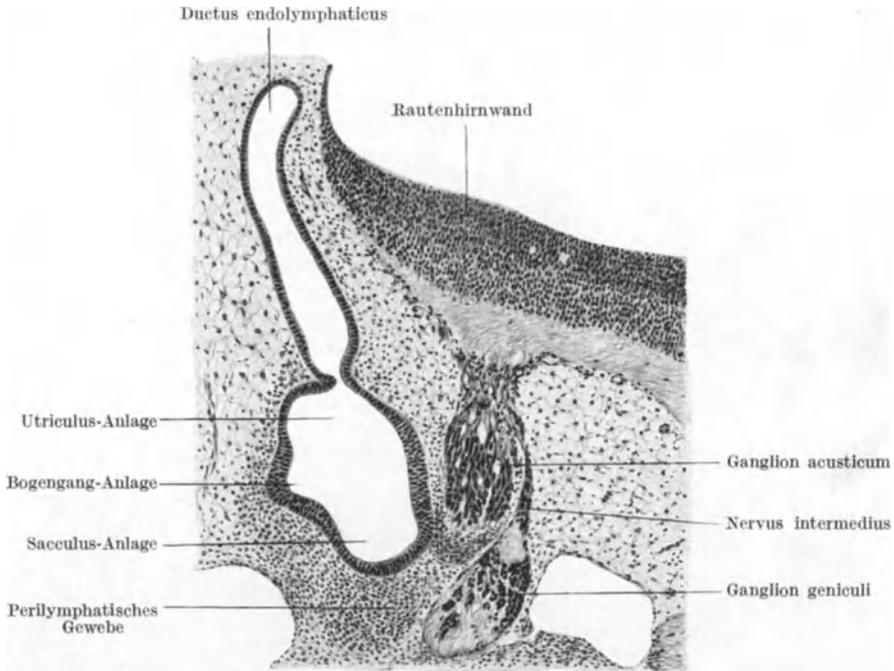


Abb. 452. Teil eines Querschnittes durch das Rautenhirn und durch die Labyrinthanlage eines 9 mm langen menschlichen Embryo. 74fache Vergrößerung.

(Abb. 446, 448—451). Die Trennungsfalte zwischen diesen beiden Abteilungen wächst nun gegen den Ductus endolymphaticus derart vor (Abb. 451), daß dessen unteres Ende in zwei Schenkel geteilt wird, von welchen der eine mit dem Utriculus, der andere mit dem Sacculus in Verbindung bleibt (Abb. 451). Die durch die vorgewachsene Falte voneinander getrennten beiden Abschnitte des Gehörbläschens, der Utriculus und der Sacculus, stehen nunmehr nur durch die Vermittlung dieser beiden Schenkel des Ductus endolymphaticus miteinander in Verbindung, weshalb diese Verbindung als Ductus utriculo-saccularis bezeichnet wird.

Der Utriculus stellt einen abgeplatteten, mit seiner Längsachse schief nach hinten unten eingestellten Schlauch dar, welcher sechs Öffnungen besitzt. Die drei Bogengänge öffnen sich an je zwei Stellen im Utriculus; da aber der obere und der hintere Bogengang ein Crus commune besitzen, entfallen auf die drei Bogengänge nicht 6, sondern nur 5 Öffnungen; die 6. Öffnung gehört dem Ductus utriculo-saccularis an.

Der Sacculus ist birnförmig, leicht abgeplattet. Von dem hinteren Ende geht der Ductus cochlearis ab. Diese Abgangsstelle verengert sich zu einem dünnen Rohre, dem Ductus reuniens (Abb. 451), das kurz vor dem hinteren blinden Ende des Ductus cochlearis in diesen einmündet.

Wie das Gehörbläschen, so ist auch das ganze häutige Labyrinth mit Endolympe gefüllt.

### Die Ganglien und Nerven des häutigen Labyrinthes.

Der vorderen Wand des Gehörbläschens liegt ursprünglich das große Ganglion acustico-faciale an (Abb. 334, 335, 374, 445). Es verschiebt sich dann zwischen die mediale Wand des Bläschens und die laterale Wand des Rautenhirnes, worauf sich von ihm das Ganglion faciale s. geniculi abgliedert (Abb. 452), so daß nunmehr nur das Ganglion acusticum dem Gehörbläschen anlagert. Wie das Gehörbläschen, sondert sich auch das Ganglion acusticum in einen oberen, der Utriculusanlage, und in einen unteren, der Sacculusanlage angeschmiegtten Abschnitt (Abb. 447, 449). Der obere Abschnitt, das Ganglion vestibulare, sendet seine peripheren Nervenfortsätze als Nervi utriculares und sacculares zu der Macula utriculi und sacculi, sowie als Nervus ampullaris superior, posterior (Abb. 451) und lateralis zu den Cristae ampullares. Die zentralen Nervenfortsätze ziehen als Nervus vestibularis (Abb. 451) oder Radix vestibularis nervi acustici zu den Nuclei vestibulares in der Area vestibularis des Rautenhirnes. Der untere Abschnitt legt sich in die Konkavität des Ductus cochlearis ein (Abb. 449, 450), wächst mit dem Ductus gemeinsam weiter und erhält infolgedessen die Form einer Spirale, weshalb er als Ganglion spirale cochleae (Abb. 451, 453, 456) bezeichnet wird. Seine peripheren Fortsätze ziehen als Nervus cochleae (Abb. 452, 455) zum Organon spirale Cortii im Ductus cochlearis. Die zentralen Fortsätze bilden den Nervus cochlearis (Abb. 451), dessen Fasern in den Nuclei cochleares des Rautenhirnes enden.

### Die Differenzierung des Epithels des häutigen Labyrinthes.

Das einschichtige Epithel des Labyrinthes ist an gewissen Stellen höher und mehrreihig. So ist es z. B. im Ductus endolymphaticus niedriger als im Gehörbläschen (Abb. 452, 446), ebenso in den zum Untergange bestimmten mittleren Abschnitten der Anlagen der Ductus semicirculares (Abb. 454). Am weitesten geht die Differenzierung an jenen Stellen vor sich, an welchen die Nerven an das Epithel herantreten, so daß es den Anschein hat, als ob die Differenzierung des Epithels an diesen Stellen durch die Nerven verursacht werde. Das Epithel wird hier besonders hoch, mehrreihig und erhält den Charakter eines Sinnesepithels. Diese Differenzierung tritt zuerst an der medialen Wand des Gehörbläschens dort ein, wo ihr das Ganglion acusticum anliegt (Abb. 452). Die auf diese Weise entstehende primäre Macula sondert sich hierauf, entsprechend der Teilung des Gehörbläschens und des Ganglion acusticum, in zwei Teile, in die Macula utriculi und in die Macula sacculi (Abb. 453). Im Bereiche der Ampullen entstehen die Cristae ampullares (Abb. 453). Das unter den Maculae und unter den Cristae befindliche embryonale Bindegewebe vermehrt sich stärker, wodurch sich diese Gebilde hügelartig in die Lichtung der betreffenden Labyrinthabschnitte vorwölben. Die Epithelzellen differenzieren sich hierauf in Sinnes- sowie in Stützzellen und die Otoconien werden aus der Endolympe als Kalkausscheidungen abgesondert. Entsprechend dem Ganglion spirale cochleae differenziert sich das Epithel im 3. Monate im Bereiche der Konkavität des Ductus cochlearis zu einem Wulste (Abb. 453, 456), der sich in einen größeren medialen und in einen kleineren lateralen Wulst gliedert. Die niedrigeren Zellen des medialen Wulstes bilden später den Boden des Sulcus spiralis internus. Aus dem kleineren lateralen Wulste entsteht die Papilla

spiralis, das Organon spirale Cortii mit seinen verschiedenen Zellarten. Noch vor dieser Differenzierung entsteht — wahrscheinlich als cuticulare

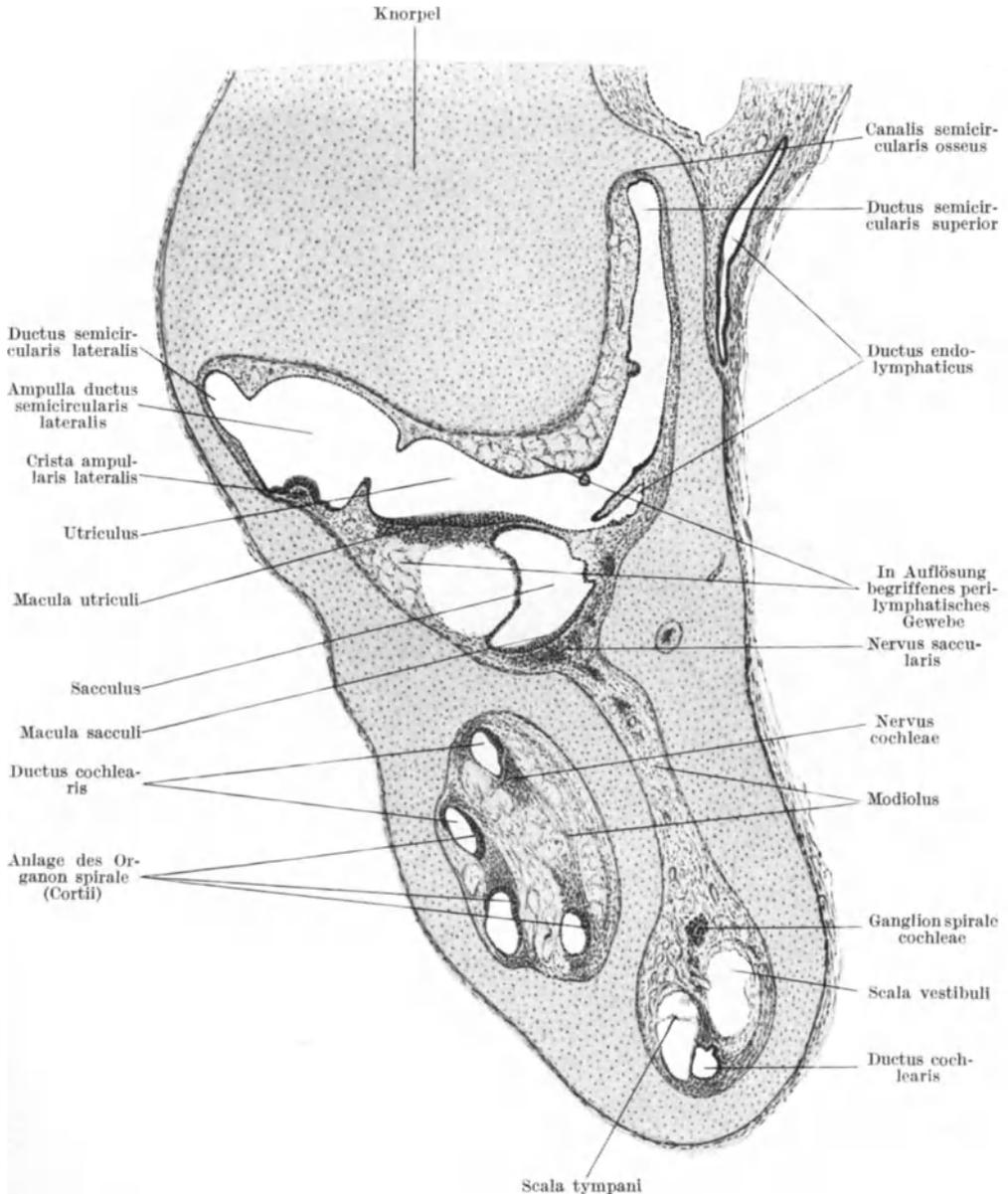


Abb. 453. Schiefer Querschnitt durch das Labyrinth eines 9 cm langen menschlichen Embryo. 15fache Vergrößerung.

Ausscheidung — auf der oberen (vestibularen) Wand des Ductus die Membrana tectoria. Die Differenzierung im Ductus cochlearis schreitet von der Basis gegen die Kuppel der Schnecke hin vor.

### Die Differenzierung der mesodermalen Elemente des häutigen Labyrinthes.

Da das Gehörbläschen im Mesoderm eingebettet ist, sind auch alle aus ihm entstandenen Gebilde von einer Hülle embryonalen Bindegewebes umgeben. Sehr bald bildet sich nun ein Unterschied zwischen diesem die epitheliale Labyrinthanlage umgebenden und dem benachbarten embryonalen Bindegewebe dadurch aus, daß sich die um das epitheliale Labyrinth befindlichen Zellen stärker vermehren und eine dichte Lage um das Labyrinth bilden (Abb. 454), deren Zellen außerdem größere Kerne erhalten und ihre Fortsätze zum größten Teile einziehen, so daß das Gewebe dem Vorknorpel gleicht. Diese Hüllzone des Labyrinthes wird als perilymphatisches Gewebe bezeichnet.

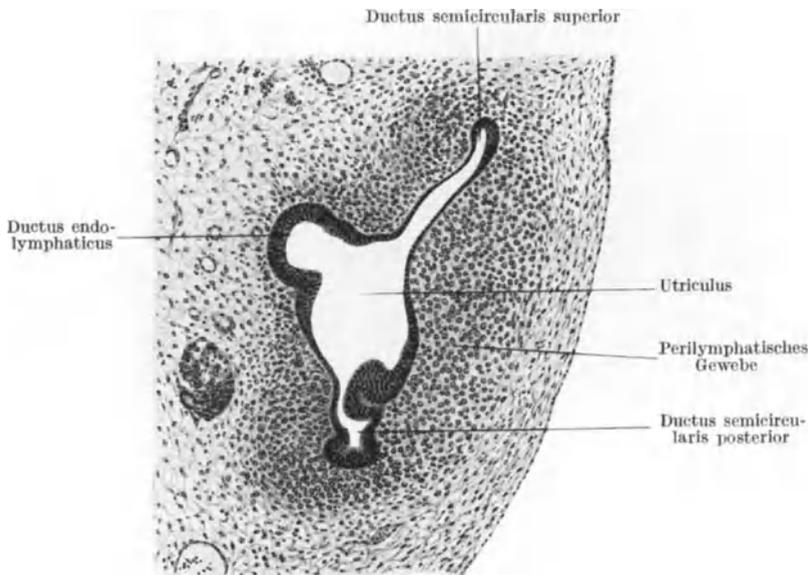


Abb. 454. Horizontalschnitt durch das Labyrinth eines 12,5 mm langen menschlichen Embryo. 60fache Vergrößerung.

Das sie umgebende embryonale Bindegewebe differenziert sich rasch in Vorknorpel und Knorpel, wodurch eine die Labyrinthanlage samt dem perilymphatischen Gewebe einschließende Knorpelkapsel, die Ohr- oder Labyrinthkapsel (Abb. 453, 456, 637, 639) entsteht. Sie bildet einen Teil des knorpeligen Primordialcraniums, in welches sie ohne Grenze übergeht.

Dieses perilymphatische Gewebe dehnt sich ziemlich weit aus, wird aber später zum größten Teile rückgebildet. Dies erfolgt derart, daß Lücken in ihm auftreten (Abb. 453, 455, 456), welche sich mit Flüssigkeit — Perilymphe oder perilymphatische Flüssigkeit — füllen. Das Gewebe wird so zum perilymphatischen Gallert- oder Schleimgewebe. Indem diese Lücken zusammenfließen, entsteht der perilymphatische Spaltraum, das Spatium perilymphaticum, gefüllt mit Perilymphe. Vom perilymphatischen Gewebe erhält sich der dem epithelialen Labyrinth anliegende zentrale und der der knorpeligen Labyrinthkapsel anliegende peripherische Abschnitt. Der dem Labyrinth anliegende Abschnitt wird zur Membrana propria des häutigen Labyrinthes, der peripherische zu Perichondrium. Reste des Gewebes erhalten sich ferner als zarte, den perilymphatischen Spaltraum durchziehende Bindegewebsstränge.

Die Rückbildung des perilymphatischen Gewebes beginnt an der lateralen Wand des Utriculus (Abb. 453) und Sacculus, um dann auf die übrigen Wände dieser Labyrinthabschnitte überzugreifen. Es entsteht auf diese Weise ein den Utriculus und Sacculus enthaltender einheitlicher Hohlraum, das *Spatium perilymphaticum vestibulare*, um welches sich das knöcherne *Vestibulum* bildet.

Im Bereiche der Bogengänge erfolgt die Rückbildung des perilymphatischen Gewebes nicht konzentrisch um den Bogengang. Sie bleibt nämlich an der einen, äußeren, der Konkavität des späteren knöchernen Bogenganges entsprechenden Seite aus, so daß der häutige Bogengang an dieser Seite dem knöchernen

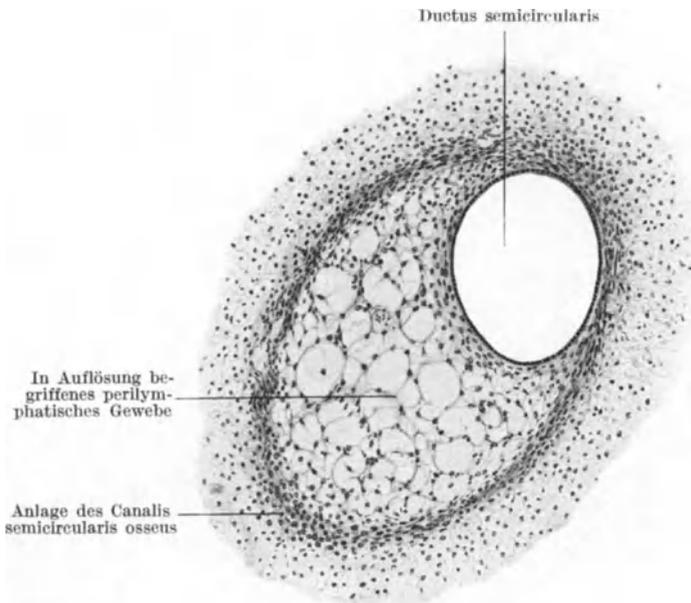


Abb. 455. Querschnitt durch die Anlage eines Bogenganges eines 9 cm langen menschlichen Embryo. 80fache Vergrößerung.

Bogengänge eng anliegt (Abb. 455), während er an den übrigen durch einen perilymphatischen Spaltraum, *Spatium perilymphaticum canalis semicircularis*, von ihm getrennt ist.

Auch im Bereiche der Schnecke bildet sich der perilymphatische Spaltraum nicht allseitig um den *Ductus cochlearis*, sondern nur über und unter ihm aus (Abb. 453, 456). Die laterale (konvexe) Wand des *Ductus cochlearis* schmiegt sich daher, wie die eine Wand der Bogengänge, der Knorpelkapsel dicht an. Der über dem *Ductus cochlearis* entstehende perilymphatische Spaltraum wird, da er mit dem *Vestibulum* in Verbindung steht, als *Scala vestibuli* bezeichnet. Den unter dem *Ductus cochlearis* befindlichen Spaltraum bezeichnet man als *Scala tympani*, weil sein zwischen dem *Ductus cochlearis* und der *Fenestra cochleae* befindliches blindes Ende nur durch die in der *Fenestra cochleae* befindliche *Membrana tympani secundaria* vom *Cavum tympani* abgeschlossen ist. Die Bildung dieser *Scalae* erfolgt, wie die Differenzierung des *Organon spirale*, in der Richtung von der Basis zur Kuppel der Schnecke, wo die beiden *Scalae* im *Helicotrema* ineinander übergehen. Gegen die Achse der Schnecke zu dehnen sich die beiden *Scalae* über den *Ductus cochlearis* aus und werden hier nur durch

eine dünne Membran, durch die *Lamina spiralis*, voneinander getrennt. Diese setzt sich als Scheidewand zwischen dem *Ductus cochlearis* und der *Scala tympani* lateralwärts fort und trägt hier die tympanale Wand des *Ductus cochlearis* mit dem *Organon spirale*. Die dünne Scheidewand zwischen dem *Ductus cochlearis* und der *Scala vestibuli* ist die *Membrana Reissneri*. Ihre dem *Ductus cochlearis* zugekehrten Zellen entstammen dem ektodermalen Epithel dieses *Ductus*, während die der *Scala vestibuli* zugekehrten Zellen dem perilymphatischen Gewebe, also dem Mesoderm entstammen.

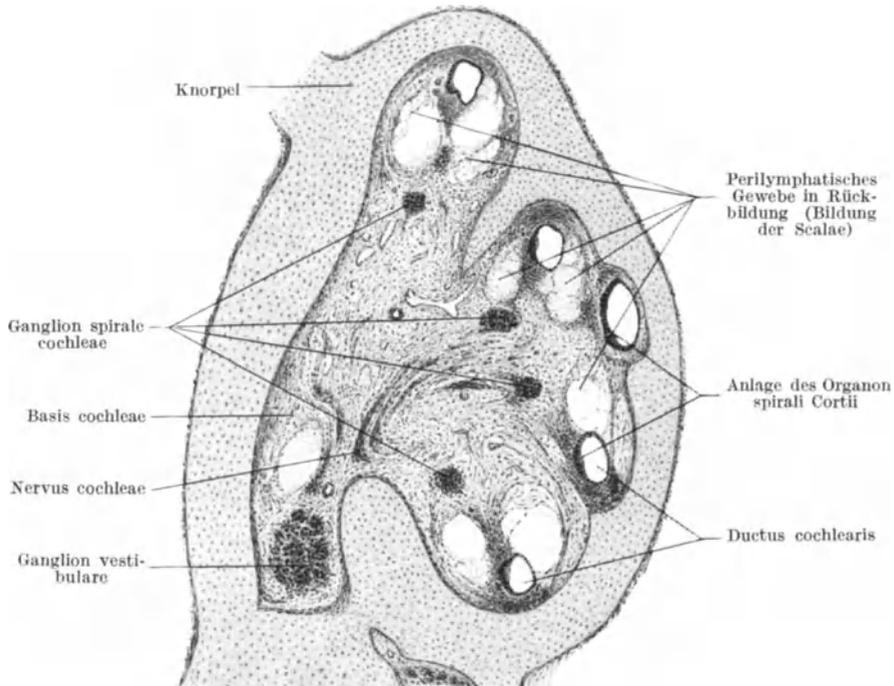


Abb. 456. Querschnitt durch die Schnecke eines 9 cm langen menschlichen Embryo.  
19fache Vergrößerung.

Der mit Endolympe gefüllte, aus dem Ektoderm entstandene *Ductus cochlearis* wird demnach oben und unten von den mit Perilymphe gefüllten, aus dem Mesoderm entstandenen *Scalae* umschlossen. Er nimmt später — vielleicht infolge eines von den *Scalae* auf ihn ausgeübten Druckes — Dreiecksform an.

Da die um die einzelnen Abschnitte des häutigen Labyrinthes ausgebildeten perilymphatischen Räume miteinander zusammenhängen, wird das ganze Labyrinth von einem mit Perilymphe gefüllten Raume umgeben. Von der *Scala tympani* aus setzt er sich als *Ductus perilymphaticus* in den knöchernen *Aquaeductus cochleae* und nach Durchbohrung der *Dura mater* bis in das *Cavum subarachnoidale* fort. Der seiner Entstehung nach bereits erörterte *Ductus endolymphaticus* dagegen kommt später in den knöchernen *Aquaeductus vestibuli* zu liegen und sein Endstück, der *Saccus endolymphaticus*, befindet sich in einer Tasche der *Dura mater* an der hinteren Fläche der *Pars petrosa* des Schläfenbeines.

Die einheitliche Knorpelkapsel, in welcher das häutige Labyrinth eingeschlossen ist (Abb. 453), wandelt sich vom 5. Monate an in spongiöse Knochen-substanz, in die Pars petrosa des Schläfenbeines um. Im Inneren von ihr erfolgt die Entwicklung des knöchernen Labyrinthes durch Verknöcherung des Bindegewebes der Außenwände der perilymphatischen Räume, also von den Resten des perilymphatischen Gewebes an der Innenfläche der Knorpelkapsel aus (Abb. 455). Da die perilymphatischen Räume im allgemeinen genau der Form des häutigen Labyrinthes entsprechen, stimmt auch die Form des knöchernen Labyrinthes mit jener des häutigen überein. Nur werden Utriculus und Sacculus, da sie einen gemeinsamen perilymphatischen Hohlraum besitzen, auch von einer gemeinsamen Knochenhülle, dem Vestibulum, umschlossen. Im Vestibulum liegen Utriculus und Sacculus in je einer Grube, Recessus utricularis und saccularis. Ferner erfolgt die Bildung der knöchernen Schnecke in besonderer Weise: Die Knorpelkapsel umgibt den ganzen Ductus cochlearis mit einer gemeinsamen Hülle, sie sendet also keine Scheidewände zwischen die einzelnen Windungen des Ductus ein (Abb. 453, 456). Der Raum innerhalb dieser Knorpelhülle ist nur zum Teile vom Ductus cochlearis, im übrigen von Bindegewebe ausgefüllt, in welchem das Ganglion spirale, die Nerven und die Gefäße der Schnecke liegen. Soweit nun dieses Bindegewebe nicht zur Bildung des perilymphatischen Gewebes verwendet wird und als Einlagerungsstätte für das Ganglion spirale (im Canalis spiralis modioli), sowie für die Nerven und Gefäße (in den Canales longitudinales modioli) erhalten bleibt, verknöchert es. Diese Verknöcherung beginnt in der Achse der Schnecke, wodurch der Modiolus entsteht. Von ihm aus verknöchert das den Ductus cochlearis samt seinen perilymphatischen Räumen umhüllende Bindegewebe und liefert so die Cochlea, die knöcherne Schnecke. Auch in die Lamina spiralis schreitet die Verknöcherung — jedoch nur eine Strecke weit — fort. — Der verknöcherte Teil der Lamina wird zur Lamina spiralis ossea, der unverknöcherte bleibende zur Lamina spiralis membranacea.

Durch Verknöcherung des um den Ductus endo- und perilymphaticus befindlichen Abschnittes der Labyrinthkapsel entstehen die bereits erwähnten Knochenkanäle, der Aquaeductus vestibuli bzw. cochleae.

Das häutige und das knöcherne Labyrinth besitzen bereits beim Neugeborenen die ihnen später zukommende Form und Größe. Von dem enchondral entstehenden Os petrosum ist das knöcherne Labyrinth beim Neugeborenen durch eine Bindegewebsschichte getrennt, ist daher von ihm ablösbar.

### Die Entwicklung des Mittelohres.

Die beiden Bestandteile des Mittelohres, die Pauken- oder Trommelhöhle und die Ohrtrumpete, das Cavum tympani und die Tuba auditiva, entwickeln sich aus der ersten Schlundtasche (Abb. 271, 272). Diese bildet sich zu einer aufrecht stehenden, daher flügelartig der Seitenwand des Schlunddarmes aufgesetzten, breiten und platten Tasche aus (Abb. 457), welche als tubotympanale Tasche oder als primäre Paukenhöhle bezeichnet wird. Ihr dorsolaterales verengtes Ende reicht bis an die erste Kiemenfurche heran und stellt bereits die Anlage der vorderen Trommelfelltasche dar. Paukenhöhle und Ohrtrumpete lassen sich in dieser Tasche noch nicht voneinander abgrenzen. Durch eine lange, spaltförmige Öffnung communiciert diese Tasche mit dem Schlunddarme. Von der 5. Woche an wuchert das Mesoderm in dem Zwischenraume zwischen der Tasche und der 1. Kiemenfurche stärker, drängt infolgedessen die Tasche von der Kiemenfurche ab und sammelt sich zwischen beiden in einer dicken Masse an (Abb. 459). Durch die sich gleichzeitig verdickende

Schädelbasis wird die Tasche aus ihrer aufrechten in eine mehr horizontale Lage gebracht. Bei Embryonen von 18–20 mm beginnt auch das Mesoderm des 2. Kiemenbogens an der Seitenwand des Schlunddarmes stärker zu wuchern. Dadurch wird der dem Schlunddarme nähere Abschnitt der Tasche eingeschnürt

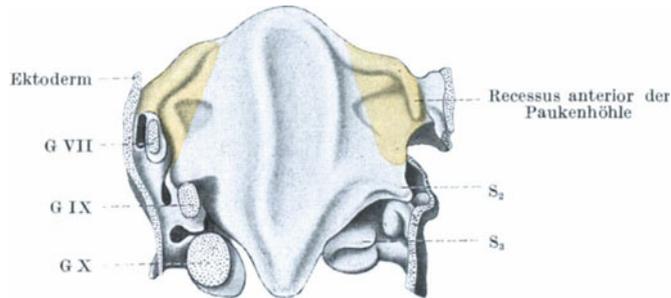


Abb. 457. Modell des Schlunddarmes eines 8 mm langen menschlichen Embryo. Von der dorsalen Seite gesehen. Die primäre Paukenhöhle ist durch gelbe Farbe gekennzeichnet. S<sub>2</sub>, S<sub>3</sub> 2., 3. Schlundtasche; GVII, IX, X Ganglion des 7., 9. und 10. Hirnnerven. 20fache Vergrößerung. Nach HAMMAR.

und zu einem Rohrgestaltet. Infolgedessen wird auch die frühere weite, ovale Kommunikationsöffnung der Tasche mit dem Schlunddarme eingengt und zu einer engen, mehr kreisförmigen Öffnung — der Anlage des Ostium pharyngum tubae — gestatet. Die Tasche wird dadurch zu einem lateralwärts blind

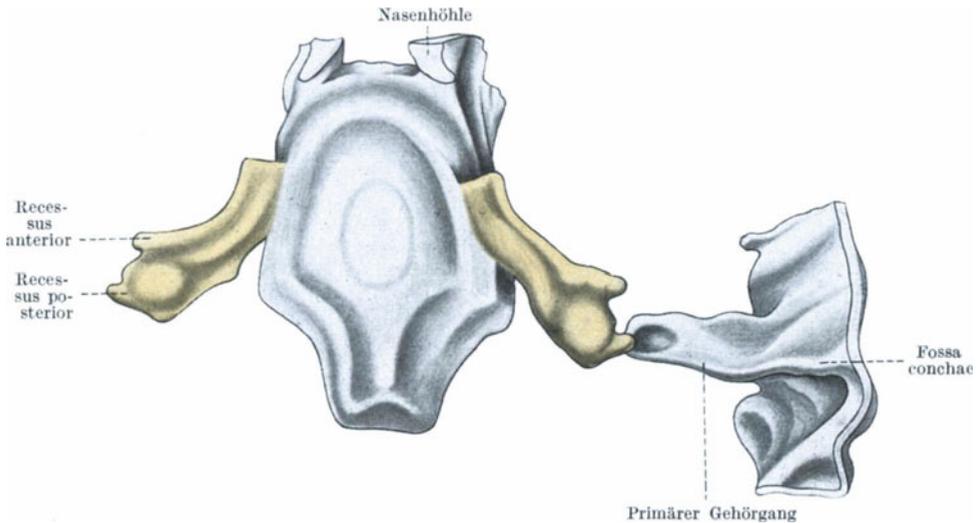


Abb. 458. Modell des Schlunddarmes und des rechten äußeren Gehörganges eines 24 mm langen menschlichen Embryo, von der dorsalen Seite gesehen. Die Anlage des Cavum tympani und der Tuba auditiva durch gelbe Färbung bezeichnet. 14fache Vergrößerung. Nach HAMMAR.

geschlossenen Rohre — tubo-tympanales Rohr (Abb. 458), an welchem man einen lateralen, weiten Abschnitt — die Anlage des Cavum tympani und medial ein kurzes Rohr unterscheidet — die Anlage der Tuba auditiva. Dieses Rohr wächst rasch in die Länge. Hierbei legen sich seine Wände dicht aneinander. Erst wenn sich — im 4. Monate — in dem das Rohr umgebenden Bindegewebe der Tubenknorpel ausbildet, weichen die Rohrwände auseinander, so daß eine Lichtung entsteht. Die Anlage des Cavum tympani verbreitert sich

währenddessen. Ihre epithelialen Wände legen sich im 3. Monate aneinander, treten aber im 4. Monate wieder auseinander. Von diesem Zeitpunkte an besitzt das Cavum tympani eine Lichtung (Abb. 460, 462).

Das zwischen das tubotympanale Rohr und das Ektoderm eingewucherte Mesoderm umhüllt die Anlage des Cavum tympani als peritympanales Gewebe (Abb. 460, 462). Diese Mesodermwucherung ist anfangs so stark, daß sie wahrscheinlich die eben erwähnte Aneinanderlegung der Wände des Cavum tympani verursacht. Vom 4. Monate ab tritt in diesem Gewebe eine Erweichung dadurch auf, daß sich in ihm mit zäher Flüssigkeit gefüllte Höhlen ausbilden. So entsteht das peritympanale Gallertgewebe (Abb. 460, 462), das im 7. Fetalmonate am besten ausgebildet ist. Der Inhalt der Höhlen wird hierauf resorbiert, und zwar zuerst in der unmittelbaren Umgebung des Cavum tympani. In demselben Maße als diese Resorption erfolgt, dringt die Wand des Cavum in das peritympanale Gewebe vor, wodurch naturgemäß eine Vergrößerung des Cavum tympani bewirkt wird. Diese Vergrößerung erfolgt im allgemeinen allmählich, manchmal aber auch sehr rasch und zwar dann, wenn die Resorption des Gallertgewebes an der betreffenden Stelle rasch vor sich ging.

In dem peritympanalen Gewebe befinden sich die Anlagen der Gehörknöchelchen und ihrer Bänder, ferner die Chorda tympani (Abb. 460) und der Musculus tensor tympani. Wenn sich nun das Cavum tympani auf Kosten des peritympanalen Gewebes vergrößert, werden die in diesem Gewebe eingelagerten Gebilde scheinbar in das Cavum tympani eingelagert. Dies ist jedoch nicht der Fall, vielmehr werden diese Gebilde — wenn sie auch anscheinend in der Lichtung des Cavum tympani liegen — von der sich ausdehnenden zarten Schleimhautwand des Cavum umhüllt und durch gekröseartige Schleimhautfalten an der Wand des Cavum befestigt. Die zwischen diesen Falten entstandenen Taschen fließen am Schlusse des Fetallebens zusammen, nur einige, zumeist erst um diese Zeit entstandene, bleiben bestehen, z. B. die Gipfelbucht und der PRUSSAKSche Raum. Die vordere und die hintere Trommelfeltasche (Abb. 458) entstehen bereits früher, die vordere als dorsolaterales Endstück der primären Paukenhöhle (Abb. 459), die hintere durch Abtrennung von der vorderen Tasche. Durch Vergrößerung des Cavum tympani nach hinten und oben entsteht am Ende des Fetallebens der Aditus ad antrum und von diesem aus das Antrum mastoideum. Die Cellulae mastoideae wiederum entstehen von diesem Antrum aus, jedoch erst nach der zwischen dem 2. bis 20. Lebensjahre erfolgenden Ausbildung des Processus mastoideus.

Während des Fetallebens ist das Cavum tympani mit einer klaren, gelblichen Flüssigkeit erfüllt, welche erst nach der Geburt, nach mehrstündigem Atmen, verschwindet und durch Luft ersetzt wird. Erst dann ist eine Gehörempfindung möglich.

Die Tuba auditiva des Neugeborenen ist verhältnismäßig weiter, aber kürzer als beim Erwachsenen. Besonders kurz ist ihre Pars cartilaginea: Während das Längenverhältnis der Pars cartilaginea zur Pars ossea tubae beim Erwachsenen wie 2:1 ist, ist es beim Neugeborenen wie 1:2. Während ferner das Ostium pharyngeum tubae beim Erwachsenen etwa 10 mm über dem Gaumen liegt, befindet es sich beim Neugeborenen in der Höhe des Gaumens, bei jüngeren Feten sogar unter dem Gaumen.

### Die Entwicklung der Gehörknöchelchen.

Wie erwähnt wurde, befinden sich die Anlagen der Gehörknöchelchen in dem Mesoderm zwischen der primären Paukenhöhle und der ersten Kiemenfurche (Abb. 459). Dieses Mesoderm stammt aus dem 1. und 2. Kiemenbogen

und da sich die Gehörknöchelchen aus ihm entwickeln, gehören sie zu jenen Bestandteilen des Skelettes, welche man — da sie aus dem Mesoderm der Visceralbogen entstehen — unter dem Namen „Visceralskelett“ zusammenfaßt. Ihre Entwicklung erfolgt derart, daß sich das embryonale Bindegewebe an den betreffenden Stellen in Vorknorpel (Abb. 459), hierauf in Knorpel umwandelt,

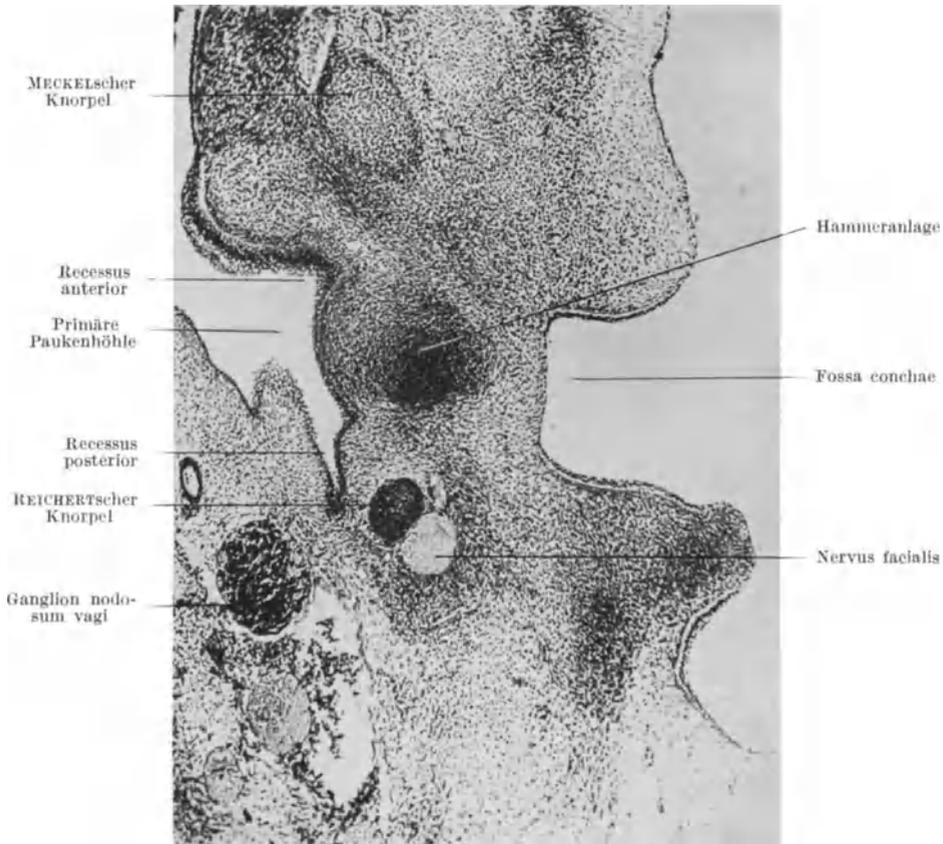


Abb. 459. Querschnitt durch die primäre Paukenhöhle und durch die Fossa conchae eines 16 mm langen menschlichen Embryo. 63fache Vergrößerung.

der dann verknöchert (Abb. 460—462). Der Hammer und der Amboß entstehen aus dem ersten, der Steigbügel aus dem zweiten Kiemenbogen. Hierbei entwickeln sich der Hammer und der Knorpel des 1. Kiemenbogens, der MECKELsche Knorpel (Abb. 461, 639), aus einer gemeinsamen Anlage. Ebenso entsteht der Steigbügel mit dem Knorpel des 2. Kiemenbogens, dem REICHERTischen Knorpel (Abb. 460, 461), aus einer Anlage. Allerdings ist der Zusammenhang der Anlage dieses Knorpels mit jener des Steigbügels nur im Vorknorpelstadium nachweisbar. Dagegen löst sich die Verbindung zwischen dem MECKELschen Knorpel und dem Hammer erst im Knorpelstadium, etwa im 6. Monate.

Die ursprünglich plumpe Form der Gehörknöchelchen (Abb. 461) schwindet rasch und die Knöchelchen gewinnen bald (vgl. Abb. 462) ihre bleibende Gestalt und Größe (betreffs ihrer Verknöcherung vgl. die Entwicklung des Kopfskelettes).

Frühzeitig wölbt ferner der Hammergriff die laterale Wand des Cavum tympani — die Anlage des Trommelfelles — in die Lichtung dieses Cavum vor (Abb. 459), so daß also schon in diesen Stadien der Umbo membranae tympani vorhanden ist. Der Amboß besitzt bereits im Vorknorpelstadium seine spätere Form, nur der Processus lenticularis entsteht erst bei Beginn der Verknöcherung. Der

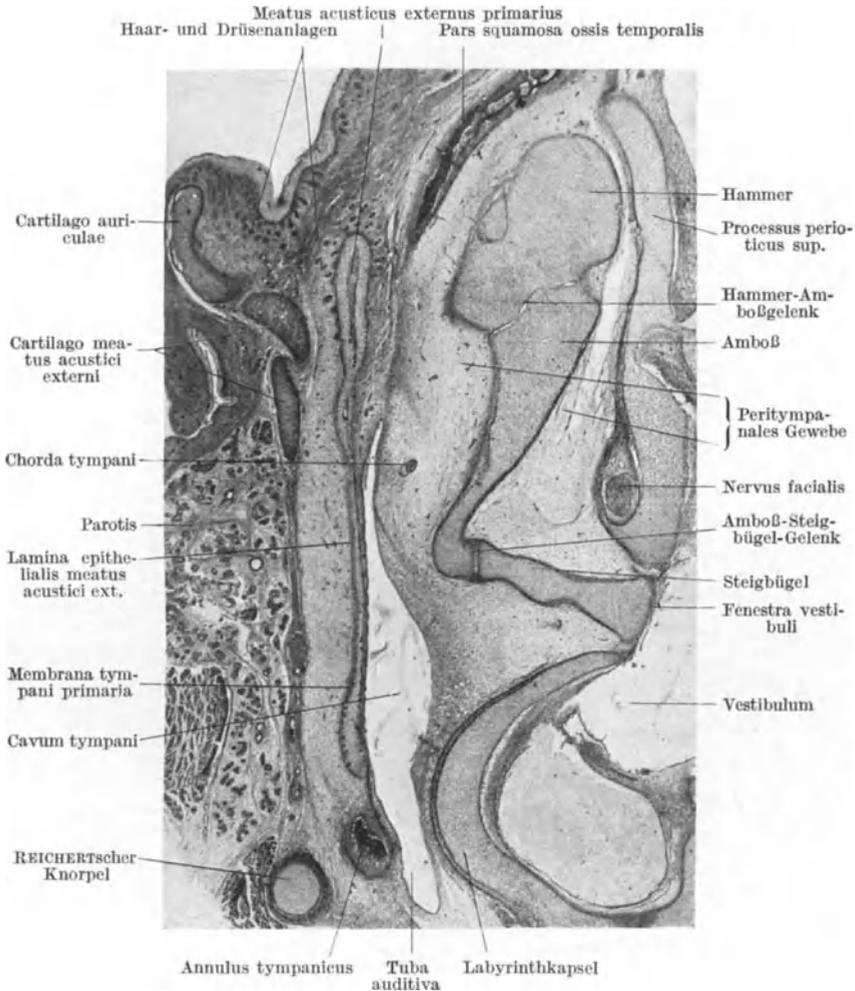


Abb. 460. Schnitt durch das Mittelohr, durch die Gehörknöchelchen und durch einen Teil des Labyrinthes und des äußeren Gehörganges eines 5monatlichen menschlichen Fetus. 14fache Vergrößerung.

Steigbügel dagegen ist zunächst ringförmig — Annulus stapediais —, da er von der Arteria stapedia durchbohrt wird. Diese bildet sich gegen Ende des 3. Monates zurück und erst dann gewinnt der Steigbügel seine bleibende Form. Aus dem medialen Abschnitte des Ringes entsteht hierbei die in die Fenestra vestibuli sich einfügende Platte (Abb. 460).

Die Gelenke zwischen den Gehörknöchelchen entstehen durch Spaltbildungen innerhalb der „Zwischenscheiben“ zwischen den Knorpelgebieten der Gehörknöchelchen (Abb. 460).

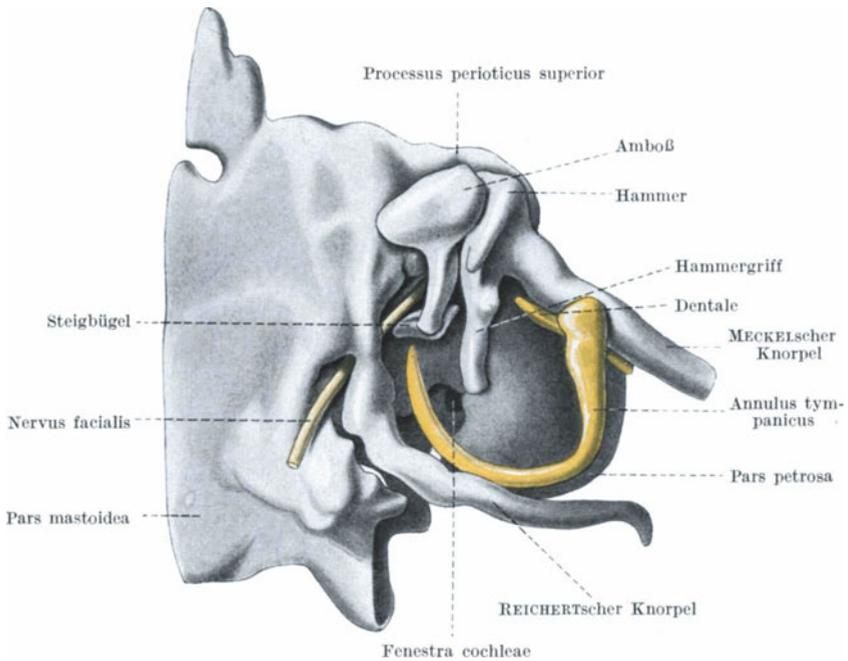


Abb. 461. Visceralskelett der Labyrinthgegend eines 8 cm langen menschlichen Fetus. Von der Seite gesehen. Nach dem Modell von O. HERRWIG.

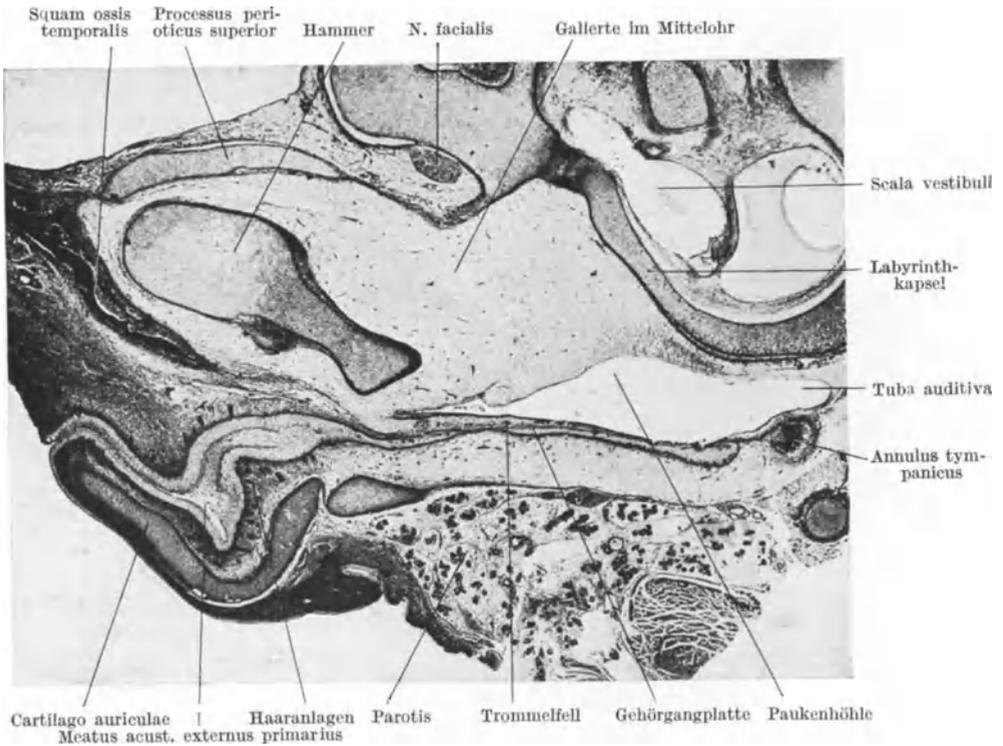


Abb. 462. Durchschnitt durch das Gehörorgan eines 5 monatlichen menschlichen Fetus. 12fache Vergrößerung.

Da sich die Gehörknöchelchen am Grunde der seichten ersten Kiemenfurche ausbilden (Abb. 459), liegen sie ursprünglich der Körperoberfläche viel näher als später. Erst durch die Ausbildung des äußeren Gehörganges, besonders seiner Pars ossea, gelangen sie in die ihnen zukommende tiefe Lage.

### Die Muskeln des Mittelohres.

Von den zum Mittelohre in Beziehung stehenden Muskeln entstehen der *Musculus tensor tympani* und der *Musculus tensor veli palatini* am Ende des 2. Monats aus dem Mesoderm des 1. Kiemenbogens, weshalb sie auch vom *Nervus trigeminus* versorgt werden. Die Anlage des *Musculus stapedius* läßt sich erst um die Mitte des 3. Monats erkennen. Sie liegt im 2. Kiemenbogen und der Muskel wird daher vom *Nervus facialis* versorgt. Durch Verknöcherung des Bindegewebes um diese Anlage entsteht die den Muskel einschließende *Eminentia pyramidalis*. Wahrscheinlich bildet dieser Muskel mit dem *Musculus stylohyoideus* und dem hinteren Bauche des *Musculus digastricus* genetisch eine Gruppe.

### Die Entwicklung des äußeren Ohres.

Von den Bestandteilen des äußeren Ohres entwickelt sich der äußere Gehörgang von der ersten Kiemenfurche aus, die Ohrmuschel aus dem Gewebe der die erste Kiemenfurche begrenzenden Kiemenbogenabschnitte. An der Bildung des Trommelfelles nehmen das Epithel des äußeren Gehörganges und der Paukenhöhle, sowie das zwischen diesen Epithelien befindliche von den Kiemenbogen stammende Mesoderm teil.

### Die Entwicklung des äußeren Gehörganges.

Die erste Kiemenfurche verbreitert und vertieft sich im 2. Fetalmonate (Abb. 214—217). Der dorsale und der ventrale Abschnitt dieser Vertiefung wird durch vorwucherndes Mesoderm ausgeglichen, so daß sich nur der mittlere Abschnitt der Kiemenfurche erhält. Er bildet später die Ohrmuschelgrube, die *Fossa conchae* (Abb. 216, 459, 464 a, 417). Diese senkt sich in ihrer Mitte zum *Cavum conchae* ein, während der obere Abschnitt der Fossa die *Cymba conchae* und der untere die *Incisura intertragica* bildet.

Hemmungen des Verschlusses der 1. Kiemenfurche geben zur Entstehung der *Fistulae auris congenitae* Anlaß.

Bei Embryonen von 16 mm Länge an vertieft sich nun die *Cavitas conchae* zu einem engen, trichterförmigen Rohre, zum primären Gehörgange, *Meatus acusticus externus primarius* (Abb. 460, 462). Er entspricht dem späteren knorpeligen Abschnitte des äußeren Gehörganges. Vom Epithel dieses primären Gehörganges senken sich im 4.—5. Fetalmonate Haar- und Drüsenanlagen in das darunter gelegene Mesoderm ein (Abb. 460, 462). Schon im 3. Monate vermehren sich die Epithelzellen am Grunde des primären Gehörganges sehr stark, sie wuchern infolgedessen in die Tiefe und bilden einen soliden, gegen das *Cavum tympani* zu wachsenden Epithelstrang, welcher als Gehörgangsplatte, *Lamina epithelialis meatus* (Abb. 460, 462, 463) bezeichnet wird. Sie wächst bis an die untere Wand des *Cavum tympani* heran und endet, entsprechend dieser Wand sich ausbreitend, als große rundliche Scheibe. Im 7. Monate bildet sich in dieser Gehörgangsplatte durch Rückbildung der zentralen Zellen eine Lichtung aus, in welche sich der primäre Gehörgang fortsetzt. Das auf diese Weise aus dem primären Gehörgange und aus der Gehörgangsplatte entstandene epitheliale Rohr stellt den bleibenden oder sekundären äußeren

Gehörgang, Meatus acusticus externus, dar. Sein aus der Gehörgangsplatte entstandener Abschnitt entspricht dem späteren knöchernen Teile des Meatus acusticus externus, das Epithel bildet hier keine Haar- und Drüsenanlagen, sondern nur ringförmige Epithelleisten.

Der äußere Gehörgang ist ursprünglich sehr kurz. Seine Verlängerung beginnt erst nach der Bildung des Annulus tympanicus (Abb. 460, 462). Dieser entsteht im 3. Monate durch Verknöcherung des Bindegewebes am Rande der Pars tensa des Trommelfelles. So entsteht ein das Trommelfell umgreifender knöcherner Ring. Mit der Zunahme des Radius des Trommelfelles bei der weiteren Entwicklung — bis zur Geburt beträgt diese Zunahme das Vierfache — vergrößert sich auch dieser Annulus tympanicus, was naturgemäß nur in der Art möglich ist, daß zentralwärts der Knochen resorbiert, gleichzeitig aber peripherwärts neu gebildet wird. Nach der Geburt setzt sich die Verknöcherung vom Annulus aus in der Richtung nach außen, im Bindegewebe des äußeren Gehörganges, weiter fort. Der Annulus tympanicus wird dadurch zum Os tympanicum. Da diese Verknöcherung ungleichmäßig erfolgt, bildet sich im 2. Lebensjahre am Boden des äußeren knöchernen Gehörganges ein Loch aus, welches erst im 5. Jahre verschlossen wird. Vom Os tympanicum wird nur die untere und die vordere Wand des äußeren knöchernen Gehörganges gebildet, die obere und die hintere Wand entstehen erst später, vom Arcus zygomaticus und vom Processus mastoideus aus.

### Die Entwicklung des Trommelfelles.

Wie bereits erwähnt wurde, sind das Cavum tympani und die erste Kiemenfurche ursprünglich durch eine dicke Mesodermmasse voneinander getrennt (Abb. 459). Dies gilt auch bezüglich des Cavum tympani und des primären Gehörganges, und zwar aus dem Grunde, weil der primäre Gehörgang nicht bloß

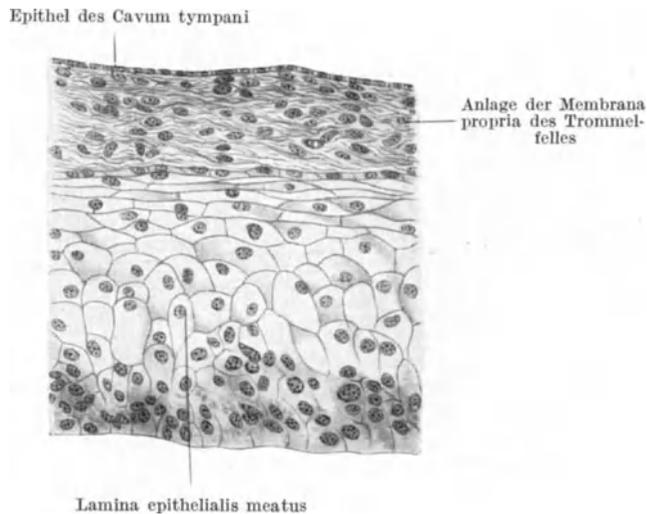


Abb. 463. Durchschnitt durch die Trommelfellanlage des Fetus der Abb. 462. 322fache Vergrößerung.

in einiger Entfernung lateral, sondern auch ventral vom Cavum tympani liegt. Mit dem caudal und ventral sich verschiebenden Schlunddarme wird auch das Cavum tympani ventralwärts verschoben und dadurch dem Gehörgange genähert. Die Mesodermmasse zwischen dem Cavum tympani und dem äußeren

Gehörgänge wird infolgedessen dünner. Sie wird gleichzeitig an ihrer Außenfläche von der epithelialen Gehörgangsplatte bedeckt. Dieser Teil der Gehörgangsplatte, die dünne Mesodermmasse und das ihre Innenfläche bekleidende Epithel des Cavum tympani stellen zusammen das primäre Trommelfell, die Membrana tympani primaria dar (Abb. 460, 462, 463).

Während die innere Fläche des Trommelfelles von vornherein frei ist, da sie in der Trommelhöhle liegt, wird die äußere Fläche erst dann frei, wenn sich in der Gehörgangsplatte eine Lichtung bildet, durch welche der sekundäre Gehörgang entsteht. Nunmehr sind alle Gewebsbestandteile des späteren Trommelfelles vorhanden: Ein die Außenfläche bekleidendes, die Fortsetzung des Epithels des äußeren Gehörganges bildendes Epithel; ferner das die Innenfläche bekleidende Epithel des Cavum tympani und die zwischen diesen beiden Epithellagen befindliche dünne Mesodermmasse. Diese drei Bestandteile stellen nach ihrer Differenzierung das bleibende, sekundäre Trommelfell dar.

Die an der äußeren und an der inneren Fläche des bleibenden Trommelfelles befindlichen Epithellagen differenzieren sich den Epithelien des äußeren Gehörganges bzw. der Paukenhöhle entsprechend. Das Mesoderm zwischen diesen Epithellagen des Trommelfelles differenziert sich zur Membrana propria, indem es außen radiär, innen zirkulär verlaufende Fasern entwickelt. Es entsteht zunächst die Pars tensa des Trommelfelles. Die Pars flaccida wird zwar schon im 5. Monate in Form einer von der Gehörgangsplatte ausgehenden Leiste angelegt, sie wird jedoch erst bei der Ausbildung des PRUSSAKSchen Raumes, also erst am Schlusse des Fetallebens, frei.

Entsprechend der geringen Tiefe des äußeren Gehörganges liegt das Trommelfell bei Feten und Neugeborenen sehr nahe der Körperoberfläche und in einer fast horizontalen Ebene. Schon in den ersten zwei Monaten beginnt jedoch seine Aufrichtung. Mit der Verlängerung des äußeren Gehörganges wird das Trommelfell ferner in die Tiefe verlagert.

### Die Entwicklung der Ohrmuschel.

Da der primäre äußere Gehörgang aus der ersten Kiemenfurche hervorgeht, wird die äußere Ohröffnung von den Rändern dieser Kiemenfurche begrenzt, das heißt vom hinteren Rande des 1. und vom vorderen Rande des 2. Kiemenbogens. An diesen Rändern vermehren sich an gewissen Stellen die Ektodermzellen, wobei sie sich verlängern. Das unter diesen Ektodermzellen befindliche Mesoderm gerät hierauf gleichfalls in Wucherung. Infolgedessen bilden sich an diesen Stellen bei Embryonen der 5. Woche Höcker aus, die sog. Ohr- oder Auricularhöcker, Ohr- oder Auricularhügel, Colliculi branchiales (Abb. 464 a, 417, 214—216), und zwar drei am hinteren Rande des 1., drei am vorderen Rande des 2. Kiemenbogens: Mandibulare und hyoidale Ohrhöcker. Die vorderen sind breiter, aber flacher als die hinteren. Der Raum zwischen den mittleren Höckern der beiden Höckerreihen, also die Mitte der 1. Kiemenfurche, vertieft sich bald zur Fossa conchae (Abb. 464 a, 459), von welcher, wie bereits erörtert wurde, der primäre Gehörgang ausgeht. Indem das Meso- und Ektoderm zwischen diesen Höckern gleichfalls in Wucherung gerät, fließen die Höcker jeder der beiden Reihen zu je einer Falte zusammen. Zuerst entsteht die von den hinteren Höckern gebildete Falte (Abb. 219 a, 464 b, 418), dann die von den vorderen Höckern gebildete (Abb. 421 b). Die oberen Enden der beiden Falten gehen ineinander über und umgrenzen so die Anlage der Ohrmuschel (Abb. 421 b). Von den Höckern erhalten sich nur die von vornherein stärkeren unteren Höcker der beiden Reihen (Abb. 218, 220, 221 a, 464, 421 b). Aus den beiden Höckerreihen entsteht die Ohrmuschel

in der Art, daß die vordere Reihe etwa ein Drittel, die hintere etwa zwei Drittel der Ohrmuschel liefert (Abb. 464 c). Eine bestimmte genetische Beziehung zwischen den einzelnen Höckern und den einzelnen Bestandteilen der Ohrmuschel besteht nicht, die Höcker sind lediglich als Orte stärkerer Zellvermehrung aufzufassen. Doch ist wohl der untere (1.) Höcker der vorderen Reihe am Aufbau des Tragus, der untere (6.) Höcker der hinteren Reihe am Aufbau des Antitragus (Abb. 421 b) wesentlich beteiligt. Tragus, Crus heliceis und Helix ascendens entstehen vom 1., die übrigen Teile der Ohrmuschel vom 2. Kiemenbogen aus (Abb. 464 c). Der Lobulus auriculæ ist zunächst nicht vorhanden, er entsteht erst später durch Verlängerung und Verbreiterung des unteren Endes der Helix descendens (Abb. 421).

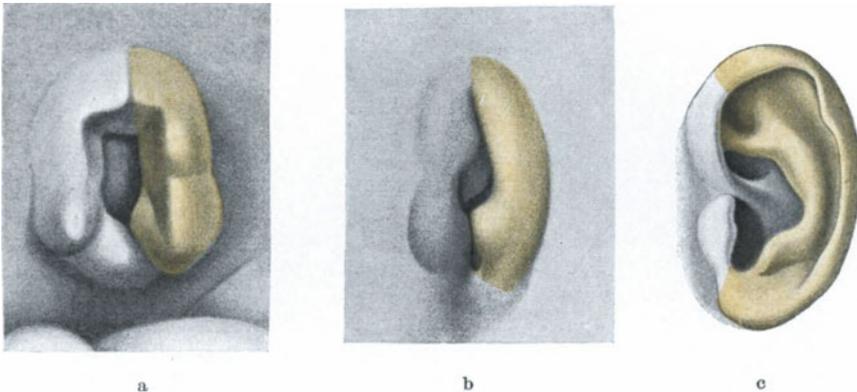


Abb. 464. Drei Stadien der Entwicklung der menschlichen Ohrmuschel. a Die 6 Ohrhöcker bei einem 13 mm langen Embryo (25fache Vergrößerung); b die Ohrmuschel eines 17 mm langen Embryo (18fache Vergrößerung); c Ohrmuschel des Erwachsenen. Die aus dem 1. Kiemenbogen stammenden Abschnitte sind mit grauer, die aus dem 2. Kiemenbogen stammenden mit gelber Farbe bezeichnet. a und b nach STREETER.

Die aus den beiden ersten Kiemenbogen stammende mesodermale Anlage der Ohrmuschel ist eine einheitliche. Bei etwa 16 mm langen Embryonen beginnt sich in den tieferen Lagen dieser Anlage der Ohrmuschelknorpel zu bilden. Er stellt eine einheitliche Platte dar, welche sich aber bald in bestimmter Weise zu falten beginnt, um die Form der Ohrmuschel zu bilden. Sie ist bei 40–50 mm langen Embryonen bereits vorhanden. Die vielen individuellen Verschiedenheiten der Ohrmuschel treten daher auch schon in frühen Entwicklungsstadien auf.

Im 4. Fetalmonate treten zwischen der Helix ascendens und dem hinteren Rande der Ohrmuschel einige Querfalten auf, welche im 5. Monate wieder verschwinden.

Die Knorpelplatte der Ohrmuschel gliedert sich bald in einen in der Ohrmuschel verbleibenden und in einen dem äußeren Gehörgange zufallenden Abschnitt (Abb. 460, 462). Im Knorpel des Gehörganges tritt an zwei Stellen Resorption des Knorpels auf, wodurch die Incisurae Santorini entstehen.

An der Verbindungsstelle zwischen der Helix ascendens und descendens bildet sich eine Spitze aus, welche zumeist bald verschwindet. Sie wird als Satyrspitze bezeichnet, da Satyre und Faune mit einer derartigen Ohrmuschel dargestellt werden.

Hinter dieser Spitze kann sich eine andere ausbilden, die sog. DARWINSche Spitze (Abb. 464 c). Sie verschwindet meist im 7. Fetalmonate.

Wucherungen in der Umgebung der 1. Kiemenfurche oder auf den Kiemenbogen verursachen die Bildung der sog. Auricularanhänge.

### Die Lage des äußeren Ohres.

Die äußere Ohröffnung und die Ohrmuschel liegen ursprünglich, entsprechend dem Orte ihrer Entstehung, weit mehr ventral und der ventralen Mittellinie des Kopfes näher als später (Abb. 216, 218, 417, 418, 421 b). Die äußere Ohröffnung liegt unter der Höhe des Mundspaltes. Auch der primäre Gehörgang muß infolgedessen tiefer als später liegen. In demselben Maße, in welchem sich das Gesicht und besonders der Unterkiefer besser ausbilden, rückt das äußere Ohr allmählich nach oben und nach der Seite hin vor, bis die äußere Ohröffnung in die Höhe des Auges gelangt. So steht die Ohrmuschel bei dem in der Abb. 421 wiedergegebenen Fetus noch sehr tief. Hinsichtlich des Grades dieser Verschiebung nach oben bestehen individuelle Verschiedenheiten. Bei abnormer Entwicklung des Unterkiefers kann die Verschiebung verhindert oder verringert werden.

### Entwicklungsmechanik des Labyrinthes.

Experimentelle Untersuchungen an jungen Amphibienkeimen ergaben, daß nicht bloß eine ganz bestimmte, eng begrenzte Stelle des Ektoderms die Fähigkeit zur Bildung einer Ohrplatte und daher in weiterer Folge zur Bildung eines häutigen Labyrinthes besitzt, sondern daß diese Fähigkeit bei jungen Keimen auch dem Ektoderm im Umkreise von etwa 0,15 mm um die normale Bildungsstelle der Ohrplatte zukommt. Dies trifft wohl auch für den Menschen zu, worauf der Umstand hindeutet, daß die Hörplatte größer ist als dies für die Bildung des Hörbläschens notwendig erscheint. Es liegen demnach Verhältnisse vor, wie sie in ähnlicher Weise für die Riechplatte junger Amphibienkeime festgestellt wurden und wie sie im allgemeinen für alle Organanlagen gelten. Mit der fortschreitenden Entwicklung nimmt jedoch diese Potenz zur Ohrbildung in diesem Ektodermgebiete allmählich ab und erhält sich nur an der normalen Bildungsstätte der Ohrplatte.

Der Beginn der Differenzierung des Ektoderms zur Ohrplatte scheint von außerhalb dieser Ektodermstellen gelegenen Umständen unabhängig zu sein, es liegt also Selbstdifferenzierung vor. Die spätere Entwicklung ist jedoch von Einflüssen der Umgebung, besonders von der Lage des Ohrbläschen im Kopfe abhängig. Bei manchen Amphibienarten besitzt das Ohrbläschen die Fähigkeit, sich aus eigener Kraft in die Normalstellung zu drehen, wenn es künstlich in abnorme Stellung gebracht worden war. Diese Fähigkeit schwindet jedoch bei älteren Keimen rasch.

Vom Stadium der Ohrgrube ab sind in der Ohranlage bestimmte organbildende Bezirke vorhanden: Nach Entfernung der dorsalen Hälfte der Ohrgrube entsteht zwar ein Labyrinth, aber ohne Ductus endolymphaticus; nach Entfernung der hinteren Hälfte der Ohrgrube entsteht ein Labyrinth ohne Sacculus und ohne Ductus semicircularis posterior. In 25% der Fälle können sich jedoch auch aus halben Ohrgruben ganze Ohrbläschen von normaler Größe entwickeln. Ferner konnte bei Amphibienlarven in gewissen Fällen auch nach der Drehung des Ohrbläschens ein normales Labyrinth erzielt, d. h. also die prospektive Bedeutung der einzelnen Abschnitte der Labyrinthanlage geändert werden.

Auf das embryonale Bindegewebe übt das Gehörbläschen einen bestimmten formativen Einfluß aus. Entfernt man das Gehörbläschen bei jungen Keimen, bei welchen die Differenzierung des das Ohrbläschen umhüllenden Mesoderms noch nicht begonnen hat, so bleibt die Bildung der knorpeligen Ohrkapsel aus. Versetzt man andererseits bei jungen Keimen das Ohrbläschen an eine abnorme Körperstelle, z. B. in die Urniere, so bildet sich aus dem an dieser Körperstelle

befindlichen embryonalen Bindegewebe eine knorpelige Ohrkapsel um das aus dem eingepflanzten Ohrbläschen entstandene Labyrinth aus. Dieses Labyrinth ist, da ja die Entwicklung des Ohrbläschens nicht an der normalen Stelle erfolgt, nicht vollkommen normal gestaltet — die gleiche Anomalie der Gestalt weist die um dieses Labyrinth entstandene Knorpelkapsel auf.

Diese Versuche lehren, daß zur Auslösung der Entwicklung einer Ohrkapsel ein von den Epithelzellen des Ohrbläschens auf die Zellen des embryonalen Bindegewebes ausgeübter formativer Reiz notwendig ist. Sie lehren ferner, daß die Potenz zur Bildung einer Ohrkapsel nicht bloß einer bestimmten Gruppe von embryonalen Bindegewebszellen im Kopfe junger Keime, sondern ursprünglich allen embryonalen Bindegewebszellen des Keimes zukommt und daß es nur von dem Vorhandensein oder von dem Fehlen eines Ohrbläschens abhängt, ob an irgend einer Stelle des Körpers eines jungen Keimes eine Ohrkapsel gebildet wird oder nicht. Diese Versuchsergebnisse bilden eine wichtige Stütze für die bereits wiederholt erörterten Beziehungen zwischen dem Epithel und dem embryonalen Bindegewebe bei der Entwicklung der Organe (S. 174).

## Das Geschmacksorgan.

Als Vorstufe der späteren Geschmacksorgane, der Geschmacksknospen oder -becher, entwickeln sich bei Embryonen von 17 mm Länge auf der Zungenoberfläche sog. primitive Geschmacksknospen. Sie treten unabhängig von den zumeist erst später erscheinenden Zungenpapillen auf, anscheinend an Stellen des Epithels, in welche Nervenzweige eindringen. Diese primitiven Geschmacksknospen bilden sich sämtlich am Anfange des 2. Monats zurück.

Bei 19 mm langen Embryonen treten dann in der bereits beschriebenen Weise (S. 311) neue Geschmacksknospen auf der freien Oberfläche, hierauf an den Seiten der Papillae vallatae, etwas später auf der Oberfläche der Papillae fungiformes, bei 7 cm langen Embryonen auf den Papillae foliatae auf. Vielfach hat es den Anschein, als ob die Bildung der Papillen der Bildung der Knospen nachfolge, vielleicht sogar durch sie angeregt werde. Andererseits scheint die Bildung der Geschmacksknospen durch einen von den betreffenden Nervenzweigen auf das Zungenepithel ausgeübten formativen Reiz verursacht zu sein.

Die Geschmacksknospen entstehen dadurch, daß sich an den betreffenden Stellen die Basalzellen des 3—4 schichtigen Epithels verlängern, wobei gleichzeitig ihre oberen Enden konvergieren. Später wächst die Knospe mehr in die Breite, während das sie umgebende Epithel in die Höhe wächst. Die Knospe kommt daher in die Tiefe zu liegen, es entsteht der Geschmacksporus. Die ursprünglich gleich aussehenden Zellen differenzieren sich in der zweiten Hälfte des Fetallebens in Sinnes- und in Stützzellen.

Das Ausbreitungsgebiet der Geschmacksknospen ist nicht bloß auf die genannten Papillen beschränkt (s. S. 311). Wenn auch die Angaben über die Ausbildung von Geschmacksknospen auf der Unterfläche der Zunge und auf der Mundhöhlenfläche des weichen Gaumens zweifelhaft sind, so steht doch fest, daß sich Geschmacksknospen auch im unteren Abschnitte des Schlundes und an der Kehlkopffläche der Epiglottis vorfinden. Diese Gebiete sind mit entodermalem Epithel bekleidet und auch das Epithel der Papillae vallatae und foliatae ist entodermales Epithel. Die Stütz- und Sinneszellen des Geschmacksorganes wären demnach — in diesen Geschmacksknospen — entodermaler Natur.

Nun werden die Geschmacksknospen auch auf den Papillae fungiformes gebildet, deren Epithel vom Ektoderm stammt. Die Zellen der Geschmacksorgane können somit sowohl vom äußeren, als auch vom inneren Keimblatte

gebildet werden, ein Umstand, der mit anderen auf S. 145 erwähnten gegen eine histologische Eigenart der Keimblätter spricht.

Auch die Nerven, welche die Bildung der Geschmacksknospen anregen, sind verschiedene: In den Papillae foliatae ist es wahrscheinlich der Nervus intermedius, dessen Zweige vom Ganglion geniculi mit der Chorda tympani zur Zunge ziehen; in den Papillae foliatae und vallatae ist es der Nervus glossopharyngeus; im Schlunde und an der Epiglottis der Nervus vagus.

Die Zahl der Geschmacksknospen ist ursprünglich viel größer als beim Erwachsenen. Die Rückbildung tritt an der Oberfläche der Papillae vallatae noch vor der Geburt, an den Papillae fungiformes des Zungenrückens erst nach der Säuglingszeit auf.

### Die epibranchialen Sinnesorgane oder Sinnesplacoden.

Als epibranchiale Sinnesorgane, Sinnesplacoden oder Placoden bezeichnet man Verdickungen des Ektoderms (daher auch der Name: *Areae ectodermales*), welche bei jungen menschlichen Embryonen dorsal von den Kiemenfurchen auftreten. Sie liegen über den Ganglien des Nervus trigeminus, facialis, glossopharyngeus und vagus. Ihre Ausbildungsart ist eine individuell verschiedene. Bei Embryonen mit 9–11 Urvirbelpaaren findet sich eine derartige Verdickung über der ersten Kiemenfurchen, mindestens zwei weitere über der 3. und 4. Furchen vor. Während die über dem Ganglion nervi trigemini befindliche Placode bald schwindet, wandelt sich die über dem Nervus facialis liegende schon bei etwa 6 mm langen Embryonen in ein strangförmiges Gebilde, die über dem 9. und 10. Hirnnerven liegenden Placoden in einen kurzen Blindsack um. Bei 9 mm langen Embryonen verschwindet der dem 7. Hirnnerven entsprechende Strang. Der dem 9. Hirnnerven entsprechende Blindsack gestaltet sich zu einem Schlauche, der dem 10. Hirnnerven angehörende zu einer Grube. Beide schwinden bei etwa 12 mm langen Embryonen.

Die Bedeutung dieser Gebilde ist unbekannt, ihre Auffassung als Sinnesorgane hypothetisch. Morphologisch ähneln sie der Riech-, Linsen- und Ohrplatte, was zu phylogenetischen Hypothesen Anlaß gab.

### Mesodermale oder mesenchymale Sinnesorgane.

Im Bindegewebe und in den Muskeln finden sich Gebilde vor, deren Bau den Eindruck erweckt, daß es sich um Sinnesorgane handelt. Es sind dies die Tastkörper der Haut, die verschiedenen Arten der Lamellenkörper, die motorischen Endplatten, die Muskel- und Sehnen-spindeln. Der an diese Gebilde herantretende Nervenfortsatz splittert sich in ein Netzwerk auf oder bildet Kolben und Platten, während sich das ihn umgebende Mesoderm in bestimmter, zum Teile recht komplizierter Weise differenziert. Wenn diesen Differenzierungen des Mesoderms eine ähnliche Bedeutung wie den Sinneszellen der Sinnesorgane zukommt, so würde das Mesoderm bei diesen Organen jene Rolle spielen, welche die Hirnwand, bzw. das Ekto- oder Entoderm bei den übrigen Sinnesorganen spielt (s. S. 466). Unter dieser Voraussetzung könnte man diese Organe als mesodermale oder mesenchymale Sinnesorgane auffassen. Die Lamellenkörper (*VATER-PACINI*-sche Körper) sind am Ende des 5., die Tastkörper der *Vola manus* im 7. Fetalmonate nachweisbar. Die Zahl der Nervenendkörper scheint schon beim Neugeborenen dieselbe wie beim Erwachsenen zu sein. Da sich aber speziell die Tastkörper beim Neugeborenen auf eine kleinere Hautoberfläche als beim Erwachsenen verteilen, besitzt das Neugeborene einen entsprechend feineren Raumsinn.

## Die Entwicklung der Haut und ihrer Anhangsorgane.

Wie andere Organe entsteht auch die Haut durch das Zusammenwirken eines epithelialen (ektodermalen) und eines embryonal-bindegewebigen (mesodermalen) Bestandteiles. Der epitheliale liefert die Oberhaut, die Epidermis, der embryonal-bindegewebige die Lederhaut, das Derma, die Cutis.

### Die Epidermis.

Die Epidermis entsteht aus jenem Teile des Ektoderms, welcher nicht zur Bildung des Nervensystems, der Riech-, Linsen- und Ohrplatte, des Epithels der Mund- und Afterbucht sowie des Sinus urogenitalis verwendet wird. Eine Differenzierung des Ektoderms zu Epidermis tritt, wie früher erörtert wurde (S. 462), erst nach der Bildung der Medullarplatte ein.

Die Epidermis besteht zunächst aus einer einfachen Lage von niedrigen Zellen (Abb. 226—230, 232, 324, 444 u. a. m.). Da diese ektodermale Hülle des embryonalen Körpers — der starken Vergrößerung der Oberfläche des wachsenden Embryo gemäß — ihre Fläche vergrößern muß, enthält sie viele Zellteilungen. Sie besitzt offenbar auch eine gewisse Druckfestigkeit, da die wachsende Masse des embryonalen Körpers sicherlich einen nicht unbedeutenden Druck auf sie ausübt, welchem sie mit Erfolg widersteht.

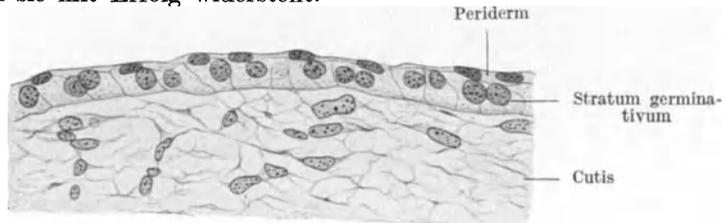


Abb. 465. Senkrechter Schnitt durch die Hautanlage in der seitlichen Rumpfwand eines 15 mm langen menschlichen Embryo. 267fache Vergrößerung.

Sehr bald, schon zu Anfang des 2. Monates, bildet sich über dieser einfachen Zellage der Epidermis eine zweite Schichte aus. Die Epidermis besteht dann aus einer unteren Lage von Zellen, welche dem embryonalen Bindegewebe aufruhet und welche an ihrer freien Fläche von einer zweiten, die Oberfläche der Epidermis bildenden Zellage bedeckt wird (Abb. 465). Die untere Zellage wird von protoplasmareichen, unregelmäßig geformten Zellen mit großen Kernen gebildet. Diese Zellen werden später höher, cylindrisch und stehen in einer regelmäßigen Reihe nebeneinander. Zellteilungen finden sich später nur mehr in dieser unteren Zellage vor, weshalb sie als Keimschichte, *Stratum germinativum*, bezeichnet wird.

Die obere Zellage besteht anfangs aus rundlichen Zellen, die sich aber rasch in große, abgeplattete, in ihrer Mitte — in welcher der Kern liegt — dickere Zellen umwandeln. Diese Zellschichte wird als *Periderm* oder als *Epitrichium* bezeichnet, letzteres deshalb, weil diese Schichte bei manchen Tieren den Haaren aufruhet. Der Leib dieser Zellen wandelt sich vom 2. Monate an in eine hornartige Substanz um, wobei die Zellen ihre Teilungsfähigkeit verlieren; im Gegensatz zu den Zellen des späteren *Stratum corneum* behalten jedoch die *Periderm*zellen ihre Kerne bei. Auch werden keine Keratohyalinkörnchen und Eleidintropfen von den Zellen gebildet. Im 3. Monate breitet sich dieser Vorgang fast über die ganze Körperoberfläche aus. Eine Umwandlung des *Periderms* in das *Stratum corneum*, also eine richtige und bleibende Verhornung, tritt

erst im 5. Monate ein. Hierbei werden zuerst Keratohyalinkörnchen gebildet, welche sich dann in Eleidintropfen und schließlich in Hornsubstanz umwandeln. Die Haut verliert damit ihre Durchsichtigkeit. Das verhornte, also in ein Stratum corneum umgewandelte Periderm wird, wie das spätere Stratum corneum, abgestoßen. Noch vor dieser Umwandlung findet eine Abstoßung des Periderms — als Abblätterung — statt.

Abgesehen von jenen Hautstellen, an welchen sich besondere Organe (Milchleiste, Haare) entwickeln, weshalb die Epidermis hier bald mehrschichtig wird, bleibt die Epidermis an fast allen übrigen Körperstellen bis zum 4. Monate zweischichtig. Schon bei 30 mm langen Embryonen beginnt sich, und zwar zuerst an den ventralen Abschnitten des Körpers, eine dritte Schichte zwischen dem Periderm und dem Stratum germinativum auszubilden, das Stratum intermedium (Abb. 471—474). Es entsteht aus Zellen der Keimschichte, welche nach aufwärts geschoben werden und welche sich nicht mehr zu teilen vermögen. Das Stratum intermedium bleibt bis zum Ende des 4. Monates einfach, nur an jenen Stellen, an welchen die Epidermis stärker wuchert, wie z. B. in den Nasenlöchern, wird es schon früher mehrfach (Abb. 441). Später bildet das Stratum intermedium den Hauptbestandteil der Epidermis.

Das Stratum germinativum bildet zeitlebens eine Reihe hoher, palisadenartig nebeneinander stehender Zellen, deren Kerne im oberen Abschnitte der Zellen liegen. Von ihrer unteren Fläche aus entsenden diese Zellen feine Fortsätze, „Wurzelfüßchen“, gegen die Cutis. Zwischen der Keimschichte und der Cutis bildet sich eine Basalmembran aus, wahrscheinlich aus Fortsätzen der Zellen der obersten Cutislage. Die Grenze zwischen der Epidermis und der Cutis ist zunächst eine geradlinige und wird erst nach Beginn der Haar-, Drüsen- und Papillenbildung eine unregelmäßige (Abb. 466).

Auf der Oberfläche der Epidermis sammelt sich beim Fetus die bereits erwähnte (S. 269) Vernix caseosa an. Sie stellt eine aus Talgdrüsensekret, verhornten Zellen und abgestoßenen Haaren bestehende verschieden feste Masse dar, welche stellenweise mehr als millimeterdick sein, in manchen Fällen aber auch ganz fehlen kann. Am reichlichsten ist sie im Gesichte, in der Leisten- gegend und in der Mitte des Rückens angesammelt.

Reizempfindlichkeit ist bereits in der Mitte der Schwangerschaft vorhanden. Da aber die Leitungsbahnen für die Reflexe noch nicht ausgebildet sind, kommt es zum Überspringen der Reflexe auf große Haut- und Muskelgebiete.

### Die Cutis.

Die Cutis entstammt dem „dermalen“ embryonalen Bindegewebe, dem „parietalen Mesoderm“. Dieses entsteht, wie früher erörtert wurde (S. 141), in seinem dorsalen Abschnitte von den Cutislamellen der Urwirbel, ventral von den Zellen der parietalen Seitenplatte. Durch die Auflösung der epithelialen Cutislamellen der Urwirbel in embryonales Bindegewebe entstehen segmental angeordnete Massen von Mesoderm. In den dorsalen Seitenteilen der Körperwand besteht daher die Anlage der Cutis aus Metameren (Abb. 493, 656). Da das Ektoderm zwischen je zwei dieser Cutismetameren leicht einsinkt, ist diese Metamerie auch äußerlich wahrnehmbar. Diese Cutismetameren werden als Dermatomen bezeichnet. Als Abkömmlinge je eines Urwirbels kommt ihnen auch je ein bestimmter Rückenmarksnerv zu, der die späteren Verschiebungen der Dermatomen mitmachen muß. Dieser metamere Zustand der Cutisanlage geht jedoch sehr bald verloren, da sich die benachbarten Dermatome durch Zellabgabe an ihren einander zugekehrten Rändern miteinander zu einer einheitlichen Masse embryonalen Bindegewebes verbinden. Ventral ist die Cutisanlage

von allem Anfange an einheitlich, da ja die parietale Seitenplatte, von welcher der ventrale Abschnitt der Cutis entsteht, nicht segmentiert ist.

Das embryonale Bindegewebe der Cutisanlage besteht, wie das embryonale Bindegewebe überhaupt, aus spindel- und sternförmigen Zellen, welche durch Fortsätze miteinander in Verbindung stehen. Ursprünglich liegen die Zellen dicht nebeneinander (Abb. 232 u. a.), dann aber rücken sie auseinander und die Cutisanlage stellt ein weitmaschiges Netzwerk dar (Abb. 465). Bereits in der 5. Fetalwoche differenzieren sich in diesem Gewebe gewisse Zellen in besonderer Weise und werden zu Bindegewebszellen. Kollagene Fibrillen treten im dritten Monate auf. Über den Ort und die Art der Fibrillenentstehung im Bindegewebe bestehen zwei Ansichten. Nach der einen stellt das embryonale Bindegewebe eine einheitliche Protoplasmamasse dar, in welcher die Kerne eingestreut sind, nach der anderen handelt es sich um ein syncytiales Netzwerk von Zellen und deren Fortsätzen. Nach der ersterwähnten Ansicht sollen sich in der einheitlichen Protoplasmamasse um die Kerne besondere Zonen — „Endoplasmazonen“ — ausbilden, welche den Zellgebieten entsprechen, während um diese

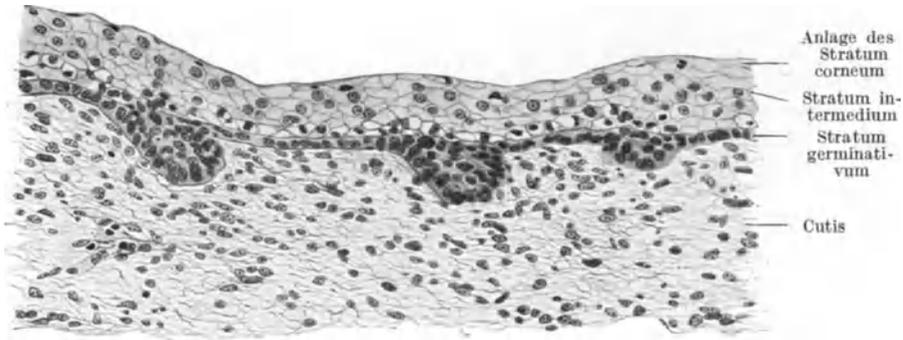


Abb. 466. Senkrechter Schnitt durch die Sohlenhaut eines 20 cm langen menschlichen Fetus. 137fache Vergrößerung.

herum, also intercellular, die „Ektoplasmazonen“ entstehen sollen. Die Fibrillen sollen sich nun im Ektoplasma, also in der intercellulären protoplasmatischen Substanz ausbilden. Nach der zweiten Ansicht dagegen sollen die Fibrillen in den Zellen selbst, also intracellular, entstehen und sie sollen sich nach ihrer Entstehung aus eigener Kraft vermehren können.

Die Cutis läßt später zwei Abteilungen erkennen: Eine obere, derbere, mit grobfaserigen kollagenen Fibrillen, zwischen welchen sich Gitterfasern und — zum großen Teile erst nach der Geburt — elastische Fasern ausbilden. Diese Schichte wird als Lederhaut, Corium, bezeichnet. Gegen die Epidermis hin ist sie zunächst eben, später bilden sich hier Leisten und Furchen aus: Cristae und Sulci cutis (Abb. 466). Sie enthalten die Papillen der Cutis, weshalb diese der Epidermis anliegende Abteilung des Corium als Papillarkörper, Pars papillaris cutis, die darunter liegende, lockerer gewebte Schichte als Pars reticularis cutis bezeichnet wird.

Unter der Lederhaut liegt eine Schichte mit weiteren Gewebsmaschen. Sie wird als Subcutis, als Tela subcutanea, oder — da sich Fett in ihr abgelagert — als Panniculus adiposus bezeichnet.

Die Anordnung der Fibrillen innerhalb der Cutis ist eine ganz bestimmte. Bald nach ihrer Bildung ordnen sich die Fibrillen in Bündeln an. Verlaufen diese Fibrillenbündel unregelmäßig, so entsteht das „lockere“, verlaufen sie in

bestimmt gerichteten Bahnen, so entsteht das „geformte“ Bindegewebe. Kreuzen sich die Fibrillenzüge, so entstehen Maschen, in welche die Haare mit den ihnen aufsitzenden Drüsenanlagen eindringen (Abb. 467). Die zumeist regelmäßige Anordnung dieser Fibrillenbündel und damit auch die regelmäßige Form der Maschen schwindet um die Zeit der Geburt, es verschwinden dann auch einzelne Fibrillenbündel, so daß die Räume zwischen ihnen zusammenfließen und sich zu lang gezogenen Maschen gestalten. Diese bestimmte Verlaufsrichtung der Fibrillenbündel entspricht der Art der mechanischen Beanspruchung der Haut.

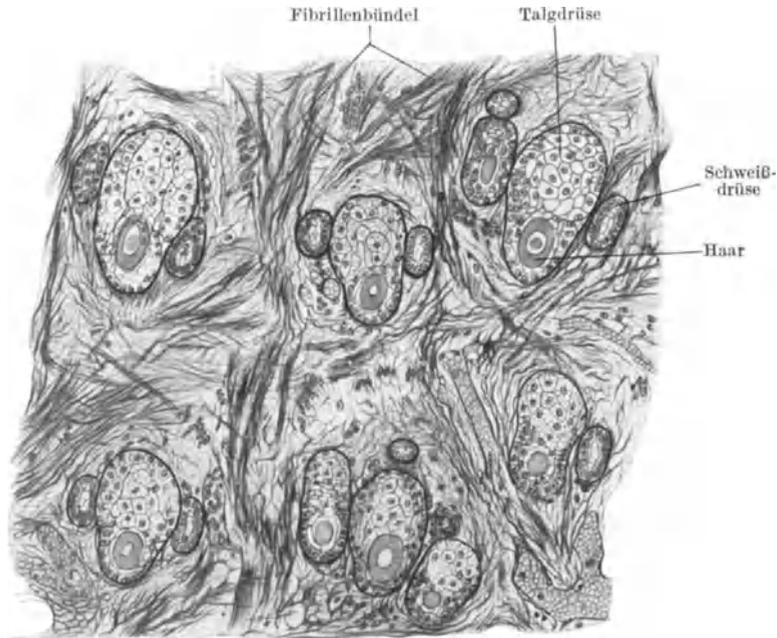


Abb. 467. Tangentialschnitt durch die Kopfhaut eines 28 cm langen menschlichen Fetus. 116fache Vergrößerung.

Damit steht es im Einklang, daß sich die Spaltbarkeitsrichtungen (Abb. 477, 478) der Haut erst dann ausbilden, wenn sich die Fibrillenbündel in bestimmter Weise angeordnet haben. Diese Richtungen entsprechen den auf die Haut ausgeübten Spannungen. Offenbar infolge des Druckes, welchen die rasch wachsende Leber ausübt, treten diese Spaltbarkeitsrichtungen zuerst im unteren ventralen Rumpfabschnitte im 3. Monate auf und verlaufen horizontal. In der ersten Hälfte des 5. Monats verlaufen sie in der oberen Rumpfhälfte mehr der Länge nach, in der zweiten Hälfte desselben Monats wieder quer. Derartige Änderungen der Spaltbarkeitsrichtung treten während der Entwicklung an manchen Hautstellen zwei- bis dreimal auf, wahrscheinlich infolge der wechselnden Wachstumsrichtung der unter diesen Hautstellen gelegenen Organe.

Während der fetalen Entwicklung erfährt die Haut mehrfache und zum Teile nicht unbedeutliche Verschiebungen. Die Verbindung zwischen Epidermis und Cutis wird jedoch davon nicht berührt.

Die Entwicklung der Hautleisten beginnt damit, daß bei 9 cm langen Feten auf den Tastballen der Hohlhand und der Fußsohle Längsleisten der Epidermis in die Cutis einwachsen (Abb. 466, 487, 489). Sie werden als Reteleisten oder als Drüsenleisten bezeichnet, da von ihrem unteren Ende aus Drüsen

entstehen. Die Epidermis selbst bleibt dabei an ihrer Oberfläche glatt, erst im 5. Monate treten den Reteleisten entsprechende Epidermisleisten an der Hautoberfläche (*Cristae epidermales superficiales*) der Hohlhand, später auch an der Fußsohle auf. Die Leisten sind bereits nach demselben Muster wie beim Erwachsenen angeordnet und werden noch in der zweiten Hälfte des Fetal-lebens fertig ausgebildet. — Zwischen den zuerst entstandenen hohen Reteleisten entstehen niedrigere Zwischenleisten, von welchen aus keine Drüsen gebildet werden. Die hohen und die niedrigen Leisten sind Längsleisten. Sie werden durch später entstehende niedrige Querleisten miteinander verbunden.

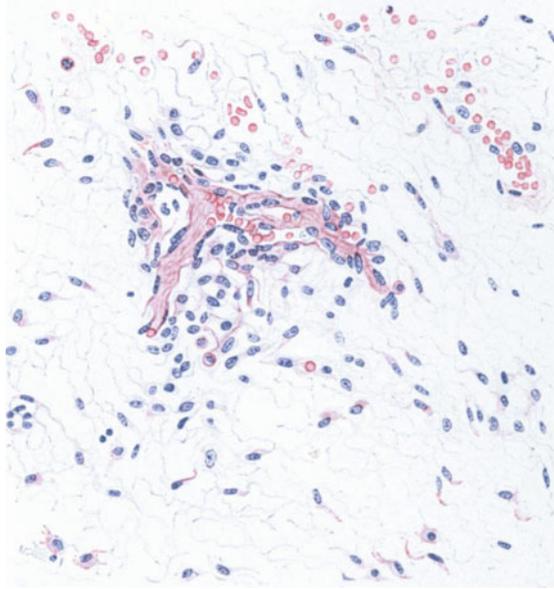


Abb. 468. Frühstadium eines Fettorganes. Nach WASSERMANN.

Pigment tritt innerhalb der Haut zuerst im Bereiche der Matrix des Haares im 4. Monate auf. In der Epidermis und zwar in ihren untersten Zellen, erscheinen Pigmentkörnchen erst nach der Geburt. Dies trifft auch für Negerkinder zu. Sie werden daher mit heller Haut geboren, doch beginnt die Schwärzung der Haut schon in den ersten Tagen nach der Geburt und ist nach etwa sechs Wochen beendet. Im Hautbindegewebe beginnt die Umwandlung einzelner Zellen zu Pigmentzellen bereits um die Mitte des Fetal-lebens. Es werden zunächst große, dann kleine Pigmentzellen gebildet. An gewissen Stellen — zumeist in der Gegend der Lendenraute und am Gesäß — können sie sich so stark anhäufen, daß hier dunkel gefärbte Hautflecke entstehen, welche man als Mongolenflecke bezeichnet, da sie bei der mongolischen Rasse als Norm vorkommen.

Die Pigmentkörnchen entstehen sowohl in den Epidermis-, wie in den Cutiszellen in den betreffenden Zellen selbst.

Das in der Haut, und zwar in der *Tela subcutanea* gebildete Fett ist teils weißes, teils braunes Fett.

Weißes Fett kann überall im Bindegewebe in Tropfenform in den Zellen auftreten. Außerdem findet es sich in besonderen Organen des Bindegewebes, in den Fettläppchen, vor. Diese entstehen vom 4. Fetalmonate an aus mesodermalen

Zellanhäufungen, welche sich an einzelnen Stellen des Hautbindegewebes in der retikulären Bindegewebsseide der Blutcapillaren ausbilden (Abb. 468). Es entsteht auf diese Weise ein kernreiches Syncytium mit membranösen

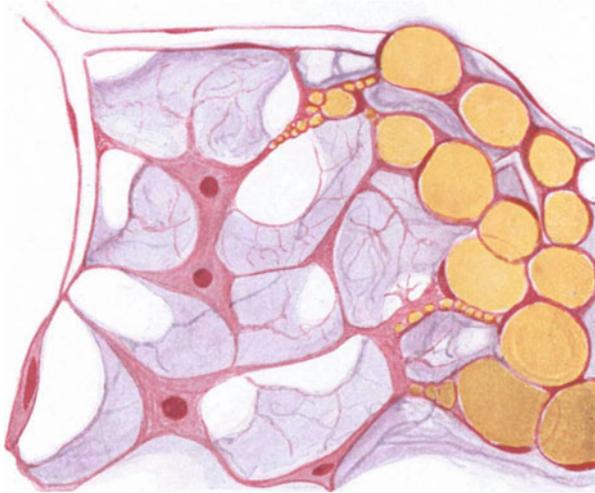


Abb. 469. Schema der Entwicklung und des Baues eines Fettorganes. Von links nach rechts: Die Capillaren und das mit deren Netzwerk zusammenhängende Reticulum. In dessen Maschen zuerst kleintropfige Einlagerungen, dann große Fetttropfen. Die Plasma-Fettkugelstränge mit einzelnen Kernen legen sich zu Paketen zusammen. Nach WASSERMANN.

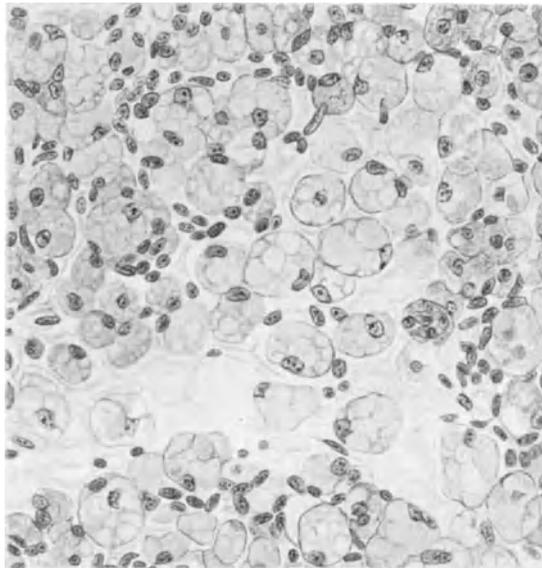


Abb. 470. Aus der Anlage eines zelligen Fettorganes eines menschlichen Embryo von 165 mm Scheitel-Steiß-Länge. Nach WASSERMANN.

Bildungen. Diese Anlagen werden als Primärorgane der Fettläppchen, Fettprimitivorgane oder als Keimlager des weißen Fettes bezeichnet. Ihre weitere Ausbreitung erfolgt entsprechend der Ausbildung der betreffenden

Capillarnetze. Das umgebende Bindegewebe umhüllt sie mit einer Kapsel, innerhalb welcher sie ein selbständiges Organ mitten im Bindegewebe darstellen. Sie wachsen ziemlich rasch, so daß sie schon im 6. Fetalmonate makroskopisch wahrnehmbar sind.

Diese Organe sind zunächst — als reticulo-endotheliale Organe — Bildungsstätten von Blutkörperchen. Diese Tätigkeit schwindet in demselben Maße als sich in den Zellen, nach anderer Ansicht in den zwischen den Membranen des Fettorganes befindlichen Räumen, Fetttropfen ablagern. Erst dadurch wird das Organ zu einem Fettorgane gestaltet (Abb. 469). Jedes dieser Organe entwickelt sich zu einem Fettläppchen. Es entstehen daher ebenso viele Fettprimitivorgane, als sich später Fettläppchen im Körper vorfinden. Das Fett kann im postfetalen Leben aus den Fettläppchen schwinden. Dies hat zur Folge, daß das betreffende Fettorgan seine ursprüngliche Potenz zur Blutkörperbildung wieder gewinnt.

Das braune Fettgewebe findet sich bei atrophischen Neugeborenen in der Umgebung der Arteria subclavia über der Clavicula, in der Rückenhaut, im Perikard und im Mesenterium vor. Die Organe, in welchen es gebildet wird, entstehen in derselben Weise wie die Keimlager des weißen Fettes. Allein das Fett lagert sich in ihnen anders als in den weißen Fettorganen ab: Innerhalb des Organes entstehen runde Zellen, in deren Protoplasma zahlreiche Fetttropfen auftreten (Abb. 470). Hier bilden sich also „Fettzellen“, „Lipoblasten“ aus, innerhalb welcher die vielen kleinen Fetttropfen zu einem großen Tropfen zusammenfließen können. Diese Organe werden daher auch als zellige Fettorgane oder als braune Fettgewebsorgane bezeichnet. Außer diesem Unterschiede in der Ablagerungsart des Fettes besteht auch ein chemischer Unterschied zwischen den beiden Fettarten, der sich in ihrer verschiedenen Färbung kundgibt. Pigmentkörnchen treten in diesen Organen erst später auf. Schwindet das Fett, so tritt keine Rückbildung zum früheren Zustande ein, es entstehen vielmehr aus den fettfreien Organen lymphknotenähnliche Gebilde, welche der sog. Winterschlagdrüse der Nagetiere gleichen.

### Die Entwicklung der Haare.

Die Haut bildet während des fetalen und postfetalen Lebens mehrere Haararten aus, die sich aber alle in der gleichen Weise entwickeln.

Die zuerst entstehende Haarart ist das Woll- oder Flaumhaar, Lanugo.

Die ersten Wollhaare, Lanugines, treten bei 24 mm langen Embryonen in der Augenbraue, bei 30 mm langen Embryonen an der Oberlippe und am Kinn auf. Im 7. Fetalmonate ist die Lanugo über den ganzen Körper verbreitet, so daß der Fetus ein Wollhaarkleid besitzt. Doch bestehen Unterschiede zwischen den Wollhaaren der einzelnen Körpergegenden: Die Kopfhare sind länger als alle übrigen Haare, die Haarfollikel der Achselhöhle, der Geschlechtsgegend und des äußeren Gehörorganes sind von den übrigen verschieden. Besonders stark ist das Wollhaarkleid des Fetus auf der Dorsalseite des Rumpfes und der Extremitäten ausgebildet.

Die Wollhaare wachsen bis zum 8. oder 9. Fetalmonate, dann beginnt ihr Ausfall, gleichzeitig aber auch der Haarwechsel, die Bildung neuer Haare, der Ersatz- oder bleibenden Haare. Die neu sich bildenden Haare behalten an gewissen Körperstellen die Merkmale von Wollhaaren, beim Weibe besonders im Gesichte, an der Ohrmuschel, am Halse und Rumpfe; beim Manne im Gesichte (außerhalb des Bartes), an vielen Stellen des Halses und des Rumpfes, an der Beuge-seite des Oberarmes, des Ellbogens und des Knies, an dem seitlichen Abschnitte des Fußrückens. An den Augenbrauen, Augenwimpern und auf der Haut des

Schädeldaches bilden sich beim Haarwechsel längere und stärkere Haare aus, welche zusammen mit den erhalten gebliebenen Wollhaaren das Kinderhaar oder erste Terminalhaar darstellen. Unter dem Einflusse von Hormonen, besonders der Geschlechtsdrüsen, erscheinen dann zur Zeit der Pubertät an gewissen Körperstellen stärkere und stärker gefärbte Haare — bei beiden Geschlechtern in der Regio pubis, am Mons veneris, in der Achselhöhle, beim

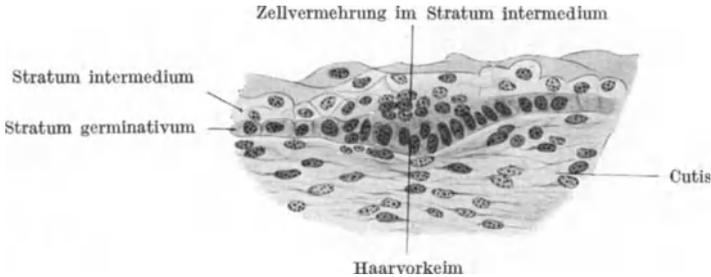


Abb. 471. Haaranlage von der seitlichen Bauchwand eines 5monatlichen menschlichen Fetus. 270fache Vergrößerung. Nach STÖHR.

Manne außerdem am Rumpfe und im Gesichte. Damit wird jedoch noch nicht die bleibende Körperbehaarung geschaffen, vielmehr nur ein „mittleres Haarkleid“ oder „Zwischenhaarkleid“, denn später entstehen noch andere längere Haare, die Terminalhaare, beim Manne in der Regel erst in den 40er Jahren, beim Weibe selten und nur an den Unterschenkeln, an der Brust und am Warzenhofe.

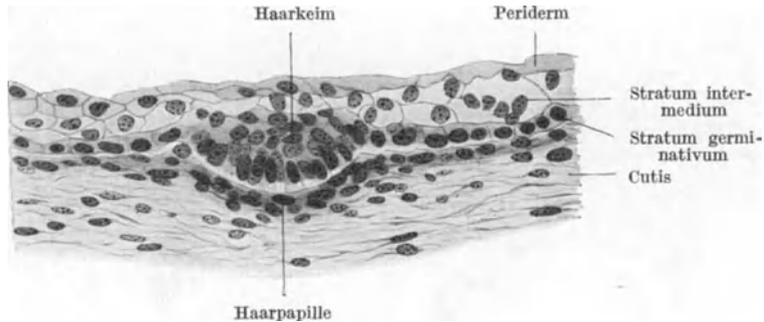


Abb. 472. Haaranlage von der Kopfhaut eines menschlichen Fetus von 14 cm Scheitel-Steiß-Länge. 378fache Vergrößerung.

Da sich alle diese Haararten, nachdem einmal das Wollhaar entstanden ist, in derselben Weise wie dieses entwickeln, können sie auch als Umbildungen der Wollhaare aufgefaßt werden.

Die Entwicklung der Wollhaare beginnt mit der Bildung eines Haarvorkeimes (Abb. 471, 474), d. h. damit, daß im Stratum germinativum eine Gruppe von Zellen einen größeren Höhendurchmesser erhält, daß diese Zellen dicht nebeneinander stehen und daß sich die Längsachsen ihrer Kerne senkrecht zur Oberfläche der Epidermis einstellen. Dieser Haarvorkeim, der nicht bloß die erste Anlage eines Wollhaares, sondern zumeist auch die Anlage einer Talg- und Schweißdrüse darstellt (er wird daher auch als „primärer Epithelkeim“ bezeichnet), senkt sich in die Cutis ein, wobei die bis dahin in regelmäßiger Reihe stehenden Kerne übereinander geschoben werden. Unter dieser Einsenkung der Keimschichte der Epidermis sammeln sich Zellen des embryonalen

Bindegewebes der Cutis an und bilden eine kleine, dicht gedrängte Gruppe großkerniger Zellen — die Anlage der Haarpapille (Abb. 472). Zusammen mit dem ihr auflagernden Epithelwulste stellt sie den Haarkeim dar. Dieser



Abb. 473. Haaranlage vom Labium majus eines menschlichen Fetus von 22 cm Scheitel-Steiß-Länge 402fache Vergrößerung.

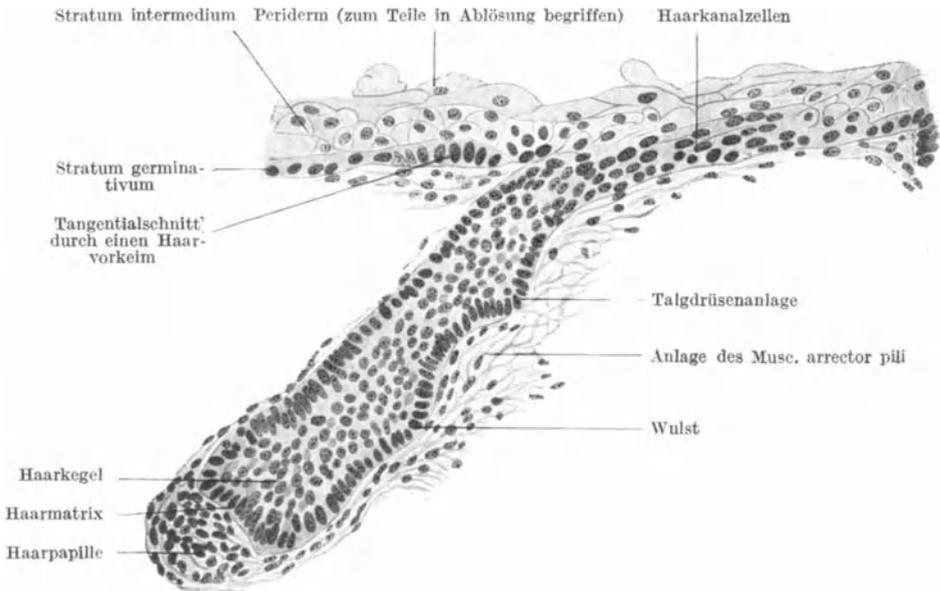


Abb. 474. Senkrechter Schnitt durch die Gesichtshaut eines 5monatlichen menschlichen Fetus. 280fache Vergrößerung. Mit Benützung einer Abbildung von Stöhr.]

vergrößert sich und verursacht auch an der Oberfläche der Epidermis eine kleine Vorwölbung. Durch Zunahme der Zellteilungen verlängert sich dieser Haarkeim zu dem schief in der Cutis eingepflanzten Haarzapfen (Abb. 473). Dieser

wird außen von hohen Cylinderzellen gebildet, während sich am Grunde seines Inneren eine Gruppe kleinerer, anscheinend regellos gelagerter Zellen vorfindet, die zusammen den Haarkegel darstellen. Die untere Fläche des Haarzapfens ist zunächst flach oder nur wenig eingewölbt. Ihre Zellen sind niedriger als die an der Außenfläche des Haarzapfens befindlichen Zellen. Sie sind ferner radiär nach innen und oben eingestellt und ruhen unmittelbar auf den Zellen des den Haarzapfen umgebenden embryonalen Bindegewebes. Die in der Mitte der unteren Fläche des Haarzapfens befindlichen Zellen bilden die Haarmatrix oder

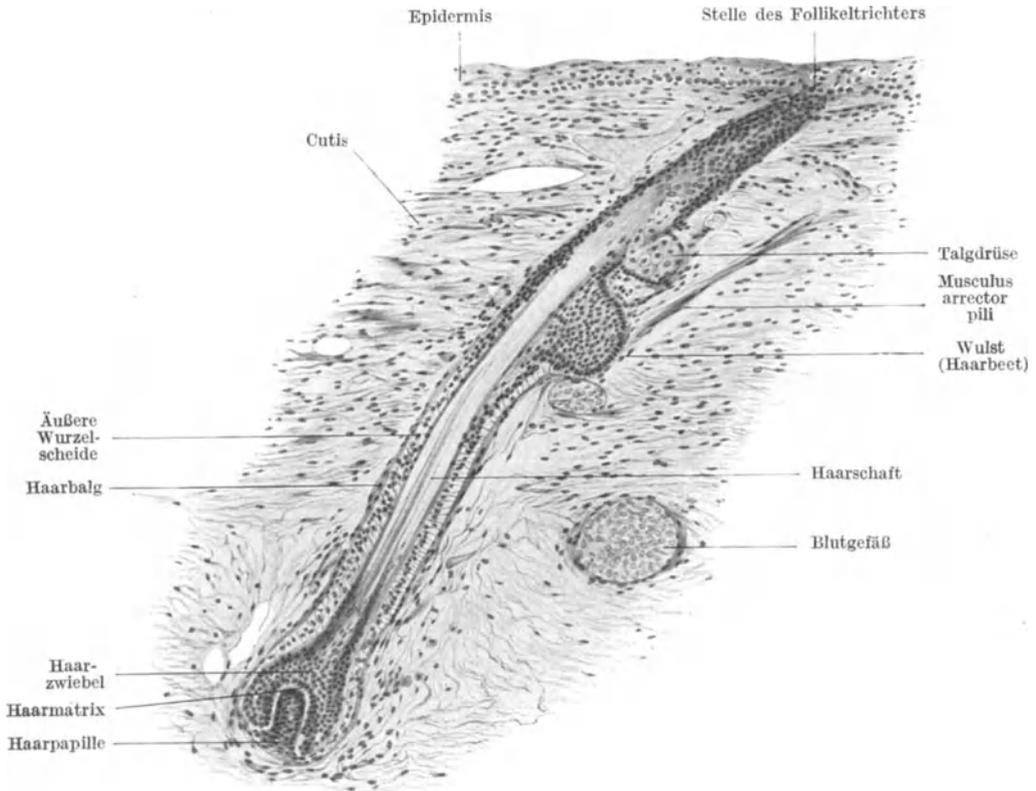


Abb. 475. Senkrechter Schnitt durch die Rückenhaut eines menschlichen Fetus von 28 cm Scheitel-Steiß-Länge. 130fache Vergrößerung.

Matrixplatte, da sie zusammen mit den über ihnen befindlichen Zellen des Haarkegels das Haar liefern. Bereits im 4. Monate tritt in der Matrixplatte Pigment auf, während die seitlichen Abschnitte der Unterfläche des Haarzapfens pigmentfrei bleiben. Über dem Haarzapfen tritt mitten in der Epidermis Zellverhornung ein. Die verhornten Zellen bilden eine mit der Hautoberfläche parallele Zone (Abb. 473, 474), welche als Haarkanal bezeichnet wird, da das Haar später in sie einwächst und so die Epidermis durchbricht.

Indem sich die epitheliale Haaranlage immer mehr verlängert, verdickt sich ihr unteres Ende und gestaltet sich gleichzeitig zu einer die Haarpapille umgreifenden Glocke. Man kann jetzt an der Haaranlage den Haarschaft und das untere Ende als Haarzwiebel, als Bulbuszapfen unterscheiden (Abb. 474, 475).

Das embryonale Bindegewebe um diese Haaranlage verdichtet sich und bildet den bindegewebigen Haarbalg (oder Haarbalg kurzweg), welcher am unteren Ende der Haaranlage verdichtet ist. Diese Verdichtung des embryonalen Bindegewebes ist die Haarpapille (Abb. 473—475).

Aus der Matrixplatte und aus den inneren Zellen des Haarkegels entsteht nun das Haar, aus den äußeren Zellen des Haarkegels die innere Wurzelscheide des Haares.

Durch Zellteilungen in der Matrixplatte (Abb. 144 e) und im Haarkegel wächst das Haar, und zwar nach oben, da es hier den geringsten Widerstand für seine Verlängerung findet. Es wächst in die innere Wurzelscheide ein und muß sich ihr entsprechend formen. An der Epidermis angelangt, durchbricht es die innere Wurzelscheide und dringt in den Haarkanal ein, wobei es entsprechend der Verlaufsrichtung dieses Kanals parallel zur Hautoberfläche umbiegen muß. In dem Haarkanale weiter wachsend, durchbricht das Haar schließlich im „Follikeltrichter“ (Abb. 475) die Epidermis.

Die in der Matrixplatte des Haares auftretenden Pigmentzellen verschieben sich im wachsenden Haare nach aufwärts und färben so das Haar.

Innerhalb der Anlage der inneren Wurzelscheide entsteht als erste die HENLEsche, dann die HUXLEYSche Schichte, zuletzt die Cuticula des Haares.

Die äußere Wurzelscheide entsteht aus den äußeren Zellen des Haarpapillens, welche Zellen mit der Epidermis stets in Verbindung bleiben (Abb. 473—475); ferner — im Bereiche der Haarzwiebel — aus deren äußerer Zelllage, sowie aus dem seitlich von der Matrixplatte befindlichen pigmentfreien Abschnitte der inneren Zelllage („Matrix der äußeren Wurzelscheide“). Nach Ausbildung der inneren und der äußeren Wurzelscheide wird das Haar zum Scheidenhaare. Das Haar durchbricht bei seinem Wachstum diese Scheiden — die zusammen auch als epithelialer Haarbalg bezeichnet werden — und gelangt als freies Haar auf die Hautoberfläche.

Der bindegewebige Haarbalg bildet die äußere Glashaut, sowie die innere Ring- und die äußere Längsfaserschichte um das Haar. In diesem Bindegewebe endet der *Musculus arrector pili*, welcher sich auf derselben Seite wie die Talgdrüsen aus dem die Haaranlage umgebenden Mesoderm entwickelt (Abb. 473—475).

Noch vor der Bildung der Haarzwiebel entwickeln sich an jener Seite der epithelialen Haaranlage, welche mit der Epidermis einen stumpfen Winkel bildet, zwei Epithelwülste, ein oberer kleinerer und ein unterer größerer (Abb. 473, 474). Der obere ist die Anlage einer Talgdrüse, der untere wird als Wulst bezeichnet. Zwischen ihm und der unteren Fläche der Epidermis verläuft in schiefer Richtung der aus dem embryonalen Bindegewebe entstehende Haarmuskel. Der „Wulst“ bleibt später im Wachstum zurück, so daß er dann nur ein kleines Anhangsgebilde des Haares darstellt, welches der Ansatzstelle des *Musc. arrector pili* entspricht. Er besitzt insofern eine Beziehung zum Haarwechsel, als die Haarpapille bis zu ihm hinaufgerückt, um dort das neue Haar zu bilden (daher auch der Name: „Haarbeet“).

Im Stadium der Haarzwiebel tritt an den epithelialen Haaranlagen der Achselhöhle, der Geschlechtsgegend, der Brustwarze und der Augenlider ein dritter Auswuchs auf, der sich rasch zur Anlage einer apokrinen Schweißdrüse verlängert (Abb. 479).

An der Durchbruchsstelle des Haares durch die Epidermis, im „Follikeltrichter“, sammelt sich oft fettiges Sekret, Reste von zugrunde gegangenen Talgdrüsenzellen und anderes mehr an, wodurch die fetalen Comedonen entstehen.

a) Der Haarwechsel.

Das wachsende Haar ist ein Papillenhaar, es sitzt der Haarpapille unmittelbar auf. Die Lebensdauer der Woll- und der anderen Haare ist eine begrenzte, von der Funktion der Matrixzellen abhängige. Stellen diese Zellen ihre für

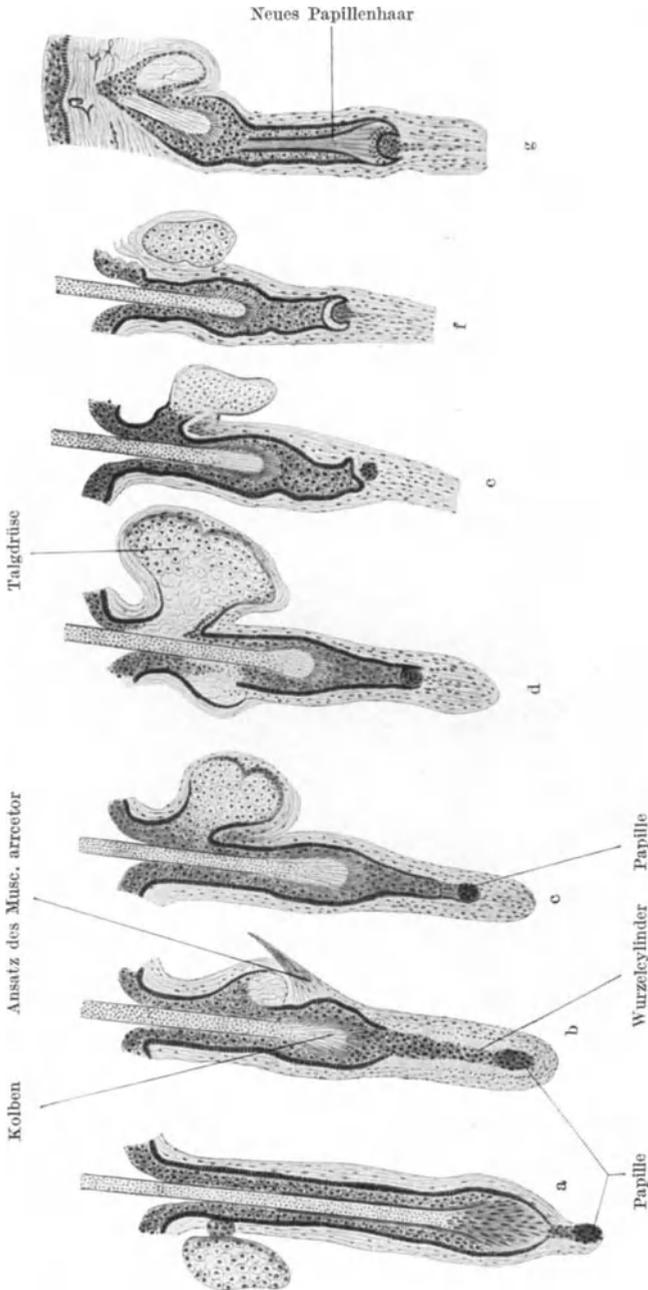


Abb. 476. Entwicklungsstadien eines Kolbenhaares. a unmittelbar nach der Trennung; b langer Wurzelcylinder; c-c-c Verkürzung des Wurzelcylinders; f neue Haaranlage; g vorwachsendes junges Haar. Nach AUBURTIN.

das Leben des Haares nötige Funktion und Vermehrung ein, so löst sich das Haar von seiner Papille ab, doch so, daß die Matrixplatte auf der Haarpapille liegen bleibt (Abb. 476 a). Das abgelöste Haar verdickt sich an seinem unteren Ende zum Haarkolben. Das Haar wird auf diese Weise aus einem Papillenhaar zu einem Kolbenaar. Zwischen dem Haarkolben und der Haarpapille bildet sich aus der äußeren Wurzelscheide ein solider Zellstrang aus, der epitheliale Wurzelcylinder oder Epithelstrang (Abb. 476 b). Er verdickt und verkürzt sich in demselben Maße, als das Kolbenaar nach aufwärts rückt (Abb. 476 c—f). Es rückt innerhalb des nicht wechselnden oberen Abschnittes des epithelialen Haarbalges bis in die Höhe des früher erwähnten „Wulstes“ vor (Abb. 476 g), wo es zunächst liegen bleibt. Die Haarpapille rückt mit dem sich verkürzenden Wurzelcylinder nach aufwärts, folgt also dem Kolbenaar, bleibt aber von ihm durch den Wurzelcylinder getrennt. Das untere Ende des Wurzelcylinders bildet um die Haarpapille eine neue Matrix, von welcher aus das neue Haar entsteht (Abb. 476 f). Es wächst im alten Haarbalge neben dem alten Haare in die Höhe (Abb. 476 g). Sobald es die Epidermis durchbricht, fällt das alte Haar ab.

Beeinflußt von der unrichtigen Annahme, daß der „Wulst“ dem Haare als Beet diene, wurde der Wulst auch als „Haarbeet“ oder als „Kolbenlager“ bezeichnet. Das bis zu dem Wulste vorgeschobene Kolbenaar wird als „Beethaar“ bezeichnet.

Der Haarwechsel erfolgt nur bei Vorhandensein einer Haarpapille. Von der Epidermis aus werden auch beim Erwachsenen keine neuen Haare mehr gebildet.

Beim Neugeborenen sind nicht nur alle späteren, sondern noch mehr Haare angelegt — es gehen also später Haare zugrunde, ohne durch neue ersetzt zu werden. Die Haare werden ursprünglich einzeln, also getrennt voneinander, angelegt. Später entstehen neben jeder Haaranlage noch zwei andere, so daß sich die sog. „Dreiergruppen der Haare“ ausbilden.

### b) Die Haarströme und Haarwirbel.

Die Stellung der Haarzapfen ist in verschiedenen Hautgebieten verschieden, in demselben Hautgebiete jedoch gleich. Infolge der gleichen Einpflanzungsart der Haare auf demselben Hautgebiete verlaufen die Haare an der Außenfläche des betreffenden Hautgebietes in gleicher Richtung und bilden so die Haarströme, *Flumina pilorum* (Abb. 477, 478). Diese Ströme konvergieren zum Teile, zum Teile divergieren sie. Die Ausgangspunkte dieser Ströme sind die Haarwirbel, *Vortices pilorum*. Die Haare sind in ihnen teils radiär, teils spiralig angeordnet. Die Treffpunkte der Haarströme bilden zum Teile auch Kreuze, Haarkreuze, welche dort entstehen, wo die Haarströme senkrecht aufeinanderstoßen. So geht der Scheitelhaarstrom von einem einfachen oder doppelten Scheitelhaarwirbel aus. Die meisten Haarströme des Rumpfes konvergieren zum Steißhaarwirbel. Unter ihm befindet sich eine haarlose Stelle, die *Glabella coccygea*. Ist sie grubig eingesenkt, so entsteht die *Foveola coccygea* (betreffs ihrer Entstehung s. S. 759). Von der *Glabella coccygea* verläuft die gleichfalls haarlose *Crista anococcygea* zur Afteröffnung.

Die Haarwirbel und Haarströme besitzen bereits beim Fetus dieselbe Anordnung wie beim Erwachsenen. Trotz individueller Verschiedenheiten ist schon ihre erste Anlage eine regelmäßige. Wodurch diese Regelmäßigkeit bewirkt wird, ist unbekannt. Vielleicht spielt hierbei die Art der Vergrößerung der Körperoberfläche die Hauptrolle: Die Richtung der Haare fällt vielleicht mit jener Richtung zusammen, in welcher die Hautfläche am schnellsten wächst.



Abb. 477. Haarrichtungen an der Vorderseite des fetalen Körpers. Die schwarzen Linien geben die Spaltrichtungen der Haut an. Nach LUDWIG.

Abb. 478. Haar- und Spalt-richtungen an der Rückseite von Kopf und Rumpf. Nach LUDWIG.

Mit der Hautspaltbarkeit bestehen keine ursächlichen Beziehungen. Merkwürdig ist, daß die Haarströme ohne Rücksicht auf die Medianlinie des Körpers verlaufen können.

### Die Entwicklung der Hautdrüsen.

Die Drüsen der Haut entwickeln sich zum Teile unmittelbar von der Epidermis, zum Teile von den Haaranlagen aus.

## a) Die Schweißdrüsen.

Unmittelbar von der Epidermis entstehen die kleinen ekkrinen Schweißdrüsen, und zwar sowohl an den behaarten, wie auch an den haarlosen Hautstellen. An den behaarten Hautstellen entwickeln sich mehrere (bis zu 10) Anlagen dieser Drüsen um je eine Haaranlage (Abb. 467). Die Drüsenanlage wächst als solider Epithelproß von der unteren Fläche der Epidermis in die Tiefe, um dort einen Knäuel zu bilden. Die Anlagen dieser Drüsen gleichen den Haaranlagen, doch bildet sich an ihnen keine der Haarpapille entsprechende Verdichtung des Bindegewebes aus, weshalb die Epithelzapfen auch an ihrem

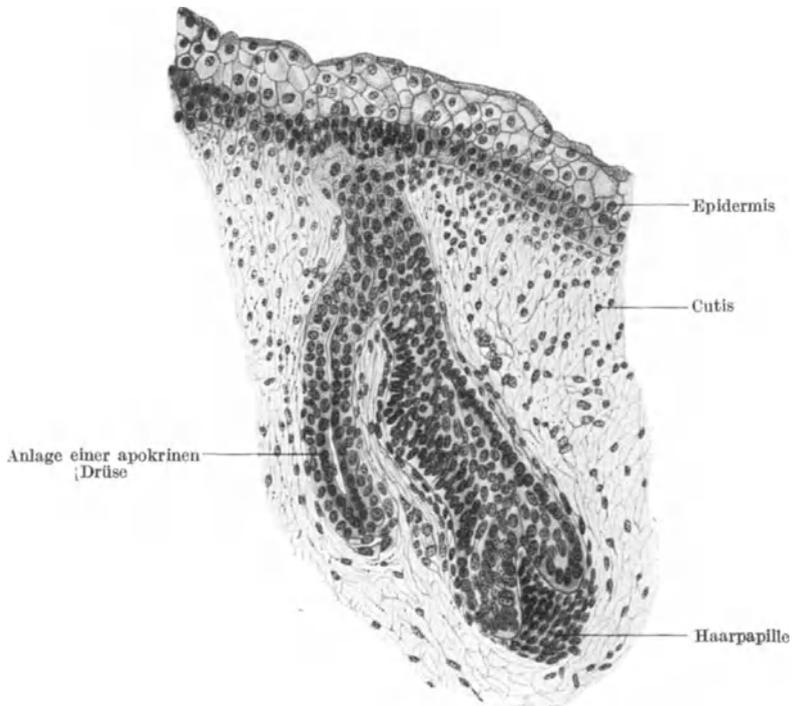


Abb. 479. Längsschnitt durch ein Papillenhaar mit einer Schweißdrüsenanlage. Fetus von 22 cm Scheitel-Steiß-Länge. 232fache Vergrößerung. Mit Benützung einer Abbildung von STEINER.

unteren Ende nicht glockenförmig ausgebildet sind. An den haarlosen Hautstellen (Handteller, Fußsohle) entstehen die Drüsen zuerst, und zwar von Epidermisleisten (Abb. 489) aus, welche sich in der 9.—11. Woche an der unteren Fläche der Epidermis ausbilden. Von diesen Leisten gehen in regelmäßigen Abständen solide Epithelzapfen aus, welche sich in der Cutis schlängeln und zu Drüsen umbilden. Im 7. Fetalmonate tritt eine Lichtung in diesen zunächst soliden Drüsenanlagen auf.

Die großen apokrinen Drüsen entstehen an den Stellen mit besonderer Haarausbildung, d. i. in der Achselhöhle, an der unter dem Nabel gelegenen Bauchhaut, am Mons Veneris, in der Leisten- und Aftergegend, an den Lidhaaren (*Glandulae ciliares Moll*), in der Haut des Scrotum, des Labium minus und an der Brustwarze (*Glandulae areolares Montgomery*). Diese Drüsen entstehen von den Haarfollikeln aus, und zwar an jener Fläche des Follikels, welche mit der Unterfläche der Epidermis einen stumpfen Winkel bildet. Über

der Anlage der Talgdrüse bildet sich an den Haaranlagen dieser Hautabschnitte ein Epithelwulst aus, der rasch zu einem langen, leicht geschlängelten Schlauche auswächst (Abb. 479) und an seinem Ende verdickt ist. Dieses verdickte Ende gestaltet sich dann zum Drüsenknäuel. Bereits zu Ende des 5. Monats tritt eine Lichtung in diesen Drüsenanlagen ein und es hat den Anschein, als ob sie schon im 7. Fetalmonate zu funktionieren beginnen würden.

Sehr merkwürdig ist die Verschiebung dieser Drüsen längs der Haaranlage nach aufwärts bis zur Epidermis, an welcher sie dann frei ausmünden.

Die Entwicklung der apokrinen Drüsen wird erst nach der Geburt beendet. In der Leistengegend bilden sie sich vielleicht wieder zurück.

Das Epithel des Knäuels der Schweißdrüsen ist ursprünglich zweischichtig, später einschichtig. Man nimmt an, daß sich die Zellen der zweiten (unteren) Schichte in die Muskelzellen der Schweißdrüsen umwandeln, so daß alle diese Muskelzellen ektodermaler Herkunft wären.

### b) Die Talgdrüsen.

Zu jeder Haaranlage gehört, wie früher erörtert wurde, auch eine Talgdrüsenanlage. Die meisten Talgdrüsen entstehen daher von den Haaranlagen aus (Abb. 467, 476). Unabhängig von Haaranlagen entstehen jedoch Talgdrüsen an folgenden Stellen: Am Lippenrot der Oberlippe, an den Nasenöffnungen, in der Saumgegend der Wange (s. S. 510), an der Haut der Brustwarze (seltener: des Warzenhofes), im oberen Augenlide (MEIBOMsche Drüsen), in der Pars analis recti, am Praeputium, im vorderen und im unteren Abschnitte der Glans penis und am Labium minus.

An den Haaren erfolgt die Entwicklung von dem bereits beschriebenen Epithelwulste aus (Abb. 474, 475, 476). Er besteht aus Zellen der äußeren Wurzelscheide des Haares, welche außen von hohen Cylinderzellen bekleidet sind. Im Inneren dieses sich durch Zellvermehrung vergrößernden Wulstes vergrößern sich auch die Zellen selbst, sie erhalten eine Wabenstruktur und sammeln Fetttropfen in ihrem Leibe an. Sie werden auf diese Weise zu Talgzellen. Die Drüsenanlage vergrößert sich dadurch, daß sich ihre Zellen stellenweise vermehren und dadurch Ausbuchtungen hervorrufen, welche je nach der Beschaffenheit des Gewebes, in welches sie einwachsen, rundliche, sackförmige oder längliche Gestalt erhalten und in ihrem Inneren Talgzellen ausbilden. Dieser Vorgang schreitet dann in der Richtung zur Haaranlage hin fort. Die oberflächlich gelegenen Zellen aller dieser Läppchen der Talgdrüse differenzieren sich nicht zu Talgzellen, bleiben vielmehr indifferent und besorgen die Zellneubildung.

Die freien, d. h. die nicht mit Haaren zusammenhängenden Talgdrüsen entstehen später als die anderen Talgdrüsen, die des Lippenrotes z. B. erst zur Zeit der Pubertät, die der Vorhaut und der kleinen Schamlippen im 3. Lebensjahre. Ihre Entwicklung erfolgt von soliden Epithelzapfen der Epidermis aus, welche sich wie die Talgdrüsenanlagen der Haare differenzieren.

### c) Die Milchdrüse.

Bei menschlichen Embryonen von 6—7 mm größter Länge tritt an der Seite des Rumpfes eine von der Kiemenbogengegend bis zum Schwanzende reichende Verdickung des Ektoderms auf, wodurch ein ziemlich breiter Streif, der Milchstreif, entsteht. Er verdickt sich bei 9 mm langen Embryonen in dem Gebiete zwischen den Abgangsstellen der vorderen und der hinteren Gliedmaßen vom Rumpfe und besonders in seinem vorderen, im Bereiche der späteren

Brustgegend liegenden Abschnitte zur Milchleiste oder Milchlinie (Abb. 211, 295, 480, 616). Bei Säugetieren mit zahlreichen Milchdrüsen ziehen diese Milchleisten konvergierend von der Achselhöhlen-

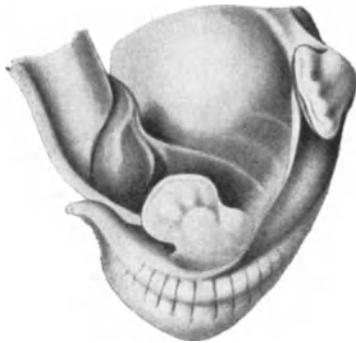


Abb. 480. Milchleiste eines 2monatlichen menschlichen Embryo. 4fache Vergrößerung. Nach KALLIUS.

zur Leistengegend und in ihnen entstehen nun in regelmäßigen Abständen die Anlagen der einzelnen Milchdrüsen. Bei den mit wenigen Milchdrüsen versehenen Säugetieren entwickeln sich diese Drüsen entweder nur im oberen (thorakalen) oder nur im unteren (inguinalen) Abschnitte der Milchleiste. Auch beim Menschen entwickeln sich gewöhnlich zunächst mehrere Anlagen im Brustabschnitte der Milchleiste, sie bilden sich aber normalerweise am Anfange des 3. Monates — bis auf eine — zurück. Aus dieser erhalten bleibenden Anlage entsteht die Milchdrüse, während der Rest der Milchleiste immer niedriger wird und vollständig verschwindet.

Die Anlage der Milchdrüse stellt eine durch Zellvermehrung des Stratum germinativum gebildete Verdickung einer Stelle der Milchleiste dar, welche hügelartig über die Körperoberfläche hervortritt (Abb. 481, 295). Durch Verringerung ihres Höhen- und Vergrößerung ihres Breitendurchmessers wird sie linsenförmig, um dann im 4. Monate als Kolben in die Cutisanlage vorzuragen (Abb. 482). Die Zellen dieser Drüsenanlage unterscheiden sich durch ihre Form, besonders aber durch ihr helleres Aussehen von den benachbarten Ektodermzellen.



Abb. 481. Milchdrüsenanlage eines 12,5 mm langen menschlichen Embryo. 237fache Vergrößerung.

Von diesem Epithelkolben sprossen nun im 5. Fetalmonate mehrere (eventuell bis 25) solide Epithelzapfen aus (Abb. 482, 483), welche an ihrem unteren Ende verdickt sind. Sie verzweigen sich im embryonalen Bindegewebe und diese Endverzweigungen liefern die Läppchen der Milchdrüse, während aus den zuerst entstandenen Epithelsprossen die Milchsäcke und Milchgänge, die Sinus und Ductus lactiferi entstehen. Lichtungen treten in den Epithelzapfen im 7. oder 8. Monate auf, und zwar teils am Beginne, teils am Ende der Sprosse. Bei älteren Feten finden sich gelegentlich neben den Epithelsprossen Haar- und Talgdrüsenanlagen vor.

Während dieser Vorgänge flacht sich die Milchdrüsenanlage an ihrer äußeren Oberfläche ab, so daß sie nicht mehr als Hügel vorspringt, sondern ein flaches, rundes Feld darstellt: Drüsenfeld (Abb. 482). Das umgebende Bindegewebe

wuchert und umgibt dieses Feld mit einem Walle, so daß es eine Vertiefung darstellt, auf deren Grunde sich die kolbenförmig in das Bindegewebe hineinragende epitheliale Milchdrüsenanlage befindet. Da die im Inneren dieses Epithelkolbens befindlichen Zellen verhornen und ausfallen, erweitert sich

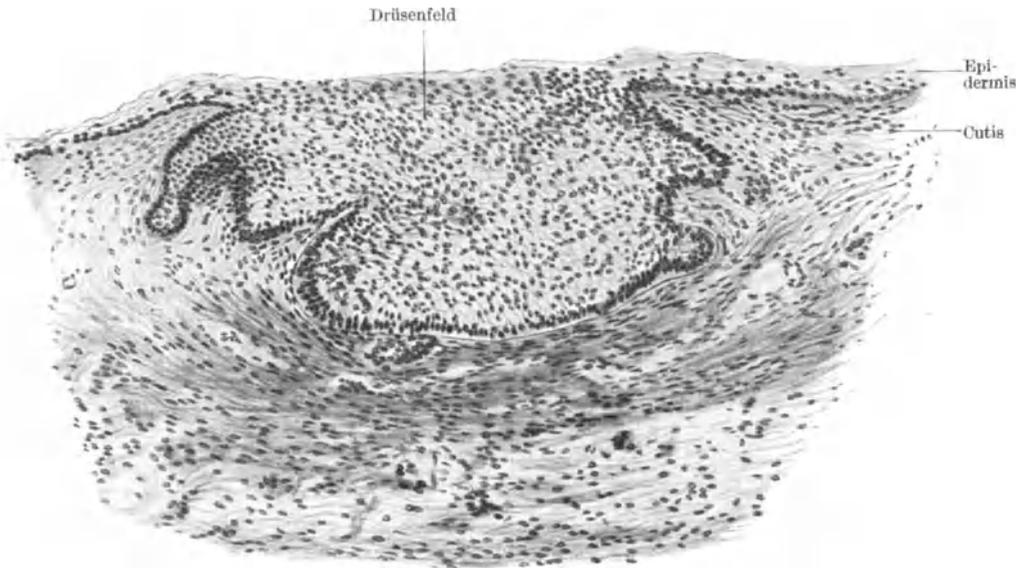


Abb. 482. Milchdrüsenanlage eines menschlichen Fetus von 28 cm Scheitel-Steiß-Länge. 176fache Vergrößerung.

diese Vertiefung zu einer Grube (Abb. 484), in welcher die Milchgänge ausmünden. Zu Ende des Fetallebens oder nach der Geburt erhebt sich das Drüsenfeld infolge Wucherung des Bindegewebes, so daß das die Grube auskleidende Epithel wieder nach außen vorgelagert wird. Erst durch diese Erhebung des

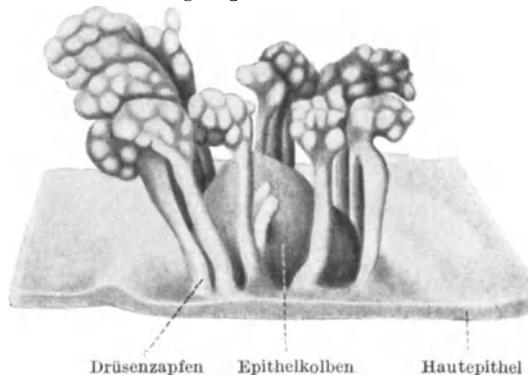


Abb. 483. Modell der epithelialen Milchdrüsenanlage von einem 38 cm langen menschlichen Fetus. 33fache Vergrößerung. Nach BROMAN.

Drüsenfeldes bildet sich die Brustwarze aus. Individuelle Verschiedenheiten des Grades und des Zeitpunktes dieser Erhebung verursachen die graduell und zeitlich verschiedene Ausbildung der Brustwarze. Die Hemmung dieses Vorganges führt zur Entstehung einer Hohlwarze.

Die Anlage des Warzenhofes ist bereits bei 15–20 cm langen Feten dadurch erkennbar, daß sie haarlos bleibt, während an der übrigen Brusthaut die Wollhaare schon empor sprossen. Sie stellt einen kreisförmigen Bezirk dar, der glatt und heller gefärbt als seine Umgebung ist. Im 5. Fetalmonate treten in diesem Bezirke Drüsenanlagen auf, und zwar teils als einzelne solide Epithelstränge, teils als Wucherungen des Ektoderms, ähnlich der Milchdrüsenanlage. Diese Drüsen wachsen stärker in die Länge und verzweigen sich auch mehr als die Schweißdrüsen. Sie bilden die *Glandulae areolares*, welche bereits im 9. Fetalmonate sekretionsfähig sind.

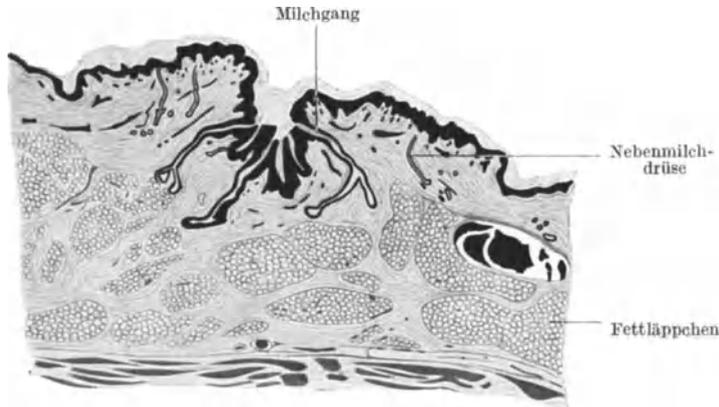


Abb. 484. Schnitt durch die Milchdrüsenanlage eines 8 monatlichen männlichen Fetus. 34fache Vergrößerung. Nach PINKUS.

In dem die Milchdrüsenanlage umgebenden Bindegewebe ordnen sich die Zellen konzentrisch an, die Zahl der Blutgefäße nimmt in diesem Gewebe erheblich zu und glatte Muskelfasern treten in ihm auf.

Die Milchdrüsen bilden sich bei beiden Geschlechtern zunächst in gleicher Weise aus — nach einer Angabe sollen sie jedoch bei männlichen Feten rascher als bei weiblichen wachsen — und sie sind bei Neugeborenen sekretionsfähig. Durch die in das fetale Blut gelangenden mütterlichen Hormone (Placentarhormone) wird das Wachstum der Milchdrüse des Fetus — des weiblichen sowohl wie des männlichen — in den beiden letzten Schwangerschaftsmonaten mächtig angeregt, gleichzeitig aber die Milchsekretion gehemmt. Nach der Geburt fällt dieser hemmende Einfluß fort und man kann nun sowohl bei weiblichen, als auch bei männlichen Neugeborenen Sekret aus der relativ großen Milchdrüse auspressen (sog. Hexenmilch, S. 241). Diese Sekretion erlischt jedoch, sobald nach der Geburt die mütterlichen Hormone aus dem Blute des Kindes verschwinden und das zu Ende der Schwangerschaft überstürzte Wachstum der Milchdrüse zum Stillstande kommt. Während sich später die Milchdrüse bei männlichen Individuen nicht weiter entwickelt, tritt bei weiblichen Individuen eine Weiterentwicklung zur Zeit der Pubertät ein. Gleichzeitig wird um die Drüsengänge Fett abgelagert. Schwangerschaft und Stillen regen die volle Ausbildung der Drüse an, nach dem Stillen tritt eine teilweise Rückbildung ein. Erst nach Eintritt des Klimakteriums verschwinden die Drüsengänge und die Lichtungen der Milchgänge, so daß die Milchdrüse im wesentlichen verschwindet. An Stelle des Drüsengewebes tritt jedoch Fettgewebe auf. — Da die Milchdrüse bei männlichen Individuen zwar keine Weiterentwicklung erfährt, aber doch erhalten bleibt, kann sie im späteren Leben unter abnormen — hormonalen — Einflüssen zur Weiterentwicklung angeregt werden (Gynäkomastie).

Außer an den normalen können sich Brustdrüsen, bzw. Brustwarzen, auch an anderen Körperstellen entwickeln. Es kann sich hierbei um verkleinerte Milchdrüsen mit einem Drüsenkörper, mit Ausführungsgängen, Brustwarze und Warzenhof handeln — Hypermastie; oder um verschieden gut ausgebildete Brustwarzen ohne Drüsengewebe — Hyperthelie; oder endlich um Milchdrüsengewebe ohne Warze, mit selbständiger Ausmündung der einzelnen Drüsen auf der Hautoberfläche — Hyperadenie. Bis 40 solcher Anlagen konnten — in rudimentärer Form — beobachtet werden. Normalerweise wird ja, wie erwähnt wurde, mehr als eine Brustdrüse auf jeder Körperseite angelegt, wenn sich auch später nur je eine weiter entwickelt. Man hat das Vorkommen solcher überzähliger Brustdrüsen

im Sinne der Descendenzhypothese als „Atavismus“ hingestellt und angenommen, daß die Lage dieser Drüsen jenen Linien entspreche, längs welcher sich die Milchdrüsen bei Säugetieren mit vielen Brustdrüsen entwickeln, nämlich längs zwei von den Achselhöhlen zur Leistenbeuge konvergent verlaufenden Linien. Wie man jedoch aus der Abb. 485 ersieht, ist dies nicht der Fall, vielmehr können sich derartige überzählige Bildungen auch an Körperstellen entwickeln, an welchen normalerweise auch bei Säugetieren mit vielen Milchdrüsen keine Milchdrüsen vorkommen: an der Haut des Rückens, in der Geschlechts- und Gesäßgegend, an der inneren und äußeren Oberfläche des Oberschenkels. Schon dieser Umstand

spricht gegen einen „Atavismus“, ganz abgesehen davon, daß sich gegen jede „atavistische“ Erklärung schwerwiegende Gründe allgemeiner Natur vorbringen lassen. Das Vorkommen überzähliger Drüsen und Brustwarzen läßt sich daher nicht als „Atavismus“ auffassen, erklärt sich vielmehr ohne Schwierigkeit aus dem früher über die Organogenese Gesagten (S. 166): Nicht bestimmte Punkte des Ektoderms sind für die Bildung der Milchdrüsen vorbestimmt, vielmehr kommt die Potenz zur Bildung von Milchdrüsen und Brustwarzen ursprünglich einem großen Ektodermgebiete — vielleicht dem ganzen Epidermisbereiche — zu. Normalerweise wird diese Potenz im Laufe der Entwicklung auf ein immer enger werdendes Gebiet eingeeengt, abnormerweise aber kann sie an einzelnen Stellen entfacht und so die Bildung von überzähligen Milchdrüsen und Brustwarzen verursacht werden. Wie aus der Abb. 485 erhellt, ist das Gebiet, in welchem sich derartige überzählige Bildungen vorfinden, in der Brust- und Leistengegend besonders groß: Hier ist die erwähnte Potenz offenbar besonders kräftig und hier erhält sie sich auch länger, bevor sie schwindet, bzw. bevor sie sich — im Brustgebiete — auf einer bestimmten Stelle entfaltet.

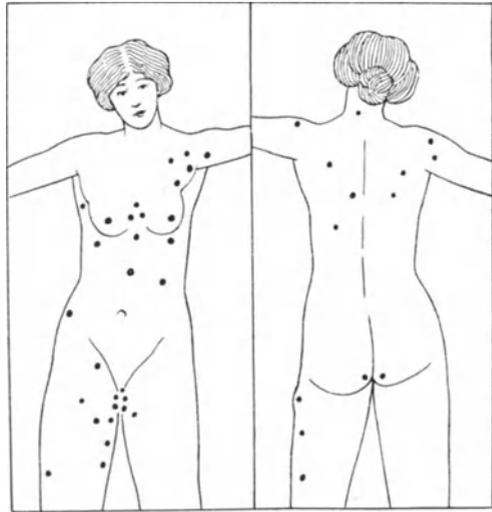


Abb. 485. Übersicht über die Lage der bisher bekannt gewordenen überzähligen Milchdrüsen. Nach SURMONT.

### Rudimentäre Hautorgane.

In derselben Weise wie die überzähligen Milchdrüsen und Brustwarzen sind die den Haaranlagen oder den hyperthelialen Bildungen ähnlichen

Epidermisverdickungen aufzufassen, welche sich gelegentlich bei Embryonen vorfinden. Diese Bildungen wurden am Ober- und Unterarme (Abb. 486, 643),



Abb. 486. Rudimentäre Hautorgane an der linken oberen Gliedmaße eines menschlichen Embryo von 28,84 mm Länge. 6,8fache Vergrößerung. Lichtbild von HOCHSTETTER.

in der Hand- und Fußwurzelgegend, an der Volar- und Plantarfläche von Hand und Fuß, in der Leistenbeuge und am Hodensacke festgestellt. An der Seitenfläche der Nase, am Mundwinkel und an der Unterlippe werden ferner gelegentlich Haaranlagen beobachtet. An manchen von diesen Stellen finden sich bei gewissen Säugetieren normalerweise Spürhaare vor (Vibrissae carpaes, tarsales und anderes mehr). Die beim Menschen gelegentlich vorkommenden Epithelverdickungen als Atavismen zu deuten und mit diesen Spürhaaren in genetische Beziehung zu bringen, ist jedoch — abgesehen von anderen, gegen den „Atavismus“ überhaupt sprechenden Umständen — schon aus dem Grunde unzulässig, weil diese Epithelverdickungen auch an Stellen vorkommen, an welchen sich keine Spürhaare entwickeln. Es handelt sich vielmehr auch hierbei um die Entfaltung von Potenzen, welche dem Ektoderm überhaupt zukommen: Die Epidermis besitzt ursprünglich die Fähigkeit, überall Haare oder Milchdrüsen zu entwickeln. Normalerweise wird

diese Fähigkeit nur an gewissen Hautstellen entfaltet, sie kann aber unter besonderen Umständen auch an anderen Hautstellen zur Entfaltung gelangen. Dies erfolgt allerdings zumeist in unvollkommener Form, so daß diese Epithelverdickungen histologisch unvollkommen ausgebildet sind, daher nicht immer sicher als Haare oder Drüsen gedeutet werden können.

### Die Entwicklung der Nägel.

Die Haut an der Rückenfläche der Finger und Zehen unterscheidet sich bei Feten bis zu einer Körperlänge von  $4\frac{1}{2}$  cm nicht von der übrigen Finger- bzw. Zehenhaut. Erst von dieser Körperlänge ab beginnt sich eine mikroskopisch wahrnehmbare Veränderung auszubilden, insofern als das Epithel am Rücken der Endphalangen mehrschichtiger als die 2—3schichtige Haut der übrigen Phalangen wird. Auch nehmen die bis dahin cylindrischen Zellen des Stratum germinativum eine kubische Form an, die sie von da ab auch behalten. Diese veränderte Epidermiszone wird als primäres Nagelfeld (Abb. 220, 221 b) bezeichnet. Da sich das Gewebe dieses Feldes langsamer als das seiner Umgebung vermehrt, wird es hinten und seitlich von der umgebenden Haut wallartig überwachsen, erscheint daher vertieft (davon auch der Name: „primäres Nagelgrübchen“). Das gewucherte Gewebe um das Nagelfeld wird als Nagelwall, die Furche zwischen ihm und dem Nagelfelde als Grenzfurche (seitliche und hintere Grenzfurche) bezeichnet. Vorne wird das Nagelfeld durch eine Einsenkung — vordere Nagelrinne oder Nagelsaum — begrenzt (Abb. 489).

Auf dem Nagelfelde verdickt sich das Epithel und bildet so den Vornagel (Abb. 487). Dies ist noch kein Nagel, denn er stellt keine einheitliche verhornte Masse, sondern nur eine besondere Bildung des Epithels, eine Epithelverdickung dar. In deren Mitte tritt allerdings eine Verhornung der Zellen ein,

so daß mitten im Epithel eine Hornlamelle („falscher Nagel“) entsteht. Es ist dies einer der ersten Verhornungsvorgänge mit Keratohyalinbildung im Bereiche der Haut.

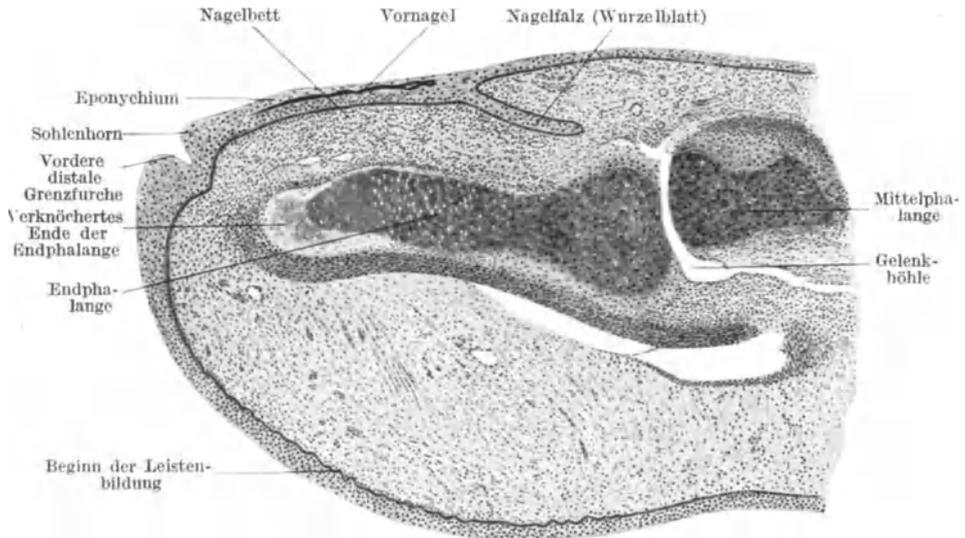


Abb. 487. Längsschnitt durch das Fingerende eines menschlichen Fetus von 14 cm Scheitel-Steiß-Länge. 55fache Vergrößerung.

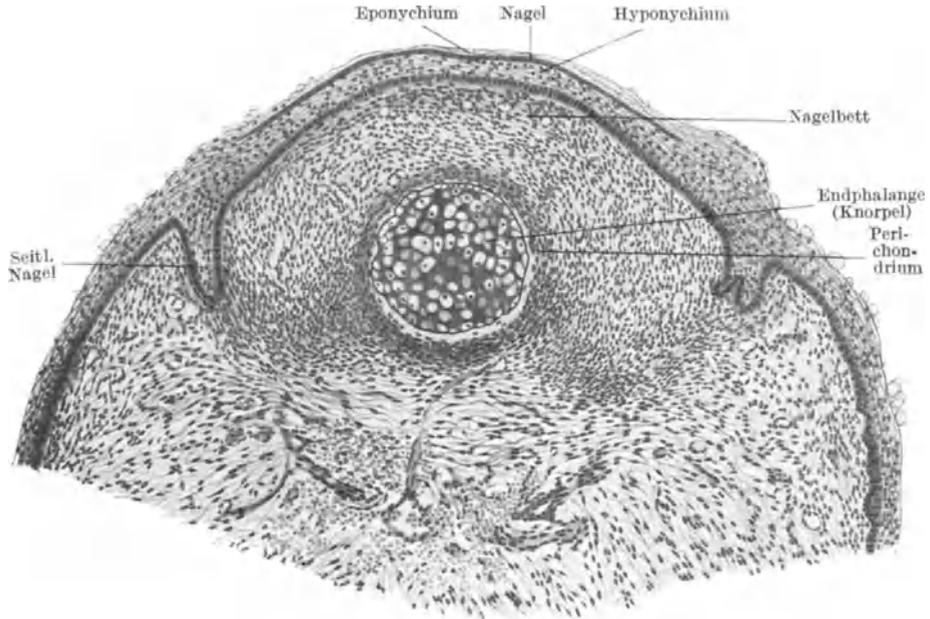


Abb. 488. Querschnitt durch das Endglied eines Fingers eines Fetus von 14 cm Scheitel-Steiß-Länge. 118fache Vergrößerung.

Die Bildung des Nagels (der Nagelplatte) geht von dem Wurzelblatte aus, d. i. von einer Einwucherung des Epithels des Nagelfeldes in die hintere

Grenzfurche. Über diesem Wurzelblatte höhlt sich die hintere Grenzfurche aus, wodurch eine unter dem Nagelwalde und über dem Wurzelblatte befindliche

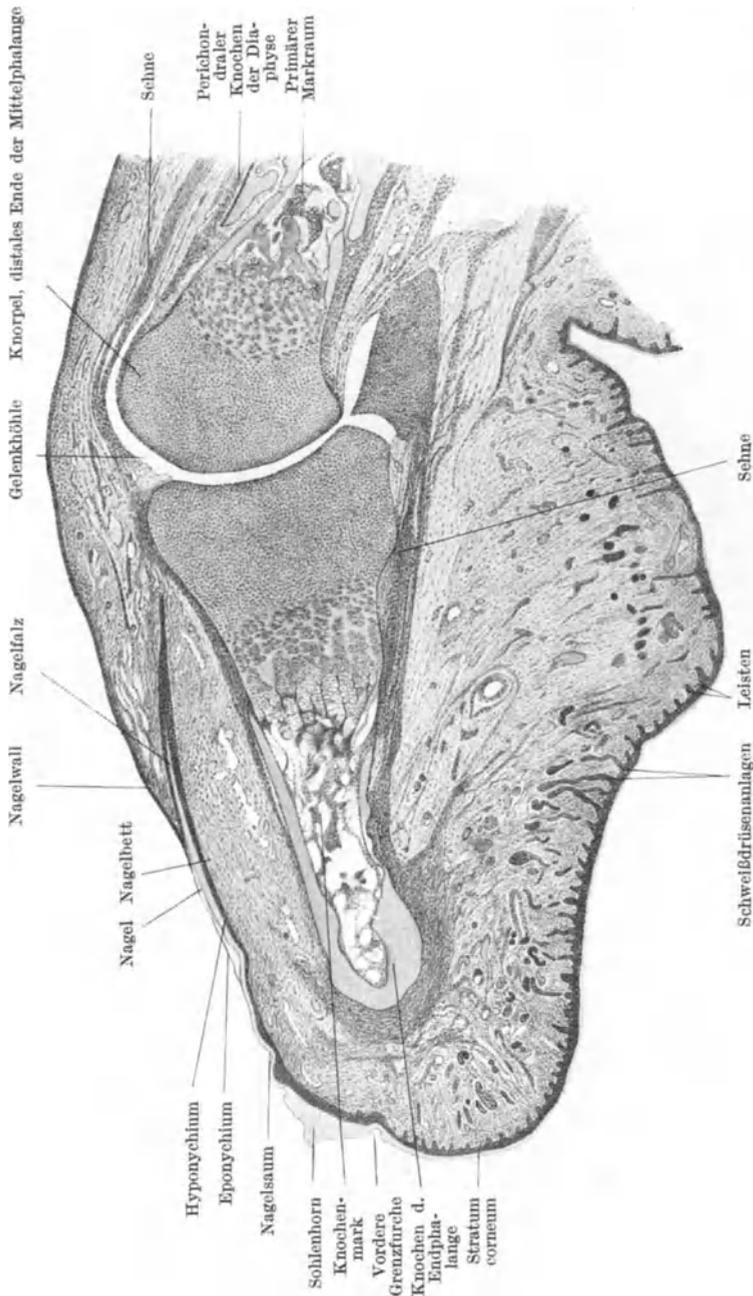


Abb. 489. Längsschnitt durch das Fingerende eines menschlichen Fetus von 32 cm Scheitel-Steiß-Länge. 26,5fache Vergrößerung.

Tasche, der Nagelfalz, die Nageltasche, entsteht (Abb. 487—489, 622). Sie setzt sich als seitlicher Nagelfalz nach beiden Seiten hin fort (Abb. 488). Zu Anfang des 5. Fetalmonates beginnt nun das Epithel des Wurzelblattes

zu verhornen, und zwar ohne Keratohyalinbildung. Diese Verhornungszone reicht vom hinteren Rande des Wurzelblattes, also vom hinteren Ende der Nageltasche, bis zum vorderen Rande der Lunula des Nagels, d. h. bis zum vorderen Rande jenes Gebietes, in welchem sich kleine, das Licht stark reflektierende Vakuolen in den Zellen des Nagels entwickeln. Diese Zone stellt die Matrix (proximale Nagelmatrix) des Nagels dar. Von ihr aus erfolgt während des ganzen Lebens die Bildung des Nagels, und zwar derart, daß die hintersten Zellen der Matrix die oberen Schichten, die weiter vorne liegenden die Mitte und die vordersten die unteren Schichten des stetig nach vorne wachsenden Nagels bilden. Da diese Bildung innerhalb des Epithels des Nagelfeldes erfolgt, befindet sich über und unter dem vorwachsenden Nagel Epidermis, das Eponychium, bzw. das Hyponychium (Abb. 487—489). Trotz des auf seiner oberen Fläche ruhenden Eponychiums ist jedoch der Nagel durch seine weiße Farbe von der Umgebung unterscheidbar. Das Eponychium stellt eine dünne verhornte Schichte dar, welche im 7. Fetalmonate fast ganz abgestoßen wird und sich nur als schmaler Saum am freien Rande des Nagelwalles erhält. Das nicht verhornende Hyponychium ruht dem Bindegewebe des Nagelgliedes, dem Nagelbette, auf (Abb. 487—489, 622).

Das vor der Nagelmatrix befindliche Gebiet des Nagelfeldes beteiligt sich an der Bildung des Nagels nicht. Sein Epithel ist auch nicht so dick wie jenes der Nagelmatrix.

Die untere Fläche des Nagels ruht auf dem unverhornten Hyponychium und setzt sich nach vorne in eine Erhebung der Haut fort (Abb. 487, 489), welche als Sohlenhorn bezeichnet wird. Bei Säugetieren entwickelt sie sich zur Kralle bzw. zum Hufe. Da sich ihre Hornschichte in die untere Fläche des vorwachsenden Nagels fortsetzt, wird sie auch als terminale Nagelmatrix bezeichnet. Unter dem Sohlenhorne liegt eine das Dorsum von der Vola des Nagelgliedes abgrenzende Furche, die vordere oder distale Grenzfurche oder Grenzsäum (Abb. 487, 489).

Der vordere Rand des Nagels wächst über den vorderen Rand des Nagelbettes vor und wird, indem er das Eponychium durchbricht, im 7. Fetalmonate frei. Er ist dünn und schmal und ragt beim Neugeborenen weit über die Fingerbeere vor. Erst später verdickt und verbreitert er sich.

## Die Organe des mittleren Keimblattes.

Die Differenzierung des mittleren Keimblattes unterscheidet sich von jener der beiden anderen Keimblätter vor allem dadurch, daß ein Teil der Mesodermzellen vor seiner Differenzierung seinen epithelialen Charakter aufgibt und das „embryonale Bindegewebe“ oder „Mesenchym“ bildet, um sich dann erst in besonderer Weise zu differenzieren. Man kann daher bei den mesodermalen Organen eine Gruppe unterscheiden, bei welcher die betreffenden Organzellen durch unmittelbare Umbildung der noch epithelialen Mesodermzellen entstehen, während diese Zellen bei einer anderen Organgruppe aus dem embryonalen Bindegewebe hervorgehen — „mesenchymale Organe“. Zu der ersterwähnten Gruppe gehören die aus der Muskellamelle der Urwirbel entstehenden Muskeln, die aus der Mittelplatte der Urwirbel hervorgehenden Teile des Urogenitalapparates und die aus dem Cölomepithel stammende Rinde der Nebenniere. Hierzu kommt noch das Epithel der Pleura-, Perikardial- und Peritonealhöhle. Zu der zweiten Gruppe gehören alle übrigen aus dem Mesoderm hervorgehenden Organe wie sie bereits früher aufgezählt wurden (s. S. 143).

Eine derartige Sonderung ist jedoch nicht ohne gewisse Schwierigkeiten durchführbar. Epithel- und embryonale Bindegewebszellen sind in frühen Entwicklungsstadien nicht wesentlich voneinander verschieden, da sie ja nur verschiedene Erscheinungsformen der Zellen darstellen. Die Muskeln z. B. entstehen sowohl von Epithelzellen aus (Muskellamelle des Urwirbels, Muskeln der Iris), wie auch und ganz besonders aus embryonalem Bindegewebe. Bei der zuerst genannten Organgruppe entstehen ferner sowohl die epithelialen, als auch die bindegewebigen Anteile der betreffenden Organe aus einer gemeinsamen epithelialen Anlage.

Entsprechend der Vielfältigkeit der bereits früher aufgezählten Leistungen des Mesoderms kommen seinen Zellen ursprünglich auch zahlreiche Potenzen zu. Manche von ihnen erhalten sich in den Mesodermzellen trotz deren Differenzierung. Gerade die vom Mesoderm stammenden Zellen und Gewebe weisen daher — infolge ihrer latenten Potenzen — eine oft überraschende Umbildungsfähigkeit auf, wenn sie im späteren Leben unter abnorme Umstände geraten. Dies gilt insbesondere von den aus dem embryonalen Bindegewebe entstandenen bindegewebigen Elementen.

Dem embryonalen Bindegewebe fällt zunächst die Rolle eines Füll- und Stützgewebes zu. Als Stützgewebe fungiert jedoch im zentralen Nervensystem auch die ektodermale Glia und bei der Bildung des Achsenskelettes tritt als erstes stützendes Element die entodermale Chorda dorsalis auf.

## Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane.

Trotz verschiedener Funktion gehören Harn- und Geschlechtsorgane anatomisch zusammen. Diese Tatsache läßt sich nur aus der Entwicklung dieser Organe verstehen. Harn- und Geschlechtsorgane entwickeln sich nämlich aus demselben Keimblatte und in unmittelbarer Nachbarschaft voneinander. Die Ausführungsgänge ihrer Drüsenkörper münden ferner gemeinsam in der Kloake aus und werden erst später voneinander getrennt. Endlich werden Teile des Drüsenkörpers sowie der Ausführungsgang des Harnorganes zum Aufbau des Geschlechtsapparates herangezogen, wobei jedoch naturgemäß ein Funktionswechsel eintreten muß.

## Die Entwicklung der Niere und des Harnleiters.

Bei der Entwicklung der Harnorgane des Menschen — und aller anderen Amnioten — treten nacheinander drei Nierengenerationen auf: Die Vorniere, Pronephros; die Urnieren, Mesonephros, WOLFFScher Körper; die Nach-, Dauer- oder bleibende Niere, Metanephros.

Zwischen dieser Aufeinanderfolge dreier Nierengenerationen in der Ontogenese der Amnioten und der Ausbildung der Niere bei den verschiedenen Arten der Wirbeltiere besteht ein Parallelismus: Nur bei im zoologischen System tiefstehenden Wirbeltieren bildet sich eine während des ganzen Lebens funktionsfähige Vorniere aus (bei Amphioxus, bei den Myxinen und bei Bdellostoma). Bei den höher stehenden Wirbeltieren (Petromyzonten, Selachier, Ganoiden, Teleosteer, Dipneusten, Amphibien) entsteht zunächst eine Vorniere, welche bis zu einer bestimmten, zum Teile verhältnismäßig späten Periode der Entwicklung funktioniert, um dann zugrunde zu gehen und durch die Urnieren ersetzt zu werden. Die Ausbildungsart der Vorniere ist dabei eine verschiedene und gerade bei den im System tiefstehenden Selachiern eine sehr unvollkommene. Bei den amnioten Wirbeltieren (Sauropsiden und Säugetieren)

endlich entsteht zunächst eine — durchwegs unvollkommene und funktionsunfähige — Vorniere, welcher eine Urnieren folgt, die zwar bei den meisten gut ausgebildet ist, die aber wahrscheinlich nicht bei allen Amnioten als Ausscheidungsorgan fungiert; zum Ausscheidungsorgan entwickelt sich die bei den Amnioten als dritte Nierengeneration auftretende Nachnieren, während sich die Urnieren zum größten Teile rückbildet und mit ihren Resten in den Dienst des Geschlechtsapparates tritt.

Diesen Parallelismus zwischen der vergleichenden Anatomie und der Ontogenese hat man im Sinne der Descendenzhypothese als eine Übereinstimmung der Ontogenese mit der Phylogenese gedeutet: Das Nacheinanderentstehen der drei Nierengenerationen in der Ontogenese soll der phylogenetischen Entstehung dieser Generationen entsprechen, die Urnieren sei demnach aus der Vornieren und die Nachnieren aus der Urnieren entstanden. Allein dieser Annahme widerspricht der Umstand, daß diese drei Nierenarten bei der Ontogenese nicht allmählich auseinander — also die späteren Formen aus den bereits vorhandenen — entstehen, daß vielmehr jede der drei Generationen sich als etwas Neues, von der früheren Generation unabhängiges entwickelt. Die ältere Generation geht sogar zum größten Teile zugrunde und wird — soweit sie erhalten bleibt — anders verwertet, so daß sie einem Funktionswechsel unterliegt. Der phylogenetischen Deutung in dem erwähnten Sinne widerspricht auch der Umstand, daß sich gerade bei den im System so tiefstehenden — also nach der Descendenzhypothese ein älteres Entwicklungsstadium darstellenden — Selachiern nur eine rudimentäre Vornieren ausbildet.

Die drei Nierengenerationen folgen bei der Ontogenese nicht bloß zeitlich, sondern auch örtlich aufeinander. Während sich die Vornieren bei jenen Organismen, bei welchen sie zeitlebens funktioniert, im Bereiche fast des ganzen Rumpfes ausbildet, entwickelt sie sich bei den übrigen nur in dessen vorderem Abschnitte und im Hinterkopfe, weshalb sie auch als Vor- oder Kopfnieren bezeichnet wird. Hinter dem der Vornieren zukommenden Abschnitte bildet sich dann die Urnieren aus. Bei den eine Nachnieren besitzenden Amnioten kommt es nicht bloß zu einer Rückbildung der Vor-, sondern auch des größten Teiles der Urnieren, hinter welcher sich die Nachnieren entwickelt.

Je geringer die Rolle der Vor- bzw. der Urnieren bei der Entwicklung ist, desto kleiner ist auch im allgemeinen das diesen Organen zufallende Gebiet und desto geringer ist der Grad ihrer Ausbildung. Während demnach z. B. die Vornieren bei den eine Urnieren als Dauerorgan besitzenden Tierarten gut entwickelt ist, ist sie bei den Amnioten nur rudimentär ausgebildet. Denn bei den erst-erwähnten Tierarten funktioniert die Vornieren vor Ausbildung der Urnieren, bei den Amnioten dagegen kommt ihr, wenn überhaupt eine, so gewiß keine bedeutende Funktion mehr zu. Aus der Stellung eines Organismus im zoologischen System darf jedoch nicht ohne weiteres auf die Größe und auf den Ausbildungsgrad der Vor- oder Urnieren geschlossen werden: Die Selachier z. B. besitzen, wie erwähnt wurde, eine rudimentäre Vornieren, obzwar sie im zoologischen System sehr tief stehen; beim Menschen wiederum ist die Vornieren besser als bei allen anderen Säugetieren ausgebildet und mindestens so deutlich wie bei den Reptilien unterscheidbar. Während ferner die Urnieren z. B. bei der Ratte nur schlecht ausgebildet ist und keine Glomeruli besitzt, ist sie beim Menschen ziemlich gut entwickelt und erreicht beim Schweine eine ungewöhnliche Größe. Diese Verschiedenheiten der Urnieren stehen vielleicht mit der Art der Placenta in Beziehung: Dort, wo der Säfteaustausch zwischen fetalem und mütterlichem Blute leicht möglich ist (Placenta haemochialis des Menschen), bedarf es keines besonderen oder besonders gut ausgebildeten Ausscheidungsorganes im fetalen Körper wie dort, wo das mütterliche Blut nicht

in unmittelbarem Kontakte mit dem Chorionepithel steht (Placenta epithelio-chorialis des Schweines).

Dieser zeitlichen und örtlichen Aufeinanderfolge entspricht auch eine fortschreitende funktionelle Vervollkommnung der drei Nierengenerationen. Die Vorniere ist auch dort, wo sie zeitlebens funktioniert, ein unvollkommenes Organ, dem sich daher zumeist noch eine Urnieren hinzugesellt. Bei den übrigen Tierarten wird sie durch die leistungsfähigere Urnieren ganz verdrängt. Die Nachnieren wiederum verdrängt bei den Amnioten die weniger leistungsfähige Urnieren, bei den Reptilien erst spät, erst nachdem die Embryonen dieser Tiere die Eischalen gesprengt haben. Diese funktionelle Vervollkommnung wird in der Wirbeltierreihe wie auch in der Ontogenese erreicht durch die Abnahme der Größe und durch die Zunahme der Zahl der Glomeruli, sowie durch die zunehmende Länge der Harnkanälchen — also durch die Vergrößerung der ausscheidenden Fläche.

Jedes dieser drei Harnorgane besteht aus einem Drüsenkörper und aus dem in die Kloake mündenden Ausführungsgange (Vor-, Urnierenang, primärer und sekundärer Harnleiter, Ureter). In ihm münden die im Drüsenkörper befindlichen Kanälchen, die Harnkanälchen (Vor-, Ur-, Nachnierenkanälchen); sie verlaufen zuerst quer zur Längsrichtung des Körpers, also auch quer zum Ausführungsgange, weshalb man sie auch als Querkanalchen bezeichnet. Später bilden sie Schlingen. Am Aufbaue der Nieren beteiligen sich ferner die Nierenkörperchen oder MALPIGHISCHEN Körperchen, bestehend aus den Nierenkammern mit den von ihnen umschlossenen Gefäßknäueln, Glomeruli (Vor-, Ur-, Nachnierenkörper, -kammern und -glomeruli). In der Ur- und Nachnieren werden die Kammern als Glomeruluskapseln (Capsulae glomeruli) oder als BOWMANSCHE Kapseln bezeichnet. Bei der Vornieren liegen die Gefäßknäuel teils außerhalb, teils innerhalb des Drüsenkörpers (Abb. 492 d) — äußere und innere Gefäßknäuel — bei der Ur- und Nachnieren nur innerhalb des Drüsenkörpers. Bei der Vornieren kann es ferner nicht bloß innere, sondern auch äußere Kammern geben, während die Ur- und die Nachnieren nur innere Kammern besitzen.

Der Entstehungsort der drei Nierengenerationen ist derselbe: Wie bereits geschildert wurde (S. 135), schiebt sich zwischen den Urwirbel und die Seitenplatten ein Abschnitt des Ursegmentes ein (Abb. 492 a), welcher als Mittelplatte, Ursegmentstiel (Zwischenstück, Urwirbelkommunikation, Verbindungsstrang, intermediäre Zellmasse) bezeichnet wird. Dies ist der Mutterboden für die Nieren, weshalb er auch als Nephrotom bezeichnet wurde. Die Anlage jeder der drei Nierenarten ist daher keine einheitliche, sie setzt sich vielmehr aus ebenso vielen Teilen zusammen, als Ursegmentstiele an ihrer Bildung beteiligt sind, d. h. also, sie ist segmental. Dieser segmentale Aufbau der Anlage ist jedoch nur im Bereiche der vorderen Ursegmente — beim Menschen nur der 8—9 vorderen Ursegmente — zu erkennen; vom 10. Ursegmente (6. Halssegmente) ab liegen die den Ursegmentstielen entsprechenden Abschnitte der Ursegmente beim Menschen so dicht beisammen, daß sie zu einer einheitlichen Gewebsmasse zusammenfließen, welche als nephrogenes Gewebe oder als nephrogener Gewebstrang (Abb. 490) bezeichnet wird. Aus ihm entstehen die Kanälchen der Urnieren und der Nachnieren. In der Höhe des 3. Lendensegmentes wird nämlich der nephrogene Gewebstrang durch eine Zone lockeren Bindegewebes („Zwischenblastem“) unterbrochen und dadurch in einen längeren, vom 6. Hals- bis zum 3. Lendensegmente reichenden kranialen und in einen kürzeren, vom 3. bis zum 5. Lendensegmente reichenden caudalen Abschnitt geteilt (Abb. 490). Aus dem kranialen Abschnitte entsteht die Urnieren, aus dem caudalen Abschnitte entstehen die sezernierenden Teile der Nachnieren. Man

bezeichnet daher den kranialen Abschnitt als meso-, den caudalen als metanephrogenes Gewebe. Während das mesonephrogene Gewebe einen langen, vom 6. Hals- bis zum 3. Lendensegmente reichenden Strang darstellt, bildet das metanephrogene nur einen kleinen, vom 3.—5. Lendensegmente reichenden, rundlichen Zellhaufen.

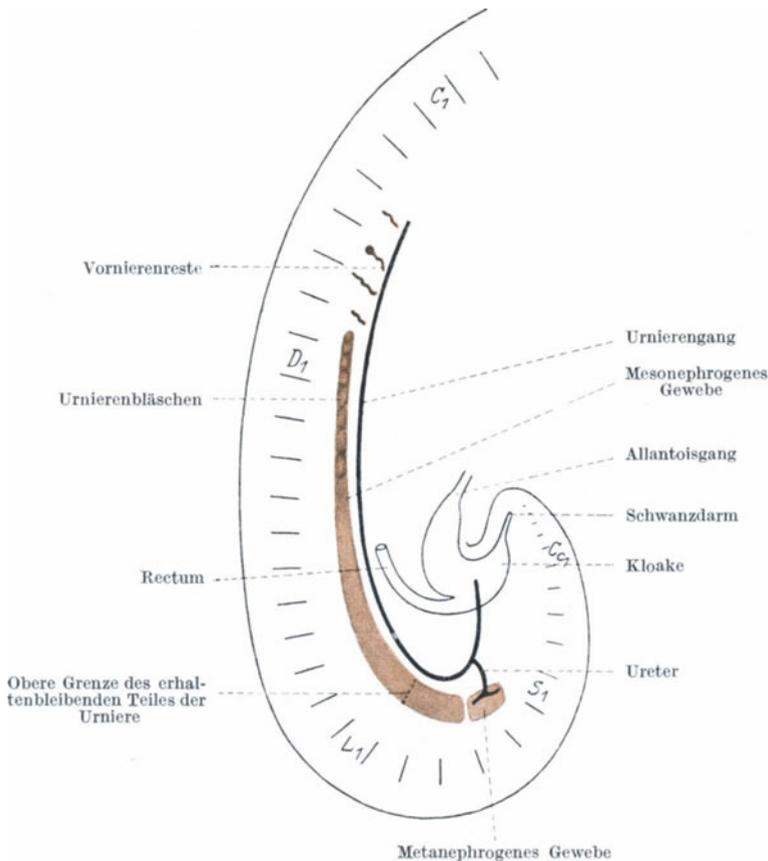


Abb. 490. Schematische Darstellung der Anlagebezirke der menschlichen Vor-, Ur- und Nachniere; C<sub>1</sub>, D<sub>1</sub>, L<sub>1</sub>, S<sub>1</sub>, C<sub>1</sub> 1. Cervical-, Dorsal-, Lumbal-, Sakral- und Coccygealsegment.

Die für die Mittelplatte gleichfalls verwendeten Bezeichnungen Urogenitalplatte und Gononephrotom sind insofern zutreffend, als die Keimdrüse und ihr Ausführungsgang, der MÜLLERSche Gang, in unmittelbarer Nähe des Mutterbodens der Urniere entstehen.

Die Ursegmentstiele lösen sich von den Urwirbeln (Abb. 492 c) und auch von den Seitenplatten ab. Die aus ihnen entstehenden Gebilde liegen infolgedessen außerhalb der von den Seitenplatten umschlossenen Leibeshöhle, der späteren Peritonealhöhle, d. h. also sie liegen retroperitoneal.

### Die Vorniere, Pronephros.

Die Entwicklung der gut ausgebildeten Vorniere der niederen Wirbeltiere wird damit eingeleitet, daß die seitliche (parietale) Lamelle des betreffenden Ursegmentstieles durch Zellvermehrung einen soliden, sich bald aushöhlenden Epithel sproß bildet, welcher lateralwärts, also gegen das Ektoderm zu, vorwächst

(Abb. 491, 492). Er wird als *Vornierenwulst* bezeichnet. Das freie Ende dieses Wulstes biegt caudalwärts um und wächst caudalwärts weiter. Es wächst dadurch auf das freie Ende des nächstfolgenden *Vornierenwulstes* zu, mit dem es sich vereinigt. Dies wiederholt sich bei den übrigen *Vornierenwulsten* (Abb. 491), so daß ein epithelialer Längsstrang entsteht. Dieser wächst lateral von den *Ursegmentstielen*, bzw. vom nephrogenen Gewebe über den Bereich der *Vornierenwulste* hinaus caudalwärts weiter, wobei sein hinteres, freies Ende dem

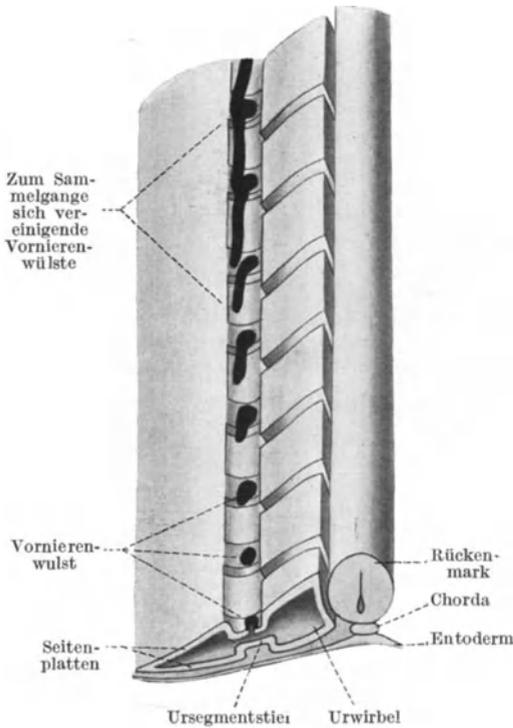


Abb. 491. Schema der Entwicklung der Vorniere.  
Nach FELIX.

Ektoderm dicht anliegt. Dieses Endstück des Stranges biegt schließlich ventralwärts um und legt sich im Gebiete der Kloakenmembran der Seitenwand der entodermalen Kloake an (Abb. 490), welche es bald darauf durchbricht (Abb. 498). Sowohl die *Vornierenwulste*, als auch der epitheliale Längsstrang erhalten eine Lichtung (Abb. 492 b). Die *Vornierenwulste* werden so zu den *Vornierenkanälchen*, der epitheliale Strang zum *Vornierengange*, bzw. später zum *Urnierengange* oder primären *Harnleiter* (Abb. 492, 498, 499). Da die *Vornierenkanälchen* in ihn einmünden, wird er auch als *Sammelgang* der *Vorniere* (bzw. später der *Urniere*) bezeichnet.

Bei den Keimscheiben von Vögeln ist er durch das Ektoderm hindurch sichtbar, so daß seine Lagebeziehungen ohne weiteres erkennbar sind (Abb. 333).

Bald nach der Bildung des *Vornierenwulstes* und des *Vornierenganges* löst sich der *Ursegmentstiel* von dem *Urwirbel* ab (Abb. 492 c). Sein medialer Abschnitt gibt sein epitheliales Gefüge auf und verwandelt sich in embryonales Bindegewebe, der laterale Abschnitt schließt die dadurch entstandene Lücke. Der von den beiden Lamellen dieses lateralen Abschnittes gebildete erste Abschnitt des *Vornierenkanälchens* — das *Ergänzungs- oder Nephrostomkanälchen* — communiciert nunmehr mit der Leibeshöhle, und zwar vermittels einer trichterförmigen Öffnung, dem *Vornierentrichter* oder *Nephrostom*. Der auf das *Ergänzungs-kanälchen* folgende Abschnitt des *Vornierenkanälchens*, das *Hauptkanälchen*, mündet in den *Vornierengang* (Abb. 492 c). An der Übergangsstelle des *Haupt-* in das *Ergänzungskanälchen* erweitert sich das *Vornierenkanälchen* zur inneren *Vornierenkammer* (Abb. 492 d). Die *Aorta* entsendet zu ihr eine *Arterie*, welche sich in der eingestülpten medialen Wand der *Kammer* in zahlreiche Äste aufspaltet, die sich dann wieder in einem Gefäße vereinigen und so die *Vornierenkammer* verlassen. Diese Gefäßaufspaltung stellt den inneren Gefäßknäuel oder inneren *Glomerulus* dar. Dicht neben dem *Vornierentrichter* wird die Wand der Leibeshöhle durch einen von

einem anderen Zweige der Aorta gebildeten Gefäßknäuel in die Leibeshöhle vorgewölbt. Dies ist der äußere Gefäßknäuel oder äußere Glomerulus

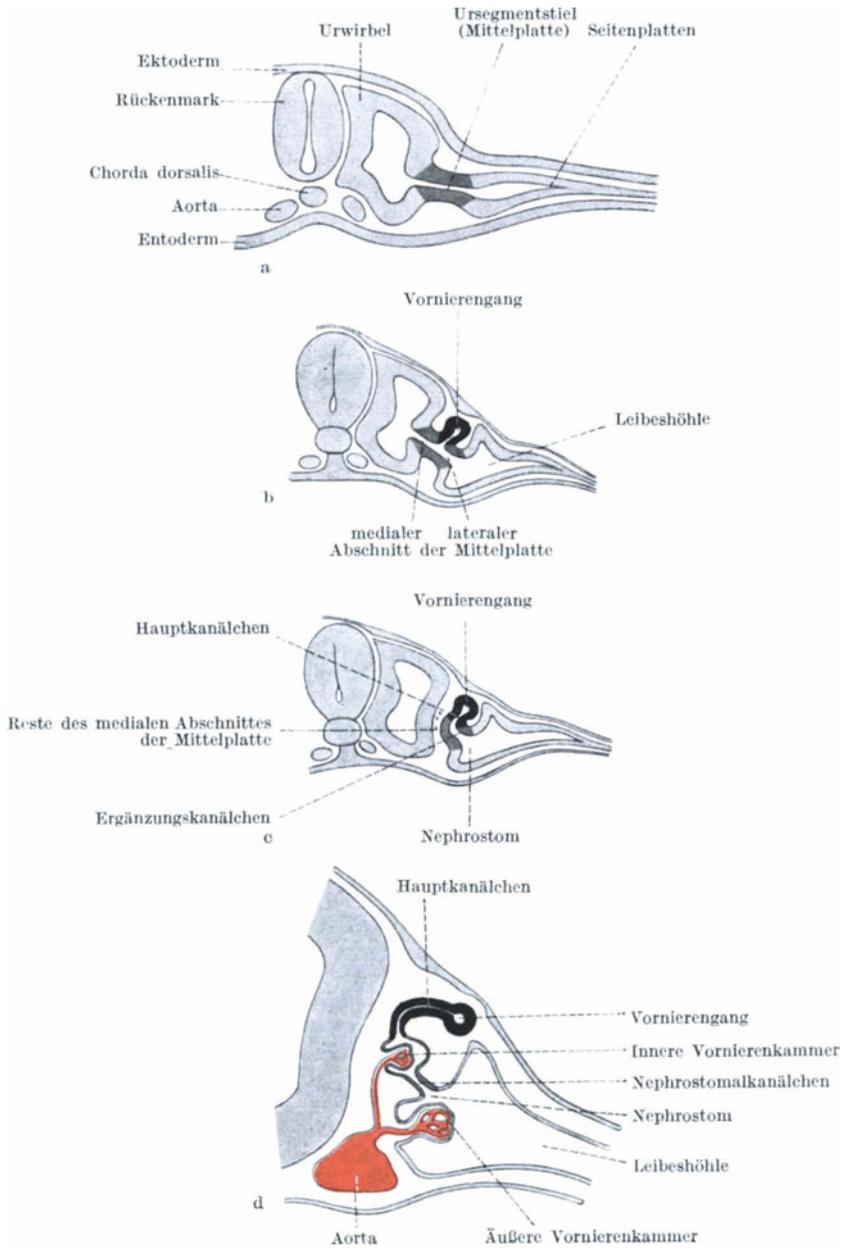


Abb. 492. Schema der Entwicklung eines Vornierensegmentes. Nach FELIX.

(Abb. 492 d). Schließt sich der diesen Knäuel enthaltende Abschnitt der Leibeshöhle von der übrigen Leibeshöhle ab, so entsteht die äußere Vornierenkammer. Alle diese Gebilde stellen zusammen ein Vornierensegment dar.

Die Funktion der Vorniere spielt sich in der Weise ab, daß das Blut vermittels des äußeren Glomerulus Stoffe in die Leibeshöhlenflüssigkeit abgibt. Die den Vornierentrichter bildenden Zellen besitzen Cilien, deren Bewegungen einen aus der Leibeshöhle in die Vorniere gerichteten Flüssigkeitsstrom bewirken. In diesen die Vornierenkanälchen passierenden Flüssigkeitsstrom werden auch die vermittels des inneren Glomerulus aus dem Blute tretenden Stoffe abgegeben und mit ihm durch den Vornierengang zur Kloake befördert. Bei der Funktion der Vorniere wirken jedoch auch die Epithelzellen der Kanälchen und der Glomeruli aktiv mit. Es handelt sich also nicht einfach um eine Filtration.

In dieser Weise ist die Vorniere nur bei jenen Organismen ausgebildet, bei welchen sie zeitlebens oder während einer langen Entwicklungsperiode funktioniert. Bei den Amnioten dagegen, bei welchen die Vorniere nicht funktioniert, sind diese Bestandteile der Vorniere zum Teile überhaupt nicht vorhanden, zum anderen Teile nur unvollkommen ausgebildet.

Beim Menschen bildet sich die Vorniere vielleicht überhaupt nicht bei jedem Embryo aus. Jedenfalls erfolgt ihre Entwicklung sowohl hinsichtlich der Zahl, als auch hinsichtlich der Ausbildung der einzelnen Abschnitte in unvollkommener Weise (Abb. 490). Derartige rudimentäre Vornierenanlagen können sich in dem Gebiete zwischen dem 1. bis zum 14. Ursegmente, also bis zum 3. Brustsegmente herab vorfinden, reichen jedoch zumeist nur bis zum 9. Ursegmente, also bis zum 6. Halssegmente, nach aufwärts und bis zum 2. Brustsegmente nach abwärts. Sie finden sich jedoch niemals an allen diesen, sondern nur an einigen von diesen Segmenten vor, wobei die Zwischenräume zwischen ihnen verschieden groß sind. Es handelt sich hierbei um leistenartige Verdickungen des seitlichen Blattes der betreffenden Ursegmentstiele. Die caudalen fließen oft zu einem Längswulste zusammen. Die beiden Lamellen der Ursegmentstiele liegen beim Menschen zunächst dicht aneinander. Erst später heben sie sich voneinander ab, so daß der Ursegmentstiel eine Lichtung erhält, welche sich dann in die Vornierenanlage eine Strecke weit fortsetzt. Diese Anlage wird dadurch zu einem rudimentären Vornierenkanälchen. Die an den vordersten Segmenten des erwähnten Ursprungsgebietes der Vorniere entstandenen Anlagen bilden sich bald wieder zurück, nur die weiter caudal gelegenen wachsen weiter und vereinigen sich mit ihren freien Enden in der früher beschriebenen Weise zum Vornierengange. Dieser wächst als Urnierengang über das Gebiet der Vorniere hinaus aus eigener Kraft caudalwärts dicht dem Ektoderm angeschmiegt weiter und erhält bei 3 mm langen Embryonen eine Lichtung. In der Höhe des 5. Lendensegmentes biegt er in die horizontale Richtung um und erreicht dadurch bei 4 mm langen Embryonen die Seitenwand der Kloake. Er durchbricht sie bei etwa 6 mm langen Embryonen und mündet so in die Kloake, bzw. in den Sinus urogenitalis (Abb. 277, 280, 285, 490, 498, 499, 547).

Die Vornierenanlage tritt bereits bei menschlichen Embryonen mit etwa 10 Urwirbelpaaren (1,7 mm Länge) auf und erlangt bei Embryonen mit etwa 23 Urwirbelpaaren (2,5 mm) ihre beste Ausbildung. Diese ist jedoch niemals derart, daß die Vorniere funktionsfähig wäre. Die Vornierenkanälchen bleiben vielmehr kurz, strangförmig und differenzieren sich histologisch nicht weiter. Sie können zwar eine kleine innere Vornierenkammer ausbilden; da aber die Aorta keinen Zweig zu ihr abgibt, besitzt diese Kammer keinen Glomerulus. Dagegen bildet sich beim Menschen später oft ein verhältnismäßig großer, über mehrere Segmente reichender äußerer Glomerulus aus. Eine Funktion in der früher geschilderten Art kann er jedoch wegen der rudimentären Ausbildung der übrigen Vornierenteile nicht entfalten.

Mit Ausnahme des Vornierenganges bilden sich alle diese Teile der Vorniere normalerweise zurück. Diese Rückbildung beginnt bei Embryonen mit 23 bis 28 Urwirbelpaaren (5 mm). Sie erfolgt in der Weise, daß die kranialen Vornierenkanälchen bereits im Verschwinden begriffen sind, während sich die caudalen erst bilden. Reste der Vorniere können sich in Form epithelialer Bläschen oder Röhren erhalten. Sie liegen lateral oder lateral-dorsal von den Aortae descendentes, medial von den Cardinalvenen und können caudalwärts bis in das Retroperitoneum verschoben werden. Am längsten erhalten sich häufig Reste der äußeren Glomeruli.

### Die Urniere, Mesonephros.

Die Ursprungsstelle der Urnierenkanälchen vom Ursegmentstiele liegt ein wenig dorsal (medial) von jener der Vornierenkanälchen, also etwas näher den Urwirbeln. Der Körperbereich, innerhalb dessen sich Urnierenkanälchen entwickeln können, erstreckt sich vom 6. Hals- bis zum 3. Lendensegmente, er reicht also kranialwärts in den Bereich der Vorniere.

Die Urniere beginnt ihre Entwicklung bei etwa 2,5 mm langen Embryonen, also zu einer Zeit, in welcher die Vorniere bereits in der Entwicklung begriffen ist. Der nephrogene Gewebsstrang ist in diesem Stadium caudal noch in Bildung begriffen. In seinem kranialen Abschnitte zerfällt dieser Strang bei etwa 2,5 mm langen Embryonen in eine Reihe hintereinander liegender solider Zellhaufen. Während dies bei niederen Wirbeltieren in einer den Ursegmenten entsprechenden Metamerie erfolgt, besteht bei den Säugetieren und beim Menschen eine derartige segmentale Anlage der Urniere nicht, vielmehr entstehen hier aus den je einem Ursegmente entsprechenden Abschnitten des nephrogenen Gewebsstranges nicht ein, sondern mehrere, und zwar ungleich viele solide Zellhaufen. So z. B. entfallen beim Menschen auf die letzten vier Segmente ungefähr 28 solcher Zellhaufen. Sie erhalten bald eine zentrale Lichtung, werden also Bläschen: Urnierenbläschen (Abb. 493). Während die kranialen Urnierenbläschen kugelig sind, werden die caudalen, dichter beisammen liegenden, infolge gegenseitiger Abplattung zu Würfeln gestaltet.

Da das nephrogene Gewebe weder mit den Urwirbeln, noch mit den Seitenplatten zusammenhängt, liegen die Urnierenbläschen zwischen beiden, also retroperitoneal, dorsal von der Leibeshöhle (Abb. 493), lateral von der Aorta. Seitlich von ihnen verläuft der Vor(Ur)nierengang, seitlich von diesem die Vena cardinalis posterior (vgl. Abb. 495).

Die Abschnürung der Urnierenbläschen setzt sich vom kranialen Abschnitte des nephrogenen Gewebsstranges caudalwärts weiter fort (Abb. 490). Währenddessen beginnt in der 4. Woche die Differenzierung der vordersten Urnierenbläschen und schreitet gleichfalls in kranio-caudaler Richtung vor. Hierbei wird das Bläschen eiförmig (Abb. 494), sein dem Vornierengange zugekehrter Abschnitt verlängert sich und wächst als solider Epithelsproß dorsolateralwärts auf den Vornierengang zu, bis er sich mit ihm vereinigt (Abb. 494 c). Dieser solide Epithelsproß ist die Anlage eines Haupt- oder Querkänälchens der Urniere. Zum Kanälchen wird es, indem es eine Lichtung erhält, welche sich in die Lichtung des Vornierenganges fortsetzt. Indem der Vornierengang auf diese Weise die Urnierenkanälchen aufnimmt (Abb. 494 e, 324 und 495 links), wird er zum Urnierengange, zum primären Harnleiter oder, da die Urniere auch als WOLFFScher Körper bezeichnet wird, zum WOLFFSchen Gange. Vor- und Urnierengang, WOLFFScher Gang und primärer Harnleiter sind demnach Bezeichnungen für ein und dasselbe Gebilde.

Der übrige Abschnitt des Urnierenbläschens erweitert und vergrößert sich, wobei sich seine Wand verdünnt. Gleichzeitig stülpt er sich ventromedial ein und nimmt so die Form eines Löffels (mit doppelter Wand) an (Abb. 494 d, e).



Abb. 493. Längsschnitt durch einen 5 mm langen menschlichen Embryo. 133fache Vergrößerung.

In die Höhlung des Löffels dringt eine Arterie ein, um darin einen Gefäßknäuel, einen Urnierenglomerulus (Abb. 501) zu bilden. Diese Arterie entstammt einer der vielen (bis 30) von der Aorta ausgehenden Arteriae mesonephridicae. Sie stellt das zuführende Gefäß, das Vas afferens des Glomerulus dar, während das aus dem Glomerulus entstehende Vas efferens in die Vena cardinalis posterior mündet. Der den Glomerulus umschließende Abschnitt des Urnierenbläschens wird als Glomeruluskapsel oder als BOWMANSche

Kapsel (Abb. 496, 501) bezeichnet. Er entspricht, wie bereits erwähnt wurde, einer inneren Nierenkammer, kann daher auch als Urnierenkammer bezeichnet werden. Glomerulus und Glomeruluskapsel zusammen bilden einen Nieren- oder MALPIGHISCHEN Körper, im besonderen einen Urnierenkörper oder MALPIGHISCHEN Körper der Urniere.

Außer den Arteriae mesonephridicae dringen auch von der Vena cardinalis posterior Zweige in die Urniere ein, deren Capillaren ihren Abfluß in der Vena mesonephridica revehens finden (Abb. 600, 607). Die Urniere besitzt daher einen Pfortaderkreislauf.

Die Glomeruluskapsel besteht aus zwei dünnen epithelialen Lamellen, welche durch einen Spaltraum voneinander getrennt sind (Abb. 494 e, 501). Die dem Glomerulus anliegende innere oder „viscerale“ Lamelle besitzt ein niedriges kubisches, die äußere „parietale“ Lamelle ein abgeplattetes Epithel. Beim Menschen wächst die BOWMANSche Kapsel stärker als der Glomerulus (Abb. 501), so daß dieser im Vergleiche zu ihr viel kleiner erscheint als bei den Urnieren anderer Säugetiere.

Während sich die Bildung des MALPIGHISCHEN Körpers vollzieht, wächst das Hauptkanälchen bei 4—5 mm langen Embryonen so bedeutend in die Länge, daß es, um Platz zu finden, eine Schleife bilden muß, an welcher man einen dorsalen und einen ventralen Schenkel unterscheiden kann. Diese Schenkel drehen sich dann so, daß der ventrale medial, der dorsale lateral zu liegen kommt. Der mediale Schenkel erhält ein helles, cylindrisches, der laterale ein dunkleres, kubisches Epithel. Der mediale wird als Tubulus secretorius, der laterale, in den Urnierengang einmündende, als Tubulus collectivus bezeichnet (Abb. 494 e). Da diese Schenkel auch weiterhin in die Länge wachsen, müssen sie, in Anpassung an die Raumverhältnisse, neue Schlingen bilden, die sich gegeneinander verschieben. Besonders im caudalen Abschnitte der Urniere vereinigen sich außerdem einzelne Tubuli collectivi miteinander und münden dann gemeinsam in den Urnierengang ein.

Auch die MALPIGHISCHEN Körper nehmen an Größe zu und drücken sich infolgedessen, besonders im caudalen Abschnitte der Urniere, eng aneinander. Bei 2 cm langen Embryonen erreicht ihr Durchmesser bis 0,2—0,3 mm, so daß sie mit freiem Auge gesehen werden können.

Die durch die Differenzierung der Urnierenbläschen entstandene Urniere, Mesonephros, WOLFFScher Körper (Abb. 495, 515), stellt einen dorsal von der Leibeshöhle gelegenen Körper dar, in welchem medial — im caudalen Abschnitte der Urniere gleichzeitig auch ventral — die MALPIGHISCHEN Körper

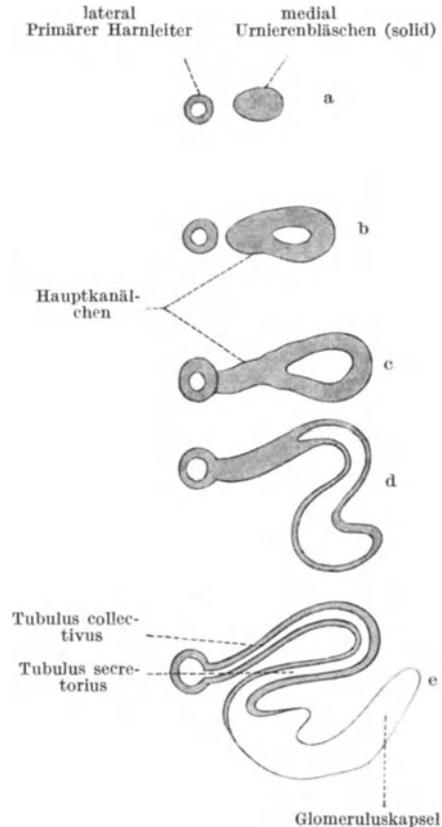


Abb. 494. Schema der Entwicklung eines Urnierenkanälchens. Nach FELIX.

und seitlich (bzw. auch dorsal) von diesen die Schlingen der Urnierenkanälchen liegen. An der lateralen Seite der Urniere verläuft der Urnierengang (WOLFFscher Gang), in welchen die Urnierenkanälchen einmünden (Abb. 324 und 495 links, Abb. 514). Seitlich vom bzw. über dem Urnierengange liegt die Vena cardinalis posterior. In der Abb. 496, welche von einem schief lateralwärts geneigten Längsschnitte stammt, erkennt man die mediale Lagerung der Glomeruli und die seitlich von den Glomeruli befindlichen Urnierenkanälchen; der Urnierengang ist nur an seinem oberen und unteren Ende, die Vena cardinalis posterior dagegen voll vom Schnitte getroffen; medial von der Urniere, also medial von den Glomerulis, liegt die Anlage der Keimdrüse — das Schnittbild zeigt daher auch die Lagebeziehung der Urniere zur Keimdrüse (vgl. Abb. 501).

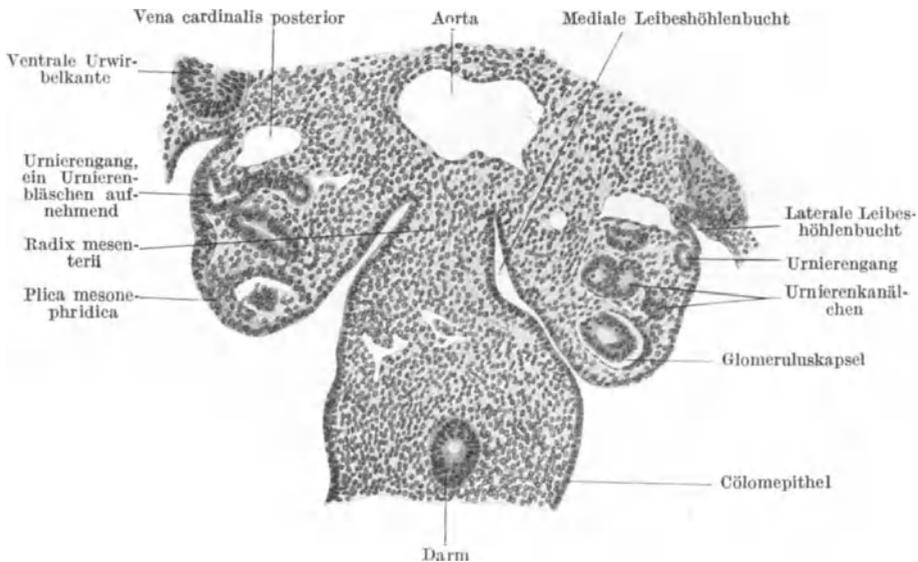


Abb. 495. Teil eines Querschnittes durch den Rumpf eines 6 mm langen menschlichen Embryo. 86fache Vergrößerung.

Bei 8 mm langen Embryonen erreicht die menschliche Urniere ihre größte Länge, sie erstreckt sich über 15 Segmente und reicht vom caudalen Abschnitte der Lunge bis zur Lendengegend.

Das Gebiet, innerhalb dessen sich Urnierenkanälchen ausbilden können, reicht nach dem früher Gesagten weiter kranialwärts. Bevor sich jedoch der caudale Abschnitt der Urniere entwickelt, bilden sich bereits die vordersten Urnierenkanälchen zurück.

Die Urniere wölbt die dorsale Leibeshöhlenwand in die Leibeshöhle vor, wodurch eine Falte entsteht, die Urnierenfalte, Plica mesonephridica (Abb. 323, 324, 495, 515, 547, 560). Im Bereiche dieser Falte tritt die dorsale Leibeshöhlenwand als Wulst in die Leibeshöhle vor, ein Wulst, der um so mächtiger ist, je besser sich die Urniere ausbildet. Beim Schweine z. B. füllt dieser Wulst in einer bestimmten Entwicklungsperiode den größten Teil der Leibeshöhle aus. Dorsal verschmälert sich die Urnierenfalte, da die Leibeshöhle, besonders an der lateralen Seite, gegen sie vordringt. Dieser dorsale, verschmälerte Abschnitt der Urnierenfalte stellt das Gekröse der Falte, den Stiel der Urnierenfalte, Mesomesonephros dar. Er liegt zunächst jederseits seitlich von der Wurzel des Darmgekröses, ändert aber später, bzw. weiter caudal, seine Lage (vgl. Abb. 516 und 524).

Vergleicht man den Aufbau der Urniere mit dem einer gut ausgebildeten Vorniere (Abb. 492 d), so zeigt es sich, daß der Urniere ein dem Vornierentrichter entsprechendes Gebilde, d. h. die Kommunikation mit der Leibeshöhle,

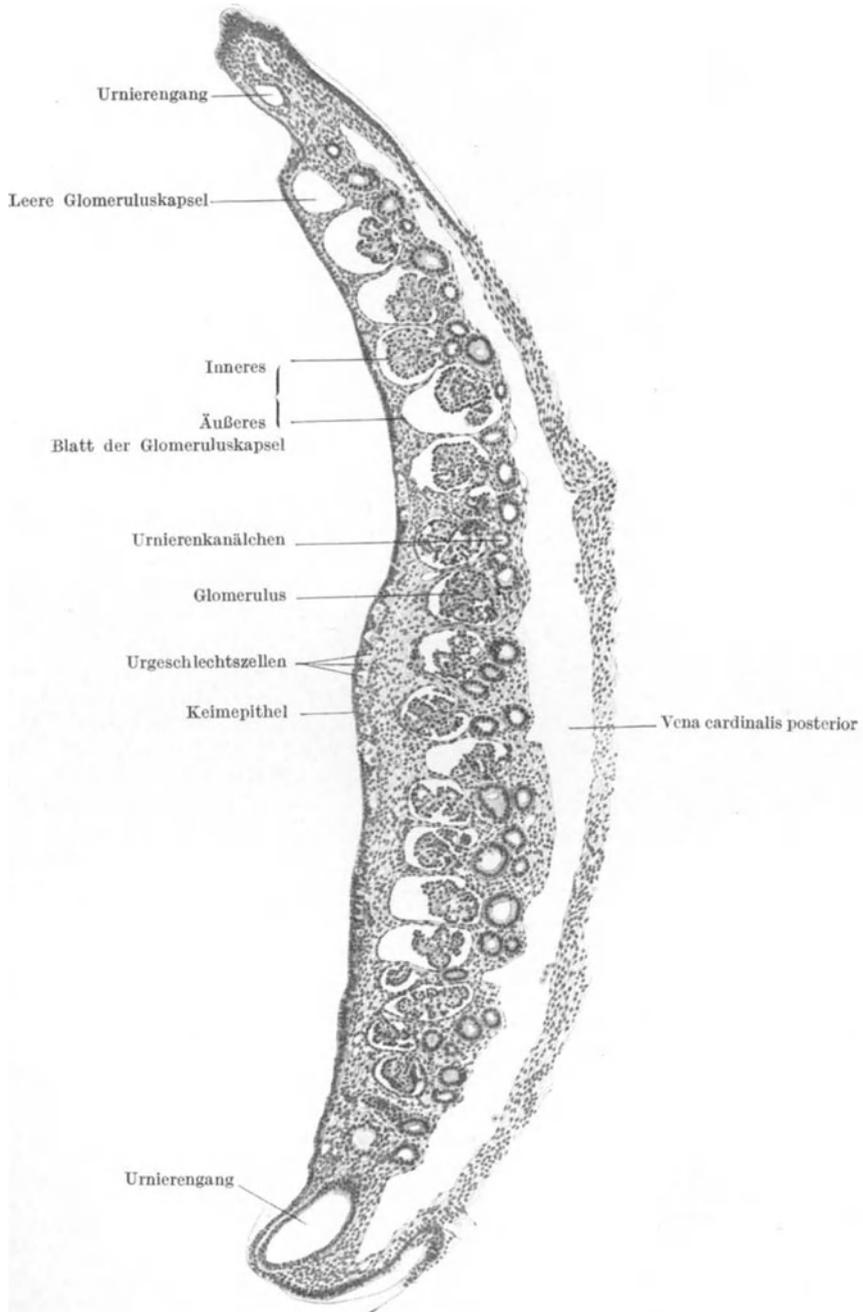


Abb. 496. Schiefer Längsschnitt durch die Keimdrüse und durch die Urniere eines 7 mm langen menschlichen Embryo. Der Urnierengang ist nur kranial und caudal, die Vena cardinalis posterior dagegen ihrer vollen Länge nach vom Schnitte getroffen. 75fache Vergrößerung.

sowie ein äußerer Gefäßknäuel fehlen. Dagegen sind in der Urniere zahlreiche innere Gefäßknäuel vorhanden und die Kanälchen sind länger, daher auch stärker geschlängelt als in der Vorniere.

Die Vergrößerung der Urniere kommt nicht bloß durch die Differenzierung und durch das Wachstum der aus den Urnierenbläschen hervorgegangenen Gebilde zustande. In den unteren Brust- und in den Lendensegmenten kommt außerdem noch eine Neubildung von Urnierenkanälchen durch Teilung und Sprossung vor. Die jungen, aus den Urnierenbläschen entstandenen MALPIGHI-schen Körper können sich nämlich in zwei Körper teilen. Während einer von diesen Teilkörpern mit dem zugehörigen Kanälchen in Verbindung bleibt und sich mit ihm weiter differenziert, bildet der andere ein neues Kanälchen aus, das entweder in ein benachbartes Kanälchen oder in den Urnierengang einmündet. Auch Spaltungen oder Divertikelbildungen kommen vor, die ersteren im Bereiche der Tubuli secretorii, die letzteren an den Übergangsstellen der Glomeruluskapsel in den Tubulus secretorius und des Tubulus secretorius in den Tubulus collectivus. Für die nachträglich gebildeten Urnierenkanälchen bilden sich bei den Gymnophionen, bei den Vögeln und auch beim Menschen eigene Ausführungsgänge aus, und zwar dadurch, daß vom Urnierengange aus Kanälchen auf sie zuwachsen. Diese Kanälchen bezeichnet man als Urnierenureteren.

Schon bei Embryonen von etwa 5 mm größter Länge tritt eine Rückbildung von Urnierengewebe ein. Der caudale Abschnitt der Urniere ist zu dieser Zeit noch im Wachstum begriffen. Die Rückbildung beginnt im vordersten Abschnitte der Urniere, noch bevor daselbst die histologische Differenzierung beendet ist. Sie schreitet caudalwärts rasch vor, so daß sich der kraniale Rand des erhalten bleibenden Teiles der Urniere bis zum Stadium von 21 mm vom 6. Hals- bis zum 1. Lendensegmente, also um eine Strecke von 14 Segmenten verschiebt. Etwa fünf Sechstel des ursprünglichen Urnierengebietes werden auf diese Weise abgebaut und nur das caudale Sechstel der Urniere, das vom 1. bis zum 3. Lendensegmente reicht, bleibt erhalten. Die Gesamtzahl der Urnierenkanälchen beträgt im Mittel 83. Davon verfallen (im Mittel) 57 der Rückbildung und nur 26 (im Mittel) bleiben erhalten (Abb. 490, 497, 515). Mit den Kanälchen verschwindet auch der ihnen entsprechende Abschnitt des Urnierenganges, so daß sich gleichfalls nur dessen caudaler Teil erhält.

Die histologische Form dieser Rückbildung ist eine sehr verschiedene. Am häufigsten beginnt die Rückbildung damit, daß sich das MALPIGHISCHE Körperchen vom Tubulus secretorius abschnürt, worauf sich beide in verschiedener Art rückbilden; oder es trennen sich Tubulus secretorius und collectivus voneinander u. a. m. Von den Epithelzellen zerfallen zuerst jene des Tubulus secretorius, dann jene des Tubulus collectivus und zuletzt die der BOWMAN-schen Kapsel. Die Rückbildung dieser Kapsel hat auch den Untergang der Glomeruli zur Folge, der zu Anfang des 3. Monats beginnt. An Stelle der rückgebildeten Epithelien tritt Bindegewebe auf.

Reste der Kanälchen können sich in dem Rückbildungsgebiete erhalten. Da der kraniale Abschnitt der Urniere bis in den caudalen Abschnitt des Vornierengebietes reicht, kann ein in diesem Grenzgebiete vorgefundener Kanälchenrest sowohl der Vor- als auch der Urniere angehören. Eine sichere Bestimmung solcher Kanälchen ist unmöglich, um so mehr als es sich zuweilen um in Rückbildung begriffene Kanälchen handelt. Das einzig sichere Merkmal für die Reste der menschlichen Vorniere ist das Fehlen eines inneren Glomerulus. Denn äußere Glomeruli, welche die gut ausgebildete Vorniere kennzeichnen, können bei der Rückbildung der Vorniere verschoben werden und neben ein Urnierenkanälchen zu liegen kommen. Kanälchen mit innerem Glomerulus dagegen gehören stets der Urniere an.

Am Anfange des 3. Monates ist nur noch das caudale, aus etwa 26 Kanälchen bestehende Sechstel der Urniere vorhanden (Abb. 497, 515). Aber auch an diesen Kanälchen treten jetzt Anzeichen der Rückbildung auf, indem sich an irgend-einer Stelle, besonders am Übergange des Tubulus secretorius in den Tubulus

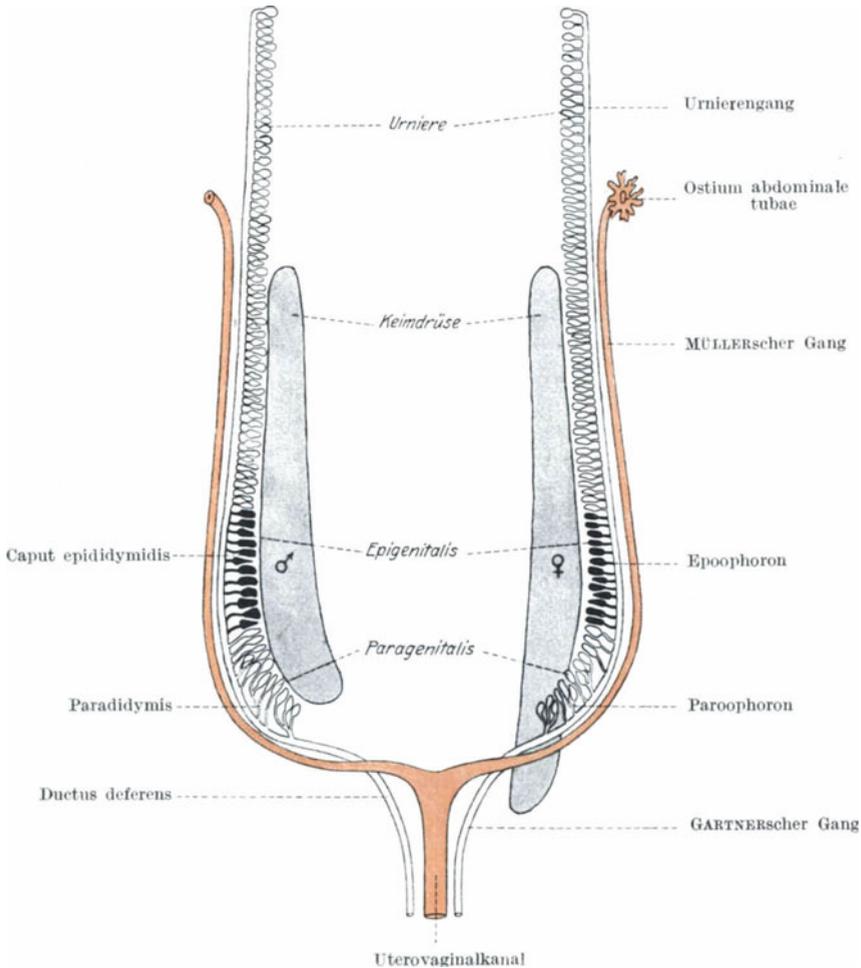


Abb. 497. Schematische Darstellung der Urniere, der Keimdrüse, des WOLFFSchen und MÜLLERSchen Ganges. Links die Verhältnisse beim Manne, rechts beim Weibe. Mit Benützung einer Abbildung von FELIX.

collectivus, Unterbrechungen ausbilden. Alle diese Kanälchen treten in Beziehung zum Geschlechtsapparate: Die oberen liefern beim Weibe die Querkänälchen des Epoophoron, beim Manne die Ductuli efferentes des Caput epididymidis; die restlichen unteren bilden beim Weibe das Paroophoron, beim Manne die Paradidymis. Man hat daher den oberen Abschnitt dieses Urnierenrestes als Epigenitalis, den unteren als Paragenitalis bezeichnet. Bei jenen Tieren, bei welchen die Urniere zeit lebens funktioniert, bildet sich gleichfalls der größte Teil der ursprünglichen Urniere zurück, nur der caudale Abschnitt erhält sich und tritt mit seinem oberen als Geschlechtsabschnitt (= Epigenitalis) bezeichneten Teile in den Dienst des Geschlechtsapparates, während

der untere, der uropoetische oder Drüsenabschnitt (= Paragenitalis), die erhalten bleibende Urniere bildet.

Beim Menschen verschwinden im Bereiche der Epigenitalis die MALPIGHISCHEN Körper und die Tubuli secretorii schon im 2. oder im Anfange des 3. Monates. Die Tubuli collectivi behalten auf diese Weise zwar auf der einen Seite ihre Verbindung mit dem Urnierengange bei, enden aber auf der anderen Seite blind. Das beim Weibe auf diese Weise entstandene Organ (Abb. 535, 497), das Epoophoron (ROSENMÜLLERSCHES Organ), besteht daher aus einem längsverlaufenden Gange (Ductus epoophori longitudinalis) — dem Reste des Urnierenganges (GARTNERSCHER Gang) — und aus einer Reihe von Querkanälchen (Ductuli epoophori transversi), welche in den Längsgang einmünden — den Resten der Tubuli collectivi der Epigenitalis. Die blinden Enden dieser Querkanälchen können sich erweitern, verdicken und schlängeln. Beim Manne (Abb. 534, 497) gewinnen die blinden Enden dieser Tubuli eine Verbindung mit den Hodenkanälchen und stellen als Ductuli efferentes des Caput epididymidis die Verbindung zwischen den Hodenkanälchen und dem aus dem Urnierengange entstehenden Ductus epididymidis her.

Von den Kanälchen des Epoophoron und des Caput epididymidis gehen oft kleine gestielte, zumeist mit Flüssigkeit gefüllte Bläschen ab (Abb. 534), welche als Appendices epoophori bzw. epididymidis, als Appendices vesiculosae oder als Hydatides Morgagni (epoophori, epididymidis) bezeichnet werden. Sitzen sie den Querkanälchen auf, so können sie als Reste von Urnierkanälchen, stellen sie die Verlängerung des Längskanals des Epoophoron bzw. des Ductus epididymidis dar, so können sie als Reste des Urnierenganges aufgefaßt werden. Doch ist die sichere Entscheidung darüber, ob es sich um Reste von Kanälchen der Urniere oder um Reste des Urnierenganges handelt, in beiden Fällen unmöglich.

Die Kanälchen der Paragenitalis zerfallen bei ihrer Rückbildung in zwei Abschnitte, von welchen der eine aus dem MALPIGHISCHEN Körperchen und aus dem Tubulus secretorius, der andere aus dem mit dem Urnierengange zusammenhängenden Tubulus collectivus besteht. Diese beiden Abschnitte werden dann voneinander getrennt. Die aus der Paragenitalis entstehenden Gebilde (Abb. 534, 535, 497) — beim Manne die Paradidymis, beim Weibe das Paroophoron — bestehen daher aus zwei Stücken. Bei der Paradidymis bildet das aus dem MALPIGHISCHEN Körperchen und aus den Tubuli secretorii stammende Stück das GIRALDÈSsche Organ, das andere, dem Tubulus collectivus entstammende Stück, das mit dem Ductus deferens zusammenhängende Vas aberrans. Das Paroophoron besteht aus den Resten der MALPIGHISCHEN Körperchen und der Tubuli secretorii, aus Bläschen und Schläuchen von niedrigem Epithel mit Pigmenteinlagerung, Epithelkugeln u. a. m. Es liegt zwischen den letzten Ästen der Arteria ovarica, lateral und ventral vom Epoophoron, dicht unter dem vorderen Blatte des Ligamentum uteri latum, nahe der Beckenwand, also an einer Stelle, an welche es erst nachträglich — auf noch unbekannt Weise — verschoben werden mußte. Auch dem Tubulus collectivus entsprechende Kanälchen können sich vorfinden. Doch sind diese Reste der Paragenitalis des Weibes vom 2. Lebensjahre ab nur noch sehr selten und nur bis etwa zum 5. Lebensjahre nachweisbar.

Die Rückbildung der Urniere wird zu Ende des 4. Fetalmonates beendet. Im 5. Monate sind daher nur noch jene Teile der Urniere vorhanden, welche zur Ausbildung des Geschlechtsapparates herangezogen werden.

Diese Rückbildung der Urniere beeinflusst naturgemäß auch die Urnierenfalte. Der jeweils am weitesten kranial gelegene Abschnitt dieser Falte setzt

sich in die untere Fläche des Zwerchfelles fort, weshalb er als Zwerchfellband der Urniere oder als kraniales, als oberes Urnierenband bezeichnet wird (Abb. 515, 295). In dem Maße als sich der kraniale Pol der Urniere — entsprechend der Rückbildung der Urniere — caudalwärts verschiebt, rückt auch das Zwerchfell caudalwärts vor und es gestaltet sich der dem rückgebildeten kranialen Abschnitte der Urniere entsprechende Teil der Urnierenfalte zu einem Bande — d. h. also: Entsprechend dem Abstiege des Zwerchfelles und des kranialen Poles der Urniere wird stets ein neues oberes Urnierenband gebildet, es ist daher stets ein Zwerchfellband der Urniere vorhanden. Dieser Abstieg des Zwerchfellbandes dauert so lange an, bis sich ihm ein Hindernis entgegenstellt. Dieses Hindernis bilden beim männlichen Geschlechte die *Arteriae spermaticae internae*, beim weiblichen Geschlechte die *Arteriae ovaricae*, so daß das obere Urnierenband schließlich zum Gekröse dieser Gefäße wird.

Entsprechend der Rückbildung des caudalen Abschnittes der Urniere, zu welcher sich beim Weibe auch die Rückbildung des Urnierenganges gesellt, verschmälert sich auch der caudale Abschnitt der Urnierenfalte zu einem dünnen Bande, das als unteres Urnierenband bezeichnet wird.

Die Funktion der Urniere vollzieht sich derart, daß die zur Ausscheidung bestimmten Stoffe aus den inneren Gefäßknäueln unter Mitwirkung des Epithels der inneren Lamelle der Glomeruluskapsel in die Urnierenkanälchen gelangen und von dort aus in den Urnierengang befördert werden. Wie bei der Vorniere, so wirkt auch bei der Urniere das Epithel der Kanälchen bei dieser Funktion aktiv mit, es handelt sich also nicht einfach um eine Filtration. Der sehr verschiedene Ausbildungsgrad der Urniere bei den Säugetieren weist darauf hin, daß ihr auch eine verschiedene Funktion zukommt. Dort, wo die Urniere gut ausgebildet ist und lange erhalten bleibt, wie z. B. beim Schweine, fungiert sie wahrscheinlich auch als excretorisches Organ.

Bei jenen Säugetieren jedoch, bei denen die Urniere weniger gut ausgebildet ist und nicht so lange erhalten bleibt, kommt ihr keine ausscheidende Tätigkeit zu. Beim Menschen ist die Urniere verhältnismäßig gut ausgebildet. Würde sie jedoch als excretorisches Organ tätig sein, so müßte sich ihr Excret im Urnierengange stauen, da sich der Sinus urogenitalis, in welchen die Urnierengänge einmünden, beim Menschen erst später nach außen öffnet. Die Rückbildung der Urniere tritt ferner beim Menschen schon zu einer Zeit ein, in welcher in der Nachniere die MALPIGHISCHEN Körper noch nicht voll ausgebildet sind, in welcher daher die Nachniere noch nicht funktionieren kann. Nun wächst aber der Embryo gerade in dieser Zeit bedeutend, er muß daher auch eine bedeutende excretorische Tätigkeit entfalten. Da nun aber die Urniere, wofür die eben angeführten Umstände sprechen, diese Funktion nicht ausüben kann, muß die Excretion auf andere Weise erfolgen — vermittelt des fetalen Blutkreislaufes, also durch die Placenta. In der Placenta gelangen die ausgeschiedenen Stoffe in das mütterliche Blut und werden dann durch die mütterliche Niere ausgeschieden. In der Placenta haemochorialis des Menschen, in welcher die Chorionzotten unmittelbar in das mütterliche Blut tauchen, ist eine derartige Funktion leicht möglich und daher ein besonderes excretorisches Organ im Fetus nicht notwendig. Bei jenen Tieren dagegen, bei welchen, wie z. B. beim Schweine, eine Placenta vorhanden ist, in welcher die Zotten durch das Uterusepithel, durch das Uterusbindegewebe und durch die Gefäßwände vom mütterlichen Blute getrennt sind, kann eine Ausscheidung von Stoffen aus dem fetalen in das mütterliche Blut nur schwer erfolgen, bei diesen Tieren ist daher die Ausbildung eines besonderen excretorischen Organes im Fetus notwendig. Die verschieden gute Ausbildung der Urniere bei den verschiedenen Säugetieren scheint demnach mit der Ausbildungsart der Placenta in Beziehung zu stehen.

Wenn nun auch die Urniere des Menschen kein excretorisches Organ ist, so kommt ihr wohl trotzdem — wofür ihre verhältnismäßig gute Ausbildung spricht — eine wichtige Funktion zu, vielleicht in dem Sinne, daß sie Stoffe sezerniert, welche in die Blutbahn gelangen und welche für die Entwicklung anderer Organe wichtig sind. Morphologische Zeichen einer sekretorischen Tätigkeit der Urniere sind tatsächlich vorhanden. Die Urniere wäre demnach einer Drüse mit innerer Sekretion zu vergleichen.

Die Urnierengänge liefern bei beiden Geschlechtern die Nierenknospe, aus welcher der Ureter, das Nierenbecken und die Sammelrohre der Nachniere entstehen, im übrigen erfahren sie jedoch bei den beiden Geschlechtern ein verschiedenes Schicksal.

Beim weiblichen Geschlechte bildet sich der WOLFFSche Gang, nachdem er die Nierenknospe geliefert hat, fast ganz zurück. Ein erhalten bleibender Teil des kranialen Abschnittes des Ganges liefert den Längskanal des Epoophoron (Abb. 535); die caudalen Endabschnitte sollen oft in solide Epithelwülste, in die sog. WOLFFschen Höcker (Abb. 530) umgewandelt werden, welche sich an der Bildung der Vagina beteiligen; was sich sonst als Rest vom Urnierengange erhält, wird als GARTNERScher Kanal bezeichnet (S. 619).

Beim männlichen Geschlechte dagegen erhält sich der ganze caudale Abschnitt des Urnierenganges, von der Epigenitalis ab. Er liefert die Hydatide des Nebenhodens, den Ductus epididymidis, den Ductus deferens und mit seinem verengten Abschnitte den Ductus ejaculatorius, welcher am MÜLLERSchen Hügel, dem späteren Colliculus seminalis, ausmündet (Abb. 534, 497). Am unteren Abschnitte des Ductus deferens bildet sich um die Mitte des 3. Monats eine Verdickung aus — die gemeinsame Anlage der Ampulla ductus deferentis und der Vesicula seminalis (Abb. 534).

### Die Nachniere, Metanephros.

An den Kanälchen der fertigen Niere unterscheidet man jene, in welchen der Harn bereitet und jene, in welchen er weiter geleitet wird. Die ersterwähnten bilden das Nephron, das mit der einen Glomerulus umschließenden BOWMANschen Kapsel (Capsula glomeruli) beginnt, sich in den Tubulus contortus und in die HENLESche Schleife fortsetzt und mit seinem Endstücke, dem Schaltstücke, in das System der ableitenden Kanälchen übergeht. Diese beginnen mit den initialen Sammelröhrchen, welche sich zu größeren Sammelröhren vereinigen. Diese wiederum sammeln sich schließlich in den Ductus papillares, welche in verschieden großen Gruppen, zumeist zu 20—30, mit den Pori uriniferi (oder Foramina papillaria) auf der freien, in die Nierenkelche tauchenden Oberfläche der Nierenpapillen (Area cribrosa) ausmünden.

Die harnbereitenden und die den Harn leitenden Bestandteile des Nierengewebes, also die Nephrone und die Sammelröhren, entstehen von zwei verschiedenen Quellen aus: Die Nephrone entwickeln sich aus dem metanephrogenen Gewebe, die Sammelröhren vom Urnierengange aus. Vom Urnierengange entsteht auch das Nierenbecken mit den Nierenkelchen und der bleibende oder sekundäre Harnleiter, der Ureter.

### Die Entwicklung der Sammelröhren der Niere, des Nierenbeckens und des Ureters.

Wie bereits erwähnt wurde, biegt der Urnierengang in der Höhe des 5. Lumbalsegmentes aus der Längs- in die Horizontalrichtung um (Abb. 490). Der Urnierengang nimmt hier die letzten Urnierenkanälchen auf und ist an dieser

Stelle spindelförmig erweitert (Abb. 496, 502, 538). An der Umbiegungsstelle des Urnierenganges bildet sich nun an seiner dorsalen Wand bei etwa 4,5 mm langen Embryonen eine Ausstülpung aus (Abb. 285). Da sie die Anlage des

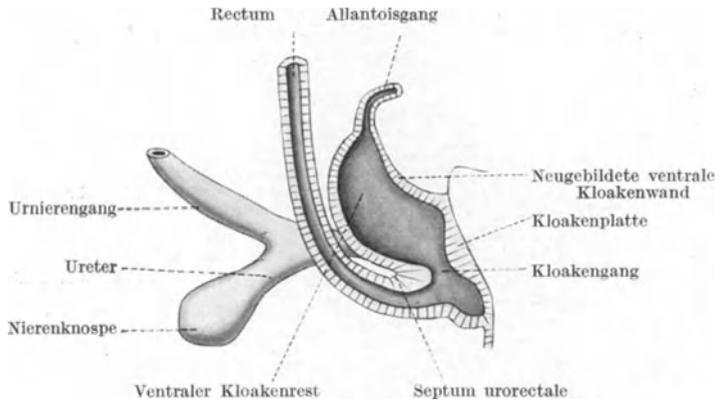


Abb. 498. In der sagittalen Medianebene durchschnittenen Modell des Enddarmes, des Urnierenganges und der Nierenknospe eines 7 mm langen menschlichen Embryo. Nach FELIX.

bleibenden oder sekundären Harnleiters, des Ureters und der Nachniere darstellt, wird sie als Ureterknospe oder Nierenknospe bezeichnet. Diese Knospe wächst zunächst fast rein dorsal, also auf die Wirbelsäule zu (Abb. 498),

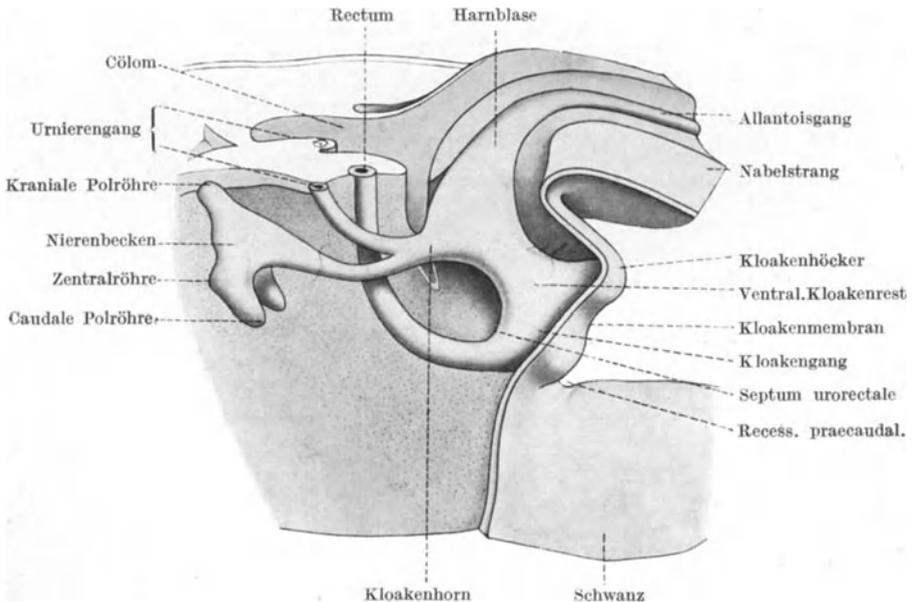


Abb. 499. Modell des Urogenitalapparates eines menschlichen Embryo von 11,5 mm Nacken-Steiß-Länge. 38fache Vergrößerung. Nach KEIBEL.

biegt dann bei etwa 8 mm langen Embryonen kranialwärts um und dringt, sich verlängernd, in dem lockeren Gewebe des Retroperitonaeums nach aufwärts vor. Bei 9—13 mm langen Embryonen hört die Aufwärtsbewegung auf.

An der Nierenknospe sondern sich schon bei 6 mm langen Embryonen zwei Abschnitte voneinander: Ihr oberes Ende schwillt zu einer Halbkugel an, welche beiderseits abgeplattet wird; sie wird als primäres Nierenbecken bezeichnet. Der übrige Abschnitt der Ureterknospe verengt und verlängert sich, so daß er einen verhältnismäßig langen Stiel darstellt, an dessen Ende das Nierenbecken sitzt. Aus diesem Stiele entsteht der Ureter (Abb. 499, 502).

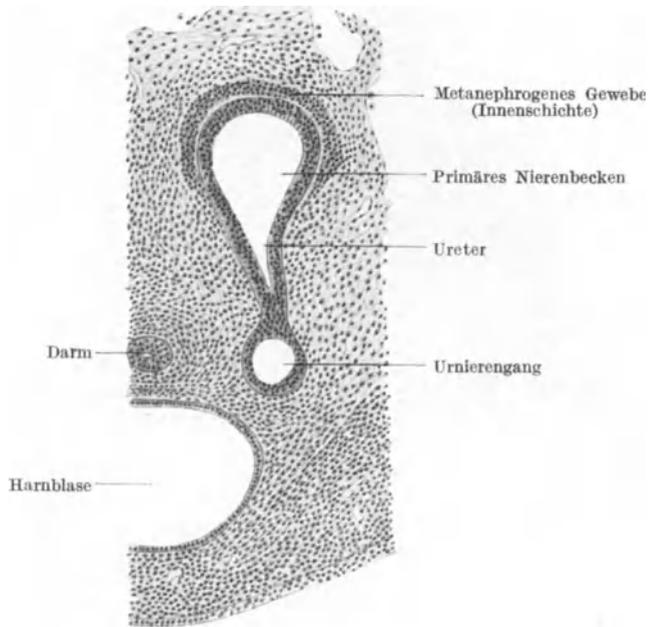


Abb. 500. Teil eines Querschnittes durch das Becken eines 5 Wochen alten menschlichen Embryo. Der Urnierengang ist quer, der Ureter und das primäre Nierenbecken sind längs getroffen. 80fache Vergrößerung. Nach SCHREINER.

Die Nierenknospe geht ursprünglich von der dorsomedialen Wand des WOLFFSchen Ganges ab, verschiebt aber ihre Abgangsstelle lateralwärts, so daß diese bei 10 mm langen Embryonen dorsolateral liegt. Medial von den Urnierengängen liegt nun zwischen dem 3.—5. Lumbalsegmente das metanephrogene Gewebe. Die in der Höhe des 5. Lumbalsegmentes vom Urnierengange auswachsende Nierenknospe muß infolgedessen auf das metanephrogene Gewebe zuwachsen. Die Nierenknospe wird daher schon bei etwa 7 mm langen Embryonen auf ihrer freien Oberfläche von einem kappenartigen Überzuge metanephrogenen Gewebes umhüllt (Abb. 500). Mit der Nierenknospe bewegt sich auch diese metanephrogene Gewebekappe dorsalwärts (Abb. 501), wodurch sie aus der Ebene des mesonephrogenen Gewebes abrückt und hinter die Urniere gerät (Abb. 514). Da sich die Nierenknospe zum Nierenbecken erweitert, breitet sich das ihr aufruhende metanephrogene Gewebe auf einer sich vergrößernden Fläche aus und muß sich daher verdünnen.

Kurz nachdem das primäre Nierenbecken seine bleibende Lagestätte erreicht hat, streckt es sich in kranio-caudaler Richtung, so daß man nunmehr einen kranialen und einen caudalen Pol an ihm unterscheiden kann. Diese beide Polenden des primären Nierenbeckens verlängern sich in entgegengesetzter Richtung und werden so zu langen Röhren (Abb. 499, 501, 502), zur kranialen

und zur caudalen Polröhre. Etwas später bilden sich im Mittelabschnitte des primären Nierenbeckens zwei horizontal gerichtete Blindsäcke aus, der eine mehr ventral, der andere mehr dorsal. Auch sie verlängern sich und bilden so die ventrale und die dorsale Zentralröhre. Pol- und Zentralröhren sind

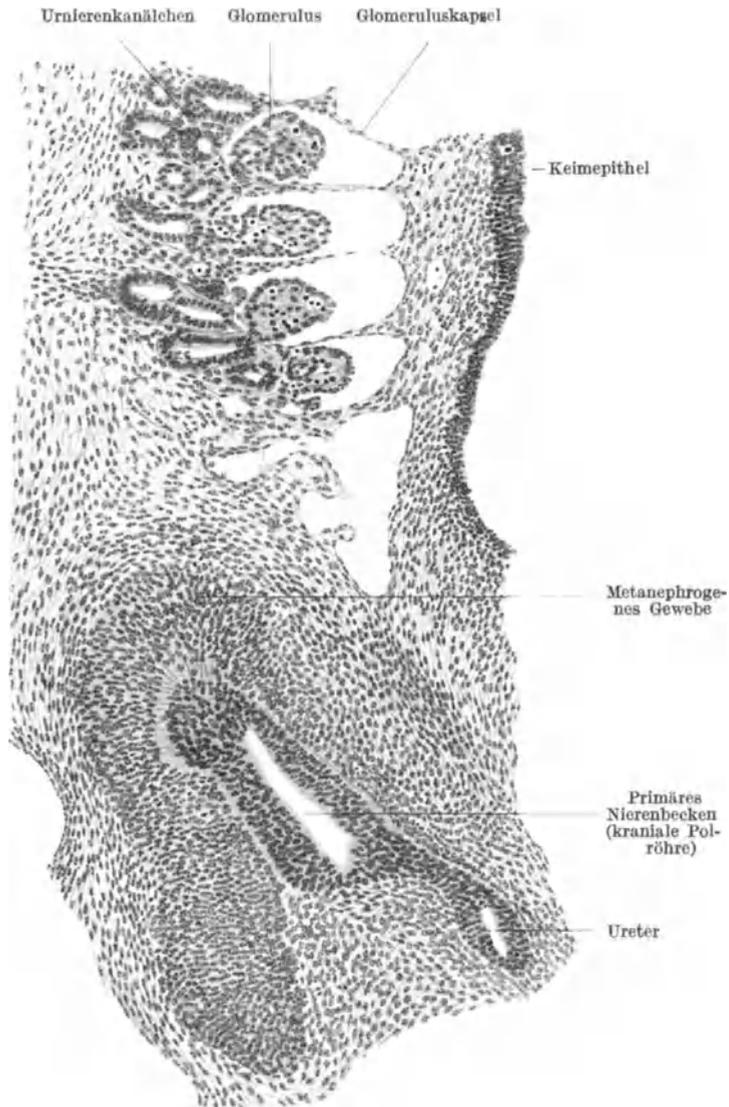


Abb. 501. Längsschnitt durch einen 11 mm langen menschlichen Embryo. 130fache Vergrößerung.

die Sammelröhren 1. Ordnung (primäre Sammelröhren) des Systems der **harnableitenden Wege**. Da die Zahl der Zentralröhren 1—4 betragen kann, schwankt die Zahl der Sammelröhren 1. Ordnung zwischen 3 und 6.

Diese Sammelröhren wachsen nun bis zu einer bestimmten Länge heran und erweitern sich dann an ihrem blinden Ende zur sogenannten **Ampulle**. Diese streckt sich parallel zur späteren Nierenoberfläche und läßt 2—4 Röhren (vgl.

Abb. 503) auswachsen, die Sammelröhren 2. Ordnung (sekundäre Sammelröhren, Abb. 504 b). Auch sie bilden Ampullen, aus welchen die Sammelröhren

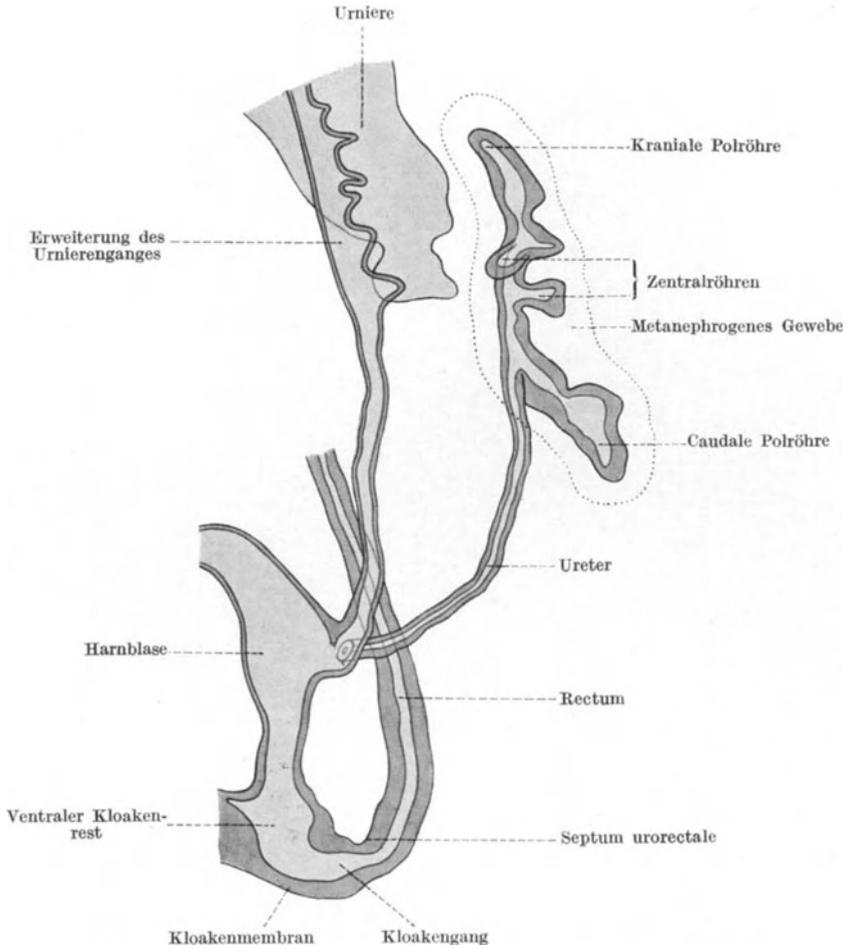


Abb. 502. Profilkonstruktion der Nachniere, des caudalen Abschnittes der Urniere, der Harnblase und Kloake eines menschlichen Embryo von 11,5 mm Nacken-Steiß-Länge. Nach SCHREINER.

3. Ordnung auswachsen (Abb. 504 d). Dieser Vorgang wiederholt sich nun bis zum 5. Fetalmonate, in welchem die letzten Sammelröhren (11.—20. Ordnung) entstehen. Sie stehen der Nierenoberfläche am nächsten und bilden die initialen Sammelröhren der fertigen Niere. Entsprechend jeder Sammelröhre 1. Ordnung entwickelt sich auf diese Weise eine baumartige Verzweigung von Kanälchen (Abb. 505), ein sog. primäres Ureterbäumchen oder Sammelrohrgebiet 1. Ordnung. Die von den Polröhren gebildeten Bäumchen sind größer

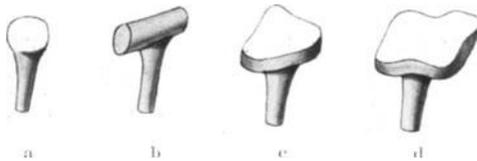


Abb. 503. Schematische Darstellung der Ampullenform eines Sammelröhres bei auswachsenden 2, 3 oder 4 Sammelröhren einer neuen Generation. Nach FELIX.

Die von den Polröhren gebildeten Bäumchen sind größer

als die zentralen. Die Gesamtform jedes der Bäumchen entspricht einem Kegel, dessen Spitze dem Nierenbecken und dessen Basis der Nierenoberfläche zugekehrt ist. Innerhalb der Bäumchen müssen sich deren Äste, also die Sammelröhren, der Kegelform der Bäumchen anpassen — die ursprünglich, wie alle Sammelröhren, rechtwinklig abgehenden Sammelröhren von der 5. Ordnung an verlaufen daher später radiär gegen die Nierenoberfläche.

Metanephrogenes Gewebe (Innenschichte)

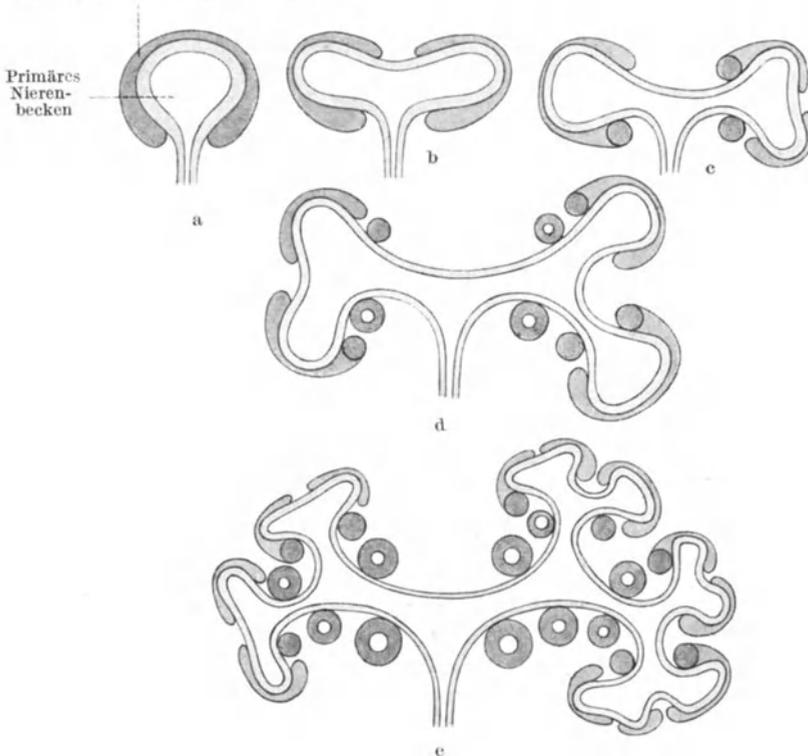


Abb. 504. Schematische Darstellung der Entwicklung der Sammelröhren und der Bildung der Nachnierenbläschen. Nach SCHREINER.

Innerhalb der primären Ureterbäumchen sondern sich die Kanälchen in mehrere Gruppen, wodurch die sekundären Ureterbäumchen entstehen. In den polaren Bäumchen kann es auf diese Weise auch zur Bildung von tertiären Ureterbäumchen kommen.

Die Bildung der Sammelröhren und Bäumchen erfolgt bei den zentralen Röhren durchwegs später als bei den Polröhren, wobei sich auch individuelle Verschiedenheiten zeigen. Bei allen Sammelröhren erfolgen übrigens die Teilungen nicht gleichmäßig und auch nicht gleichzeitig: Häufig teilt sich der eine Teilast rascher als der andere (Abb. 504 e). Es können daher z. B. in eine Sammelröhre 2. Ordnung 4 oder 3 Sammelröhren 3. Ordnung, 9—16 Sammelröhren 4. Ordnung und 27 oder mehr Sammelröhren 5. Ordnung einmünden.

Die Sammelröhren der vier ersten Ordnungen beginnen sich zu Anfang des 3. Monates zu erweitern. Aus den Sammelröhren 1. Ordnung entstehen die großen Nierenkelche, die Calices majores des Nierenbeckens. Die

Sammelröhren 3. und 4. Ordnung werden hierauf in die erweiterten Sammelröhren 2. Ordnung aufgenommen, wodurch die kleinen Nierenkelche, die Calices minores entstehen (Abb. 505). Die Sammelröhren 5. Ordnung

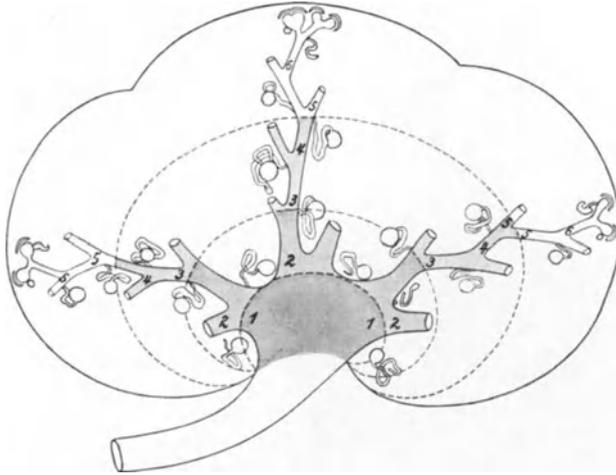


Abb. 505. Kontur der Niere eines etwa 9 Wochen alten menschlichen Embryo. Schematische Darstellung der Sammelröhren und Harnkanälchen. 1-6 Sammelröhren der 1. bis 6. Ordnung. Die endgültigen Sammelröhren weiß, die stets in das Nierenbecken einbezogenen Sammelröhren hellgrau, die nicht regelmäßig einbezogenen dunkelgrau getönt. Die gestrichelten Linien geben die Grenzen der Einbeziehung an. Die dargestellten MALPIGHISCHEN Körperchen und Harnkanälchen gehen später zugrunde, erst die an den Sammelröhren 6. Ordnung hier eben entstehenden bleiben erhalten. Mit Benützung der Abbildungen von KAMPMEIER und BRAUS.

münden jetzt unmittelbar in die durch die Aufnahme der Sammelröhren 3. und 4. Ordnung erweiterten Sammelröhren 2. Ordnung, d. h. also in die Calices minores ein. Wie oben erwähnt wurde, schwankt die Zahl der Sammelröhren 5. Ordnung je nach der Teilungsart der Sammelröhren 3. und 4. Ordnung, woraus sich die verschiedene Zahl der in den Calices minores einmündenden, den Sammelröhren 5. Ordnung entsprechenden Ductus papillares (und damit der Pori uriniferi) erklärt. Hierzu kommt noch, daß die Sammelröhren unvollständig miteinander verschmelzen und daß sich auch zwei oder mehrere Nierenpapillen miteinander vereinigen können.

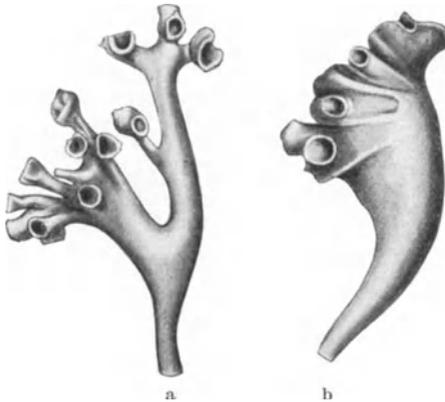


Abb. 506. Ausgüsse der Nierenbecken zweier Erwachsenen. a Pelvis renis ramificatus; b Pelvis renis ampullaris. Verkleinerung 1:2. Nach HAUCH.

Bleiben die Sammelröhren 1. und 2. Ordnung erhalten, so besteht das Nierenbecken aus einer der Zahl dieser Sammelröhren entsprechenden Anzahl von Zweigen (Abb. 506 a), es ist ein Pelvis renis ramificatus (dendritischer Typus des Nierenbeckens). Werden aber die Sammelröhren 1. Ordnung vollständig, jene der 2. Ordnung fast vollständig in die Wand des Nierenbeckens einbezogen, dann sitzen die Reste der Sammelröhren

2. Ordnung dem Nierenbecken, d. i. dem oberen erweiterten Ende des Ureters als kurze, stummelförmige Gebilde auf, das Nierenbecken ist verzweigt (Abb. 506 b), es ist ein Pelvis renis ampullaris (ampullärer Typus des Nierenbeckens).

Die Sammelröhren der Niere, die Nierenkelche, das Nierenbecken und der Ureter entstehen demnach aus einer Ausstülpung des Ureterganges, aus der „Ureterknospe“. Der Stiel dieser Ausstülpung wird zum Ureter, aus dem erweiterten blinden Ende der Ausstülpung entstehen die Sammelröhren und das Nierenbecken, wobei die Sammelröhren der vier ersten Ordnungen die Calices majores und minores liefern, während sich die Sammelröhren von der 5. Ordnung aufwärts zu den Sammelröhren der Niere gestalten.

### Die Differenzierung des metanephrogenen Gewebes.

Das dem primären Nierenbecken aufruhende metanephrogene Gewebe sondert sich in zwei Zonen, in eine periphere „Außenschichte“ und eine dem Nierenbecken unmittelbar anliegende „Innenschichte“ (Abb. 500, 501, 514). Die Außenschichte wandelt sich in embryonales Bindegewebe um, aus welchem die bindegewebigen Bestandteile des Nierengewebes entstehen; die Innenschichte behält ihren epithelialen Charakter bei und liefert die epithelialen Bestandteile der Nephrone. Diese Sonderung in zwei Zonen vollzieht sich auch an den Abkömmlingen der dem primären Nierenbecken aufruhenden metanephrogenen Gewebsskappe.

Diese Kappe wird nämlich, wie bereits erwähnt wurde, infolge der Vergrößerung der Nierenknospe verdünnt und hierauf infolge des Aussprossens der Sammelröhren aus dem primären Nierenbecken derart gedehnt, daß sie — bei etwa 9,5 mm langen Embryonen — in ebenso viele Teilstücke zerfällt als Sammelröhren aus dem primären Nierenbecken aussprossen (Abb. 502). Diese Teilstücke sitzen nunmehr den blinden Enden der Sammelröhren 1. Ordnung als dünne Kappen auf. Infolge der in ihnen stattfindenden Zellvermehrung vergrößern sich diese Kappen derart, daß sie nicht bloß die blinden Enden, sondern auch die Seitenflächen der Sammelröhren überziehen. Dieser Vorgang wiederholt sich bei dem Aussprossen der Sammelröhren der übrigen Ordnungen, so daß das metanephrogene Gewebe in ebenso viele Teilstücke zerlegt wird als sich Sammelröhren bilden (Abb. 504, 514). So wie die Sammelröhren werden hierbei auch die Teilstücke des metanephrogenen Gewebes immer kleiner und kleiner, die kleinsten sind daher jene, welche den blinden Enden und den Seitenflächen der Sammelröhren der letzten Ordnung aufsitzen.

Jedes einzelne der durch die Teilung der Sammelröhren 1. Ordnung entstandenen Ureterbäumchen wird daher an seiner Oberfläche und an den seinen Nachbarn zugekehrten Seitenflächen von metanephrogenem Gewebe umhüllt. Das Ureterbäumchen und diese Hülle metanephrogenen Gewebes stellen eine Einheit dar, welche man als eine primäre Nierenpyramide oder als primäre MALPIGHISCHE Pyramide bezeichnen kann. Diese Pyramiden der Niere stehen dicht nebeneinander und kehren, wie die Ureterbäumchen, ihre Basis der Nierenoberfläche, ihre Spitze dem Nierenbecken zu (Abb. 507). Indem sich die Ureterbäumchen durch Verzweigung und durch Wachstum stärker entfalten, krümmen sie sich medialwärts um das Nierenbecken, so daß die MALPIGHISCHEN Pyramiden schließlich in ihrer Gesamtheit eine Hülse bilden, in deren medianwärts gerichtete Öffnung der Ureter eintritt. An der Oberfläche dieser Hülse, d. h. also an der Oberfläche der Niere, entsprechen den Rändern dieser Pyramiden Furchen (Abb. 507). Die Nierenoberfläche erscheint dadurch in Felder geteilt, die Niere erscheint gelappt. Im Inneren der Niere

befindet sich zwischen den Pyramiden eine geringe Menge embryonalen Bindegewebes, das aus den Außenschichten des hier befindlichen metanephrogenen Gewebes entstanden ist. Dieses embryonale Bindegewebe stellt die Anlage der primären Columnae renales (BERTINI) dar (Abb. 507). Den Zerfall der primären Ureterbäumchen in sekundäre und eventuell tertiäre machen auch die Kappen des metanephrogenen Gewebes mit, so daß aus den primären MALPIGHISCHEN Pyramiden sekundäre und tertiäre Pyramiden und ebenso aus den primären Columnae renales sekundäre und tertiäre Columnae entstehen. Zum Unterschiede von den primären dringen die sekundären und tertiären Columnae weniger weit in die Tiefe vor. An der Oberfläche der Niere bildet sich entsprechend dieser Teilung eine immer feinere Lappung aus (Abb. 505, 507, 512, 532, 647) und man kann den MALPIGHISCHEN Pyramiden gemäß

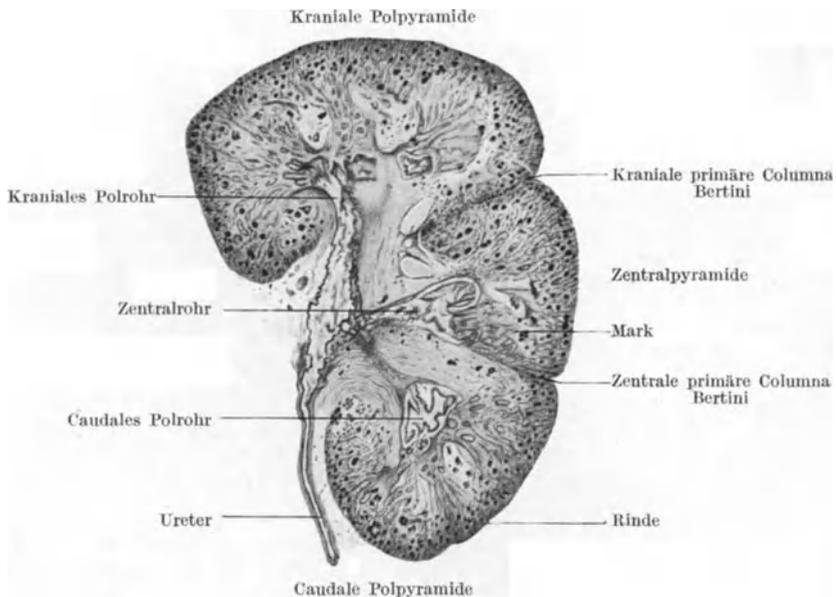


Abb. 507. Frontalschnitt durch die Niere eines 10 cm langen menschlichen Embryo. Vergrößerung 7 : 1. Nach HAUCH.

primäre, sekundäre und tertiäre Nierenlappen, Renculi, unterscheiden. Bei etwa 20 cm langen Feten ist diese Lappung am besten ausgebildet. Im Höchsfalle sind ungefähr 20 Lappen vorhanden. Sie erhalten sich über das Fetal-leben hinaus und verschwinden zumeist erst im 4.—5. Lebensjahre, können sich jedoch auch erhalten.

Wie erwähnt wurde, überziehen die metanephrogenen Gewebekappen außer den blinden Enden auch noch die Seitenflächen der Sammelröhren. Sie reichen an den Seitenflächen bis zu der Ursprungsstelle der neuen von den alten Sammelröhren herab. In dem Teilungswinkel zwischen alter und neuer Sammelröhre ballt und verdickt sich das metanephrogene Gewebe (Abb. 504 a, b) zu Ende des 2. Monates und diese verdickten Endstücke lösen sich von dem übrigen Abschnitte der Gewebekappen als kugelige Gebilde ab (Abb. 504 c—e), welche man als Nachnierenkugeln bezeichnet. Exzentrisch tritt in ihnen eine Lichtung auf, so daß sie zu Nachnierenbläschen werden (Abb. 504 d, e). Da die Lichtung exzentrisch ist, sind die Wände dieser Bläschen verschieden

dick: Die der Nierenoberfläche zugekehrte Wand ist dicker als die dem Nierenbecken zugewendete. Aus diesen Nachnierenbläschen entstehen die Nephrone, und zwar die BOWMANSchen Kapseln aus der dünneren, die übrigen Abschnitte des Nephron aus der dickeren Wand.

Zur Ausbildung dieser Harnkanälchenanlagen kommt es schon bei der Entwicklung der Sammelröhren der ersten vier Ordnungen (Abb. 505). Diese erstentstehenden Anlagen bilden sich jedoch zurück und nur die von den Sammelröhren 5. Ordnung an entstehenden Nephronanlagen bleiben erhalten.

Da die Zahl der Nephrone in der fertigen Niere eine sehr große — bis zu einer Million heranreichende — ist, ist auch die Zahl der Nephronanlagen eine entsprechend große.

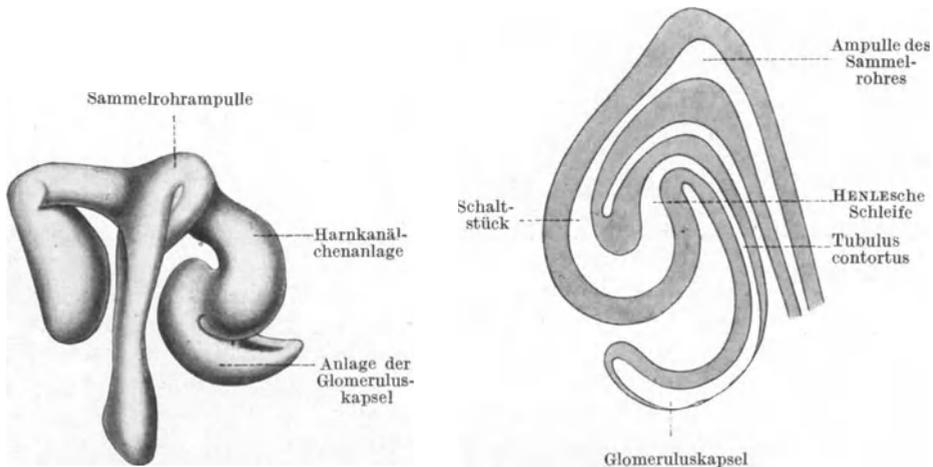


Abb. 508. Modell eines Sammelrohres und zweier in Entwicklung begriffener Harnkanälchen der menschlichen Niere. 315fache Vergrößerung. Nach STÖRER.

Abb. 509. Durchschnitt durch die Harnkanälchenanlage eines 13 cm langen menschlichen Embryo. Mit Benutzung einer Abbildung von FELIX.

Die Umbildung der Nachnierenbläschen in die Nephrone beginnt im wesentlichen in derselben Weise wie die Umbildung der Urnierenbläschen in die Urnierenkanälchen (Abb. 494). Der der Nierenoberfläche zugekehrte Abschnitt des Bläschens wächst als zapfenartiger, solider Fortsatz auf die junge Sammelröhre zu und verschmilzt mit ihr. Er stellt die Anlage des Harnkanälchens dar, welches auf diese Weise an das System der Sammelröhren angeschlossen wird. Zu einem Kanälchen wird dieser Fortsatz dadurch, daß sich die Lichtung des Bläschens in ihn fortsetzt. Das Kanälchen wächst nun in die Länge und bildet eine S-förmige Schlinge, an welcher man einen oberen und einen unteren Bogen unterscheiden kann. Der untere Bogen verbreitert sich zum Teile und der verbreiterte Abschnitt wird durch eine Furche von dem übrigen Harnkanälchen abgegrenzt. Der verbreiterte Abschnitt nimmt die Form eines Löffels (Abb. 508) oder einer Schüssel mit doppelter Wand an (Abb. 509). In der Höhlung dieser Schüssel befindet sich embryonales Bindegewebe, in welches Capillaren einsprossen. Aus ihnen entwickelt sich, nachdem sie durch ein zu- und ein abführendes Gefäß mit dem Blutgefäßsystem verbunden worden sind, ein Gefäßknäuel, ein Nachnieren- Glomerulus. Die ihn umhüllende schüsselförmige Verbreiterung der Kanälchenanlage wird zur Glomeruluskapsel, BOWMANSchen Kapsel (Abb. 509, 511). Das innere, dem Glomerulus unmittelbar aufliegende „viscerale“ Blatt der Kapsel besteht später aus einer einschichtigen Lage platter Zellen, das äußere, vom Glomerulus

durch die Lichtung zwischen den beiden Blättern getrennte „parietale“ Blatt aus einer zweischichtigen Lage kubischer Zellen. Glomerulus und Glomeruluskapsel zusammen bilden einen Nachnierenkörper oder MALPIGHISCHEN Körper der Nachniere.

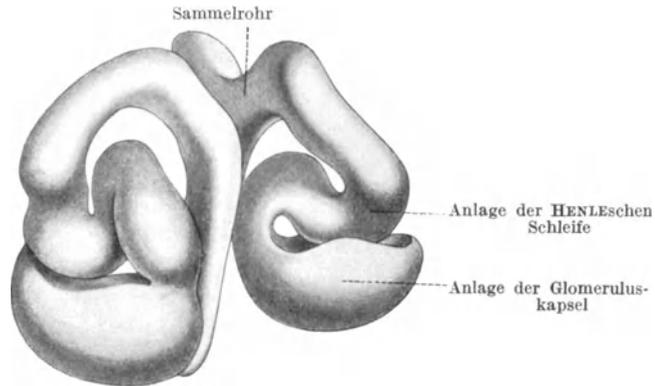


Abb. 510. Modell zweier Harnkanälchenanlagen. 390fache Vergrößerung. Nach STOERK.

Der obere Bogen der Harnkanälchenanlage wächst sehr stark in die Länge und muß deshalb Schlingen bilden (Abb. 510, 511). Aus dem mittleren Abschnitte dieses oberen Bogens wächst die HENLESche Schleife aus, wodurch

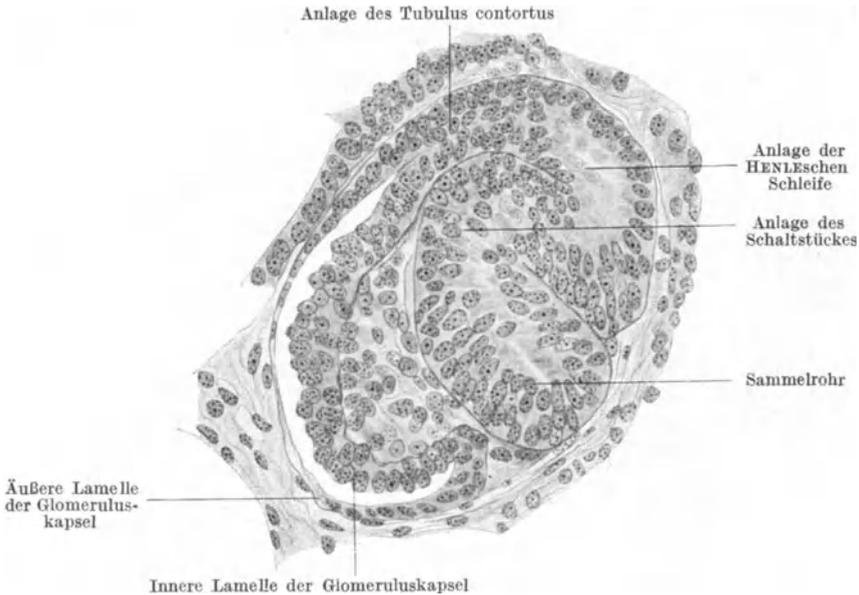


Abb. 511. Schnitt durch die Harnkanälchenanlage eines 3 Monate alten menschlichen Embryo. 390fache Vergrößerung.

die aus dem Anfangs- und Endabschnitte des Bogens entstehenden Schlingen voneinander getrennt werden. Aus ihnen entwickelt sich der Tubulus contortus, bzw. das Schaltstück des Harnkanälchens. Diese Schlingen liegen dem MALPIGHISCHEN Körper dicht an (Abb. 511).

Während der Ausbildung der einzelnen Abschnitte des Harnkanälchens differenziert sich auch das Epithel dieser Abschnitte. Die Ausbildung der Windungen und die histologische Differenzierung erfolgt bei allen Kanälchen derselben Generation gleichzeitig. Die Glomeruluskapsel nimmt die Form einer Kugel an, in welche die Gefäße an einer eng begrenzten Stelle — „Gefäßpol“ — eintreten, während an der gegenüberliegenden Stelle — „Harnpol“ — der Übergang in das Harnkanälchen erfolgt.

Die Anbildung neuer Harnkanälchen dauert bis etwa zum Ende des achten Monates. Die Zahl der Harnkanälchengenerationen kann bis zu 18 ansteigen.

Aus der früheren Darstellung geht hervor, daß die jeweils vorhandenen Reste des metanephrogenen Gewebes von den neu entstandenen Sammelröhren immer weiter gegen die Nierenoberfläche hin geschoben werden; daß mithin in der Richtung auf diese Oberfläche zu immer neue MALPIGHISCHE Körper und Harnkanälchen entstehen (Abb. 505, 507). Die MALPIGHISCHE Körper liegen daher in der fertigen Niere in mehreren Reihen übereinander, wobei die dem Nierenbecken zunächst gelegenen zentralen die ältesten, die der Nierenoberfläche nächsten, also peripherischen, die jüngsten sind. Die zentralen MALPIGHISCHE Körper sind die größten, die peripherischen die kleinsten. Das gleiche gilt von den Harnkanälchen. Die Größe der zentralen Körper und Kanälchen erklärt sich damit, daß sie zuerst entstehen und daher länger wachsen als die später entstehenden und ferner damit, daß die metanephrogenen Gewebsskappen der Sammelröhrenden — und daher auch die aus ihnen entstehenden Nachnierenkugeln — immer kleiner werden (Abb. 504, 505). Die zuerst entstehenden MALPIGHISCHE Körper sind ganz besonders groß, so daß sie selbst größer als jene der fertigen Niere sein können. Sie schwinden jedoch bald und sind bereits am Ende des 6. Monates nicht mehr vorhanden. Beim Neugeborenen sind die zentralen MALPIGHISCHE Körper etwa  $1\frac{1}{2}$  mal so groß als die peripherischen. Der Größenunterschied zwischen den MALPIGHISCHE Körpern schwindet jedoch schon im ersten Lebensjahre, da die zentralen zu wachsen aufhören, während die übrigen noch eine Zeitlang weiter wachsen. Haben dann alle MALPIGHISCHE Körper die gleiche Größe erlangt, so beginnen sie gleichzeitig und gleichmäßig zu wachsen, bis sich ihre Durchmesser verdoppeln.

Vergleicht man den Aufbau der Nachniere mit jenem der Urniere, so findet man, daß er im wesentlichen derselbe ist: In beiden Organen finden sich ähnlich gebaute Nierenkörperchen — Glomeruli und Glomeruluskapseln — vor, welche sich in Kanälchen fortsetzen, die in einem gemeinsamen Ausführungsgange — primärer bzw. sekundärer Harnleiter — ausmünden. Gegenüber der Urniere weist jedoch die Nachniere eine bedeutende Vervollkommnung auf: Die Zahl der Nierenkörper ist bei ihr eine weit größere als in der Urniere, die Harnkanälchen sind viel länger und sie weisen mehrere, voneinander verschiedene Epithelbezirke auf. Es ist also die excretorische Fläche in der Nachniere eine weit größere als in der Urniere und diese Fläche ist außerdem morphologisch und daher auch physiologisch stärker differenziert. Grad und Art der Funktion sind daher in der Nachniere vollkommener als in der Urniere.

### Die Ausbildung des Markes und der Rinde der Niere.

Sobald die erste erhalten bleibende Generation von Harnkanälchen entstanden ist, d. h. also zur Zeit der Ausbildung der Sammelröhren 5. und 6. Ordnung (3. Monat), beginnt die Scheidung der Nierensubstanz in Rinde und Mark (vgl. Abb. 507, 512). Die Dickenzunahme der Rinde erfolgt dadurch, daß sich jede neu entstehende Harnkanälchengeneration über die zeitlich vor ihr

entstandene lagert und daß ferner die Kanälchen selbst wachsen. Die Grenze zwischen Rinde und Mark wird durch die zuerst entstandene Kanälchengeneration gebildet. Zentralwärts von diesen zuerst entstandenen Kanälchen bildet sich ein Bindegewebsnetz aus, in welches nur die gerade verlaufenden Kanäle der Niere, also die Sammelröhren und die HENLESchen Schleifen eindringen können. Dieses Bindegewebsnetz, ferner die Sammelröhren von der 5. Ordnung bis zu den zuletzt entstehenden initialen Sammelröhren nach aufwärts und endlich auch Teile der HENLESchen Schleifen bilden das Mark der Niere. Die MALPIGHISchen Körper, die Tubuli contorti, die Schaltstücke, Teile der HENLESchen Schleifen und die initialen Sammelröhren stellen die Rinde der Niere dar.

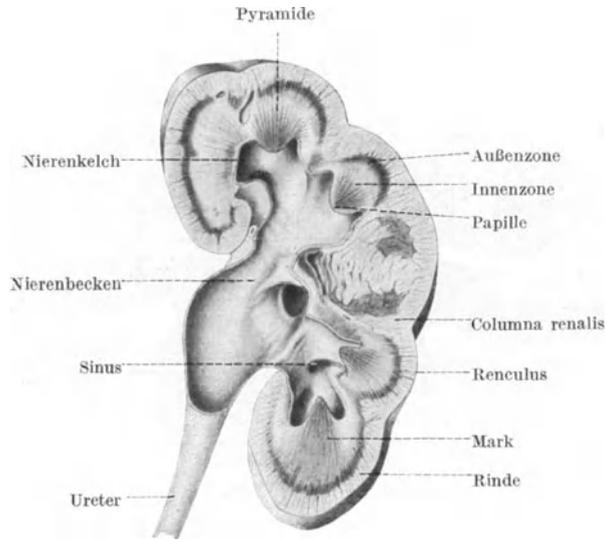


Abb. 512. Durchschnitt durch die Niere eines neugeborenen Kindes.

An der Oberfläche der Rinde bildet sich im 2. Fetalmonate die bindegewebige Nierenkapsel aus. In dem Maße, als die Rinde durch die Ausbildung neuer Kanälchengenerationen dicker wird, gruppieren sich die Sammelröhren der letzten Ordnung innerhalb der Rinde in Bündeln, welche in gerader Richtung zum Marke ziehen und daher als Markstrahlen bezeichnet werden. Sie sind bereits bei Embryonen des 4. Monats vorhanden. Das Mark selbst wird, wie bereits erörtert wurde, durch die Bildung der Nierenlappen in die Nierenpyramiden zerlegt (Abb. 507). Die Nierenpapillen (Abb. 512) entstehen dadurch, daß die Sammelröhren der mittleren Ordnungen (von der 5. Ordnung aufwärts) in die Länge wachsen. Die ersten, die primären Papillen, erscheinen im 3. Monate. Sie sind lang und schmal und verdicken sich in demselben Maße, als die HENLESchen Schleifen zwischen den Sammelröhren nach abwärts wachsen. Durch die sekundären Columnae renales werden die primären Nierenpapillen in sekundäre zerteilt.

Die Dickenzunahme des Markes erfolgt durch das Längen- und Dickenwachstum der Sammelröhren und der HENLESchen Schleifen. Während die Dicke des Markes im Fetalleben durchschnittlich um das Doppelte zunimmt, nimmt die Dicke der Rinde nur um etwa ein Viertel zu. Beim Neugeborenen beträgt sie etwa 2,5 mm. In den ersten Lebensmonaten nimmt dagegen das Mark nur sehr wenig, die Rinde aber stark zu, so daß im 2. Jahre das bleibende Verhältnis zwischen Rinde und Mark vorhanden zu sein scheint. Nach

dem 7. Jahre vergrößern Rinde und Mark ihre Durchmesser fast um das Doppelte. Die Zunahme der Rinde vom Neugeborenen bis zum Erwachsenen beträgt im Verhältnisse zum Mark etwa  $\frac{2}{5}$ .

Innerhalb der Rinde ändert sich die Verteilungsart der MALPIGHISCHEN Körper. Sie liegen nämlich ursprünglich viel dichter nebeneinander als später. In dem Maße als die Tubuli contorti und die Schaltstücke der Harnkanälchen in die Länge und in die Breite wachsen, müssen später die MALPIGHISCHEN Körper auseinanderrücken. Beim Neugeborenen kommen auf den gleichen Rindenbezirk fünfmal mehr Glomeruli als beim Erwachsenen. Die MALPIGHISCHEN Körper nehmen ferner ursprünglich das ganze Gebiet der Rinde ein, ihre jüngste Reihe liegt daher unmittelbar unterhalb der Nierenkapsel. Wenn nun etwa vom 9. Fetalmonate ab keine Neubildung von Harnkanälchen mehr erfolgt, beginnen die Kanälchen der letzten Generation über die MALPIGHISCHEN Körper hinaus gegen die Oberfläche der Rinde vorzuwachsen und sich in ihr auszubreiten, so daß dann in dieser unterhalb der Nierenkapsel befindlichen Zone der Nierenrinde keine MALPIGHISCHEN Körper mehr, sondern nur Harnkanälchen liegen.

Die zuerst entstandenen erhalten bleibenden Harnkanälchen münden, wie geschildert wurde, in die Sammelröhren 5. Ordnung, bei der weiteren Teilung der Sammelröhren dagegen in Röhren immer höherer Ordnung ein. Diese Verschiebung der Mündungen erfolgt durch interstitielles Wachstum eines Teiles der Sammelröhren. Dadurch, sowie durch Verlängerung bestimmter Bezirke der Sammelröhren und durch deren Einbeziehung in das Mark erklärt es sich, daß die Harnkanälchen der fertigen Niere in die Sammelröhren der Markstrahlen, d. h. in die Sammelröhren der letzten Ordnungen einmünden.

Die Scheidung des Markes in eine Außen- und eine Innenzone (Abb. 512) erfolgt in der Richtung zur Nierenoberfläche zu, und zwar in demselben Maße, als sich die zuerst kurzen HENLESCHEN Schleifen in lange umwandeln. Diese Umwandlung ist mit einer Verengerung des zentralen (dem Nierenbecken näheren) Abschnittes der Schleifen und mit einer Änderung ihres Epithelcharakters verbunden. Die zentralen Abschnitte bilden durch ihre Verlängerung allmählich die Innenzone. Die Grenze zwischen den zentralen und den peripheren Abschnitten der Schleifen entspricht demnach der Grenze zwischen der Außen- und der Innenzone des Markes. Indem diese Grenze peripherewärts vorrückt, wird die Innenzone immer breiter. Beim Neugeborenen beträgt die Innenzone erst ein Sechzehntel der Außenzone, beim 8wöchentlichen Kinde ist das Dickenverhältnis zwischen Innen- und Außenzone bereits 3 : 11, beim 1jährigen Kinde 7 : 9, beim 2jährigen 4 : 5, beim 5jährigen 8 : 6.

Die Nierenkapsel entsteht aus dem die Anlage der Nachniere umhüllenden embryonalen Bindegewebe. Sie läßt sich erst zu Ende des 3. Monates abgrenzen.

### Die Lage der Nachniere.

Sobald die Nierenknospe nach kurzer Wanderung in kranialer Richtung ihre Lagestätte erreicht hat, beginnt die Bildung der Ureterbäumchen und die Differenzierung des metanephrogenen Gewebes. Damit vergrößert sich auch das Gebiet, welches die Niere einnimmt. Vom Nierenbecken aus, welches seine Lage nicht ändert, vergrößert sich die dorsomedial von der Urniere gelegene Nachniere (Abb. 514, 515) nach allen Richtungen hin, besonders aber in kranialer und caudaler Richtung. Während der kranio-caudale Durchmesser der Niere in der ersten Hälfte des Fetallebens den drei ersten Lendenwirbeln entspricht (Abb. 532), steigt er in der zweiten Hälfte des Fetallebens bis zur 11. Rippe hinauf und bis zum oberen Rande des 5. Lendenwirbels herab.

Da die linke Niere fast regelmäßig etwas stärker als die rechte wächst, reicht sie auch höher nach aufwärts als die rechte. Der tiefere Stand der rechten Niere ist daher nicht, wie es beim Erwachsenen den Anschein hat, durch die Leber verursacht, wenn auch die Leber später eine gewisse Hemmung auf das kraniale Wachstum der rechten Niere auszuüben vermag. Doch steht die rechte Niere von vornherein, noch bevor sie in Berührung mit der unteren Leberfläche gelangt, tiefer als die linke. — Der untere Pol der Nieren reicht ursprünglich bis zur Fossa iliaca herab, steigt aber später nach aufwärts, so daß er sich bei 2 Jahre alten Kindern bereits über der Crista iliaca befindet. Diese Bewegung ist jedoch nur eine scheinbare, denn in Wirklichkeit vergrößert sich die hintere Bauchwand, wodurch sich unter anderem auch der Abstand zwischen der letzten Rippe und der Crista iliaca vergrößert: Die in die Länge wachsende hintere Bauchwand verlängert sich caudalwärts, wodurch der caudale Nierenpol scheinbar kranialwärts vorrückt, obzwar er sich in Wirklichkeit nicht selbst fortbewegt.

Während des Wachstums der Niere beginnt im 2. Fetalmonate auch eine Drehung der Niere um ihre Längsachse. Die erstgebildeten Sammelröhren stehen dorsal zum Ureter, so daß der Hilus renis jetzt (15 mm lange Embryonen) medianwärts gekehrt ist. Im 3.—4. Monate wird der mediale Abschnitt der Niere durch die sich vergrößernden und daher auch ventralwärts vordringenden Wirbelkörper, sowie durch den an ihrer Seite sich ausbildenden Musculus psoas nach vorne gedrängt. Die vordere Fläche der Niere stellt sich infolgedessen so ein, daß sie nicht mehr nur nach vorne, sondern nach vorne und lateralwärts sieht; der mediale Rand der Niere steht daher jetzt weiter vorne als der laterale. Indem sich der Musculus psoas stärker ausbildet, drängt er die bis dahin (Embryonen von 5 cm Länge) vertikal, ja sogar caudal ein wenig konvergierenden Nieren auseinander, so daß sie nunmehr caudalwärts divergieren.

### Der Beginn der Nierentätigkeit.

Für die Funktion der Niere während des Fetallebens ist es ungünstig, daß der venöse Blutdruck im fetalen Körper größer als der arterielle und der arterielle kaum halb so stark wie nach der Geburt ist. Dennoch funktioniert die Niere bereits in der zweiten Hälfte des Fetallebens, wenn auch nur in geringem Maße und in individuell verschieden starker Weise. Zu Ende des Fetallebens ist die Harnblase mit Flüssigkeit gefüllt. Daher kommt es auch bald nach der Geburt zur Harnentleerung. Ob vorher eine Entleerung des Harnblaseninhaltes in das Fruchtwasser stets erfolgt, ist fraglich. Für die Schwierigkeit, mit welcher sich die Funktion der fetalen Niere vollzieht, spricht der Umstand, daß sich beim Neugeborenen und in den ersten zwei Tagen nach der Geburt in den Sammelröhren der Niere Harnsäureinfarkte in Form gelblicher oder ziegelroter Streifen vorfinden, welche bis zum 6. Tage allmählich durch den Harn fortgeschwemmt werden. Notwendig ist die Funktion der Niere für die fetale Entwicklung nicht, da sich Feten mit angeborenem Nierenmangel bis zur Geburt normal entwickeln. Die Excretion im Fetus erfolgt — wie bereits bei der Erörterung der Funktion der Urniere auseinandergesetzt wurde — durch die mütterliche Niere unter Vermittlung des Placentarkreislaufes.

Die Blase kann schon bei jüngeren Feten — verschieden stark — gefüllt sein. Hierbei handelt es sich jedoch wahrscheinlich nicht um Harn, sondern um diffundierte Flüssigkeit.

### Ursächliche Beziehungen bei der Entwicklung der Nachniere.

Zwischen der Ausbildung der Sammelröhren und der Differenzierung des metanephrogenen Gewebes besteht wahrscheinlich eine ursächliche Beziehung in dem Sinne, daß die Differenzierung des metanephrogenen Gewebes nur dann erfolgt, wenn eine Sammelröhre an dieses Gewebe heranwächst. Das Epithel der Nierenknospe, bzw. der Sammelröhren, übt wahrscheinlich einen formativen Reiz auf das metanephrogene Gewebe aus, welcher zu dessen Differenzierung notwendig ist. Für diese Annahme spricht der Umstand, daß die Ausbildung des metanephrogenen Gewebes unterbleibt, wenn keine Sammelröhren darauf zuwachsen und daß sich ferner das metanephrogene Gewebe in einer der Verzweigungsart der Sammelröhren entsprechenden Weise ausbreitet und differenziert. Die Differenzierung des metanephrogenen Gewebes ist demnach eine abhängige. Wachsen daher z. B. die beiden Ureterknospen in medialer Richtung aus, so daß sie sich einander nähern, so differenzieren sich auch die beiden metanephrogenen Gewebsmassen nahe beieinander und sie können dann zu einer sog. Hufeisenniere verschmelzen.

### Die Entwicklung der Geschlechtsorgane.

Die Anlage der inneren und der äußeren Geschlechtsorgane ist bei beiden Geschlechtern die gleiche: Die Keimdrüsen von Mann und Weib entwickeln sich an der gleichen Körperstelle und sind morphologisch bis zu einem bestimmten Entwicklungsstadium nicht voneinander unterscheidbar. Bei beiden Geschlechtern wird ferner derselbe Ableitungsgang für die Keimdrüsen entwickelt und erst später erleidet er ein verschiedenes Schicksal. Auch die äußeren Geschlechtsorgane haben ursprünglich das gleiche Aussehen. Der Chromatinbestand der Kerne der Geschlechtszellen ist allerdings bei den beiden Geschlechtern von vornherein verschieden. In ihm liegt auch die wichtigste Ursache für das Zustandekommen der späteren äußerlichen Verschiedenheiten der beiden Geschlechter.

Die Mutterzellen der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen, die Urgeschlechtszellen, primären Geschlechtszellen oder Keimzellen lassen sich bei manchen Tierarten schon in frühen Entwicklungsstadien durch gewisse, bei den verschiedenen Tierarten verschiedene Merkmale (Größe, Kugelgestalt, Form und Struktur des Zellkernes, Art der Mitochondrien, besondere Plasmadifferenzierungen und anderes mehr) als eine besondere Zellgattung (Abb. 513 b) von den übrigen Zellen des Körpers, den Körper-, Stamm- oder Somazellen, unterscheiden. Schon während der Furchung können sie wahrnehmbar werden und sie lassen sich dann in dem sich entwickelnden Keime bis zu ihrer Umbildung in Ei- und Samenzellen als eine besondere Zellart weiter verfolgen. Die Bahn dieser Entwicklung der Urgeschlechtszellen wird als Keimbahn bezeichnet. Auch bei den Säugetieren — und beim Menschen — sind diese Mutterzellen der Ei- und Samenzellen festgestellt worden. Bei den Säugetieren findet man sie zuerst am hinteren Ende des Primitivstreifs, später im Darmendoderm, in der dorsalen Wand des Hinterdarmes, hierauf in der Radix mesenterii und zum Schlusse in der Keimfalte (Abb. 513 b, 514, 496, 107). Diese allmählich wechselnde Lage der Urgeschlechtszellen, sowie gewisse für eine Fortbewegung sprechende Formänderungen dieser Zellen berechtigen zu der Annahme, daß diese Zellen amöboid beweglich sind und daß sie aus der entodermalen Wand des Darmes in das embryonale Bindegewebe der Radix mesenterii und von da aus in die Keimdrüse einwandern. Auf diesem Wege können einzelne von ihnen an irgend einer Stelle liegen bleiben und sich gegebenen Falles vielleicht zu abnormen Bildungen gestalten.

## Die Entwicklung der Keimdrüsen.

Die bereits erwähnte von der Urniere bewirkte Ausfaltung der dorsalen Wand der Leibeshöhle, die Urnierenfalte, *Plica mesonephridica* (Abb. 323, 324, 495), ist an ihrer Oberfläche von dem ein- bis zweischichtigen Epithel

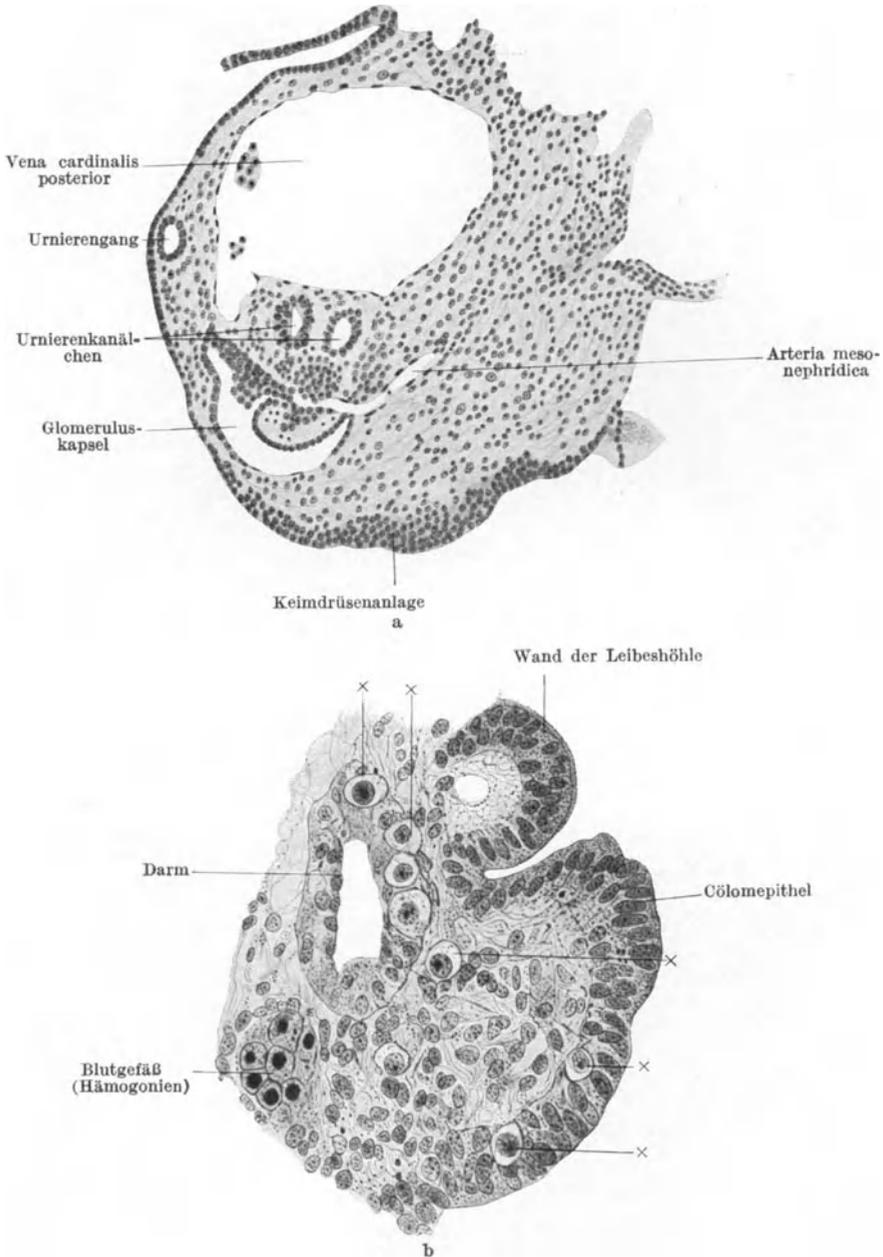


Abb. 513. a Querschnitt durch die Urniere und durch das Keimdrüsenfeld eines 7 mm langen menschlichen Embryo. Nach FELIX. b Teil eines Querschnittes durch das hintere Rumpfende eines 4 mm langen menschlichen Embryo. Urgeschlechtszellen (x) in der Darmwand, im visceralen Bindegewebe und im Cöloepithel. 385fache Vergrößerung.

der Leibeshöhlenwand, dem Leibeshöhlen- oder Cölomepithel, bekleidet. Bei etwa 5 mm langen Embryonen treten nun an der medialen, bis zur Radix mesenterii reichenden Seite der Urnierenfalte zahlreiche Zellteilungen im Epithel auf, so daß es mehrschichtig wird, wobei seine Zellen gleichzeitig etwas höher werden (Abb. 513 a). Dieses Epithel kann als Oberflächenepithel der Keimdrüse, als Keimdrüsenepithel, oder mit seinem alten Namen

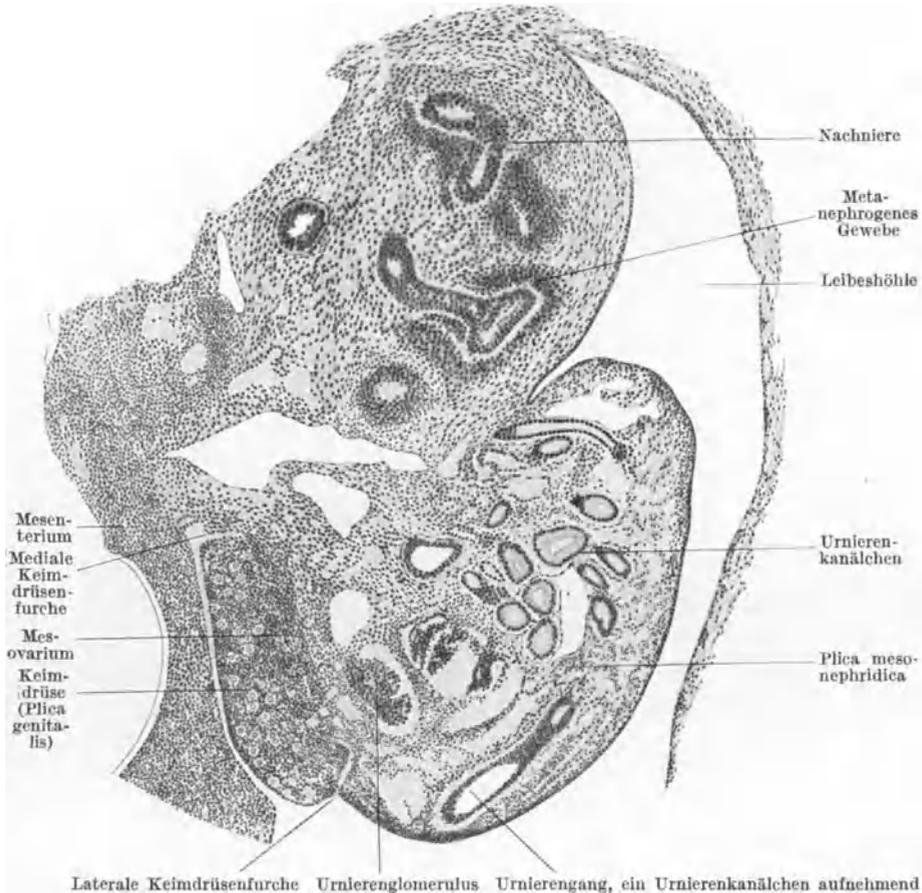


Abb. 514. Querschnitt durch die Plica urogenitalis und durch den angrenzenden Teil der Nachniere eines etwa 6 Wochen alten menschlichen Embryo. 87fache Vergrößerung.

als Keimepithel bezeichnet werden. Das von ihm eingenommene Gebiet der Leibeshöhlenwand ist das Keimdrüsenfeld. Seine Abgrenzung gegen das übrige Epithel der Urnierenfalte ist nirgends eine scharfe, da der Übergang des Keimepithels in das übrige Epithel der Urnierenfalte ein ganz allmählicher ist (Abb. 513 a). Frühzeitig erscheinen zwischen den Zellen dieses Feldes die Urgeschlechtszellen (Abb. 513 b).

Bei etwa 9 mm langen Embryonen treten, und zwar ganz plötzlich, unter dem Keimepithel eine Anzahl von radiär verlaufenden Zellsträngen — Keimsträngen — auf, welche von dem unter dem Keimdrüsenepithel gelegenen embryonalen Bindegewebe gebildet werden. Die meisten Forscher leiten sie vom Keimepithel ab. Diese Zellstränge bestehen aus Epithelzellen

ähnlichen Elementen, weshalb man sie auch als Epithelstränge bezeichnet. Durch ihr Vorhandensein hebt sich das unter dem Keimepithel befindliche Gebiet morphologisch scharf von dem Urnierengebiete ab. Bei etwa 11 mm langen Embryonen wird es hierauf durch eine an seinem medialen und durch eine an seinem lateralen Rande einschneidende Furche — mediale und laterale Keimdrüsenfurche oder Keimdrüsengraben — von dem übrigen Teile der Urnierenfalte abgegrenzt, so daß es eine besondere Falte darstellt: Keimfalte (-leiste), Keimdrüsenfalte (-leiste), Geschlechts-

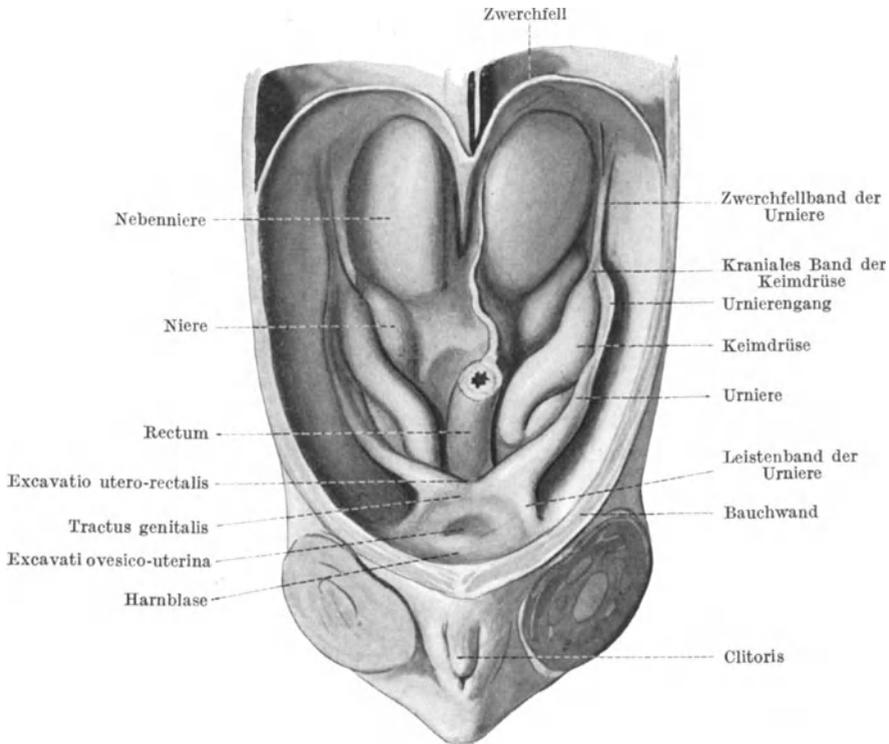


Abb. 515. Die retroperitonealen Organe eines 23 mm langen weiblichen menschlichen Embryo. 8fache Vergrößerung.

falte (-leiste), Plica genitalis. Sie und die Plica mesonephridica bilden zusammen die Urnieren-Geschlechtsfalte, die Plica urogenitalis, die Urogenitalfalte; in ihrem lateralen Abschnitte liegt die Urniere, im medialen die Keimdrüse (Abb. 514). Der ursprünglich breite Zusammenhang der Keim- mit der Urnierenfalte wird dadurch, daß die Keimdrüsenfurchen immer tiefer einschneiden, zu einem schmalen Gekröse eingengt: Mesogenitale, das spätere Mesorchium bzw. Mesovarium (Abb. 516).

Das Keimdrüsenfeld breitet sich kranialwärts bis zum 6. Thorakalsegmente aus. Da das Urnierengebiet weiter hinaufreicht (Abb. 497), wird das obere Ende der Plica genitalis von der Plica mesonephridica überragt (Abb. 496, 515). Caudalwärts wächst das Keimdrüsenfeld allmählich bis zum 2. Sakralsegmente vor, so daß sich das Keimdrüsengebiet über 14 Segmente erstreckt. Dieses Gebiet wird jedoch niemals gleichzeitig von der Keimdrüse eingenommen, da sich der kraniale Abschnitt der Keimdrüse bereits rückbildet, während der

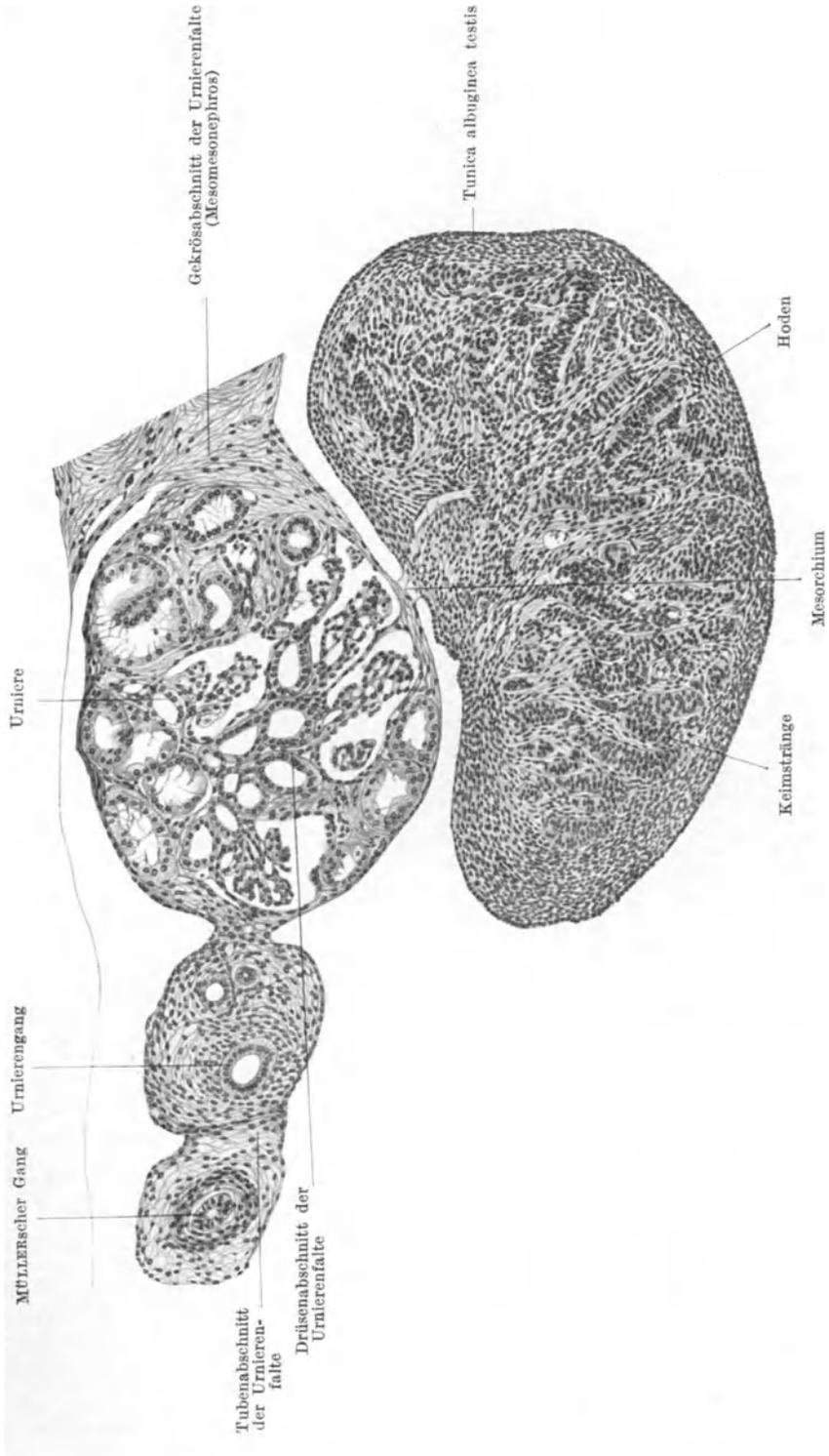


Abb. 516. Querschnitt durch die Plica urogenitalis eines 5 cm langen menschlichen Embryo. 100fache Vergrößerung.

caudale noch nicht ganz ausgebildet ist. Diese Rückbildung ist so bedeutend, daß nur das den 3—4 unteren Segmenten entsprechende Gebiet der Keimdrüse erhalten bleibt. Beim weiblichen Geschlechte reicht hierbei die Keimdrüse etwas tiefer herab als beim männlichen (Abb. 497).

Die Rückbildung des kranialen Abschnittes der Keimdrüse hat — wie die Rückbildung der Urniere betreffs der Urnierenfalte — eine Umwandlung der Keimfalte zu einem Bande zur Folge, das als kraniales Keimdrüsenband bezeichnet wird (Abb. 515).

Da die lateral von der Keimdrüse liegende Urniere sich rückbildet, während die Keimdrüse — soweit sie erhalten bleibt — wächst, ändert sich das Größenverhältnis zwischen Keimdrüse und Urniere sehr bald zugunsten der Keimdrüse, welche als relativ großes Gebilde an der medialen Seite der Urniere hervorragt (Abb. 515, 516, 560).

In ihrem „indifferenten“, d. h. äußerlich noch nicht geschlechtlich bestimmten Entwicklungsstadium besteht diese Anlageder Keimdrüse histologisch aus dem Oberflächen- oder Keimdrüsenepithel, aus den unter diesem Epithel liegenden Epithelsträngen und aus embryonalem Bindegewebe. Dieses findet sich in spärlicher Menge zwischen den Epithelsträngen, in größerer Menge dorsal und seitlich von ihnen in dem der Urniere zugekehrten Abschnitte der Keimdrüse vor. Die Epithelstränge liegen ziemlich dicht nebeneinander, so daß sie als eine einheitliche Masse erscheinen, welche man daher auch als Epithelkern bezeichnet hat. In den Epithelsträngen unregelmäßig verstreut liegen zahlreiche Urgeschlechtszellen. Viele von ihnen befinden sich auch im Keimepithel (Abb. 496) und gerade dieser Umstand bildete den Anlaß dafür, daß man dieses Epithel als „Keimepithel“ bezeichnet hat: Man nahm früher an, daß alle Urgeschlechtszellen aus den in diesem Epithel gelegenen Zellen entstehen, daß dieses also die Bildungsstätte der Keimzellen sei.

Die Urgeschlechtszellen sind dadurch gekennzeichnet, daß ihr Leib und ihr Kern größer als bei den übrigen Zellen ist; der Zelleib enthält kleine Granula und angeblich auch besonders geformte Mitochondrien, der Kern ein weitmaschiges, zartes Chromatingerüst und mehrere Kernkörperchen. Die Sphäre und die Mikrozentren sind deutlicher als in anderen Zellen wahrnehmbar.

### Die Ausbildung der männlichen Keimdrüse.

Wenn sich aus der „indifferenten“ eine männliche Keimdrüse entwickeln soll, so tritt eine Auflockerung des Epithelkernes ein und unmittelbar darauf erscheinen — bei etwa 13 mm langen Embryonen — in dieser aufgelockerten Epithelmasse quer zur Längsachse der Keimdrüse und radiär zur Keimdrüsenoberfläche verlaufende solide Epithelstränge, die Keim- oder Hodenstränge (Abb. 516). Aus ihnen entstehen die Hodenkanälchen und es werden wahrscheinlich sofort ebenso viele Keimstränge gebildet als später Hodenläppchen vorhanden sind, also etwa 200. Da jedes Hodenläppchen aus 3—4 Hodenkanälchen besteht, welche in einen gemeinsamen Tubulus rectus übergehen, so würde jeder der Keimstränge, indem er sich entsprechend verzweigt, 3—4 Hodenkanälchen liefern. Die inneren Enden der Keimstränge verbinden sich durch Queranastomosen miteinander, so daß ein epitheliales Netzwerk, das Rete testis, entsteht (Abb. 517). Das embryonale Bindegewebe häuft sich zwischen den äußeren Enden der Keimstränge und dem Keimepithel an, um die Tunica albuginea testis zu bilden. Sie erscheint im Vergleiche mit der unter ihr befindlichen zellreichen Zone der Keimstränge heller, zellärmer, ist aber schon im 3. Monate ziemlich breit. Die Zellen des Keimepithels platten sich ab, so daß sie bei Embryonen von 21 mm Scheitel-Steißlänge an niedriger als jene des

Keimepithels des Eierstockes eines gleich langen Embryo werden. Durch die Ausbildung der Tunica albuginea wird das Keimepithel bei Embryonen von etwa 20 mm Scheitel-Steißlänge von den Keimsträngen abgetrennt und liefert später das Epithel der Albuginea testis. Die Keimstränge wachsen stark in die Länge und müssen deshalb Schlingen bilden, die Tubuli contorti s. seminiferi. Zwischen je 3—4 solcher Schlingen bilden sich (im 6. Monate)

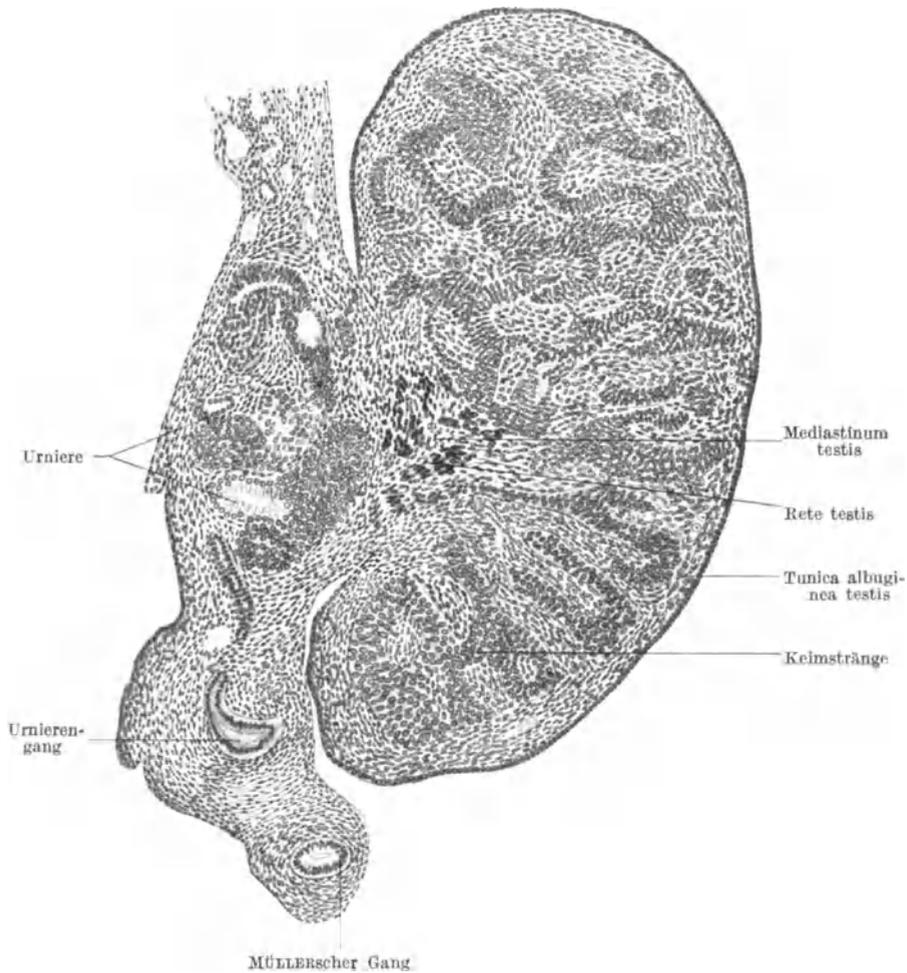


Abb. 517. Schnitt durch die Keimdrüse (Hoden) und Urniere eines 20 mm langen menschlichen Embryo. Präparat von W. KOLMER. 100fache Vergrößerung.

bindegewebige Scheidewände aus, die Septula testis; die durch diese Scheidewände voneinander getrennten Schlingengruppen sind die Lobuli testis. Die Keimstränge selbst (Abb. 518) bestehen aus „indifferenten“ Epithelzellen, zwischen welchen einzelne Geschlechtszellen — Spermogonien — verstreut sind. Im 4. Fetalmonate treten in den äußeren Abschnitten der Keimstränge Lichtungen auf, welche sich gegen die inneren Enden der Keimstränge hin allmählich ausdehnen. Doch sind beim Neugeborenen noch sehr viele Keimstränge solide. In den zu Kanälen umgewandelten Keimsträngen differenzieren

sich die Zellen der Keimstränge zum Epithel der Samenkanälchen, also zu den Samen- und Stützzellen (Spermiogonien und SERTOLISCHE Zellen). Die volle Differenzierung dieses Epithels erfolgt jedoch erst zur Zeit der Pubertät.

In dem spärlichen embryonalen Bindegewebe zwischen den Hodenläppchen differenzieren sich bei etwa 45 mm langen Embryonen große Zellen mit chromatinarmen Kernen, die Zwischen- oder LEYDIGSchen Zellen.

Medianwärts häuft sich das embryonale Bindegewebe an (Abb. 517), wodurch das Mediastinum testis entsteht, in welches das Rete testis zu liegen kommt. Zwischen den soliden Epithelsträngen des Rete testis und den lateral von ihnen gelegenen (Abb. 517) Sammelkanälchen des früher als „Epigenitalis“ bezeichneten

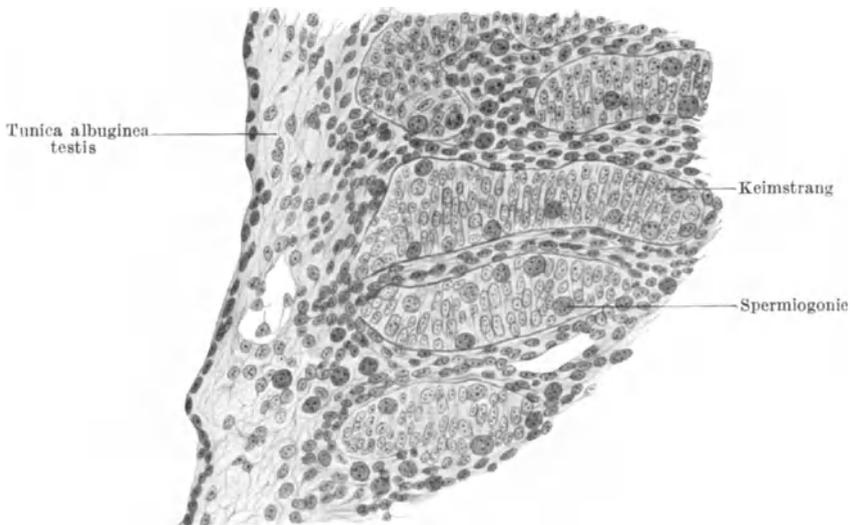


Abb. 518. Keimstränge des Hodens eines 6,5 cm langen menschlichen Embryo. 280fache Vergrößerung.

Teiles der Urniere bildet sich im 4. Monate eine Verbindung — die Urogenitalverbindung — aus (Abb. 534), so daß nunmehr Keimdrüse und Urniere miteinander zusammenhängen. Sobald sich nun in den Strängen des Rete testis Lichtungen entwickelt haben, welche sich in die Sammelkanälchen fortsetzen, kann der Inhalt der Samenkanälchen durch Vermittlung der Sammelkanälchen der Epigenitalis in den Urnierengang abfließen. Diese Sammelkanälchen werden zu den Ductuli efferentes des Caput epididymidis, der Urnierengang zum Ductus epididymidis, sowie zum Ductus deferens und zum Ductus ejaculatorius.

Die histologische Ausbildung des Hodens des Neugeborenen und auch des Knaben soll in den meisten Fällen keine völlig normale sein. Zur Erklärung dieser auffälligen Tatsache wird angenommen, daß der hormonale Einfluß, welchen der mütterliche Körper auf einen männlichen, also andersgeschlechtlichen Fetus und im besonderen auf dessen Hoden ausübt, in gewisser Hinsicht ungünstiger ist als der auf einen weiblichen Fetus ausgeübte. Infolgedessen komme es zu Entwicklungsstörungen im Hoden. Auch die größere Empfindlichkeit männlicher Feten und Neugeborener wird diesem Umstande zugeschrieben.

### Die Ausbildung des Eierstockes.

Die Differenzierung der weiblichen Keimdrüse beginnt erst bei 18—20 mm langen Embryonen. Doch kann eine von einem mehr als 13 mm langen Embryo stammende Keimdrüse, welche keine Keimstränge (Hodenstränge) enthält, als weiblich bezeichnet werden (Abb. 514). Die Differenzierung zum Ovarium beginnt damit, daß die den „Epithelkern“ bildenden Epithelstränge in Teilstücke zerfallen, welche, wie die Epithelstränge selbst, aus Urgeschlechtszellen (Oogonien) und aus „indifferenten“ Zellen bestehen (Abb. 519). Nur in der dem späteren Mesovarium (Abb. 514) nahen Zone des Eierstockes erhalten sich die Epithelstränge, um die Markstränge und Markschläuche, d. h. das Rete

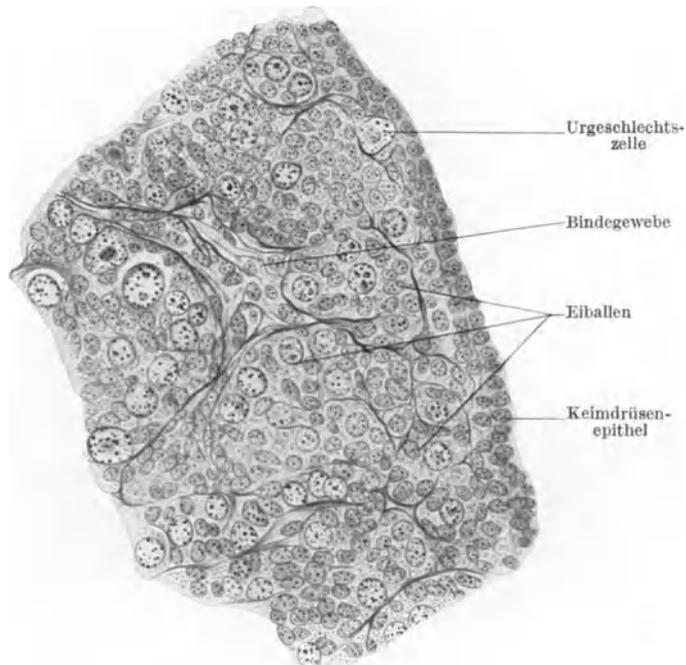


Abb. 519. Schnitt durch das Ovarium eines 14 cm langen menschlichen Embryo. 370fache Vergrößerung.

ovarii zu bilden (Abb. 520). Durch die verschieden dichte Lagerung der Teilstücke der Epithelstränge ist bereits bei Embryonen des 3. Monats eine dichtere Rinden- und eine heller erscheinende Markzone (primäre Rinde, primäres Mark) unterscheidbar. Die Rindenzone ist vom Keimepithel noch nicht durch eine Bindegewebsschichte (Tunica albuginea) abgegrenzt.

Erst bei älteren Embryonen (über 50 mm Scheitel-Steißlänge) beginnt das embryonale Bindegewebe stark zu wuchern und Bindegewebsstränge zu bilden (Abb. 519), welche radiär gegen die Oberfläche der Keimdrüse ziehen, unter ihr aber in die tangentielle Richtung übergehen, um unter dem Keimepithel eine im Vergleiche zum Hoden sehr schmale Tunica albuginea zu bilden. Von diesen Bindegewebssträngen gehen in seitlicher Richtung Fortsätze aus, welche die Zerfallsstücke der Epithelstränge umhüllen. Diese Zerfallstücke werden dadurch voneinander gesondert und stellen nunmehr verschieden große Ballen — Eiballen (Abb. 519) — dar. Die in ihnen enthaltenen von den Urgeschlechtszellen stammenden Zellen sind die Ureier, Primordialeier, Oogonien, die

„indifferenten“ Zellen sind die die Ureier umhüllenden Follikel­epithelzellen. Die zuerst entstandenen Eiballen sind groß und enthalten mehr als eine Oogonie; sie werden aber in kleinere Eiballen zerlegt, von welchen dann jeder normalerweise nur eine Oogonie enthält (Abb. 1). Die Oogonie mit den sie umhüllenden Follikel­epithelzellen stellt den bereits früher erörterten Primär- oder Primordialfollikel dar.

Noch vor der Ausbildung der Tunica albuginea tritt im 4. Fetalmonate unmittelbar unter dem Keimepithel ein neuer Epithelkern — zweiter, peripherer Epithelkern, neogene Zone — auf, dessen Herkunft unbekannt ist. Auch er wird in Eiballen und Primärfollikel zerlegt.

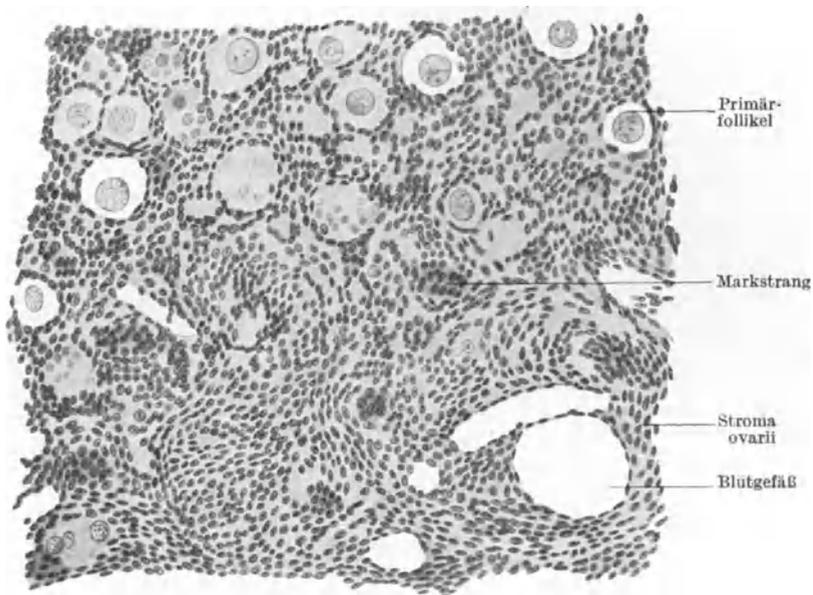


Abb. 520. Querschnitt durch den Eierstock eines 8monatlichen menschlichen Embryo. 183fache Vergrößerung. Nach FELIX.

Bereits im 3. Fetalmonate beginnt die Rückbildung der im Mittelteile der Keimdrüse befindlichen Eiballen. Bindegewebe wuchert an ihrer Stelle ein, um das Stroma ovarii zu bilden. Nur in den Randabschnitten des Eierstockes erhalten sich die Eiballen und entwickeln sich in der bereits früher (S. 20) geschilderten Weise weiter. Damit ist die Ausbildung einer Rinden- und einer Marksubstanz im Eierstock erfolgt.

Die bereits im 4. oder 5. Fetalmonate in der Rinde reichlich vorhandenen Primärfollikel können sich schon während des Fetal­lebens zu GRAAFSchen Follikeln ausbilden, so daß man vereinzelte GRAAFSche Follikel bereits im 6. Fetalmonate vorfindet. Ihre Zahl nimmt gegen Ende des Fetal­lebens zu. Auch ihre Rückbildung tritt bereits im Fetal­leben ein, so daß man im fetalen Ovarium auch atretische Follikel vorfinden kann. Im Ovarium des Neugeborenen finden sich daher Follikel der verschiedensten Stadien und auch schon atretische Follikel vor. Die Zahl der Primärfollikel soll im ersten Lebensjahre abnehmen, die Umbildung der Eiballen zu Primärfollikeln im 2. Lebensjahre beendet sein, so daß das Ovarium im 3. Lebensjahre histologisch dem Eierstocke der Erwachsenen gleich sein soll.

Im Stroma ovarii treten vom 5. Fetalmonate an die Zwischenzellen des Eierstockes auf, die von vornherein in spärlicherer Zahl als im Hoden erscheinen. Sie entstehen aus Zellen des Stroma ovarii.

Die bereits erwähnten das Rete ovarii bildenden ursprünglich soliden „Markstränge“ bleiben zum Teile als solche bestehen, zum Teile erhalten sie am Ende des Fetallebens Lichtungen und werden so zu den „Markschläuchen“. Zwischen dem Rete ovarii und den ihm benachbarten Kanälchen der Epigenitalis der Urniere bildet sich — wie zwischen dem Rete testis und den Epigenitaliskanälchen — eine Verbindung, die Urogenitalverbindung, aus. Doch ist sie keine so vollkommene wie beim Manne und sie löst sich außerdem bis zum Ende des Fetallebens. Die vom Rete ovarii abgelöste Epigenitalis bildet dann das bereits geschilderte Epoophoron (Abb. 535).

Der Längskanal des Epoophoron ist der erhalten gebliebene Abschnitt des Urnierenganges. Der ganze übrige Abschnitt des Urnierenganges bildet sich — im Gegensatze zu den Verhältnissen beim Manne — zurück. Die Rückbildung beginnt bei Feten von etwa 50 mm Scheitel-Steißlänge. Reste des Ganges können sich jedoch als enge Kanäle oder als gewundene dickwandige Schläuche erhalten und werden als GARTNERSche Kanäle (oder Gänge) bezeichnet. Sie liegen im Ligamentum latum uteri an der Seite des Uterus (Abb. 535), können sich in der Nähe des Orificium uteri internum in die Uteruswand selbst einsenken und der Cervixschleimhaut sehr nahe kommen. Im Bereiche der Vagina liegen sie wieder mehr lateral etwa in der Mitte der Seitenwand der Scheide und können dann caudalwärts bis zum freien Rande des Seitenteiles des Hymen ziehen. In dieser Ausdehnung erhalten sich jedoch die GARTNERSchen Kanäle nur ganz ausnahmsweise, sie bleiben vielmehr, wenn überhaupt, nur stellenweise erhalten, am häufigsten im unteren Teile der Cervix, am seltensten im mittleren Abschnitte der Scheide. Bis zu Ende des 3. Monates sind solche Reste stets an der Seite des Uterus, der Vagina und im Hymen vorhanden, schon im 4. Monate nimmt ihre Zahl ab und beim Neugeborenen finden sie sich nur noch in  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  der Fälle vor.

Zwischen den beiden Keimdrüsen bilden sich bereits im Fetalleben makroskopisch wahrnehmbare Unterschiede aus: Die weibliche Keimdrüse ist zwar annähernd ebenso groß wie die männliche, allein sie ist nicht so rund wie diese, sondern seitlich abgeplattet, daher dünner als der Hoden; während ferner der Hoden infolge seiner Tunica albuginea eine glatte, glänzende, weiße Oberfläche besitzt, ist diese beim Eierstock leicht rötlich gefärbt und mit kleinen Vertiefungen versehen. Diese sind die Folgen der bei älteren Feten stattfindenden Einfaltungen des Keimepithels, welche jedoch — entgegen früheren Anschauungen — nicht zur Bildung von Eiballen Anlaß geben, auch aus dem Grunde nicht, weil sie die Tunica albuginea, welche das Keimepithel von der Zone der Primärfollikel trennt, nicht durchbrechen. Bei älteren Feten, bei Neugeborenen und bei wenige Wochen alten Kindern finden sich aber manchmal Ovarien mit tiefen Furchen vor, welche bis unter die Tunica albuginea reichen. Bleiben diese Furchen — abnormerweise — erhalten und gesellen sich zu ihnen die im späteren Leben entstehenden Einkerbungen (durch Narben an den Stellen des Platzens der Follikel, sowie durch atretische Follikel), so wird der Eierstock zu einem Ovarium gyratum.

## Die Ableitungswege der Keimdrüsen, die MÜLLERSchen Gänge.

Als Ableitungsweg für die Keimdrüse entwickelt sich bei beiden Geschlechtern ein epitheliales Rohr, der MÜLLERSche Gang, Geschlechtsgang, welcher

aber nur beim weiblichen Geschlechte erhalten bleibt. Seine Anlage erscheint bei 8,5—10 mm langen Embryonen unterhalb des Zwerchfelles in der Höhe

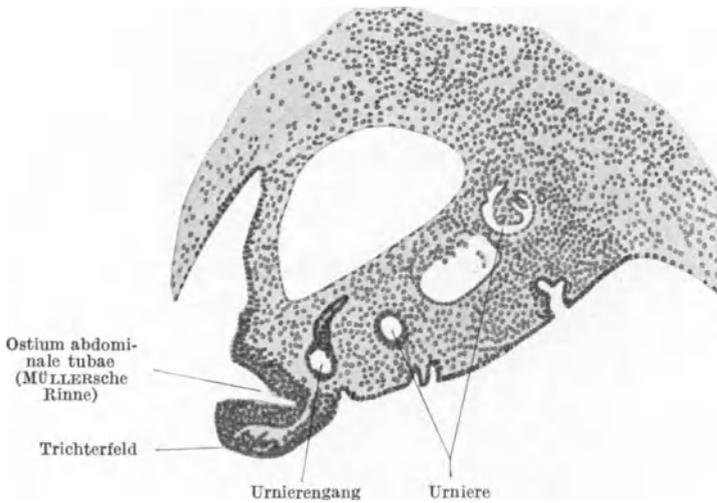


Abb. 521. Querschnitt durch den kranialen Abschnitt der Urnierenfalte eines 11 mm langen menschlichen Embryo. Nach FELIX.

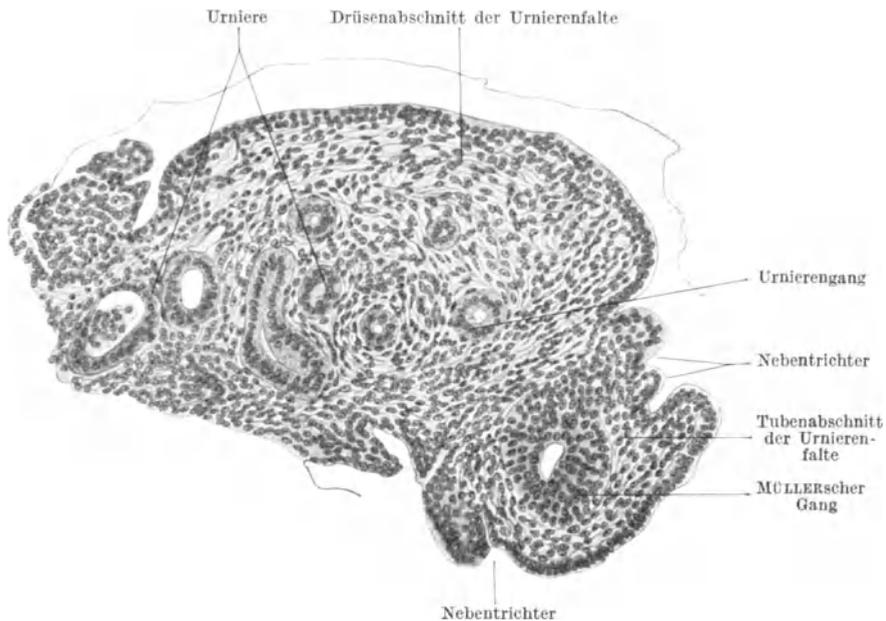


Abb. 522. Querschnitt durch die Plica urogenitalis eines 18 mm langen menschlichen Embryo. Die Plica genitalis ist nicht mitgezeichnet worden. 167fache Vergrößerung.

des 3. Brustsegmentes als Verdickung des Epithels der Plica urogenitalis ventral und lateral vom Urnierengange (Abb. 521). Bald nach ihrer Bildung vertieft sich diese verdickte Epithelzone in ihrer Mitte zu einer Rinne, MÜLLERSche Rinne, welche sich in das embryonale Bindegewebe der Plica urogenitalis einsenkt. Der Grund der Rinne löst sich vom Epithel der Plica urogenitalis ab und gestaltet

sich zu einem Rohre, welches nun im Bindegewebe der *Plica urogenitalis*, lateral vom Urnierengange caudalwärts weiter wächst (Abb. 497, 522, 525, 524, 535). Die Verlängerung des Rohres erfolgt durch Zellvermehrung am blinden, leicht verdickten Ende des Ganges („Wachstumsconus“). Die aus der erwähnten Rinne entstandene Öffnung dieses Rohres ist das spätere *Ostium abdominale tubae*. Sie stellt einen Trichter, den Haupttrichter, dar. Neben und auch caudal von ihr können sich in gleicher Weise mehrere Nebentrichter entwickeln (Abb. 521, 522). Dadurch wird das von den Trichtern eingenommene Gebiet — das Trichterfeld — zerklüftet und seine Randzacken stellen die Anlagen der *Fimbrien* dar. Brechen Nebentrichter in den Haupttrichter durch, so entstehen die akzessorischen Tubenöffnungen. Caudal von den Nebentrichtern können sich Trichter entwickeln, welche, ohne mit dem Haupttrichter in Verbindung zu treten, nach kurzem Verlaufe im Bindegewebe blind endigen und Nebeneileiter darstellen. Die starke Neigung des Epithels der *Plica urogenitalis* zu Wucherungen gibt ferner Anlaß zur Bildung von Epithelperlen, Epithelbläschen, Fortsätzen u. dgl. m.

Die Lichtung des MÜLLERSchen Ganges schreitet in caudaler Richtung so rasch vor, daß immer nur das kleine caudale Endstück des Ganges solid ist. Gleichzeitig mit diesem caudalwärts vorrückenden Endstücke rückt auch das Anfangsstück des Ganges, also sein *Ostium abdominale*, das noch bei 13 mm langen Embryonen oberhalb des Herzens liegt, caudalwärts, so daß es im dritten Monate bis zum 4. Lendensegmente herabrückt. Dies erklärt sich daraus, daß der obere Abschnitt des Ganges später nicht mehr in die Länge wächst, weshalb er gegenüber dem Gesamtwachstum des embryonalen Körpers zurückbleibt; es verodet ferner der kraniale Abschnitt der *Plica urogenitalis* infolge der Rückbildung der Urniere und der Keimdrüse, so daß sich dann der obere Abschnitt des MÜLLERSchen Ganges in einer schlaffen Falte befindet, welche caudalwärts herabsinkt; endlich ist das kraniale Ende der *Plica urogenitalis* am Zwerchfelle befestigt und muß sich daher entsprechend dem Abstiege des Zwerchfelles tiefer lagern.

Für das Wachstum und für das Schicksal der MÜLLERSchen Gänge ist das Verhalten der *Plicae urogenitales* von großer Bedeutung. Das von der *Plica urogenitalis* eingenommene Gebiet reicht vom 4. Hals- bis zum 4. Lendensegmente. Doch wird dieses Gebiet nicht gleichzeitig von der *Plica* eingenommen, da die Rückbildung des kranialen Abschnittes der *Plica* vor Abschluß ihres caudalen Wachstums beginnt und bei 26 mm langen Embryonen bereits beendet ist. Die *Plicae* stehen ursprünglich sagittal, stellen sich aber nach Ausbildung der Keimdrüse mehr frontal ein. Man kann an ihnen einen lateralen Abschnitt unterscheiden, in welchem der Urnierengang und seitlich von diesem der MÜLLERSche Gang enthalten sind; da aus dem MÜLLERSchen Gange die Tube entsteht, kann man diesen Abschnitt als Tubenabschnitt bezeichnen (Abb. 522, 516); durch eine seichte Furche von dieser lateralen Abteilung getrennt folgt dann ein Abschnitt, welcher die Urniere enthält: Drüsenabschnitt; endlich verbindet ein dünner Gekröseabschnitt (*Mesomesonephros*) die *Plica urogenitalis* mit der Leibeshöhlenwand (Abb. 516). Der Tubenabschnitt kann bloß den MÜLLERSchen Gang (Abb. 522), oder auch noch den Urnierengang (Abb. 516, 517) enthalten.

Die beiden *Plicae urogenitales* verlaufen ursprünglich sagittal, parallel und nahe der Wirbelsäule. Durch die medial von ihrem kranialen Abschnitte erfolgende Ausbildung der Nebenniere wird dieser Abschnitt lateralwärts abgedrängt (Abb. 523). Da der caudale Endabschnitt der *Plicae* in seiner der Wirbelsäule näheren Lage verbleibt, muß der zwischen dem kranialen und dem caudalen Abschnitte befindliche mittlere Abschnitt der *Plicae* von der lateralen Seite zur Mittellinie des Körpers verlaufen, er muß sich also horizontal (quer) einstellen.

Man kann daher jetzt an der Plica urogenitalis einen kranialen sagittalen, einen mittleren horizontalen und einen caudalen sagittalen Abschnitt unterscheiden (Abb. 523, 515).

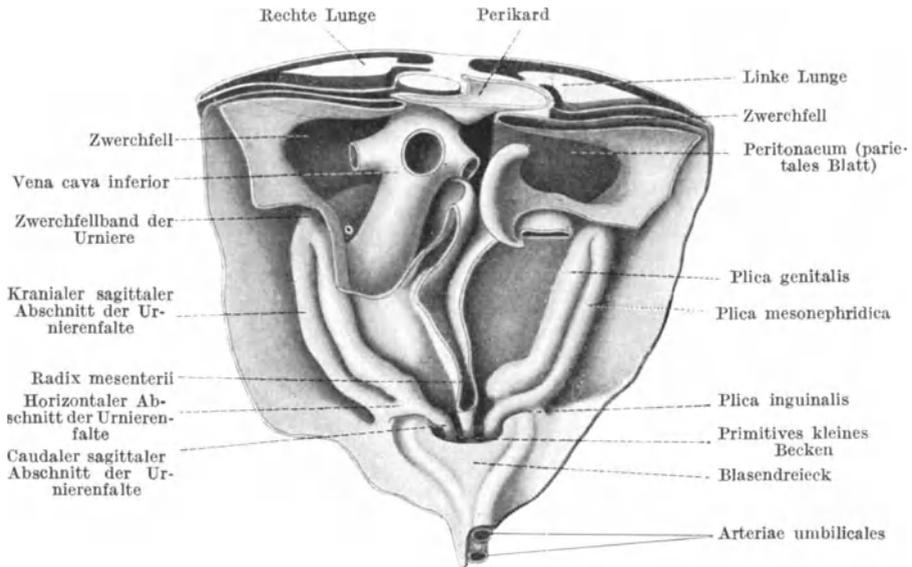


Abb. 523. Modell der an der hinteren Bauchwand gelegenen Organe eines 19,4 mm langen menschlichen Embryo. Nach FELIX.

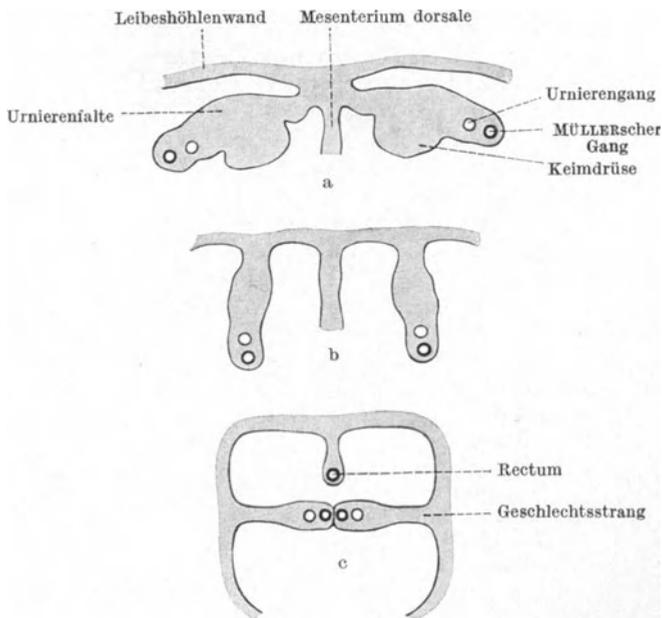


Abb. 524. Schematische Darstellung der Stellung der Urnierenfalte und der in ihr enthaltenen WOLFFSchen und MÜLLERSchen Gänge in drei verschiedenen Höhen.

Diese Abschnitte unterscheiden sich voneinander auch durch die Lage der Abgangsstellen ihres Gekröses von der Leibeshöhlenwand. Bei dem kranialen

Abschnitte liegt diese Abgangsstelle dorso-medial (Abb. 524 a), bei dem mittleren Abschnitte dorsal (Abb. 524 b) und bei dem caudalen Abschnitte lateral (Abb. 524 c). Dies hat naturgemäß auch eine verschiedene Lage der Tubenabschnitte der Plicae zur Folge: Im kranialen Teile der Plica befindet sich der Tubenabschnitt lateral (Abb. 516, 560), im mittleren ventral und im caudalen medial.

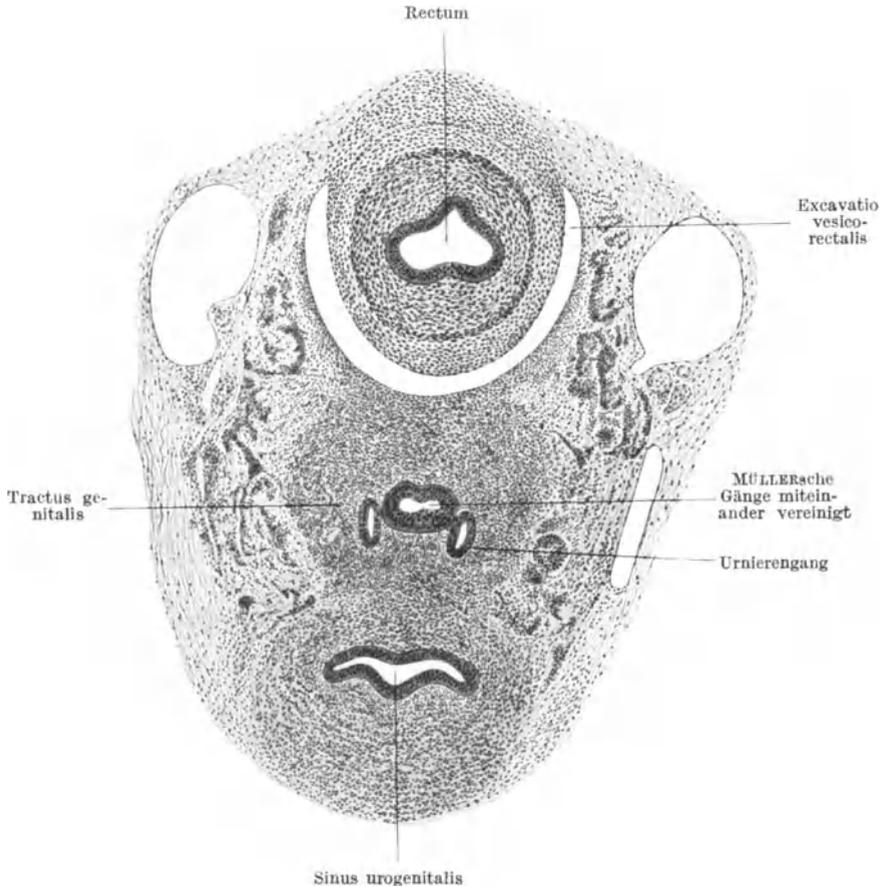


Abb. 525. Querschnitt durch das Becken eines 4,5 cm langen menschlichen Embryo. 56fache Vergrößerung.

Die caudalen Abschnitte der Plicae, welche, wie erwähnt wurde, ohnehin nahe beieinander liegen, nähern sich nun einander mit ihren median eingestellten Tubenabschnitten, bis diese bei etwa 20 mm langen Embryonen miteinander in der Mittellinie verwachsen (Abb. 524 c). Dadurch entsteht eine quer im Becken eingestellte Scheidewand, der Geschlechtsstrang, Tractus genitalis (Abb. 515, 525, 526, 546), welcher die Höhle des Beckens in eine seichte vordere (ventrale) und in eine tiefe hintere (dorsale) Abteilung teilt.

Die im Tubenabschnitte der Plicae urogenitales enthaltenen beiden Gänge, der Urnieren- und der MÜLLERSche Gang, müssen diese Stellungsänderungen mitmachen. Man kann daher an ihnen gleichfalls einen kranialen und einen caudalen sagittalen und einen mittleren horizontalen Abschnitt unterscheiden. Durch die Drehung der caudalen Tubenabschnitte medianwärts muß sich ferner

die Stellung der beiden Gänge zueinander ändern: Der im kranialen Abschnitte der Plicae urogenitales lateral vom Urnierengange liegende MÜLLERSche Gang muß sich, da der ihn bergende Tubenabschnitt der Plica medianwärts gedreht wird, im caudalen Abschnitte der Plica urogenitalis, also im Tractus genitalis, median vom Urnierengange befinden. Im Bereiche des Geschlechtsstranges liegen daher die beiden MÜLLERSchen Gänge nebeneinander in der Mitte des Stranges und unmittelbar seitlich von ihnen die Urnierengänge (Abb. 524, 525).

Die beiden MÜLLERSchen Gänge legen sich nun — falls sie nicht schief gegeneinander verlaufen — dicht aneinander (Abb. 526, 546), so daß sie eine gemeinsame Außenwand erhalten (Abb. 525). Diese Vereinigung erfolgt bei 22—28 mm langen Embryonen, und zwar zuerst etwa in der Mitte der Kanäle, von welcher Stelle aus sie dann kranial- und caudalwärts fortschreitet. Die ursprünglich erhaltenen

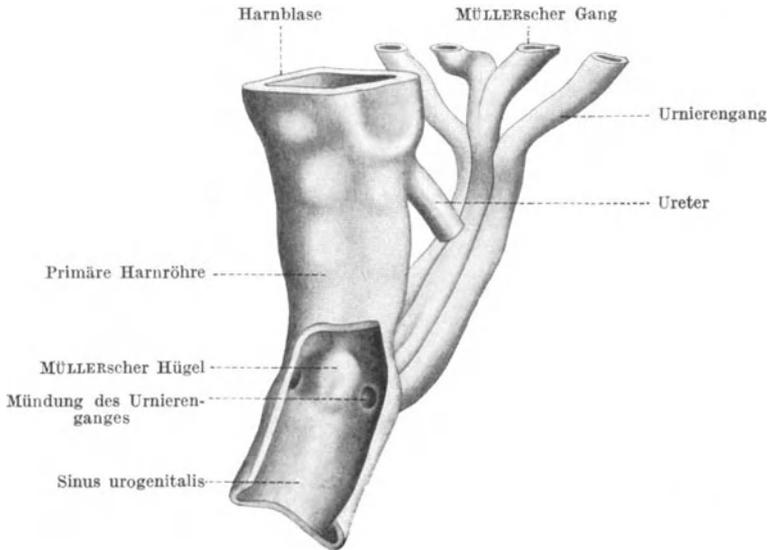


Abb. 526. Modell des Geschlechtsstranges und der Harnblasen-Harnröhrenanlage eines 25 mm langen menschlichen Embryo. Nach KEIBEL.

bleibenden medialen Wände der beiden Gänge vereinigen sich gleichfalls (Abb. 525), so daß eine die beiden Gänge voneinander trennende gemeinsame Scheidewand entsteht. Diese Scheidewand bildet sich dann in caudaler Richtung zurück, so daß aus den beiden Gängen ein einfacher Kanal entsteht, der Utero - Vaginalkanal (Abb. 526, 530, 534, 535, 542). Seine Verlaufsrichtung hängt von der Verlaufsrichtung der beiden MÜLLERSchen Gänge ab, normalerweise ist er frontal eingestellt.

Kranial reicht die Vereinigung der beiden Gänge bis zum oberen Rande des Geschlechtsstranges. Der nicht zur Vereinigung gelangende Teil des MÜLLERSchen Ganges stellt die primäre Tube dar. Er besteht — entsprechend den beiden ihn bergenden Abschnitten der Plica urogenitalis — aus einem kranialen sagittal und einem folgenden horizontal eingestellten Abschnitte.

Caudalwärts erstreckt sich die Vereinigung der beiden blind endenden Gänge beim männlichen Geschlechte alsbald bis zum blinden Ende der Gänge, beim weiblichen Geschlechte erfolgt die Vereinigung der Endabschnitte der Gänge erst bei etwa 50 mm langen Embryonen.

Das caudale Endstück der beiden Gänge biegt in fast rechtem Winkel um und verläuft in horizontaler Richtung zur Harnblasen-Harnröhrenanlage, zum

Sinus urogenitalis, dessen hintere Wand es hügelartig vorstülpt: MÜLLERScher Hügel (Abb. 526, 527, 543). Dies erfolgt am Anfange des 3. Fetalmonates, wobei der linke Gang häufig etwas rascher als der rechte nach abwärts wächst. Mit dem entodermalen Epithel der Harnblasen-Harnröhrenanlage tritt das mesodermale Epithel des keulenförmig aufgetriebenen Endes des Uterovaginalkanales bei etwa 32 mm langen Embryonen in unmittelbare Berührung, vorher sind die beiden Epithelarten durch embryonales Bindegewebe voneinander getrennt (Abb. 527). Bei etwa 100 mm langen Embryonen bricht dann das Epithel in die Harnblasen-Harnröhrenanlage durch, so daß sich der Uterovaginalkanal auf der Oberfläche des MÜLLERSchen Hügels öffnet. Der Hügel ist aber in dieser Zeit bereits abgeflacht und als solcher nur durch ein besonderes Epithel erkennbar: Es ist zweischichtig, die oberflächliche Schichte besteht aus großen blasigen, die tiefe aus kleinen, kubischen Zellen.

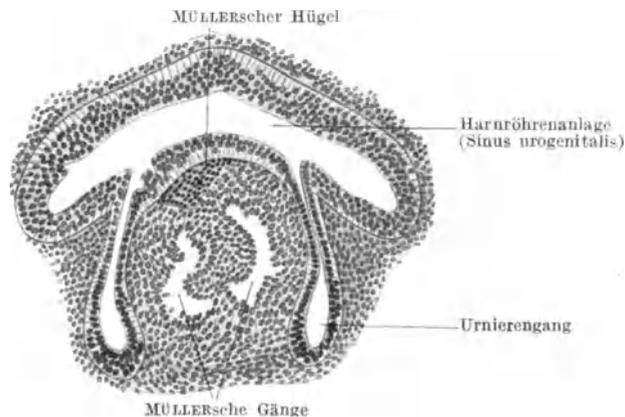


Abb. 527. Schnitt durch den MÜLLERSchen Hügel eines 30 mm langen menschlichen Embryo.  
Nach R. MEYER.

Diese Entwicklungsvorgänge sind beiden Geschlechtern gemeinsam. Die weiteren Schicksale der MÜLLERSchen Gänge sind jedoch bei den beiden Geschlechtern verschiedene, und zwar entgegengesetzte: Beim weiblichen Geschlechte erfolgt eine Weiterbildung, beim männlichen eine Rückbildung. Die Weiterbildung beim weiblichen Geschlechte betrifft nicht bloß die Gänge selbst, also epitheliale Elemente, sondern auch und ganz besonders das diese epithelialen Elemente umhüllende embryonale Bindegewebe. Im Sinne des früher erörterten Prinzipes der Organbildung: Formative Beeinflussung des embryonalen Bindegewebes durch das ihm anliegende Epithel kann die Ursache dieser geschlechtlich verschiedenen Ausbildung als im Epithel liegend angenommen werden. Beim männlichen Geschlechte, bei welchem das Epithel der MÜLLERSchen Gänge so wenig Lebenskraft besitzt, daß es sich selbst nicht zu erhalten vermag, vermag es auch das ihm anliegende embryonale Bindegewebe nicht formativ anzuregen; beim weiblichen Geschlechte aber beweist die mächtige Weiterentwicklung dieses Epithels, wie groß seine Potenzen sind und wie sehr daher auch dieses Epithel das ihm anliegende embryonale Bindegewebe zu beeinflussen vermag.

### Die Ausbildung der MÜLLERSchen Gänge beim Weibe.

Bei weiblichen Embryonen von 40 mm Scheitel-Steißlänge an werden die MÜLLERSchen Gänge dicker und ihre Lichtung weiter als bei männlichen

Embryonen (Abb. 516, 522), so daß sie die bis dahin dickeren und weiteren Urnierengänge bald an Umfang zu übertreffen beginnen. Im 3. Fetalmonate kommt es ferner zu einer starken Zellvermehrung des embryonalen Bindegewebes um den Uterovaginalkanal und um den unteren, horizontalen Abschnitt der primären Tube (Abb. 528 a). Infolgedessen bildet sich im Geschlechtsstrange eine mediane, den Uterovaginalkanal einhüllende Zone dichten Bindegewebes aus, während die seitlichen Abschnitte des Geschlechtsstranges nur lockeres Bindegewebe enthalten. Diese ganze Bindegewebsmasse mit der ihr aufliegenden Cölomepithel-lage stellt das spätere Ligamentum latum uteri dar. Zwischen der um den

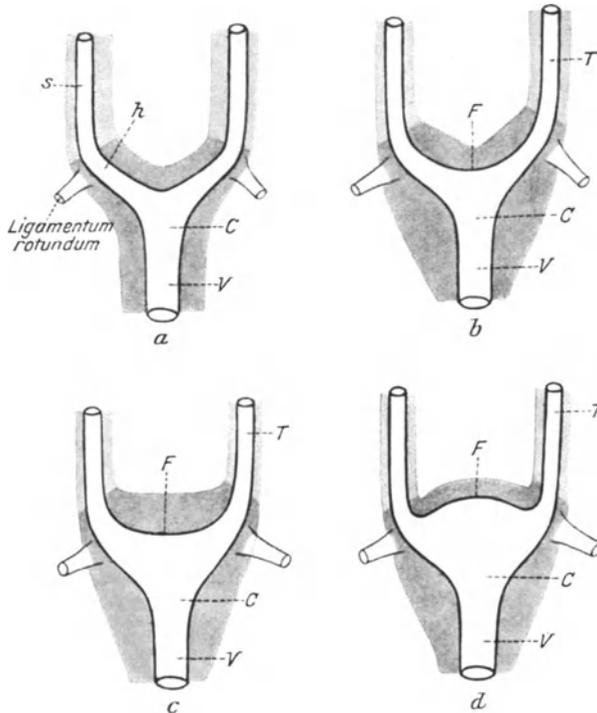


Abb. 528. Schematische Darstellung der Entwicklung der äußeren Form des Uterus und der Vagina. C Cervix uteri; F Fundus uteri; T Tube; V Vagina; h, s horizontaler, senkrechter Abschnitt der Tube.

Uterovaginalkanal sich ausbildenden Zone der Gewebsverdichtung und der seitlichen Zone lockeren Bindegewebes verlaufen die Urnierengänge (Abb. 535). Da das den Uterovaginalkanal umhüllende dichtere Bindegewebe ohne Grenze in die auch um den horizontalen Abschnitt der primären Tube sich ausbildende Gewebsverdichtung übergeht, wird dieser Abschnitt der Tube mit dem Uterovaginalkanal im 4. Monate zu einem Ganzen vereinigt. Um den oberen, sagittalen Abschnitt des MÜLLERschen Ganges, um die primäre Tube, sammelt sich das embryonale Bindegewebe gleichfalls, aber in weit geringerem Maße an. Dieser Abschnitt des MÜLLERschen Ganges wird dadurch zur sekundären Tube, zum Eileiter. Der obere Abschnitt des Uterovaginalkanales bildet den Uterus. Da sich dieser Uterovaginalkanal auch in die horizontalen, nach beiden Seiten divergierenden Abschnitte der primären Tuben fortsetzt, besitzt die Lichtung des Uterus die Form eines Dreieckes (Abb. 528 b); da sich ferner das embryonale Bindegewebe um den Uterovaginalkanal auch auf die divergierenden primären

Tuben fortsetzt, besitzt der Fundus uteri in seiner Mitte eine Einschnürung, der Uterus läuft daher oben nach beiden Seiten hin in Hörner aus: Uterus introrsum arcuatus, Uterus bicornis, Uterus fetalis (Abb. 528 b). Die beiden tubaren Abschnitte des Uterus vereinigen sich nun miteinander zur Bildung des Corpus uteri. Durch die dadurch bewirkte starke Anhäufung von Bindegewebe am Fundus uteri wird die Einschnürung in dessen Mitte ausgeglichen und der Uterus wird daher zu Ende des Fetallebens ein Uterus planifundus, unicornis oder simplex (Abb. 528 c). Es ist dies der Uterus infantilis, während der Uterus bicornis den Uterus fetalis darstellt. Später nimmt

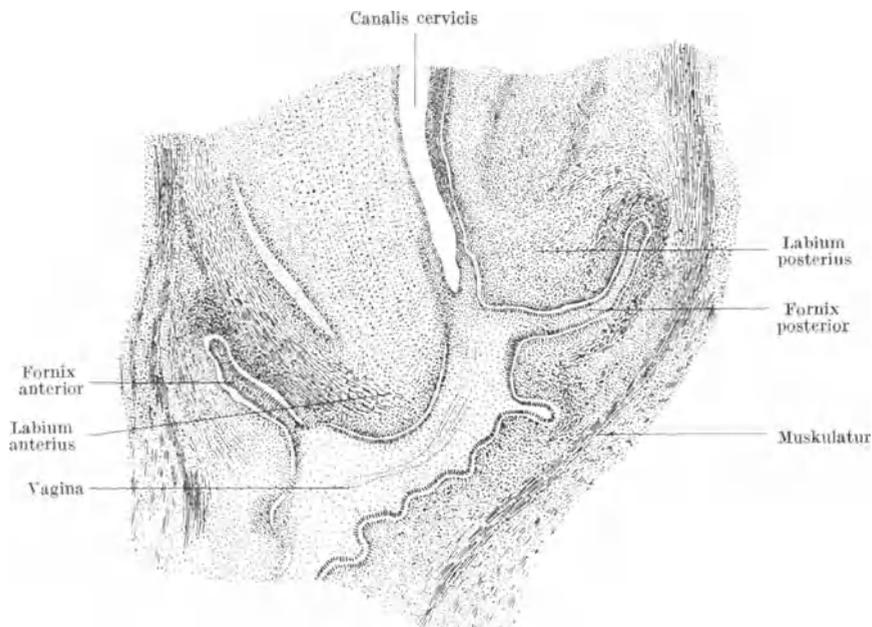


Abb. 529. Teil eines medianen Längsschnittes durch den Uterovaginalkanal eines 28 cm langen weiblichen menschlichen Embryo. Nach MAROCO.

die Masse des Bindegewebes am Fundus noch zu und infolgedessen erhält der Fundus eine kranialwärts konvexe Kontur, der Uterus wird zum Uterus foras arcuatus (Abb. 528 d), welche Form er behält. Durch trichterförmige Erweiterung der tubaren Abschnitte des Uterus weitet sich die Lichtung des Corpus uteri aus (Abb. 535), während sie in der unterhalb dieser tubaren Abschnitte aus dem Uterovaginalkanale entstehenden Cervix uteri eng bleibt.

Das kurze untere horizontale Endstück des Uterovaginalkanales stellt die Anlage der Vagina dar (Abb. 528, V). Die Vereinigung der MÜLLERSchen Gänge erfolgt hier in der Mitte des 3. Monates (50 mm lange Embryonen). Bis dahin besteht daher hier eine mediane Scheidewand, das Septum vaginae. Bei etwa 65 mm langen Embryonen beginnt das Epithel in diesem Endstücke des Uterovaginalkanales zu wuchern, so daß die Lichtung verschwindet und die Anlage der Vagina in einen soliden, aus geschichtetem, kubischem Epithel bestehenden Strang verwandelt wird. Diese Wucherung setzt sich nach oben hin bis in das Endstück der Cervix uteri hin fort.

Äußere Grenzen zwischen diesen Abteilungen des Uterovaginalkanales bestehen ursprünglich nicht (Abb. 535, 551). Im Inneren aber bildet sich bei

etwa 40 mm langen Embryonen ein Unterschied des Epithels zwischen dem aus den tubaren Abschnitten des Uterus hervorgehenden Corpus und der aus dem Uterovaginalkanale entstehenden Cervix aus: Im Corpus uteri ist ein hohes, einschichtiges Cylinderepithel, in der Cervix uteri ein zwei- oder mehrschichtiges niedriges Epithel vorhanden, während die lichtungslose Vaginalanlage einen aus blasigen, vielgestaltigen Zellen bestehenden Epithelstrang darstellt.

Die epitheliale Vaginaanlage ist ursprünglich kurz. Sie wächst dann, besonders kranialwärts, in die Länge, bis sie zu Ende des 3. Monates ebenso lang ist wie der Uterus. Die Vagina verlängert sich also absolut und auch relativ zum Uterus.

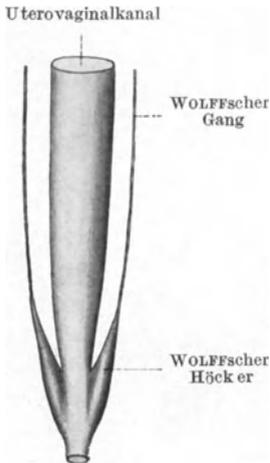


Abb. 530. Modell des Uterovaginalkanals, der WOLFFschen Gänge und der WOLFFschen Hocker eines menschlichen Embryo von 9 cm Scheitel-Steiß-Länge.  
Nach MÜSBERG.

Gegen den Uterus zu ist die Vagina nicht abgegrenzt, da die Portio vaginalis cervicis noch nicht ausgebildet ist und der untere Abschnitt des Canalis cervicis noch keine Lichtung besitzt (Abb. 551). Die Abgrenzung zwischen Cervix und Vagina kommt erst dadurch zustande, daß das Epithel der Vagina an der späteren Grenze zwischen Uterus und Vagina um den Uterus in das embryonale Bindegewebe wuchert (Abb. 529). Der auf diese Weise entstandene, das untere Uterusende ringförmig umschließende solide Epithelwulst wird hierauf ausgehöhlt und dadurch das Scheidengewölbe, Fornix vaginae, gebildet. Der in ihm liegende Uterusabschnitt ist die Portio vaginalis cervicis. Da der vordere Abschnitt des ringförmigen Epithelzapfens tiefer als der hintere in das embryonale Bindegewebe eindringt, ist die vordere Muttermundlippe länger, ragt daher auch tiefer in das Scheidengewölbe vor als die hintere.

Das zunächst blinde Ende der Vagina wölbt die hintere Wand der Harnblasen-Harnröhrenanlage vor, wodurch der bereits erwähnte MÜLLERSche Hügel entsteht. Dieser ist an seiner vorgewölbten Fläche

von dem entodermalen Epithel des Sinus urogenitalis bekleidet, dann folgt eine dünne Lage embryonalen Bindegewebes, welche das entodermale Epithel von dem im Inneren des Hügels befindlichen mesodermalen Epithel der Vagina trennt (Abb. 527). Beide Epithelarten sowie die zwischen ihnen befindliche Schichte embryonalen Bindegewebes stellen zusammen die Anlage der Scheidenklappe, das Hymen, dar. Indem das mesodermale Epithel mit dem entodermalen auf der Kuppe des Hügels verschmilzt und an der Verschmelzungsstelle bei 100—160 mm langen Embryonen ein Durchbruch erfolgt, öffnet sich die unterdessen in der Vagina entstandene Lichtung an der Durchbruchsstelle nach außen: Hymenalspalt, Ostium oder Introitus vaginae. Der Hymen besitzt ursprünglich die Form einer Scheibe („Hymenalscheibe“), wird aber später seitlich zusammengedrückt und so zu einem Trichter gestaltet, dessen Öffnung das Ostium vaginae bildet. Je nach der Aus- oder Rückbildung seiner einzelnen Abschnitte — man kann einen hinteren unpaaren Abschnitt und vordere paarige Hymenallamellen unterscheiden — erhält der Hymen seine bekanntlich verschiedene bleibende Form.

An der Bildung des caudalen Endstückes der Vagina sollen sich oft auch die caudalen Enden der WOLFFschen Gänge beteiligen. Sie verlieren in diesem Falle den Zusammenhang mit der Wand des Sinus urogenitalis und enden blind. In den bläschenförmig erweiterten blinden Endstücken wuchert das Epithel, so daß die Lichtung des Bläschens verschwindet und die Endstücke

der Gänge solide Epithelhöcker, die sog. WOLFF'schen Höcker, darstellen (Embryonen von 60 mm Länge). Bei etwa 100 mm langen Embryonen verschmelzen diese Höcker mit den Seitenwänden des unteren Abschnittes des Uterovaginalkanales, welcher dadurch bauchig aufgetrieben wird (Abb. 530). Dieser untere Abschnitt wird durch den soliden Epithelstrang der Vaginaanlage gebildet. Die Ausbildung dieser Höcker ist eine individuell verschiedene, daher auch ihre Beteiligung am Aufbaue der Vagina eine wechselnde. Bilden sich die Höcker überhaupt nicht aus, so entsteht wahrscheinlich jene Anomalie, bei welcher der GARTNER'sche Kanal bis in den Hymen reicht.

Der Geschlechtsstrang verwächst bald nach seiner Ausbildung mit der vor ihm gelegenen Hinterwand der Harnblase, so daß die Höhle des kleinen Beckens bei beiden Geschlechtern zunächst eine einfache ist (Abb. 525). Zwischen dem kranialen Rande des Geschlechtsstranges und der Harnblasenwand bildet sich dann im Anfange des 3. Fetalmonates eine Furche aus, die *Fissura genitovesicalis* (Abb. 551). Während sie sich beim weiblichen Geschlechte immer mehr vertieft und so zur Ausbildung einer Höhlung zwischen der Harnblase und dem Uterovaginalkanale führt, verschwindet sie beim männlichen Geschlechte. Infolgedessen besitzt das männliche kleine Becken nur eine Höhlung, die *Excavatio vesico-rectalis* (Abb. 556), das weibliche aber zwei, die *Excavatio vesico-uterina* und die *Excavatio utero-rectalis* (Abb. 546).

### Die Ausbildung der Wand der sekundären Tube.

Im Gegensatz zu dem in den Uterus einbezogenen Abschnitte der primären Tube wuchert das die sekundäre Tube umhüllende Mesoderm nur wenig, bildet aber bei Embryonen von etwa 50 mm Länge eine ziemlich dicke Lage um das Epithel, die aus konzentrisch angeordneten Zellsträngen besteht. Bei 80 mm langen Embryonen ist eine innere, schmale, aus unregelmäßig angeordneten Zellen bestehende und eine äußere, etwa dreimal so dicke Zone regelmäßig angeordneter Zellen vorhanden. Die erstere ist die Anlage des Schleimhautbindegewebes, die letztere die Anlage der Muskelschichte. Muskelfasern sind erst im 5. Monate deutlich ausgebildet. Das einschichtige, ursprünglich niedrige Epithel wird bald mehrreihig und stellenweise hoch, cylindrisch. Flimmerhaare sollen schon im 4. Monate im seitlichen Abschnitte der Tube auftreten, wo sie bis zum 7. Monate rasch zunehmen, um sich uteruswärts auszubreiten. Indem sich das Epithel bei 50 mm langen Embryonen erhöht, entstehen vier Falten, von welchen zwei höher sind als die beiden anderen. Die Faltenbildung schreitet vom Ostium abdominale tubae gegen den Uterus zu fort: Auf den vier primären oder Hauptfalten erheben sich im 4. Fetalmonate sekundäre oder Nebenfalten. Solche Nebenfalten entstehen auch durch Wucherung des Bindegewebes. Im Ampullenabschnitte der Tube sind die Falten stets am besten ausgebildet und verstreichen gegen den uterinen Abschnitt zu. Die aus dem Ostium abdominale vorragenden Faltenabschnitte bilden die Fimbrien. Beim Neugeborenen sind die bleibenden Verhältnisse bereits ausgebildet.

Das Längenwachstum der Tube ist so stark, daß die Tube Windungen bilden muß, welche sich erst nach der Geburt, entsprechend dem Wachstum des Beckens in querer Richtung, ausgleichen.

### Die Ausbildung der Wand des Uterus und der Vagina.

In der dem Uterus und der Vagina gemeinsamen Verdichtungszone des Bindegewebes des Geschlechtsstranges bilden sich bei Embryonen von etwa 60 mm Länge konzentrisch verlaufende Lagen von Spindelzellen aus, welche

sich in drei Zonen anordnen. Die innerste Zone bildet das Bindegewebe der Schleimhaut, die mittlere Zone die Muskelschichte, die äußere Zone das Bindegewebe des Peritonealüberzuges der Uteruswand. An der im Querschnitte querovalen Uteruswand ist das Bindegewebe der Schleimhaut vorne und hinten stärker angesammelt als an den Seiten, so daß die Muskulatur an den Seiten des Ovals dem Epithel näher liegt als vorne und hinten. Kollagene Fasern treten in dem Bindegewebe bereits zu Ende des 2. Monats auf, etwas später elastische Fasern um die größeren Blutgefäße. Myoblasten sind bei etwa 80 mm langen Embryonen vorhanden. Auch im Ligamentum rotundum uteri treten frühzeitig Muskeln auf, während das Ligamentum ovarii proprium und die Ligamenta recto-uterina noch beim Neugeborenen muskelfrei sind. In den Kinderjahren tritt die Muskulatur des Corpus uteri gegenüber dem sich reichlicher entwickelnden Bindegewebe zurück, um in der Zeit der Pubertät wieder zu überwiegen.

Das Epithel des Corpus uteri ist frühzeitig das bleibende einschichtige hohe Cylinderepithel, aber ohne Flimmerhaare. Diese können zwar schon im 7. Fetalmonate in den Uterushörnern vorhanden sein, treten aber im übrigen Uterus erst zur Zeit der Geschlechtsreife auf, in welcher Zeit sich das Uterusepithel voll ausbildet. Das Auftreten und die Ausbildung der Drüsen des Corpus uteri ist bis zur Pubertätszeit ein sehr wechselndes: Drüsen können schon beim Neugeborenen vorhanden sein, können aber auch noch bei 12—14 jährigen fehlen.

Die Grenze zwischen dem mehrschichtigen Cylinderepithel des Canalis cervicis und dem geschichteten Pflasterepithel der Vagina liegt ursprünglich im untersten Abschnitte des Canalis cervicis, der daher noch keine Lichtung und auch kein Orificium uteri externum besitzt. Zu Anfang des 5. Monats tritt im caudalen Abschnitte der Vagina eine Lichtung auf, welche sich kranialwärts ausbreitet. Sie entsteht durch Zerfall und Resorption der zentralen Zellen. Die randständigen Zellen bilden das geschichtete Pflasterepithel der Vagina. Vom 6. Fetalmonate an dringt das Cylinderepithel der Cervix bis zum äußeren Muttermunde und auch darüber hinaus auf die Scheidenfläche der Pars vaginalis cervicis vor. Doch ist bei ungefähr 50% der Neugeborenen noch Pflasterepithel im untersten Abschnitte der Cervix vorhanden und Reste davon können sich hier stellenweise erhalten. Erst in den ersten Lebensjahren bilden sich die normalen Verhältnisse aus, wobei die auf die Scheidenfläche der Pars vaginalis cervicis vorgedrungenen Streifen von Cylinderepithel durch die hier noch vorhandenen Streifen des Pflasterepithels verdrängt werden.

Die Pars vaginalis cervicis besitzt bei älteren Feten, besonders an der Außenfläche der vorderen Muttermundlippe, feine durch Epitheleinsenkungen entstandene Furchen, welche sich bis zur Pubertät erhalten.

Die Columnae rugarum werden bereits im Stadium der soliden Vagina angelegt, und zwar in Form von in das Bindegewebe einwuchernden Epithelzapfen. Sie werden auch als Reste der medialen Scheidewand zwischen den beiden MÜLLERSchen Gängen aufgefaßt.

Die Ausbildung der Lichtung in der Vagina muß nicht gleich eine vollständige sein. Noch in den ersten Lebensjahren kann die Vagina stellenweise von Epithel ausgefüllt sein, wodurch Verklebungen der Wände zustande kommen können.

Infolge von Zellvermehrung im Epithel und im Bindegewebe des Uterus beginnen sich im 3. Monate Falten zu bilden. Auf der Vorder- und auf der Hinterfläche des Uterus tritt je ein flacher aber breiter Längswulst auf, der in eine entsprechende Vertiefung der gegenüberliegenden Uteruswand eingebettet ist. In der Cervix gesellen sich zu diesen zwei breiten Längswülsten schmälere und tiefere Nebenfaltten, welche bereits bei 15 cm langen Feten vorhanden sein,

aber auch erst nach dem 7. Fetalmonate erscheinen können. Während sich nun die beiden breiten Längswülste im Corpus uteri nur bis zum 6. Lebensjahre erhalten und dann — wahrscheinlich infolge der Streckung des Uteruskörpers — ausgeglichen werden, erhalten sich die Falten in der Cervix uteri. Die Schleimhaut im Corpus uteri wird daher glatt, in der Cervix dagegen ist sie gefaltet. Diese Faltung der Cervixschleimhaut erfährt in der Folgezeit eine verschiedene Ausbildung, so daß sich ein Unterschied zwischen dem oberen Drittel und den beiden unteren Dritteln der Cervix uteri ausbildet: Das obere Drittel verhält sich seiner Faltenbildung nach wie das Corpus uteri und wird als Isthmus uteri bezeichnet; in den beiden unteren Dritteln der Cervix gesellen sich bei Embryonen von etwa 125 mm zu den Längs- auch noch Querfalten, so daß sich hier die *Plicae palmatae* ausbilden. Auch in der Beschaffenheit des Epithels und der Drüsen gibt sich ein Unterschied zwischen diesen Abschnitten der Cervix kund: Im Bereiche des Isthmus ist das Epithel kein typisches Cervixepithel, die Drüsen sind hier in spärlicher Zahl vorhanden, sie verlaufen quer oder absteigend; im Bereiche der beiden unteren Drittel der Cervix ist ein mehrschichtiges Cylinderepithel vorhanden, die zahlreichen langen Drüsen verlaufen hier in aufsteigender Richtung und neigen im postfetalen Leben zur Bildung von Cysten. Die Übergangsstelle des Isthmus uteri in den mit *Plicae palmatae* versehenen Teil der Cervix uteri wird zum Unterschiede von dem zwischen Corpus und Isthmus uteri befindlichen Os uteri internum anatomicum als Os uteri internum histologicum bezeichnet.

Die Ausbildung der Muskelschichten der Uteruswand läßt erkennen, daß zwischen der Muskulatur der Tube und des Corpus uteri einerseits und jener der Cervix und der Vagina andererseits enge genetische Beziehungen bestehen. Die Ringmuskellagen der Tube und des Corpus uteri gehen im 7. Fetalmonate ineinander über, wobei die äußeren Ringmuskelnzüge der Tube als äußere Längsmuskeln auf den Uterus ausstrahlen. Am Corpus uteri tritt die Ringmuskulatur im 5. Monate auf. Um diese Zeit ist im Bereiche der Cervix nur eine schwache Ringmuskelschicht in der Pars vaginalis ausgebildet. Die gleichzeitig in der Wand der Vagina auftretende Längsmuskulatur wächst auf die Cervix über. Die Ringmuskulatur der Cervix verdickt sich und vereinigt sich im 7. Fetalmonate mit jener des Corpus uteri. Von ihr sowie von den inneren Längsmuskeln der Tube entsteht die innere Längsmuskulatur des Uteruskörpers. Indem sich dann zwischen den Ringmuskelnzügen des Uterus Längs- und Schrägzüge entwickeln, entsteht das Flechtwerk der Uterusmuskulatur. In diese Muskelschichten werden später die randständigen Blutgefäße dadurch einbezogen, daß sich zwischen und über ihnen aus dem Bindegewebe Muskeln ausbilden. So entsteht zuerst das Stratum vasculare, hierauf über diesem das Stratum supravasculare.

Nach Ausbildung der bereits erwähnten auf die Cervix sich fortsetzenden Längsmuskelschichten der Vagina entwickelt sich in der Vaginalwand auch eine Ringmuskelschicht, durch welche die Längsmuskulatur in eine äußere und eine innere Schicht gesondert wird.

### Das Wachstum des Uterus.

Der Uterus erreicht im Fetalleben eine verhältnismäßig bedeutende Größe. Insbesondere in den letzten drei Fetalmonaten nimmt er rasch zu, so daß sein Längsdurchmesser bis auf 35 mm ansteigen kann. Wie bereits früher (S. 241) erörtert wurde, gehört diese Größenzunahme zu den fetalen Schwangerschaftsreaktionen und erfolgt unter dem Einflusse placentarer Hormone. Da diese nach der Geburt auf den Uterus nicht mehr einwirken, verkleinert er sich in den ersten

drei Wochen nach der Geburt bis um etwa  $\frac{1}{4}$ . Er wächst dann nur wenig weiter, so daß der Uterus einer Zehnjährigen ebenso groß wie der einer Einjährigen sein kann. Nach dem 10. Lebensjahre beginnt er langsam, von der Pubertät ab rasch zu wachsen. Auch in seinem histologischen Aufbau und in den Verhältnissen seiner einzelnen Abschnitte zueinander behält der Uterus bis zur Pubertät die fetalen, bzw. kindlichen Verhältnisse: Corpus und Isthmus uteri zusammen sind kürzer als die Cervix uteri. Nach der Pubertät wächst vor allem das Corpus, weniger die Cervix, fast gar nicht der Isthmus. Das Corpus wird schließlich länger als die Cervix uteri, während der Isthmus, der ursprünglich eben so lang wie das Corpus uteri war, schließlich nur  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{7}$  des Körpers beträgt.

### Die Rückbildung der MÜLLERSchen Gänge beim Manne.

Auch bei männlichen Embryonen ist, wie bei den weiblichen, die Lichtung der Urnierengänge ursprünglich weiter als jene der MÜLLERSchen Gänge. Während sich aber beim weiblichen Geschlechte dieses Verhältnis der beiden Gänge zueinander zugunsten der MÜLLERschen Gänge ändert, tritt beim männlichen Geschlechte bald nach der Vereinigung der MÜLLERSchen Gänge zum Uterovaginalkanale (Abb. 543) die Rückbildung dieser Gänge ein, während sich die Urnierengänge weiter entwickeln und zu den Ductus deferentes gestalten. Die Rückbildung der MÜLLERSchen Gänge beginnt bei Embryonen von etwa 34 mm Scheitel-Steißlänge in der Mitte des Uterovaginalkanales. Bei etwa 50 mm langen Embryonen ist der freie kraniale, der primären Tube entsprechende Abschnitt der Gänge, sowie der Uterovaginalkanal bis auf sein caudales horizontales Endstück rückgebildet (Abb. 534). Als Reste des kranialen Abschnittes gelten die Appendices vesiculosae testis; weitere Reste können sich als kleine Epithelschläuche, besonders in der Nähe der Kreuzungsstelle des Ureters mit dem Ductus deferens erhalten. Der nicht zur Rückbildung gelangende caudale Endabschnitt des Uterovaginalkanales liegt in dem gleichfalls erhalten bleibenden MÜLLERSchen Hügel und bricht, wie beim weiblichen Geschlechte, auf dessen Oberfläche durch. Der MÜLLERSche Hügel stellt so den Colliculus seminalis, der Endabschnitt des Uterovaginalkanales den Utriculus prostaticus dar. Dieser Utriculus entspricht demnach dem caudalen Abschnitte der Vagina, weshalb er wohl als Vagina prostatica masculina, nicht aber als Uterus masculinus bezeichnet werden kann. Da die Urnierengänge seitlich vom Uterovaginalkanale verlaufen und beim Manne mit ihren caudalen Endstücken die Ductus ejaculatorii liefern, durchsetzen diese Ductus den Colliculus seminalis und münden auf dessen Oberfläche seitlich vom Utriculus prostaticus aus (Abb. 527).

### Die Bänder der Keimdrüsen.

Die durch die Ausbildung der Keimdrüse entstehende Ausfaltung der Leibeshöhlenwand, die Plica genitalis, setzt sich naturgemäß über das kraniale und caudale Ende der Keimdrüse hinaus eine Strecke weit fort. Diese Fortsetzungen der Keimdrüsenfalte, welche kein Keimdrüsenewebe enthalten, werden als die Bänder der Keimdrüse, als kraniales und als caudales Band (oder Ligament) der Keimdrüse bezeichnet.

Das kraniale Band setzt sich nach aufwärts in das bereits erwähnte Zwerchfellband der Urniere fort (Abb. 515). Da sich der kraniale Abschnitt der Keimdrüse rückbildet, verlängert sich das kraniale Keimdrüsenband entsprechend dieser Rückbildung caudalwärts, rückt aber gleichzeitig mit seinem oberen Ende rascher caudalwärts herab, so daß es sich verkürzt. Es spielt sich also

an ihm der gleiche Vorgang ab wie an dem Zwerchfellbände der Urniere: Auch dieses rückt entsprechend der Rückbildung des kranialen Abschnittes der Urniere und der Abwärtsbewegung des Zwerchfelles nach abwärts (S. 741). Mit dem Zwerchfellbände rückt das kraniale Keimdrüsenband bis zu den Vasa spermatica bzw. ovarica herab. Es wird später beim Weibe zum Ligamentum suspensorium ovarii, während das Zwerchfellband der Urniere das Ligamentum infundibulo-ovaricum liefert; beim Manne bildet sich das kraniale Keimdrüsenband ganz zurück.

Das caudale Keimdrüsenband verlängert sich durch eigene Zellvermehrung caudalwärts. Beim weiblichen Geschlechte liegt der caudale Pol der Keimdrüse im kleinen Becken, hinter dem Tractus genitalis. Das caudale Keimdrüsenband wächst nun auf den Tractus genitalis zu und verbindet daher den caudalen (späteren uterinen) Pol des Ovarium mit der Hinterfläche des Geschlechtsstranges, d. h. später mit der hinteren Wand des Uterus: Es wird also zum Ligamentum ovarii proprium. Beim männlichen Geschlechte steigt der caudale Pol der Keimdrüse nicht bis in das kleine Becken herab, das caudale Keimdrüsenband verläuft vom caudalen Pole des Hodens bis zur Grenze zwischen dem großen und dem kleinen Becken und wird als Ligamentum testis bezeichnet (Abb. 531). Dieses verbindet sich mit dem Anfangsteile der gleich zu besprechenden Plica inguinalis.

## Die Entwicklung des Ligamentum rotundum uteri und des Gubernaculum testis.

Ungefähr an der Übergangsstelle des oberen sagittalen in den mittleren horizontalen Abschnitt der Plica mesonephridica entwickelt sich bei beiden Geschlechtern an der lateralen Seite dieser Plica eine aus dichterem Bindegewebe bestehende Vorwölbung, die Leistenfalte, Plica inguinalis (Abb. 531). Da sich die Urnierenfalte mit der Leistenfalte verbindet, wird das caudale Urnierenband auch als Leistenband der Urniere (Abb. 515) bezeichnet. An der Innenfläche der seitlichen vorderen Bauchwand bildet sich eine fast sagittal gestellte kurze Falte, die Crista inguinalis aus, deren oberes Drittel der Plica inguinalis gegenüberliegt. Die Basis der Crista inguinalis entspricht der späteren inneren Öffnung des Leistenkanales. Im Inneren dieser Crista verdichtet sich das Bindegewebe zu einem Strange, welcher durch die Schichten der Bauchwand hindurch in horizontaler Richtung zur Haut verläuft: Chorda gubernaculi (Abb. 531). Wenn sich später in der Bauchwand die queren Bauchmuskeln entwickeln, müssen sie um diese Chorda herumwachsen, wodurch ein die Bauchmuskulatur durchziehender Spalt, der Leistenkanal, Canalis inguinalis, entsteht. Beim Manne verdickt sich die Chorda gubernaculi mehr als beim Weibe, weshalb der männliche Leistenkanal besser ausgebildet wird. Nach Durchsetzung der Bauchwand übergeht die Chorda gubernaculi in einen Bindegewebsstrang, welcher bis in das Bindegewebe der Geschlechtswülste austrahlt. Da aus diesen Wülsten beim Manne das Scrotum, beim Weibe die Labia majora entstehen, kann dieser Bindegewebsstrang als Ligamentum scrotale bzw. labiale bezeichnet werden. Chorda gubernaculi und Ligamentum scrotale bzw. labiale zusammen bilden das Gubernaculum Hunteri.

Beim Manne verbindet sich nun das Ligamentum testis mit der Plica mesonephridica und dadurch auch mit der Plica inguinalis. Die Plica inguinalis wiederum verwächst mit der Crista inguinalis (Abb. 531). Infolgedessen setzt sich das Ligamentum testis unter Vermittlung eines die Plica mesonephridica

und die Plica inguinalis durchsetzenden Bindegewebsstranges mit dem Gubernaculum Hunteri in Verbindung. Vom caudalen Pole des Hodens geht jetzt ein Bindegewebsstrang aus, welcher den Leistenkanal durchzieht und im Scrotum endet. Er kann als Gubernaculum testis bezeichnet werden, da man annimmt, daß er dem Hoden bei seinem Abstiege aus der Bauchhöhle in den Hodensack als Leitgebilde dient. In diesem Gubernaculum entwickeln sich elastische und Muskelfasern.

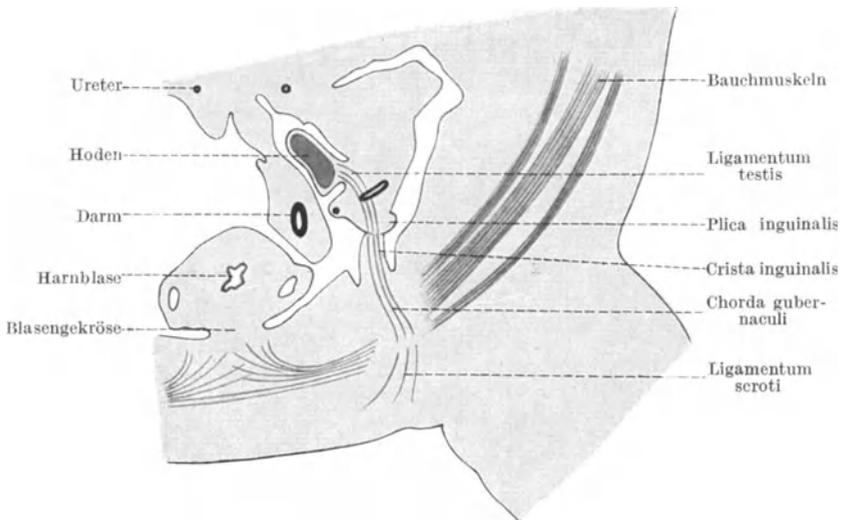


Abb. 531. Das Gubernaculum Hunteri schematisch in den Querschnitt der Plica urogenitalis und der Bauchwand eines 26 mm langen Embryo eingetragen. Nach FELIX.

Beim weiblichen Geschlechte setzt sich das Gubernaculum Hunteri durch Vermittlung der Plica inguinalis mit der vorderen Wand des oberen Abschnittes des Geschlechtsstranges, d. h. also mit der vorderen Wand des Uterus in Verbindung und wird auf diese Weise zum Ligamentum rotundum uteri (Abb. 528). Mit dem Ligamentum ovarii proprium, das dem Ligamentum testis des Mannes entspricht, kann es sich jedoch nicht verbinden, da sich dieses Band an der hinteren Wand des Uterus ansetzt, daher vom Ligamentum rotundum durch die ganze Dicke der Uteruswand getrennt ist.

## Die Lageänderungen der Keimdrüsen und ihrer Ausführungsgänge.

Während der Ausbildung der Keimdrüsen verschieben sich ihre kranialen Pole entsprechend der caudalwärts fortschreitenden Rückbildung der kranialen Abschnitte der Keimdrüsen caudalwärts; die caudalen Pole rücken gleichfalls caudalwärts vor, so lange die Anbildung der Keimdrüse fort dauert. Ist die Rückbildung des kranialen Abschnittes der Keimdrüse und die Anbildung im caudalen Abschnitte beendet, so behalten die beiden Pole der Keimdrüse ihre Lage bei. Die caudalen Pole der Keimdrüsen liegen bei den beiden Geschlechtern nicht in gleicher Höhe (Abb. 497): Der caudale Pol des Hodens steht an der Grenze zwischen der Bauchhöhle und dem primären kleinen Becken, jener des Eierstockes dagegen tiefer, im kleinen Becken, hinter dem Geschlechtsstrange (Abb. 515).

Sowohl die männliche als auch die weibliche Keimdrüse liegen an der hinteren Bauchhöhlenwand, so daß ihre Längsachsen der Wirbelsäule parallel verlaufen. Diese Lage ändert sich beim Hoden und beim Eierstocke in verschiedener Weise.

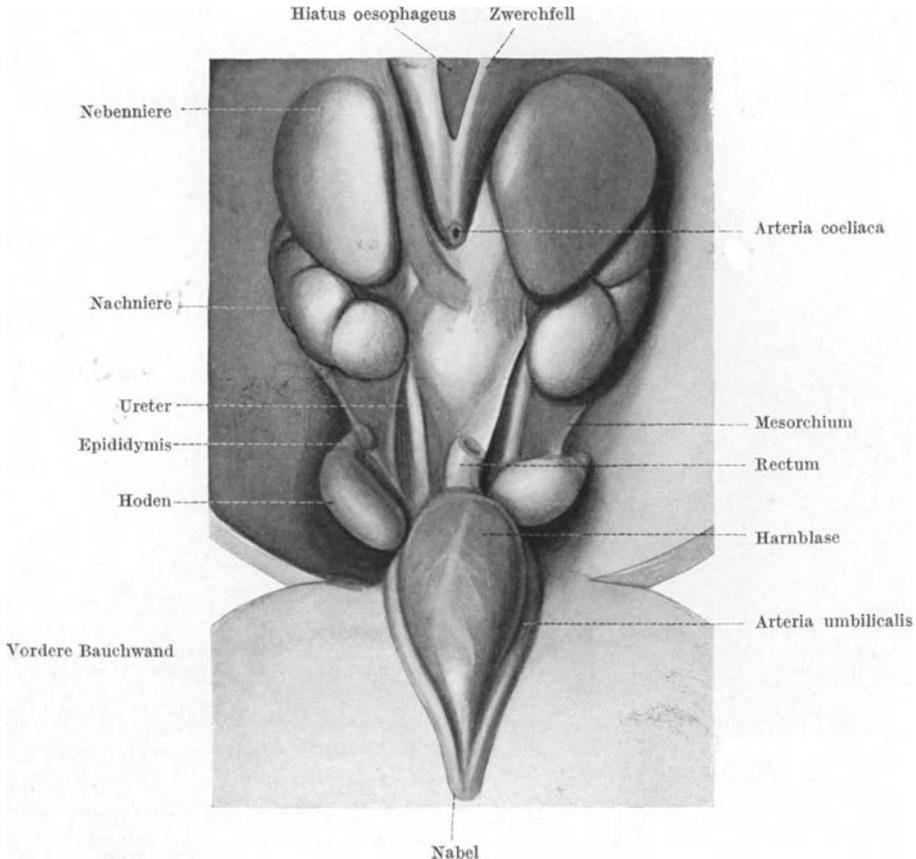


Abb. 532. Retroperitoneale Organe eines 6,8 cm langen menschlichen Fetus. 6,5fache Vergrößerung.

Der Hode steigt in der Bauchhöhle nach abwärts, verläßt sie und lagert sich im Hodensacke ein: Abstieg des Hodens, *Descensus testis*. Der Hode rückt zu Ende des 2. oder im 3. Fetalmonate nach abwärts, bis er — noch im 3. Monate — an die vordere Bauchwand, und zwar an die der inneren Öffnung des Leistenkanales entsprechende Stelle gelangt (Abb. 532). Hier bleibt er drei Monate, also bis zum 7. Fetalmonate, liegen. Im 3. Monate stülpt sich das Peritoneum jederseits durch den Leistenkanal vor. Diese Aussackungen des Peritoneums werden als *Processus vaginales peritoneaei* bezeichnet (Abb. 533). Sie dringen vom 7. Monate ab in das Scrotum vor. Im 7. Monate dringt auch der Hode in die vordere Bauchwand ein und schiebt sich hinter dem *Processus vaginalis* zum Scrotum vor, in welchem er schon im 8. Monate, zumeist jedoch erst später, doch normalerweise vor der Geburt anlangt (Abb. 534). Dem Abstiege des Hodens entsprechend verkürzt sich das *Gubernaculum testis*.

Die Ursache für die Aussackung des Peritoneums und für die Abwärtsbewegung des Hodens ist unbekannt. Die Aufrichtung der ursprünglich

horizontalen vorderen Bauchwand und der dadurch bewirkte Zug auf das Ligamentum testis, der stärker werdende intraabdominale Druck, der Zug des Gubernaculum testis sollen beim Abstiege des Hodens eine Rolle spielen. Der linke Hode tritt gewöhnlich früher (Abb. 532) als der rechte an die Bauchwand heran und daher auch früher in das Scrotum ein. Die Annahme, daß dies deshalb erfolge, weil die mit Meconium gefüllte Flexura sigmoidea einen Druck auf den linken Hoden ausübt, ist unhaltbar, weil der linke Hode auch bei leerer Flexur bzw. vor Füllung der Flexur tiefer steht als der rechte.

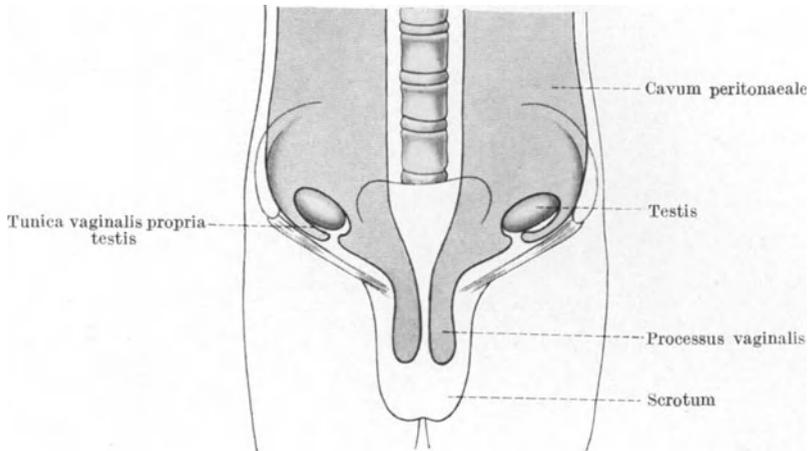


Abb. 533. Schematische Darstellung der Entstehung der Tunica vaginalis propria testis und des Processus vaginalis. Mit Benutzung der Abbildungen von TILLAUX und KOLLMANN.

Die Verschiebung des Hodens findet hinter dem Peritoneum der hinteren Bauchwand und hinter dem Processus vaginalis statt, so daß der Hode stets an seiner Vorderfläche von Peritoneum überzogen ist (Abb. 533). Nach dem Einlangen des Hodens im Hodensacke verengt sich der im Leistenkanale enthaltene Abschnitt des Processus vaginalis, seine Wände legen sich nach der Geburt aneinander, verwachsen und werden dann resorbiert. Die Peritonealhöhle wird dadurch von dem im Hodensacke erhalten bleibenden Abschnitte des Processus vaginalis abgeschlossen. Dieser bildet die Tunica vaginalis propria testis. Der im Funiculus spermaticus befindliche Abschnitt des Processus vaginalis erleidet dasselbe Schicksal wie der in der Bauchwand liegende Abschnitt, aber erst im 2. Lebensjahre.

Den Descensus des Hodens muß auch der aus dem Urnierengange entstandene Ductus deferens mitmachen. Da sein Endstück im Colliculus seminalis fixiert ist, verläuft er nach dem Descensus testis vom Hoden nach aufwärts in den Leistenkanal und zieht hierauf an der hinteren Fläche der Harnblase zum Colliculus seminalis, wo er in der bereits beschriebenen Weise endet (Abb. 534).

Im Gegensatz zum Hoden gibt es beim Eierstocke keinen Abstieg, wohl aber eine Drehung um  $90^\circ$  (Abb. 535). Sie erfolgt um den caudalen Pol als Mittelpunkt und ihr Ergebnis besteht darin, daß die Längsachse des Eierstockes nunmehr horizontal verläuft und der kraniale Pol des Ovariums lateral, der caudale medial zu liegen kommt. Der MÜLLERSche Gang und der GARTNERSche Kanal machen diese Drehung mit. Das Ostium abdominale des MÜLLERSchen

Ganges folgt dem kranialen Pole des Ovarium, das kraniale Band der Keimdrüse wird zum Ligamentum suspensorium ovarii, das caudale zum Ligamentum ovarii proprium. Nach der Geburt verschiebt sich das quer im Beckeneingange liegende Ovarium mit dem Uterovaginalkanale infolge des Beckenwachstums in das Becken hinab und stellt sich, da sein lateraler Abschnitt

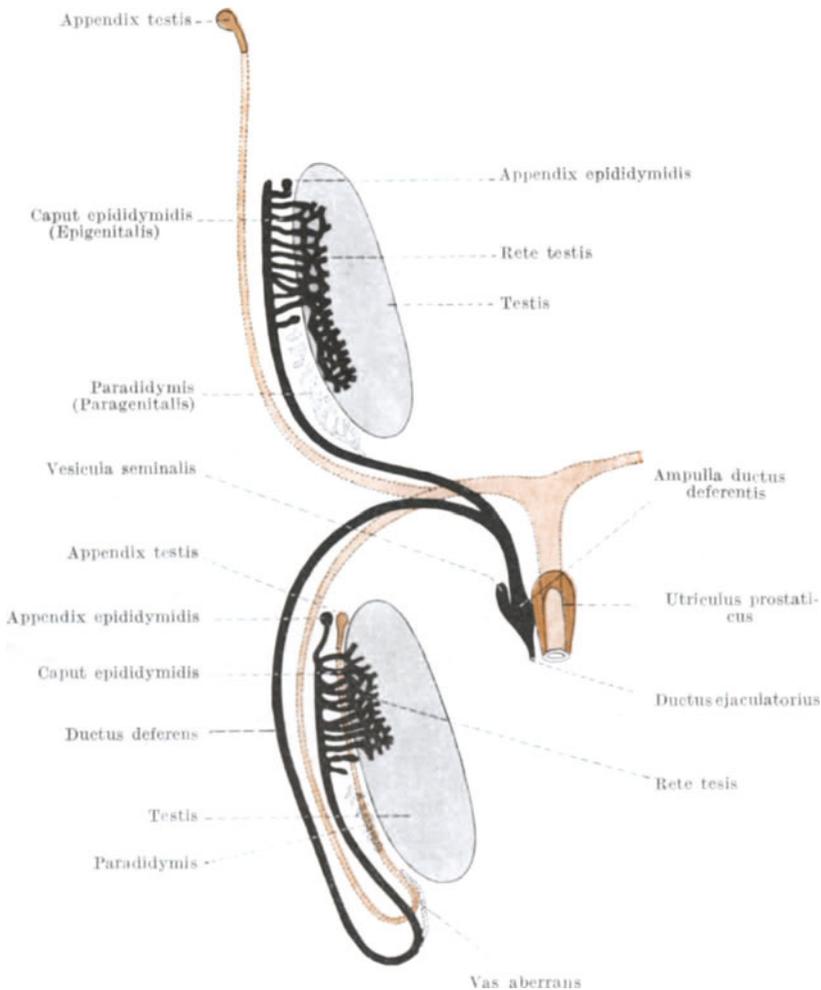


Abb. 534. Schematische Darstellung der Lageänderung des Hodens und der Schicksale der Epi- und Paragenitalis, sowie der Urnieren- und der MÜLLERSchen Gänge. Die zugrunde gehenden Gebilde sind mit punktierten Linien dargestellt; die Urniere und die Urnierengänge sind mit schwarzer Farbe, die MÜLLERSchen Gänge mit gelber Farbe wiedergegeben. Mit Benützung einer Abbildung von FELIX.

an der Beckenwand befestigt ist, wieder etwas mehr in die Vertikale ein. — Der Processus vaginalis ist beim weiblichen Geschlechte sehr kurz, seine Rückbildung tritt bereits im 3. Monate ein und er verschwindet zumeist vollständig. Er wird auch als Diverticulum Nucki bezeichnet.

Die Ursache dafür, daß das Ovarium nicht aus der Bauchhöhle tritt, liegt darin, daß sein caudales Ende vermittels des Ligamentum ovarii proprium

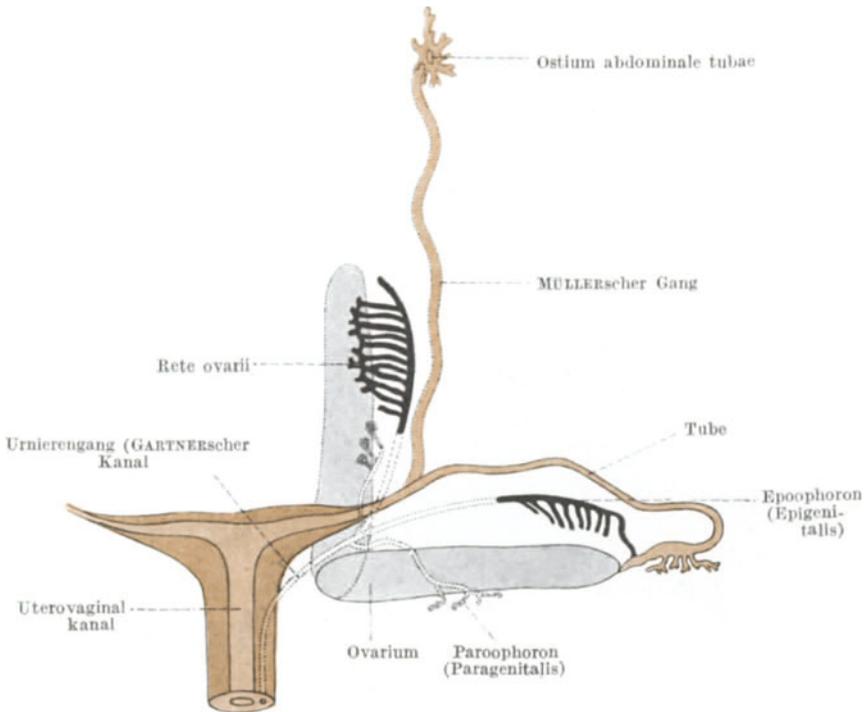


Abb. 535. Die gleiche Darstellungsart wie in Abb. 534 auf die Verhältnisse beim weiblichen Geschlechte angewendet.

an den Uterus befestigt ist, ferner darin, daß sich der Leistenkanal und der Processus vaginalis peritonaei nicht so gut ausbilden wie beim Manne.

## Die Aufteilung der Kloake.

Das caudale Ende des Darmrohres wird durch die bereits erwähnte (S. 286, 344) Kloake gebildet. Sie nimmt dorsal den Enddarm auf, setzt sich ventral und kranial in den Allantoisgang, caudal in den Schwanzdarm fort (Abb. 234, 277, 490). An ihrer Seitenwand, und zwar an der Grenze zwischen dem mittleren und ventralen Drittel, münden die Urnierengänge ein (Abb. 285, 498). Ihre ventrale Wand wird durch die aus zwei Epithellamellen — aus dem Ektoderm und aus der entodermalen Kloakenwand — bestehende Kloakenmembran (Abb. 233, 277, 499) gebildet, deren Bildung bereits früher (S. 344) besprochen wurde.

Bei Embryonen von 5 mm beginnt eine caudalwärts fortschreitende Einschnürung die Kloake in eine dorsale engere und eine ventrale weitere Abteilung zu gliedern (Abb. 498, 499, 280, 281). Die dorsale Abteilung wird zum Rectum, die ventrale als ventraler Kloakenrest oder als Urogenitalrohr bezeichnete ist die Harnblasen-Harnröhrenanlage, d. h. die Anlage der Harnblase, der primären Harnröhre und des Sinus urogenitalis. Die Einschnürung zwischen diesen beiden Abteilungen der Kloake wird als Septum uro-rectale (Abb. 280, 498, 499, 502, 541, 546, 556) bezeichnet, obzwar es sich hierbei nicht um ein Septum, um eine Scheidewand, sondern um eine Einschnürung handelt. Die beiden Abteilungen der Kloake unterscheiden sich

alsbald nicht bloß durch ihre verschiedene Weite, sondern auch durch die Art ihres Epithels: Die kreisförmige, enge Lichtung des Rectums ist von hohen, cylindrischen, die weite Lichtung des ventralen Kloakenrestes von niedrigen Zellen umgrenzt.

In den ventralen Kloakenrest münden die Urnierengänge. Sein Epithel wird später mehrschichtig (Abb. 547).

Bei Embryonen von 6 mm größter Länge ist die Aufteilung der Kloake bis zu den Mündungsstellen der Urnierengänge fortgeschritten. Der ventrale Kloakenrest entspricht nunmehr der Anlage der Harnblase und der primären Harnröhre (Primärurethra), d. h. beim Manne der Pars prostatica urethrae bis zu den Mündungsstellen der Ductus ejaculatorii, beim Weibe

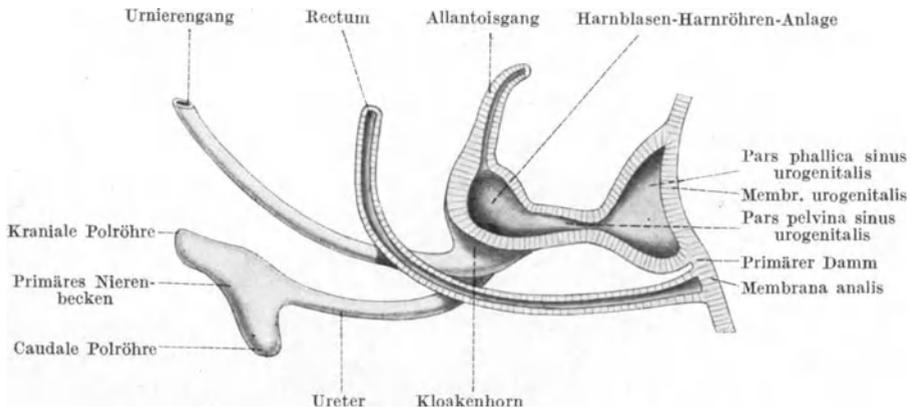


Abb. 536. Modell der Beckenorgane eines 11 mm langen menschlichen Embryo. Nach FELIX.

der Harnblase und einem Teile oder der ganzen Harnröhre. Der caudal von dieser primären Harnröhre, also unterhalb der Einmündungsstellen der Urnieren- und der MÜLLERSchen Gänge befindliche Abschnitt des ventralen Kloakenrestes bildet den Sinus urogenitalis, aus welchem beim Manne der unterhalb der Mündungsstellen der Ductus ejaculatorii befindliche Abschnitt der Pars prostatica urethrae und die Pars membranacea urethrae entstehen, während aus ihm beim Weibe das Vestibulum vaginae, vielleicht auch der untere Abschnitt der Urethra und der Vagina gebildet werden.

Indem das Septum uro-rectale tiefer einschneidet, werden Rectum und ventraler Kloakenrest immer mehr voneinander geschieden. Bei 7 mm langen Embryonen ist caudal nur noch ein schmaler Verbindungsgang zwischen ihnen vorhanden, der Kloakengang (Abb. 498, 499, 502). Auch er verschwindet, da das Septum bis zur Kloakenmembran nach abwärts wächst (Embryonen von 16 mm Länge). Rectum und ventraler Kloakenrest sind dann vollständig voneinander geschieden (Abb. 281, 536). Die Kloakenmembran besteht nunmehr aus einer vorderen (kranialen) und aus einer hinteren (caudalen) Abteilung. Die vordere, den Sinus urogenitalis caudalwärts begrenzende Abteilung bezeichnet man als Urogenitalmembran, Membrana urogenitalis; die hintere, dem Rectum zugekehrte als After- oder Analmembran, Membrana analis (Abb. 536, 548, 556). Der zwischen diesen beiden Membranen befindliche Abschnitt der Kloakenmembran bildet den primären Damm (Abb. 536, 545, 548, 556).

Noch bevor diese Teilung der Kloakenmembran erfolgt ist, wuchert das Epithel des caudalen Abschnittes der Kloake, also auch jenes der entodermalen Lamelle der Kloakenmembran, so stark, daß seine Lichtung schwindet. Die Kloakenmembran wird infolgedessen in eine dicke Epithelplatte verwandelt (Abb. 283, 285, 498), welche man auch als Kloakenplatte bezeichnet. Die durch das Herabwachsen des Septum urorectale aus ihr entstandenen beiden Abteilungen werden daher auch als Urethral- und als Analplatte (Abb. 536, 537, 548) bezeichnet. Da die Epithelwucherung kranial früher beginnt und stärker ist als caudal, wird die Urethralplatte bedeutend dicker als die Analplatte (Abb. 537, 538, 557).

Die Kloakenmembran bildet ursprünglich die vordere Wand der Kloake und des ventralen Kloakenrestes. Sie reicht vom Nabel bis zum Schwanz (Abb. 277). Die vordere Wand der Harnblasen-Harnröhrenanlage wird demnach ursprünglich von einer Membran gebildet, welche lediglich aus einer ekto- und aus einer entodermalen Epithellamelle besteht. Zwischen diese beiden

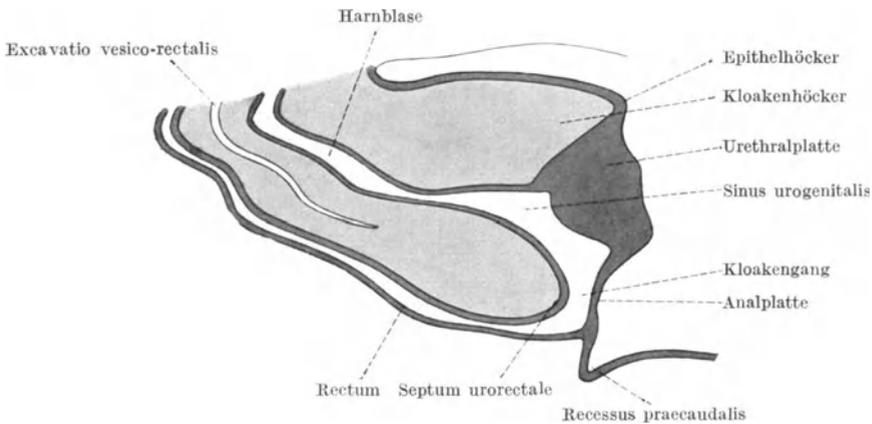


Abb. 537. Medianer Längsschnitt durch die Beckenorgane eines 15 mm langen menschlichen Embryo 40fache Vergrößerung. Nach Otis.

Epithellamellen dringt dann unterhalb des Nabels das Mesoderm vor, so daß hier eine neue festere Wand — die vordere Bauchwand unterhalb des Nabels — gebildet wird. Das kraniale Ende der Kloakenmembran rückt infolgedessen caudalwärts vor. Doch verkürzt sich darum die Kloakenmembran nicht, da sie gleichzeitig entsprechend dem Körperwachstum in die Länge wächst, sich also caudalwärts verlängert. Die Entfernung zwischen ihrem kranialen und caudalen Ende wird daher zunächst nicht verändert.

Durch die Anbildung der Bauchwand unter dem Nabel muß ein entsprechender Teil der vorderen Wand der Harnblase zwischen der Allantois und dem neuen kranialen Rande der Kloakenmembran neu gebildet werden (Abb. 285, 498).

Um den kranialen Abschnitt der Kloakenmembran wuchert das Mesoderm, so daß bei 7—8 mm langen Embryonen über der Kloakenmembran eine mediane unpaare Vorwölbung der ventralen Rumpfwand entsteht, welche als Kloakenhöcker bezeichnet wird (Abb. 499, 537). An seiner Spitze bildet sich durch Wucherung des Ektoderms ein frei vorragender Epithelzapfen aus, welcher Epithelhöcker, Epithelhörnchen oder Epithelquaste genannt wird (Abb. 537, 541, 545, 546 552, 553, 554).

In den Raum zwischen dem Rectum und der Harnblasen-Harnröhrenanlage kommt der Geschlechtsstrang zu liegen, hier entwickelt sich also der Utero-Vaginalkanal.

### Die Ausbildung der Harnblase.

Die gemeinsame Anlage der Harnblase und der primären Harnröhre weitet sich in ihrem kranialen Abschnitte zur Harnblase aus. Noch bevor dies erfolgt, bildet die seitliche Wand der Kloake an der Einmündungsstelle der Urnierengänge trichterförmige, individuell verschieden stark ausgebildete Ausbuchtungen,

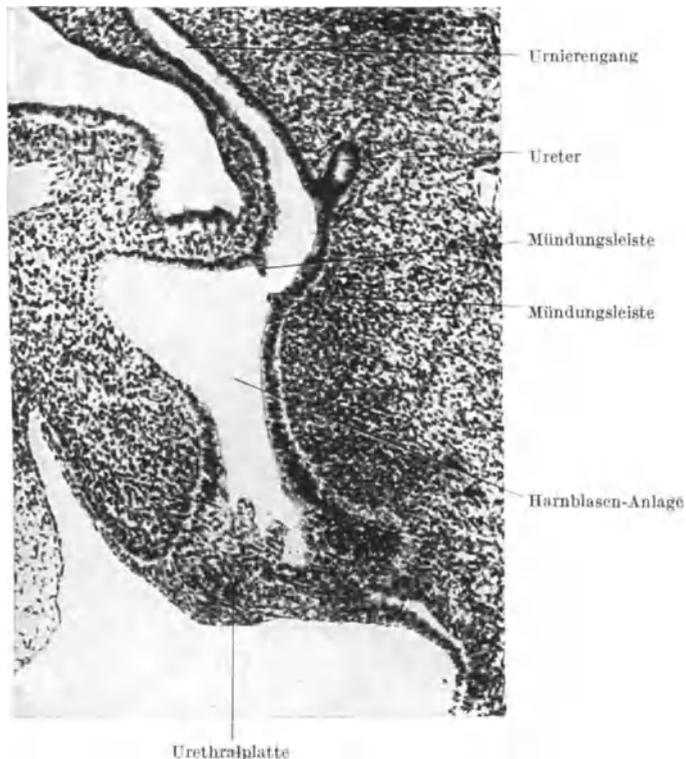


Abb. 538. Seitlicher Längsschnitt durch das Becken eines 7 mm langen menschlichen Embryo. 113fache Vergrößerung.

die sog. Kloakenhörner (Abb. 499, 536). In diese Hörner münden die Urnierengänge ein. Außen sind die Mündungsstellen nicht erkennbar, innen aber bildet sich bei etwa 8 mm langen Embryonen am Übergange des engen Urnierenganges in die weite Lichtung der Kloakenhörner eine die Mündungsöffnung umsäumende Epithelleiste — die Mündungsleiste — aus (Abb. 538), welche die Grenze zwischen dem mesodermalen Epithel des Urnierenganges und dem entodermalen Epithel der Kloakenwand angibt. Sie kann so mächtig werden, daß sie die Mündungsstelle des Urnierenganges fast ganz abschließt.

Von dem erweiterten unteren Ende des Urnierenganges geht die Nierenknospe ab (Abb. 538, 498, 499), welche sich in der bereits geschilderten Weise in das Nierenbecken und in den Ureter sondert. Das caudale Ende des Ureters

wird nun vom Urnierengange durch eine caudalwärts vordringende Furche abgesondert. Dieser Furche entspricht innen eine spornartige Vorragung, der Uretersporn (Abb. 539). Entsprechend dem Vordringen der Furche dringt der Uretersporn bis zu der erwähnten Epithelleiste an der Mündungsstelle

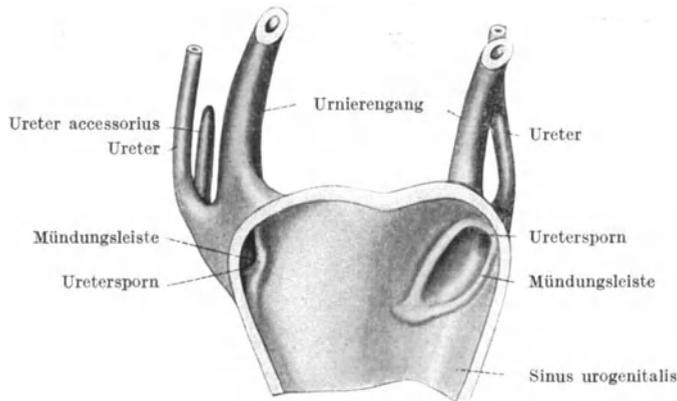


Abb. 539. Modell der dorsalen Wand des ventralen Kloakenrestes mit den Urnierengängen eines 10 mm langen menschlichen Embryo. Ansicht von der ventralen linken Seite. Halbe Größe des bei 200facher Vergrößerung hergestellten Modells. Nach CHWALLA.

des WOLFFSchen Ganges vor und verwächst schließlich bei 12 mm langen Embryonen mit dem lateralen Abschnitte dieser Leiste. Dadurch kommt es zu einer Trennung des Ureters vom Urnierengange (Abb. 540) und zum Verschlusse des Ureters an seinem caudalen Ende. Das den Uretersporn überziehende mesodermale Epithel liegt dann ferner mitten im entodermalen

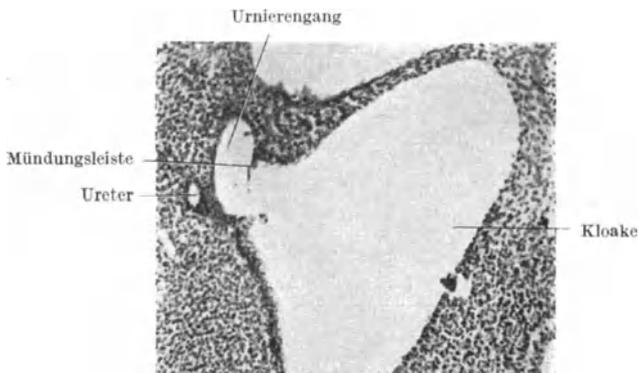


Abb. 540. Schrägschnitt durch die Kloake des Embryo der vorigen Abbildung. 100fache Vergrößerung. Nach CHWALLA.

Harnblasenepithel. Es wandelt sich jedoch sofort derart um, daß es von dem Harnblasenepithel nicht unterschieden werden kann.

Gleichzeitig mit der Trennung der Ureteren von den Urnierengängen erweitern sich die unteren Enden dieser Gänge, während sich die Kloakenhörner sowie die in ihnen befindlichen Mündungsöffnungen der Urnierengänge verkleinern. Die Epithelleiste um diese Mündungsöffnungen bildet sich zurück. Bei 20 mm langen Embryonen sind die Kloakenhörner nicht mehr vorhanden.

Das blinde Ende der Ureteren liegt dem Epithel der Harnblase dicht an (Abb. 540), so daß das Epithel des Ureters mit jenem der Blase eine Membran — die Uretermembran — bildet. Diese bricht bei etwa 28 mm langen Embryonen in die Harnblase durch. Infolge der schrägen Verlaufsrichtung des Ureters in der Harnblasenwand wird die Schleimhaut an der Mündung des Ureters als Ureterpapille vorgewölbt.

Nach der Trennung der Ureteren von den Urnierengängen rücken die Mündungsstellen dieser Gänge caudalwärts. Die Mündungsstellen der Ureteren und der Urnierengänge sowie diese Gebilde selbst entfernen sich daher voneinander und die Ureteren liegen dann kranial und lateral von den Urnierengängen (Abb. 541, 542, 546, 281). Die spätere Entfernung zwischen den beiden

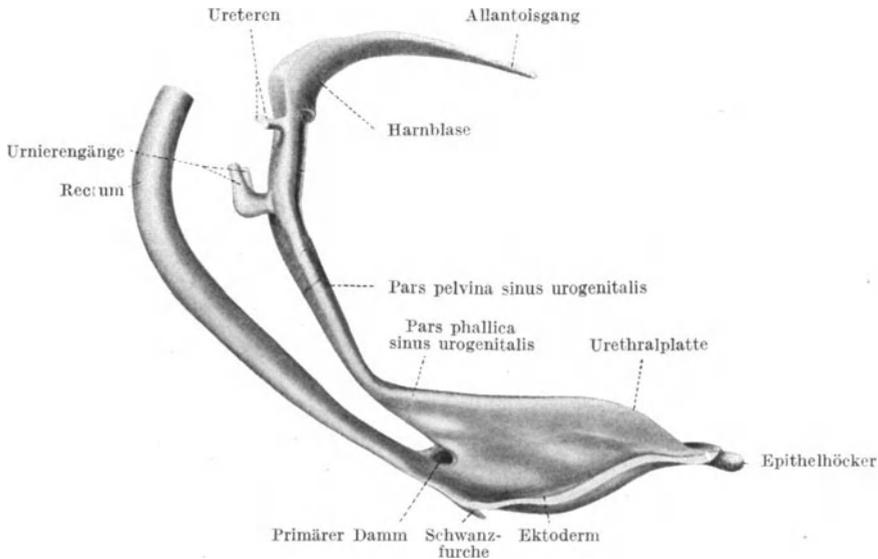


Abb. 541. Modell der Harnblase, des Sinus urogenitalis, des Mastdarmes und der äußeren Geschlechtsorgane eines menschlichen Embryo von 18,4 mm Scheitel-Steiß-Länge.  $\frac{1}{200}$  der Größe des bei 200facher Vergrößerung hergestellten Modells. Nach CHWALLA.

Ureterenmündungen ist infolgedessen weit größer als die zwischen den Mündungen der beiden Urnierengänge (Abb. 542, 546). Denn die beiden Ureteren liegen an den zu einer Kante abgeplatteten Seiten der Blase, ihre Entfernung entspricht daher der größten Breite der Blase, während die Mündungsöffnungen der Urnierengänge mehr gegen die Mitte der Hinterwand der Blase zu, nahe beieinander liegen. Das zwischen diesen vier Mündungsöffnungen befindliche Feld besitzt daher die Form eines Dreieckes. Es bildet bei beiden Geschlechtern den Blasengrund, den Fundus vesicae mit dem Trigonum vesicae, außerdem beim männlichen Geschlechte die untere (dorsale) Wand der Pars prostatica urethrae bis zu den Mündungsstellen der Ductus ejaculatorii, beim weiblichen Geschlechte die dorsale Wand des oberen Abschnittes oder der ganzen Harnröhre.

Diese Verschiebung der WOLFFSchen Gänge wird dadurch ermöglicht, daß sich zwischen den Mündungsöffnungen der Ureteren und der Urnierengänge ein neues Wandstück ausbildet. Es entsteht zum größten Teile aus der zwischen den beiden Urnierengängen gelegenen Wandstrecke des ventralen Kloakenrestes, in seinen schmalen seitlichen Teilen aus dem mit der Mündungsleiste

verwachsenen Uretersporn. Falls sich das mesodermale Epithel des Ureterspornes erhält und nicht durch das benachbarte entodermale Kloakenepithel verdrängt wird, würde das Epithel der beiden seitlichen Abschnitte des Trigonum vesicae mesodermaler Herkunft sein, während das ganze übrige Epithel der Harnblase entodermaler Natur ist. Die Erhaltung des mesodermalen Epithels am Uretersporn ist jedoch unwahrscheinlich, so daß man das Epithel der Harnblase und der primären Harnröhre als zur Gänze entodermal auffassen kann.

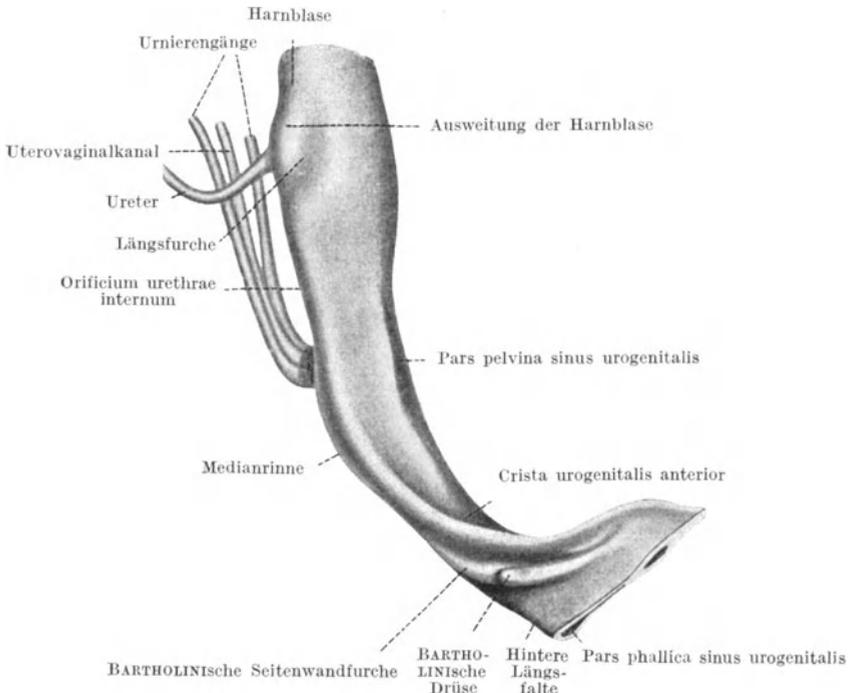


Abb. 542. Modell des caudalen Harnblasenabschnittes, der primären Harnröhre und des Sinus urogenitalis (bis caudal von der Anlage der BARTHOLINISCHEN Drüsen) eines menschlichen Embryo von 32,5 mm Scheitel-Steißlänge. Ansicht von der linken ventralen Seite.  $\frac{1}{4}$  der Größe des bei 150facher Vergrößerung hergestellten Modells. Nach CHWALLA.

Fundus vesicae und primäre Harnröhre stellen in diesem Entwicklungsstadium einen einheitlichen, in dorsoventraler Richtung abgeplatteten Schlauch dar (Abb. 541, 542). Das spätere Orificium urethrae internum tritt an diesem Schlauche bei 24 mm langen Embryonen als eine Verschmälerung auf (Abb. 542), welche sich später immer stärker ausbildet.

Der sich stark verengernde Scheitel der Harnblase reicht ursprünglich bis zur Abgangsstelle des Nabelstranges und setzt sich in den im Nabelstrange eingeschlossenen Allantoisgang fort (Abb. 233, 234, 277, 280, 281, 498, 499, 541). Bei 10 mm langen Embryonen beginnt die Verödung der Lichtung dieses Ganges, welche bei 13 mm langen Embryonen bereits bis zum Scheitel des Blase reichen kann, so daß der Allantoisgang von da ab einen soliden Epithelstrang bildet. Der gleiche Vorgang setzt sich dann auch auf den caudal vom Nabelstrange an der vorderen Bauchhöhlenwand gelegenen Scheitel der Harnblase fort, so daß er sich in einen soliden Epithelstrang umwandelt, der als

Harnstrang, Urachus bezeichnet wird. In dem Maße, als er sich caudalwärts verlängert, rückt auch die Spitze der Harnblase caudalwärts vom Nabel ab. Der Epithelstrang des Urachus zerfällt später in einzelne Stücke, welche resorbiert werden. Unterbleibt an einzelnen Stellen die Umwandlung in einen Epithelstrang, so entstehen mit Flüssigkeit erfüllte Hohlräume, die Urachus-cysten. Der Urachus entsteht demnach beim Menschen nicht aus der Allantois (S. 200), sondern aus dem bis zum Nabelstrange reichenden kranialen Abschnitte der Harnblase. Das diesen Abschnitt umgebende konzentrisch geschichtete Bindegewebe liefert das Ligamentum umbilicale medium.

### Die Histogenese der Wand der Harnblase.

Das Epithel der Harnblasen-Harnröhrenanlage ist ursprünglich einschichtig und cylindrisch. Bei ungefähr 13 mm langen Embryonen wird es stellenweise 2—3 schichtig. Bei Embryonen von 50 mm Scheitel-Steißlänge wird es unterhalb der Uretermündungen mehrschichtig. Überhaupt bleibt es lange Zeit an der dorsalen Wand höher als an der ventralen. Bei 60 mm langen Embryonen beginnt das Übergangsepithel aufzutreten. Am kranialen spitzenförmig ausgezogenen Blasenende bleibt das Epithel lange einschichtig.

Das Bindegewebe sondert sich am Ende des 1. Monates in eine innere lockere und eine äußere dichte Zone. Die innere Zone liefert das Bindegewebe der Schleimhaut. Sie ist im Bereiche des Fundus vesicae spärlicher als in den übrigen Teilen der Blase entwickelt.

Die Muskulatur entsteht in der äußeren Zone des Bindegewebes. Bei 20 mm langen (Scheitel-Steißlänge) Embryonen treten im oberen bis zu den Uretermündungen reichenden Abschnitte der Blase Längsmuskeln auf, welche die Fortsetzung der um den Harnstrang vorhandenen Muskelzüge bilden. Sie sind an der dorsalen Blasenwand reichlicher vorhanden und können an der ventralen fehlen. Bei 30 mm langen Embryonen reicht die Muskulatur bis zum unteren Rande der Symphyse, bei 43 mm langen bis zum Orificium urethrae internum. Unter der Längsmuskelschichte bildet sich bei 26 mm langen Embryonen eine Ringmuskelschichte aus, welche aber nicht so tief nach abwärts reicht. Bei 55 mm langen Embryonen entwickelt sich auch eine innere Längsmuskelschichte. Es kommt dann zu einer Durchflechtung der Muskeln dieser Schichten. — Unterhalb des Orificium urethrae internum beginnen bei etwa 54 mm langen Embryonen Ringmuskelfasern aufzutreten, und zwar zuerst an der vorderen Wand. Sie gehören bereits dem Musculus sphincter vesicae internus an. Dieser ist jedoch erst bei etwa 100 mm langen Embryonen gut ausgebildet.

### Die Gestalt und die Lage der Harnblase.

Da sich die Harnblase kranialwärts zum Urachusstrange verschmälert besitzt sie bei mäßigem Füllungszustande die Form einer Birne mit kranial wärts gerichteter Spitze. In leerem Zustande ist sie spindelförmig. Während der Kinderjahre wächst sie besonders in die Breite und wird infolgedessen kürzer.

Die Harnblase liegt ursprünglich der vorderen Bauchwand derart an, daß ihre Spitze unmittelbar unter dem Nabel, das Orificium urethrae internum in der Höhe des oberen Randes der späteren Symphyse liegt (Abb. 532). Am Ende des 2. Fetalmonates beginnen Harnblase und Harnröhre, sowie die Mündungsstellen der Urnierengänge tiefer zu treten. Die Ursache hierfür liegt

in dem Wachstum des Beckens, insbesondere in der Vertiefung der Beckenhöhle. Da sich die Harnblasen-Harnröhrenanlage vor dem Peritonaeum der *Excavatio recto-vesicalis*, bzw. *recto-uterina*, caudalwärts verschiebt, wird zuerst der caudal, dann der kranial vom MÜLLERSchen Hügel befindliche Abschnitt dieser Anlage frei von Peritonaeum. Bei Embryonen von 30 mm Scheitel-Steißlänge liegt der Grund des *Cavum Douglasi* in der Höhe der Mündungen der Urnierengänge, bei über 40 mm langen Embryonen schon über diesen Mündungsstellen.

Nach der Geburt sinkt die Harnblase infolge des stärkeren Beckenwachstums noch tiefer in das kleine Becken hinab. Am Ende des 2. Lebensjahres liegt die Blasenspitze — bei leerer Blase — bereits hinter der Symphyse in der Höhe des Beckeneinganges. Ihre bleibende Lage erhält die Blase erst zur Zeit der Pubertät. Beim weiblichen Geschlechte rückt sie etwas tiefer als beim männlichen herab.

Bei 14 mm langen Embryonen beginnen in caudaler Richtung vordringende Taschen des Peritonaeum die Harnblase von den beiden Seiten her von der vorderen Bauchwand abzuheben. Indem diese *Recessus peritonaei* gegeneinander vordringen, entsteht bei 3 cm langen Embryonen ein ventrales Blasen-gekröse (*Mesurachium*, Abb. 531). Im 4. Monate schwindet es wieder durch Verwachsung der vorderen Wand der Harnblase mit der vorderen Bauchwand. Die vordere Blasenwand wird von da ab nicht mehr von Peritonaeum bekleidet.

Seitlich von der Harnblase verlaufen die *Arteriae umbilicales* aufwärts zum Nabel (Abb. 532). Nach der Geburt veröden sie, wodurch die *Ligamenta umbilicalia lateralia* entstehen.

## Die Entwicklung der caudalen Endabschnitte des Urnierenganges beim Manne.

Das dorsoventral verlaufende enge Endstück der Urnierengänge liefert beim Manne den bereits im Gebiete der primären Harnröhre liegenden *Ductus ejaculatorius*. An der Umbiegungsstelle des kranio-caudal in den dorsoventral verlaufenden Abschnitt des Urnierenganges entsteht in der Mitte des 3. Monats eine hohle Ausbuchtung der seitlichen hinteren Wand (Abb. 543), welche sich in kranialer Richtung vergrößert. Zu Ende des 3. Monats wird von ihr durch eine caudalwärts vordringende Furche der laterale Abschnitt als *Vesicula seminalis* zum größten Teile abgeschnürt (Abb. 534), nur caudal bleibt der Zusammenhang mit dem *Ductus deferens* bestehen. Der nicht abgeschnürte Teil stellt die *Ampulla ductus deferentis* dar. Zu Ende des 4. Monats entstehen an der *Vesicula seminalis* kurze Seitensprosse und im 5. Monate erlangt die Samenblase ihre bleibende Form und Lage.

## Die Sonderung der Harnblase von der primären Harnröhre.

Harnblase und primäre Harnröhre stellen ursprünglich ein einheitliches Rohr dar (Abb. 498, 526, 536, 537, 541). Bei Embryonen von 25 mm Scheitel-Steißlänge beginnt sich die Lichtung der Blase zu erweitern, während die Harnröhre eng bleibt. Auch im Epithel beginnt sich ein Unterschied dadurch auszubilden, daß die Epithelzellen in der Harnröhre kleiner bleiben als in der Harnblase und daß sich in der Harnröhre kein Übergangsepithel ausbildet.

Aus der primären Harnröhre entstehen beim Weibe die ventrale (vordere) und die seitlichen Wände der sekundären, bleibenden Harnröhre, deren unterster

Abschnitt jedoch vielleicht dem Sinus urogenitalis entstammt. Im caudalen Abschnitte der primären Harnröhre entstehen zu Ende des 3. Fetalmonates von Längsfalten der Schleimhaut aus die Urethraldrüsenanlagen, welche den Prostatastrüsen des Mannes entsprechen.

Beim Manne entsteht aus der primären Harnröhre der kraniale, bis zu den Mündungen der Ductus ejaculatorii reichende Abschnitt der Pars prostatica urethrae.

## Die Entwicklung der Prostatastrüsen.

Vom entodermalen Epithel der primären Harnröhre und des unmittelbar angrenzenden Sinus urogenitalis entwickeln sich bei beiden Geschlechtern Drüsen, beim Manne die Prostatastrüsen, beim Weibe die Urethraldrüsen, die Glandulae paraurethrales, die man gleichfalls als Prostatastrüsen zu bezeichnen pflegt.

Die Anlagen der Prostatastrüsen des Mannes erscheinen als solide Epithelknospen bei Embryonen von 40 mm Scheitel-Steißlänge an der Hinterwand der primären Harnröhre in der Höhe der Mündungen der Urnierengänge (Abb. 543). Bald erscheinen solche Anlagen auch an der Seiten- und an der Vorderwand der primären Harnröhre. Zahl und Anordnung dieser Drüsenprosse sind verschieden. Im Anfange ist die Zahl eine geringe, später eine größere (mehr als 30). Drüsenanlagen bilden sich auch unterhalb des MÜLLERschen Hügels aus (Abb. 543) und besonders diesen unterhalb des Colliculus seminalis des Mannes entstehenden Drüsen entsprechen die sog. Prostatastrüsen des Weibes. Die kranial von den Mündungsstellen der Urnierengänge an der Hinterwand der primären Harnröhre entstehenden Drüsen stellen die Anlage des Mittellappens dar, der als eine selbständige Bildung aufzufassen ist. In den größeren Drüsenanlagen treten bei Embryonen von etwa 70 mm Scheitel-Steißlänge Lich-

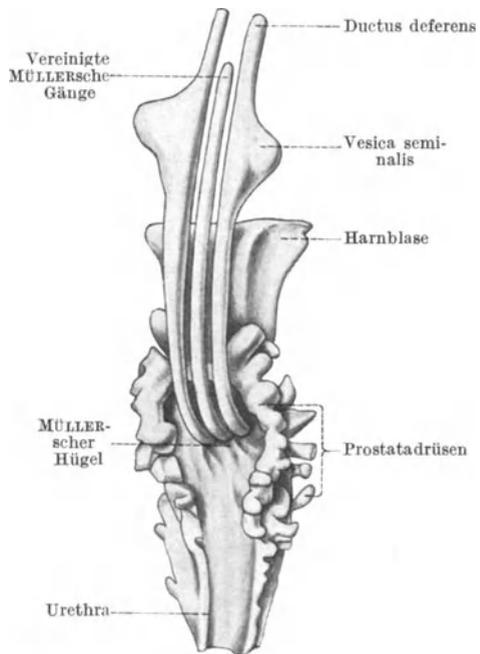


Abb. 543. Modell des caudalen Abschnittes der Harnblase und des Anfangsteiles der Harnröhre, der Endabschnitte der Urnierengänge und der MÜLLERschen Gänge eines 6 cm langen menschlichen Embryo. 26fache Vergrößerung. Nach PALLIN.

tungen auf. In dem verdichteten embryonalen Bindegewebe des Tractus urogenitalis, in welches die Drüsen einwachsen, beginnen sich bei Embryonen von 60 mm Scheitel-Steißlänge an der ventralen und lateralen Seite quer und längs verlaufende glatte Muskelzellen auszubilden. Durch die Verdichtung des Bindegewebes und durch die Ausbildung der Muskulatur um die Drüsen grenzt sich diese ganze Anlage als selbständiges Gebilde — als Prostata — von der Umgebung ab. Während diese Differenzierung des embryonalen Bindegewebes schon während der Kinderjahre vollendet wird, bildet sich der drüsige Anteil der Prostata erst zur Zeit der Pubertät voll aus. Der kranial

von der Prostata gelegene Teil des Tractus genitalis bildet sich nach dem Schwunde der MÜLLERSchen Gänge zurück.

Die sog. Prostatadrüsen des Weibes entstehen in derselben Weise wie beim Manne, jedoch spärlicher an Zahl und in unvollkommener Art. Die meisten bilden sich später wieder zurück. Die erhalten bleibenden Glandulae para-urethrales (SKENESche Gänge) entstehen von der Hinterwand der Harnröhre unmittelbar vor ihrem Übergange in das Vestibulum vaginae. Da sich um diese Drüsen keine Verdichtung des Bindegewebes und keine Muskulatur ausbildet, grenzen sie sich, im Gegensatze zur Prostata des Mannes, gegen ihre Umgebung nicht ab.

### Der Sinus urogenitalis.

Durch die fortschreitende Streckung des ursprünglich stark gekrümmten embryonalen Rumpfes wird die Kloake und nach ihrer Aufteilung auch die Harnblasen-Harnröhrenanlage sowie der Sinus urogenitalis in die Länge gezogen. Der Sinus urogenitalis sondert sich bei etwa 11 mm langen Embryonen dadurch in zwei Abschnitte, daß er sich in seiner Mitte dorsalwärts einbiegt (Abb. 536, 499). Von den auf diese Weise entstandenen beiden Abteilungen des Sinus ist die obere in querer, die untere in sagittaler Richtung am weitesten. Die obere Abteilung bleibt ferner im Becken und wird daher als Pars pelvina sinus urogenitalis bezeichnet; die untere Abteilung dagegen wird in die Bildung des Geschlechtshöckers, des Phallus, einbezogen und bildet daher die Pars phallica des Sinus urogenitalis (Abb. 536, 537, 541, 542, 546—548, 556, 557).

Das endgültige Schicksal dieser Abschnitte des Sinus urogenitalis ist bei den beiden Geschlechtern ein verschiedenes. Beim Manne liefert der Sinus urogenitalis den unterhalb der Einmündungsstellen der Ductus ejaculatorii befindlichen Abschnitt der Pars prostatica urethrae und die Pars membranacea urethrae. Unter Zuziehung der Pars cavernosa urethrae entsteht dadurch aus dem Sinus urogenitalis der lange Canalis urogenitalis, der Abflußweg des Harnes und des Samens, die Harn-Samenröhre oder sekundäre Harnröhre. Beim Weibe entsteht aus dem Sinus urogenitalis das Vestibulum vaginae, vielleicht auch die unteren Abschnitte der Harnröhre und der Scheide. Das Schicksal des Sinus urogenitalis ist demnach mit der Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane verknüpft.

### Die Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane.

Wie die Entwicklung der inneren, so ist auch die Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane ursprünglich bei beiden Geschlechtern die gleiche. Durch verschiedene Weiterbildung der in dieser gemeinsamen, „indifferenten“ Anlage vorhandenen Teile kommt es dann zur verschiedengeschlechtlichen Ausbildung der betreffenden Organe.

Die Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane beginnt noch vor der Aufteilung der Kloake in das Rectum und in die Harnblasen-Harnröhrenanlage. Bei ungefähr 10 mm langen Embryonen entsteht zu beiden Seiten der Kloakenplatte unter dem Kloakenhöcker (Abb. 499, 537) durch Wucherung des Mesoderms je ein quergestellter Höcker. Die Kloakenplatte kommt infolgedessen in eine Rinne zwischen den medialen Enden dieser beiden Höcker zu liegen. Die Höcker werden als Genitoanahöcker, die Rinne als Urogenitalrinne, Sulcus urogenitalis bezeichnet. Die medialen Abschnitte der Genitoanahöcker und daher auch die zwischen ihnen befindliche Urogenitalrinne liegen

unmittelbar unter dem Kloakenhöcker. Dieser verlängert sich und zieht die unter ihm gelegenen medialen Abschnitte der Genitoanalhöcker samt der Urogenitalrinne mit sich, so daß sie an die untere Fläche des Kloakenhöckers gelangen (Abb. 544). Nach Aufteilung der Kloake liegt der Kloakenhöcker vor dem Sinus urogenitalis, über der Urethralplatte. Er wird daher jetzt als

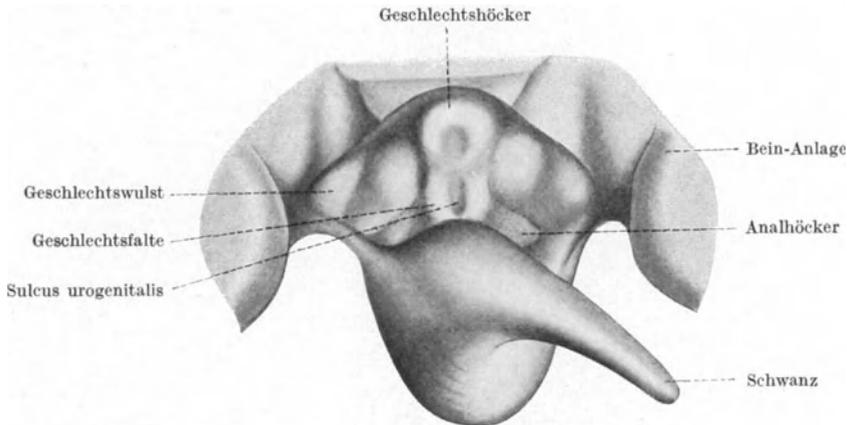


Abb. 544. Modell der Anlage der äußeren Geschlechtsorgane eines 11 mm langen menschlichen Embryo. 18fache Vergrößerung. Nach SZENES.

Geschlechtshöcker, Genitalhöcker, Phallus, Tuberculum genitale bezeichnet (Abb. 218, 220, 544—546, 548). Bei ungefähr 20 mm langen (Scheitel-Steißlänge) Embryonen verdickt sich sein vorderes Ende und wird nunmehr als Eichel, Glans, von dem übrigen Abschnitte des Geschlechtshöckers, dem Schafte, Corpus, unterschieden (Abb. 545). Diese beiden Abschnitte werden

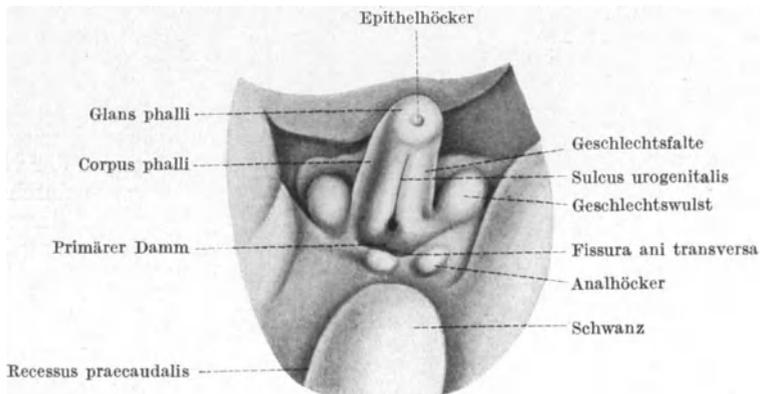


Abb. 545. Modell der äußeren Geschlechtsorgane eines 21 mm langen menschlichen Embryo. 9fache Vergrößerung. Nach OTIS.

durch eine Furche, den Sulcus coronarius glandis, voneinander getrennt. Die an die untere Fläche des Geschlechtshöckers verschobenen Abschnitte der Genitoanalhöcker verschmälern sich und werden zu Falten umgestaltet. Sie reichen bis zur Glans des Geschlechtshöckers und werden als Geschlechtswulsten, Genitalfalten, Urogenitallippen, Plicae genitales bezeichnet. Zwischen ihnen befindet sich die Urogenitalrinne, der Sulcus urogenitalis, dessen Grund von der Urogenitalplatte gebildet wird. Die lateralen

Abschnitte der Genitoanalhöcker sondern sich durch eine Querfurche von den medialen Abschnitten ab und bilden die Anahöcker, welche zunächst seitlich von der Afterbucht liegen (Abb. 544, 545). Zwischen dem Seitenrande des Kloakenhöckers und der Abgangsstelle der unteren Gliedmaße vom Rumpfe entsteht bei etwa 8 mm langen Embryonen durch Mesodermwucherung jederseits ein Wulst, der Geschlechtswulst, *Torus genitalis* (Abb. 544, 545). Die beiden Geschlechtswülste umfassen den Geschlechtshöcker.

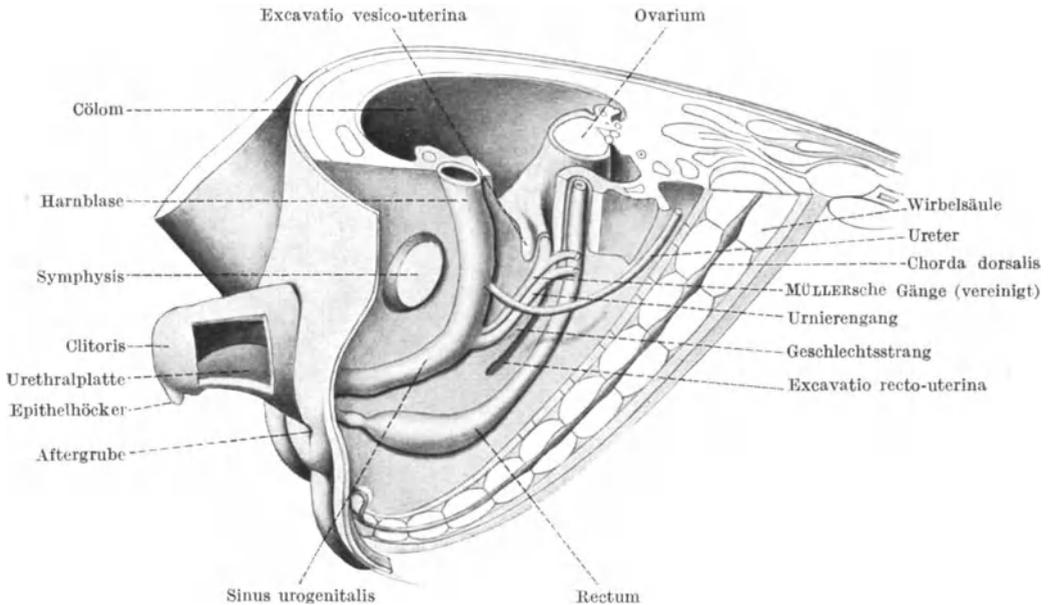


Abb. 546. Modell der Beckenorgane eines weiblichen Embryo von 25 mm Nacken-Steiß-Länge. 36fache Vergrößerung. Nach KEIBEL.

Zwischen den kranialen Enden der ihn seitlich umfassenden Geschlechtswülste hebt sich der in die Länge wachsende Geschlechtshöcker immer stärker über die Leibesoberfläche empor. In seinem Inneren befindet sich der vorderste Abschnitt des Sinus urogenitalis (Abb. 546), welcher nach vorne durch die im Grunde des Sulcus urogenitalis befindliche Urethralplatte abgeschlossen wird. Er wird wegen seiner Lage im Phallus als *Pars phallica sinus urogenitalis* bezeichnet (Abb. 536, 548, 556, 557). Mit dem fortschreitenden Wachstum des Geschlechtshöckers wird auch diese *Pars phallica* immer länger, bis schließlich der Sinus urogenitalis länger als die Harnblasen-Harnröhrenanlage ist (Abb. 541, 542).

Bei ungefähr 14 mm langen Embryonen reißt die Urethralplatte im hinteren Abschnitte des Sulcus urogenitalis durch (Abb. 548), wodurch die langgezogene Urogenitalspalte, die *Fissura urogenitalis*, das *Ostium urogenitale primitivum* entsteht, durch welches sich nunmehr der Sinus urogenitalis ungefähr an der Grenze zwischen seiner *Pars pelvina* und seiner *Pars phallica* nach außen öffnet.

Die „indifferente“ Anlage der äußeren Geschlechtsorgane (Abb. 545) besteht demnach aus den beiden Geschlechtswülsten, welche den Geschlechtshöcker seitlich umfassen; ferner aus den an der unteren Fläche des Geschlechtshöckers befindlichen zwei Geschlechtswülsten, welche den Sulcus urogenitalis zwischen

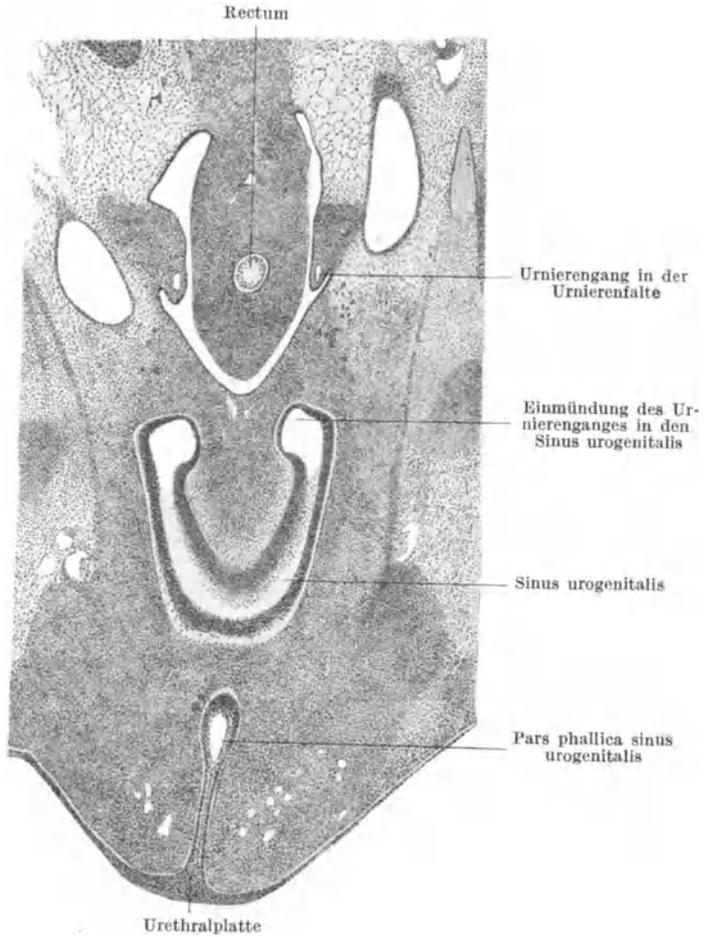


Abb. 547. Teil eines Querschnittes durch das Becken eines 15 mm langen menschlichen Embryo. 45fache Vergrößerung.

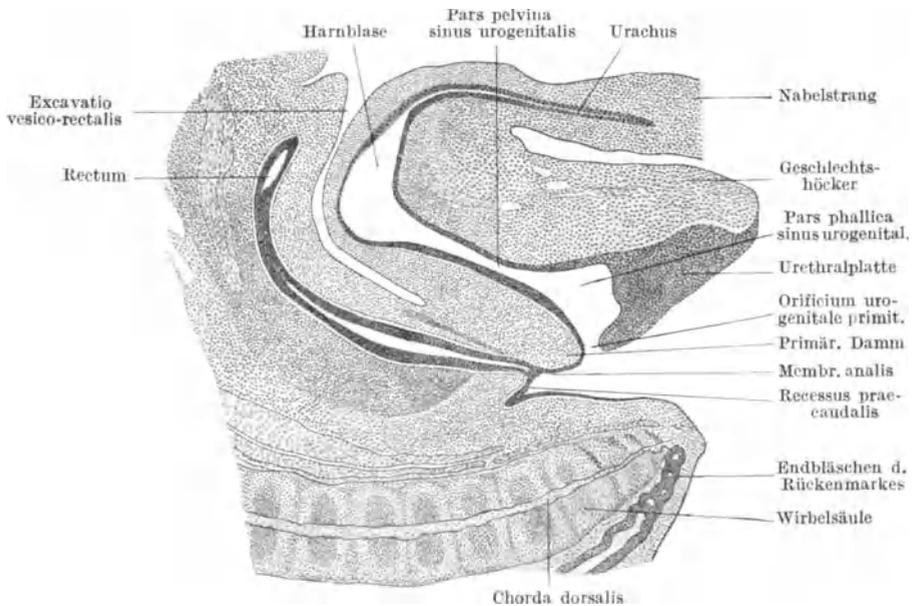


Abb. 548. Medianer Längsschnitt durch die Beckenorgane eines 19 mm langen menschlichen Embryo. 26fache Vergrößerung. Nach Otis.

sich fassen; an dessen hinterem Ende öffnet sich der Sinus urogenitalis durch das Ostium urogenitale primitivum zwischen den Geschlechtswülsten nach außen. An der Spitze des Geschlechtshöckers befindet sich ein Epithelzapfen, der „Epithelhöcker“ oder die „Epithelquaste“, der später verschwindet (Abb. 541, 545, 546, 552—554).

### Die Ausbildung der weiblichen äußeren Geschlechtsorgane.

Sie kann kurz dahin gekennzeichnet werden, daß sich bei ihr der „indifferente“ Zustand im wesentlichen erhält (Abb. 549, 550). Der Geschlechtshöcker wächst weniger stark in die Länge als beim männlichen Geschlechte und wird zur Clitoris; aus den Geschlechtswülsten entstehen die Labia minora, aus den Geschlechtswülsten die Labia majora. Die Geschlechtswülste vergrößern sich, bleiben aber seitlich liegen, ohne sich miteinander zu vereinigen. Sie sind

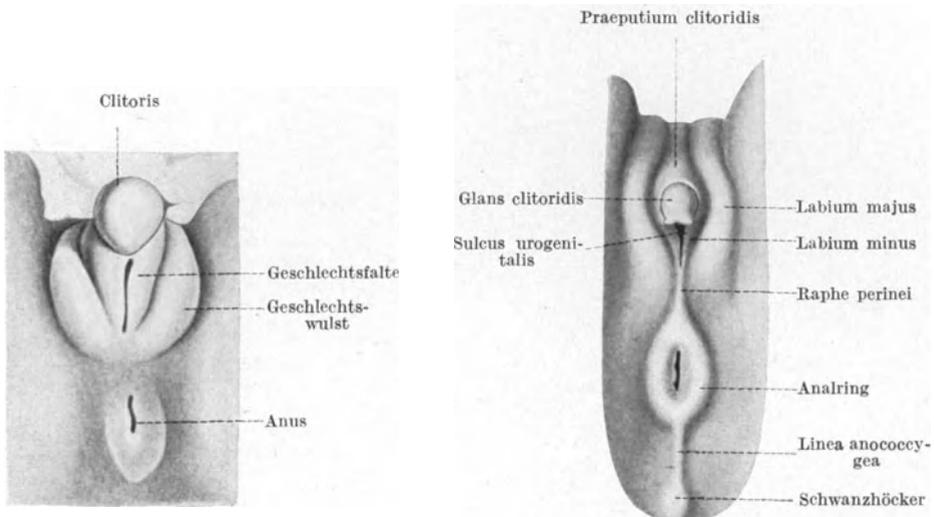


Abb. 549. Äußere Geschlechtsorgane eines weiblichen Embryo von 50 mm Scheitel-Steiß-Länge. 8,5fache Vergrößerung. Nach SZENES.

Abb. 550. Äußere Geschlechtsorgane eines 6,5 cm langen weiblichen Embryo. Nach BONNET. 2,5fache Vergrößerung.

zunächst viel mächtiger als die Geschlechtswülste; im 6.—8. Fetalmonate wachsen diese jedoch stark in die Breite, wenn sie auch dünn bleiben. Im letzten Monate vergrößern sich aber wieder die Labia majora so bedeutend, daß sie die Labia minora und die Clitoris bedecken. Das Wachstum der Labia majora besteht vor allem in der Ansammlung von Fett.

Die Eröffnung des Sinus urogenitalis durch das Ostium urogenitale primitivum setzt sich nach vorne bis in den hinteren Abschnitt der Pars phallica sinus urogenitalis, also in die Clitoris, fort (Abb. 550); die Fissura urogenitalis verlängert sich also nach vorne. Der vorderste, in der Glans clitoridis befindliche Abschnitt der Pars phallica wird jedoch nicht eröffnet, vielmehr durch Wucherung seines Epithels und des Epithels der Urethralplatte in eine solide Zellmasse verwandelt, welche außen mit dem „Epithelhöcker“ über die Oberfläche der Clitoris vorragt. Das gleiche Schicksal erleidet dann der übrige Teil der Pars phallica sinus urogenitalis. Die so gebildete Epithelmasse geht zugrunde und wird durch vorwucherndes Mesoderm ersetzt. Auch der vorderste Abschnitt

des Ostium urogenitale primitivum verwächst und bleibt nur als eine an der unteren Fläche der Clitoris befindliche Rinne erhalten: Urethralrinne, Sulcus urethralis. Das Ostium urogenitale definitivum ist daher kürzer als das Ostium urogenitale primitivum. Es stellt den von den Labia minora umsäumten Scheidenvorhof, Vestibulum vaginae, dar.

Im fertigen Zustande münden Urethra und Vagina unmittelbar im Scheidenvorhofe. Ihre Mündungsstellen befanden sich aber früher weiter hinten im Becken, am Beginne der Pars pelvina sinus urogenitalis (Abb. 551). Harnröhre und Scheide müssen sich daher später verlängern und werden hierbei durch eine bindegewebige Scheidewand, das Septum urethro-vaginale, voneinander

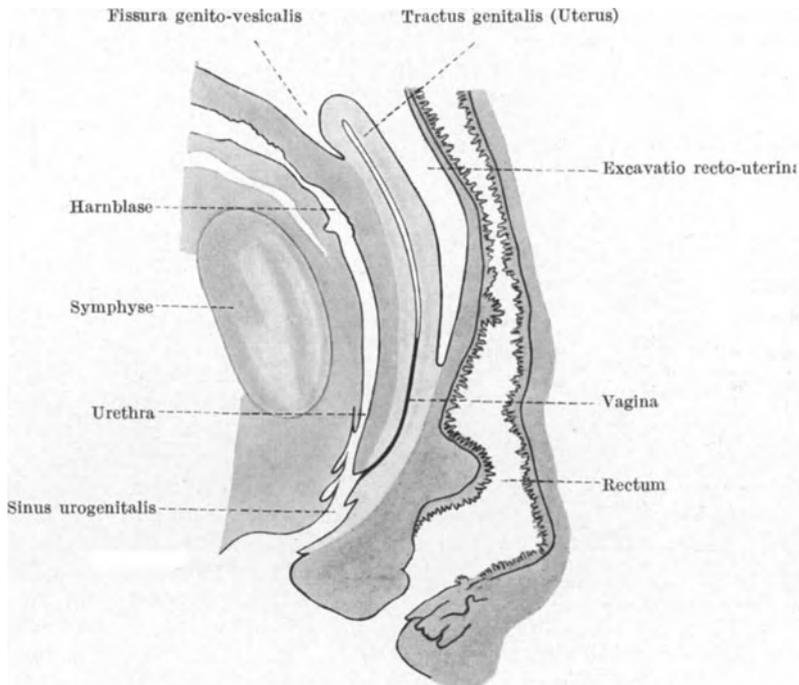


Abb. 551. Medianer Längsschnitt durch die Beckenorgane eines 4 monatlichen weiblichen Fetus. Mit Benützung einer Abbildung von BAYER.

getrennt. Auf diese Weise erst entsteht die bleibende, die sekundäre Harnröhre. Das Zustandekommen der bleibenden Verhältnisse der Harnröhre und der Scheide hinsichtlich der Lage ihrer Mündungsstellen wird in verschiedener Weise erklärt. Nach einer Darstellung bleibt der Sinus urogenitalis im Wachstum zurück und wird zum Vestibulum vaginae; nach einer anderen Ansicht werden aus der Pars pelvina des Sinus urogenitalis durch Faltenbildung zwei Kanäle gebildet, von welchen der vordere zur Verlängerung der Urethra, der hintere zur Verlängerung der Vagina nach vorne verwendet wird, während der vorderste Abschnitt der Pars pelvina sinus urogenitalis ungeteilt bleiben und das Vestibulum vaginae bilden soll. Jedenfalls verkürzt sich der Sinus urogenitalis (relativ) vom 3. Monate ab und die Bildung des Vestibulum vaginae wird im 5. Monate beendet.

Das Epithel am Grunde des Vestibulum vaginae entstammt demnach dem Sinus urogenitalis, ist also entodermaler Herkunft. Dagegen ist das die Labia

minora bekleidende Epithel, also auch jenes an ihrer Innenfläche, ektodermaler Herkunft, da ja die Labia minora aus Hautfalten, nämlich aus den Geschlechtswülsten, entstehen. Später kommt es zum Vorrücken des ektodermalen Hautepithels in den Scheidenvorhof. Die Grenzlinie zwischen dem Ekto- und dem Entoderm ist weder in den frühen noch in den späteren Entwicklungsstadien genau bestimmbar.

### Die Ausbildung der männlichen äußeren Geschlechtsorgane.

Im Gegensatz zu den Verhältnissen beim weiblichen Geschlechte kann die Ausbildung der männlichen Geschlechtsorgane als eine Weiterentwicklung aller Bestandteile des „indifferenten“ Stadiums gekennzeichnet werden.

Der Geschlechtshöcker wächst bedeutend in die Länge und richtet sich immer mehr auf, so daß er nicht mehr caudalwärts geneigt, sondern senkrecht auf der Körperoberfläche eingestellt ist. Die ihn umfassenden Geschlechtswülste

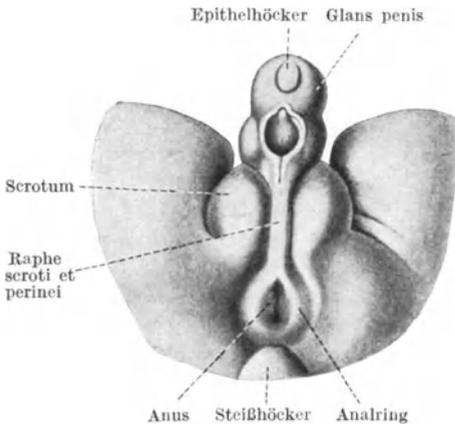


Abb. 552. Äußere Geschlechtsorgane eines männlichen Embryo von 49 mm Scheitel-Steiß-Länge. 8fache Vergrößerung. Nach SZENES.

entwickeln sich stärker als bei weiblichen Embryonen und wachsen caudal von der Basis des Geschlechtshöckers aufeinander zu. Sie vereinigen sich bei 4—5 cm langen Feten miteinander zur Bildung des Scrotum (Abb. 552, 553), weshalb man sie, bzw. die beiden Hälften des Scrotum, auch als Scrotalwülste bezeichnet. Entsprechend der Verwachsungsstelle bildet sich in der Mitte des Scrotum die Raphe scroti aus. Sie setzt sich als Raphe perinei bis zum vorderen Rande des Anus fort (Abb. 552, 553), da sich auch im Gebiete des Damms rechts und links von der Mittellinie durch Mesodermwucherung Wülste bilden, welche entsprechend der

Raphe perinei miteinander verwachsen. Aus dem zwischen den beiden Scrotalwülsten befindlichen Bindegewebe entsteht das Septum scroti. Die Scrotumanlage ist ursprünglich flach und beginnt sich erst im 4. Monate stärker über die Körperoberfläche zu erheben. Zu einem Sacke wird das Scrotum erst im 7.—9. Fetalmonate, nämlich dann, wenn die beiden Processus vaginalis peritonaei in das Scrotum eindringen (Abb. 533). Dieses Eindringen wird dadurch ermöglicht, daß sich das Bindegewebe jeder der beiden Scrotalhälften durch Auflockerung in ein spaltenreiches Gewebe umwandelt, welches dem vordringenden Processus vaginalis keinen Widerstand entgegengesetzt. Durch die Vereinigung der beiden Geschlechtswülste caudal vom Geschlechtshöcker wird dieser kranialwärts an seiner Basis frei. Die kranialen Enden der Geschlechtswülste verstreichen allmählich.

Die Fissura urogenitalis verlängert sich wie beim weiblichen Geschlechte durch Eröffnung des hinteren Abschnittes der Pars phallica sinus urogenitalis nach vorne. Während aber beim weiblichen Geschlechte die die Fissura urogenitalis seitlich umsäumenden Geschlechtswülste als Labia minora erhalten bleiben, verwachsen die freien Ränder der Geschlechtswülste des Mannes in der Medianebene miteinander. Diese Verwachsung beginnt bei Embryonen von 40 mm Scheitel-Steißlänge an der Basis des Geschlechtshöckers und schreitet von da gegen die

Glans hin fort (Abb. 552, 553). Durch diese Verwachsung der freien Ränder der Geschlechtshöcker entsteht an der unteren Fläche des Geschlechtshöckers als Verlängerung des Sinus urogenitalis ein Kanal, welcher mit dem Sinus urogenitalis zusammen als Canalis urogenitalis oder als Harn-Samenröhre bezeichnet werden kann. Entsprechend der glanswärts vorschreitenden Verwachsung der Geschlechtshöcker bewegt sich auch das jeweilige vordere Ende dieses Kanales gegen die Glans hin.

Ist es bis zum vordersten Ende des Geschlechtshöckers vorgerückt, so ist das Ostium urogenitale definitivum, das Orificium urethrae externum gebildet. Der Geschlechtshöcker ist damit zum Penis geworden, da er sich von der Clitoris nicht nur durch seine Größe und Stellung, sondern auch durch den Besitz des an seiner unteren Fläche befindlichen Abschnittes des Canalis urogenitalis unterscheidet. Das Gewebe der die Wand dieses Kanales bildenden Geschlechtshöcker wandelt sich in ein Schwellgewebe um und bildet so das Corpus cavernosum urethrae, in welchem sich die Pars cavernosa urethrae befindet. Die Verwachsungsstelle der beiden Geschlechtshöcker wird durch die Raphe penis (Abb. 553) gekennzeichnet, welche sich in die Raphe scroti fortsetzt. Die Verwachsung verzögert sich gewöhnlich an der Grenze zwischen der Glans und dem Corpus penis und die Öffnung des Canalis urogenitalis bleibt an dieser Stelle längere Zeit in Form einer rautenförmigen Grube weit offen (Abb. 552, 553). Dies ist vielleicht die Ursache für die Bildung des Frenulum praeputii: Die rautenförmige Öffnung

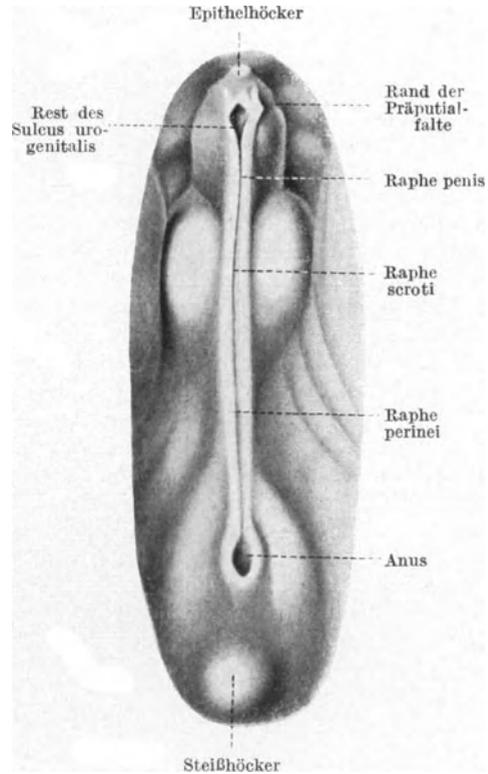


Abb. 553. Äußere Geschlechtsorgane eines männlichen Embryo von 53 mm Länge. Nach BONNET. 9fache Vergrößerung.

verhindert vielleicht das Wachstum der Präputialfalte nach abwärts. Erst im 5. Monate erreicht die Öffnung des Canalis urogenitalis ihre bleibende Lage am vorderen Ende des Geschlechtshöckers. Hierbei umwachsen die Geschlechtshöcker das vordere Ende des Geschlechtshöckers, wodurch erst die Glans penis entsteht. Da diese Umwachsung beim weiblichen Geschlechte nicht erfolgt, entspricht die Glans clitoridis nicht der Glans penis. Die Verwachsungslinie der beiden Geschlechtshöcker bleibt vorne im Septum glandis, hinten im Septum bulbi urethrae dauernd erhalten.

Da die Geschlechtshöcker als Hautfalten entstehen, also ein ektodermales Epithel besitzen, ist auch das Epithel des von ihnen gebildeten Wandteiles der Pars cavernosa urethrae ektodermaler Natur.

### Zeitliche und formale Unterschiede bei der Entwicklung der äußeren Geschlechtsorgane.

Äußerlich kann das Geschlecht erst bei Embryonen von 18 mm Scheitel-Steißlänge, also zu Anfang des 3. Fetalmonates, bestimmt werden, und zwar durch die Stellung des Geschlechtshöckers. Bei weiblichen Embryonen von 18—26 mm Scheitel-Steißlänge steht nämlich der Geschlechtshöcker mehr kranial, also mehr senkrecht zur Längsachse des Körpers als bei männlichen Embryonen. Später richtet sich dagegen der Penis auf und steht fast senkrecht zur Längsachse des Körpers, während die Clitoris caudalwärts gerichtet ist. Bei männlichen Embryonen von 23 mm Scheitel-Steißlänge an setzen sich die Geschlechtswülste verschmälert zwischen den hinteren Enden der Geschlechtswülste analwärts bis zu einer Furche fort, welche sie von der Perineal- und Analgegend trennt, später aber verschwindet (Abb. 552, 553). Bei weiblichen Embryonen schieben sich dagegen die spitzwinkelig konvergierenden hinteren Enden der Geschlechtswülste zumeist frühzeitig zwischen die gleichfalls konvergierenden hinteren Enden der Geschlechtswülste und trennen sie daher von der Analgegend. Bei männlichen Embryonen von über 40 mm Scheitel-Steißlänge an erfolgt die Verwachsung der beiden Geschlechtswülste miteinander, während bei weiblichen Embryonen der Sinus urogenitalis offen bleibt (Abb. 550, 553). Auch schneidet bei weiblichen Embryonen von 30—40 mm Scheitel-Steißlänge das hintere Ende der Fissura urogenitalis in den Winkel an der Vereinigungsstelle der hinteren Enden der beiden Geschlechtswülste ein (Abb. 549). Bei weiblichen Embryonen bilden sich ferner die Geschlechtswülste später als bei männlichen stärker aus. Das vordere Ende der Fissura urogenitalis erreicht bei männlichen Embryonen den hinteren Rand der Glans des Geschlechtshöckers früher als bei weiblichen. Die Glans selbst ist bei weiblichen Embryonen nicht eichelförmig, sondern mehr kugelig und schwächer ausgebildet als bei männlichen (Abb. 549, 552). Endlich beginnt die Entwicklung des Praeputium bei männlichen Embryonen früher (38 mm) als bei weiblichen (43 mm Scheitel-Steißlänge).

### Die Entwicklung des Praeputium penis und clitoridis.

Die Entwicklung des Praeputium penis beginnt mit einer Einsenkung des Epithels in das embryonale Bindegewebe hinter der Glans des Geschlechtshöckers, entsprechend dem späteren Sulcus coronarius glandis (Abb. 554). An dieser Einsenkungsstelle bildet sich bei Embryonen von ungefähr 38 mm Scheitel-Steißlänge eine schmale Hautfalte — Präputialfalte (Abb. 553) — aus, welche von der Mitte der oberen Fläche des Geschlechtshöckers im Bogen an den Seiten nach vorne und unten verläuft und am vorderen Rande der Fissura urogenitalis mit den Geschlechtswülsten verschmilzt. Die Falte ist daher in der Mitte an der unteren Fläche des Geschlechtshöckers durch das vordere Ende der Fissura urogenitalis unterbrochen und hier entwickelt sich das Frenulum praeputii (Abb. 555). Diese Präputialfalte wächst hierauf über die Glans herüber, so daß die Glans im 5. Monate von ihr umhüllt wird. Die Falte verlängert hierauf sich, so daß sie beim Neugeborenen die Glans penis überragt. Bei dem Wachstum der Falte verschmilzt das Epithel der Glans mit jenem des inneren Blattes der Falte, wodurch die epitheliale Glandarlamelle entsteht (Abb. 553, 554). Zu Ende des Fetallebens beginnen die zentralen Zellen dieser Lamelle zu zerfallen, so daß sich eine Höhle in ihr ausbildet und die Oberfläche der Glans wieder frei wird. Doch können stellenweise Epithelverklebungen bestehen bleiben.

Das Praeputium clitoridis (Abb. 550) entsteht aus einer bei Embryonen von 43 mm Scheitel-Steißlänge sichtbar werdenden Hautfalte auf der oberen

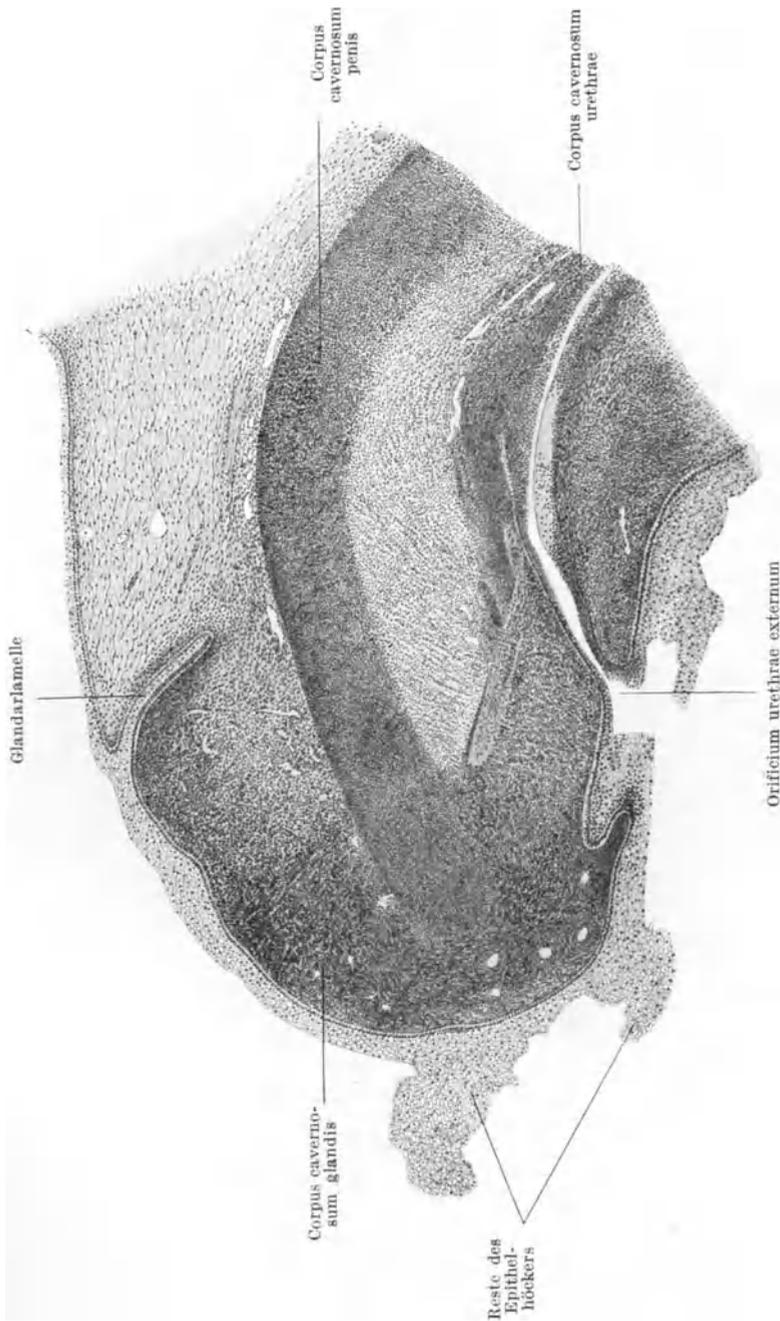


Abb. 554. Medianer Längsschnitt durch die Glans penis eines 23 cm langen Fetus. 48fache Vergrößerung.

Fläche der Clitoris, in dem sog. Torus clitoridis oder Präputialfeld. Auch hier entsteht eine Glandarlamelle, welche ausgehöhlt wird. Das so entstehende

Praeputium wächst über die Clitoris herüber und verdeckt sie. Da dieses Praeputium an der unteren Fläche des Geschlechtshöckers nicht so weit

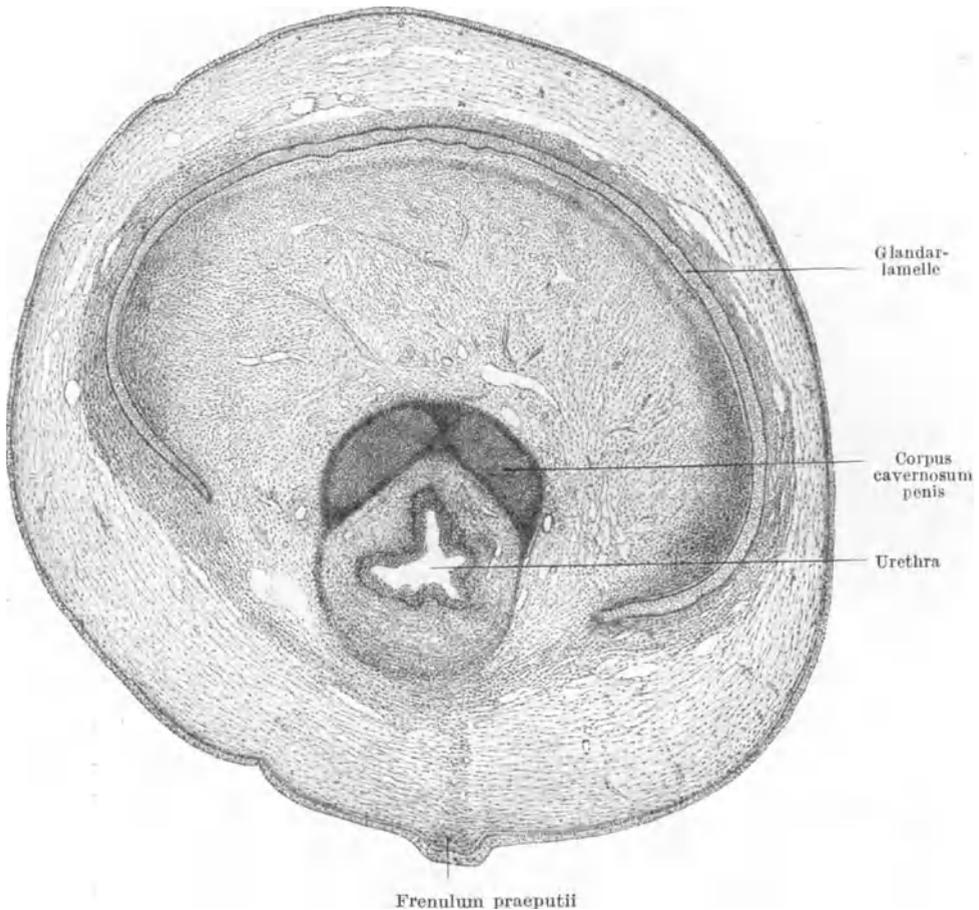


Abb. 555. Querschnitt durch die Glans penis eines 10,5 cm langen Fetus. 35fache Vergrößerung.

medianwärts reicht wie beim Manne, ist das Frenulum clitoridis breiter als das Frenulum praeputii.

### Die Ausbildung der Schwellkörper.

Die Corpora cavernosa entstehen als Verdichtungen des embryonalen Bindegewebes, in welchen dann zahlreiche, weite, geschlängelte Blutgefäße auftreten. Durch Zunahme dieser Gefäße bildet sich das schwammige Gewebe der Schwellkörper aus.

Diese Entwicklung beginnt im Penis früher als in der Clitoris. Bei 14 mm langen Embryonen verdichtet sich das über der Pars phallica sinus urogenitalis befindliche Bindegewebe zu beiden Seiten der Mittellinie (Abb. 556). Diese Verdichtungszone vergrößern sich entsprechend dem Wachstum des Penis, divergieren an der Basis des Penis und erstrecken sich bis zur Anlage des Sitz- und Schambeines (Abb. 557). Nach vorne reichen sie nur bis zur Glans penis.

Aus diesen beiden Verdichtungszone entstehen die Corpora cavernosa penis. Ihre divergierenden hinteren Abschnitte bilden die Crura penis, das Bindegewebe um die Verdichtungszone liefert die Tunica albuginea und das Septum penis. Das Corpus cavernosum urethrae entsteht aus zwei Anlagen: Bei 22 mm langen

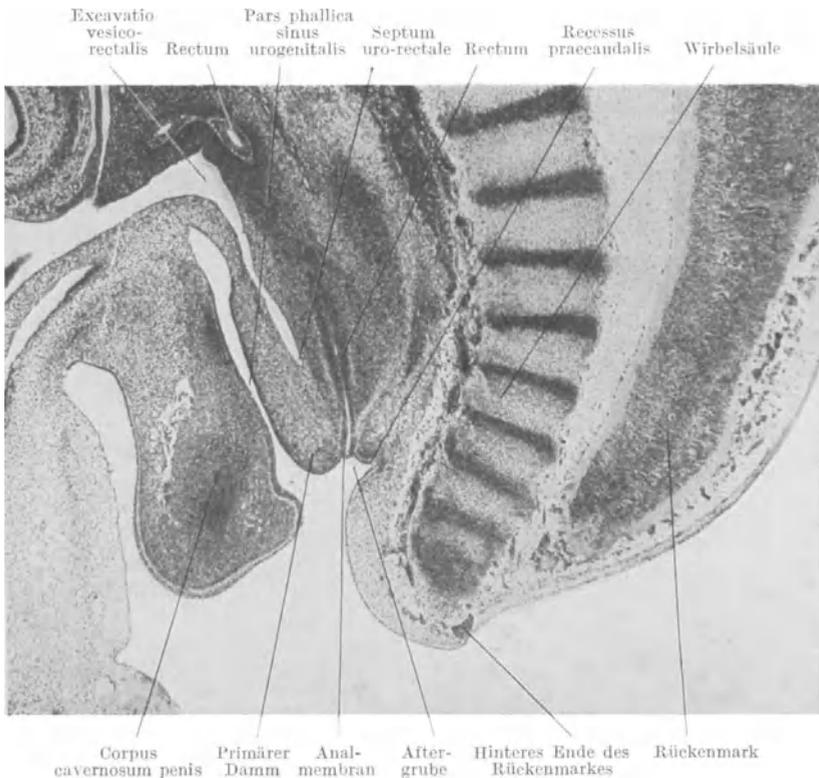


Abb. 556. Medianer Längsschnitt durch das Becken eines 16 mm langen menschlichen Embryo. 32fache Vergrößerung.

Embryonen tritt eine Verdichtungszone in der Glans penis auf, aus welcher das Corpus cavernosum glandis hervorgeht. Bei 70 mm langen Embryonen entsteht das Corpus cavernosum urethrae, das sich mit dem Corpus cavernosum glandis vereinigt.

Beim Weibe wird kein Corpus cavernosum urethrae gebildet. Statt dessen entstehen zu beiden Seiten des Scheidenvorhofes die Venengeflechte der Bulbi vestibuli.

### Die Drüsen des Sinus urogenitalis.

Die Glandulae bulbo-urethrales Cowperi des Mannes und die ihnen entsprechenden Glandulae vestibulares majores Bartholini entstehen bei Embryonen von etwa 27 mm Scheitel-Steißlänge aus soliden Epithelzapfen, welche sich an einer Falte der Seitenwand der Übergangsstelle der Pars pelvina in die Pars phallica sinus urogenitalis ausbilden (Abb. 542). Ihr Epithel ist daher ein entodermales. Die Mündungsöffnung der Glandulae Bartholini wird später von dem in den Scheidenvorhof vordringenden ektodermalen Hautepithel umgeben.

Es werden mehr Drüsenanlagen gebildet als sich erhalten. Die Glandulae bulbo-urethrales wachsen parallel der Sinuswand in das lockere Bindegewebe zwischen dem Rectum und dem Sinus urogenitalis, um sich dort zu entfalten. Lichtungen beginnen in ihnen bei Embryonen von 50 mm Scheitel-Steißlänge aufzutreten.

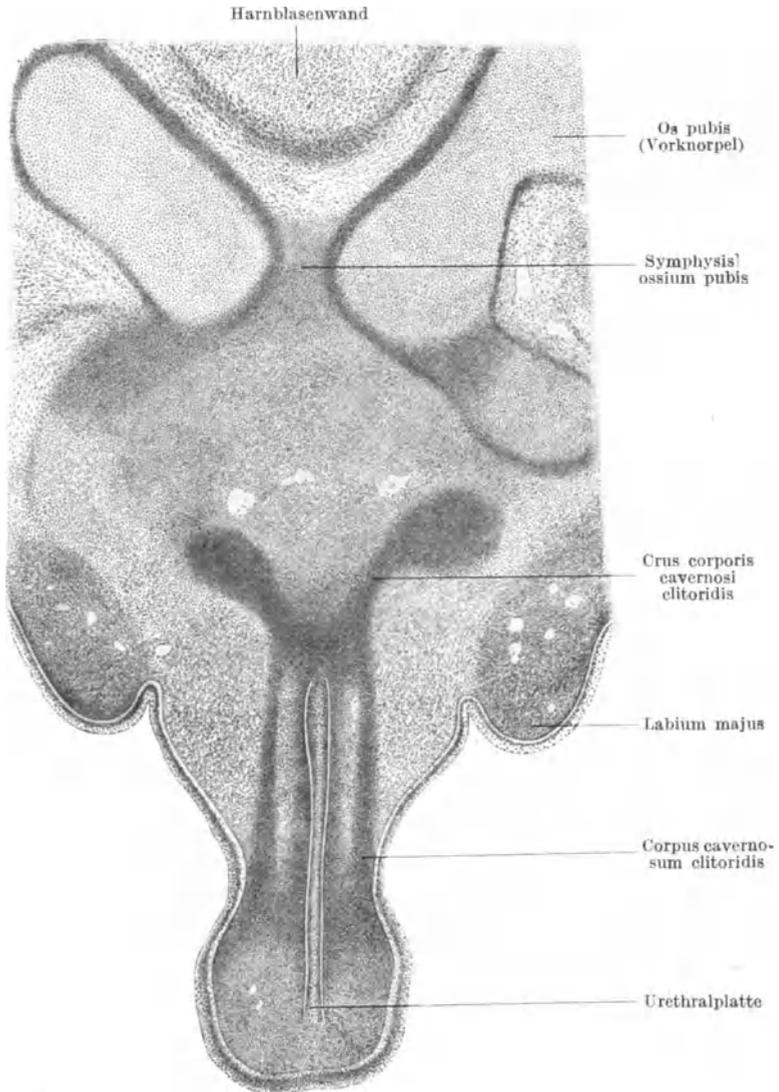


Abb. 557. Horizontalschnitt durch die Clitoris und durch die Symphyse eines 20 mm langen menschlichen Embryo. 47fache Vergrößerung.

Die Anlagen der Glandulae Bartholini wachsen bis zum hinteren Rande der Bulbi vestibuli, wo sie sich bei Embryonen von 54 mm Scheitel-Steißlänge zu verzweigen beginnen.

Die Glandulae vestibulares minores des Weibes und die Glandulae urethrales des Mannes entstehen vom Epithel des Scheidenvorhofes, bzw. der Urethra, an jenen Stellen, an welchen diese Drüsen später münden.

## Die Entwicklung des Dammes.

Wie geschildert wurde (S. 639), entsteht nach dem Herabwachsen des Septum uro-rectale zwischen der Urethral- und der Analplatte der primäre Damm (Abb. 536, 541, 548, 545, 556). Er besteht aus einer ektodermalen Epithellage und aus embryonalem Bindegewebe. Hinter ihm befindet sich eine Querfurche, die Fissura transversa ani, deren mittlerer Abschnitt zur Aftergrube vertieft ist (Abb. 545). Sie wird seitlich von den bereits erwähnten Analhöckern (Abb. 544, 545), hinten von einem durch Mesodermwucherung entstandenen Wulste, dem postanalen Wulste umfaßt. Diese Erhebungen bilden einen Ring um die bei Embryonen von 20–25 mm Scheitel-Steißlänge entstehende Afteröffnung — Analring (Abb. 550, 552). In dem Mesoderm dieses Ringes entsteht der Musculus sphincter ani externus. Vor dem After wuchert das Mesoderm zu beiden Seiten der Mittellinie, wodurch zwei seitliche Wülste entstehen. Sie verwachsen miteinander und bilden so den bleibenden oder sekundären Damm. Der Vereinigungsstelle dieser Wülste entspricht in der Mittellinie des Dammes die Raphe perinei (Abb. 550, 553). Zu deren Bildung tragen beim Manne außerdem die beiden Geschlechtstalten bei, welche bei ihm regelmäßig bis zum Anus reichen und miteinander in der Mittellinie des Dammes verwachsen.

Zwischen dem hinteren Rande des Anus und der Schwanzwurzel befindet sich eine seichte Grube, Fovea oder Recessus praecaudalis (Abb. 537, 545, 548, 556). Nach der Rückbildung des Schwanzes verläuft vom Anus zum Steißhöcker in der Mittellinie eine Hautleiste, die Linea ano-coccygea (Abb. 550).

## Geschlechtschromosomen und Geschlechtsbestimmung.

Wie aus der Entwicklung der Keimdrüsen und ihrer Ableitungswege hervorgeht, unterscheiden sich die Anlagen der primären Geschlechtsmerkmale ursprünglich anscheinend nicht voneinander, sie sind „indifferent“, d. h. sie besitzen bei beiden Geschlechtern ursprünglich die gleichen morphologischen Eigenschaften. Ähnliches gilt betreffs der sekundären Geschlechtsmerkmale: Bei ihnen handelt es sich lediglich um graduelle, bzw. auch um zeitliche Unterschiede in der Ausbildung der gleichen Anlage.

Trotz dieser morphologischen Gleichheit der Anlagen könnte jedoch eine potentielle Verschiedenheit bestehen. Die Geschlechtsbestimmung würde in diesem Falle nicht erst in jenen späteren Entwicklungsstadien, in welchen sich die morphologischen Verschiedenheiten auszuprägen beginnen, erfolgen, sondern der Geschlechtsunterschied wäre von allem Anfange an, wenn auch zunächst latent, schon in der Anlage der Geschlechtsmerkmale vorhanden. Den sichtbaren Ausdruck dafür, daß die Geschlechtsbestimmung bereits im Zeitpunkte der Befruchtung erfolgt, könnte man in dem Verhalten der Chromosomen erblicken.

Wie früher geschildert wurde (S. 56), befinden sich in dem Kerne der befruchteten Eizelle und daher auch in den aus diesem Kerne entstehenden Kernen sämtlicher Zellen des Körpers zwei Gruppen von Chromosomen, von welchen die eine vom Kerne der Samen-, die andere vom Kerne der reifen Eizelle stammt. Man kann sie daher auch als väterliche und mütterliche Chromosomengruppe bezeichnen. Jede dieser Gruppen besteht nun aus verschieden großen und verschieden geformten Chromosomen. Zwischen den beiden Gruppen besteht jedoch eine Beziehung in dem Sinne, daß jedem Chromosom der einen Gruppe ein der Größe und Form nach gleiches Chromosom der anderen Gruppe entspricht (Abb. 558 b, d). Eine Ausnahme von dieser

Regel besteht aber hinsichtlich gewisser Chromosomen, welche man wegen dieser ihrer Besonderheit als **Heterochromosomen** (abgekürzt: **Heterosomen**) den anderen Chromosomen — den **Autochromosomen** (abgekürzt: **Autosomen**) — gegenüberstellen kann. Diese Heterochromosomen bezeichnet man auch als **Geschlechtschromosomen**, **Gonochromosomen**, da sie zur Geschlechtsbildung in Beziehung stehen.

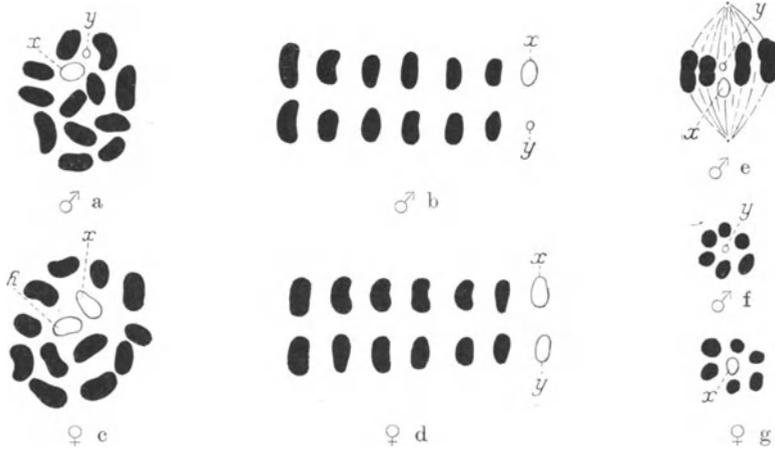


Abb. 558. Die Chromosomen der Langwanze *Lygaeus turcicus*, die Autochromosomen mit schwarzer, die Geschlechtschromosomen mit weißer Färbung gekennzeichnet. a Die Chromosomen einer Ursamenzelle; b dieselben Chromosomen paarweise geordnet; c die Chromosomen einer Ureizelle; d dieselben Chromosomen paarweise geordnet; e die 2. Reifungsteilung bei der Spermiogenese; f, g die aus dieser Teilung entstehenden beiden Arten von Samenzellen, f männchen-, g weibchen-erzeugende. Aus WILSON.

Sowohl bei Pflanzen, als auch bei Tieren sind diese Geschlechtschromosomen festgestellt worden. Bei den meisten Tierarten sind sie in den Kernen der Körperzellen der Weibchen in Zweifzahl vorhanden (Abb. 558), während sie sich in den Körperzellen der Männchen bei den verschiedenen Tierarten verschieden verhalten: Sie können in Ein- oder in Zweifzahl vorhanden sein, in letzterem



Abb. 559. Die Chromosomen der Spermiozote des Menschen. Nach PAINTER, aus GOLDSCHMIDT.

Falle aber unterscheiden sie sich durch ihre Größe und durch ihre Gestalt voneinander und werden als x- und als y-Chromosom bezeichnet (Abb. 558, 559). Als x-Chromosomen werden auch die beiden Geschlechtschromosomen in den weiblichen und das in Einzahl vorkommende Chromosom in den männlichen Körperzellen bezeichnet. Jene Tierarten, welche in den Kernen der männlichen Körperzellen nur ein x-Chromosom aufweisen, gehören dem Protenor- oder *Drosophila*-typus, jene welche in diesen Kernen ein x- und ein y-Chromosom besitzen, dem *Lygaeus*-typus der Geschlechtschromosomen an. Bei den Schmetterlingen und Vögeln sind in den Kernen der Körperzellen der Männchen zwei x-Chromosomen vorhanden, während die Körperzellen der Weibchen nur ein x-Chromosom besitzen. Diese Art der Geschlechtschromosomenverteilung auf die beiden Geschlechter bildet den *Abaxastypus*.

Dieses verschiedene Verhalten der Körperzellen muß bei der Reifung der Geschlechtszellen zur Entstehung von Zellen mit verschiedenem Chromosomenbestande führen. Die Oo- und Spermiozonen, sowie die Oo- und Spermiozyten

enthalten dieselbe Zahl und Art der Chromosomen wie die übrigen Körperzellen. Wie früher erörtert wurde, wird nun bei der Reifung der Geschlechtszellen die Zahl der in den Oo- und Spermioocyten vorhandenen Chromosomen auf die Hälfte herabgesetzt, so daß also die reife Ei- und die Samenzelle nur die Hälfte der Zahl der Chromosomen der Körperzellen besitzen. Dem Vorgange der Halbierung der Chromosomenzahl geht während der Wachstumsperiode der Geschlechtszellen die Konjugation oder Synapsis der Chromosomen voran (S. 28). Hierbei legen sich je zwei der Größe und Form nach einander entsprechende Chromosomen der beiden Chromosomengruppen aneinander, bzw. verwachsen sie mit ihren freien Enden, und bilden so ein bivalentes Chromosom. Während dieser Konjugation findet zwischen den konjugierenden Chromosomen ein Materialaustausch statt. Das bivalente Chromosom zerfällt hierauf in zwei univalente Chromosomen, welche bei der 1. Reifungsteilung auf die beiden Tochterzellen der Oo- bzw. Spermioocyte 1. Ordnung, also auf die Oo- und Spermioocyten 2. Ordnung gleichmäßig verteilt werden. Diese Zellen enthalten daher ebenso viele Chromosomen in ihren Kernen als ihre Mutterzellen und daher auch ebenso viele als die Kerne aller übrigen Körperzellen. Bei der zweiten Reifungsteilung werden diese Chromosomen, ohne daß sie sich vorher verdoppelt hätten, auf die Tochterzellen der Oo- bzw. Spermioocyten 2. Ordnung — auf die reifen Geschlechtszellen — gleichmäßig verteilt. Die reifen Geschlechtszellen enthalten daher in ihren Kernen nur halb so viele Chromosomen wie die übrigen Körperzellen.

Die Konjugation der Chromosomen ist naturgemäß nur zwischen jenen Chromosomen der beiden Chromosomengruppen in den Oo- und Spermioocyten 1. Ordnung möglich, welche einander der Größe und Form nach entsprechen. Dies trifft wohl für die Autochromosomen, nicht aber für die Gonochromosomen zu. Enthalten z. B. die Oocyten zwei x-Chromosomen, so werden diese auf die reife Eizelle und auf die 2. Polzelle verteilt, so daß also jeder reifen Eizelle ein x-Chromosom zugewiesen wird. Enthalten die Spermioocyten ein x-Chromosom, so kann keine Konjugation stattfinden, weil dieses Chromosom keinen Partner findet; es wird daher ungeteilt einer der beiden Tochterzellen der Spermioocyte 2. Ordnung zugewiesen, während die andere Tochterzelle kein x-Chromosom erhält. Infolgedessen werden zwei ihrem Chromosomenbestande nach verschiedene Arten von Samenzellen gebildet, nämlich eine Art mit und eine Art ohne x-Chromosom. Enthalten die Spermioocyten ein x- und ein y-Chromosom, so ist gleichfalls keine Konjugation zwischen diesen Geschlechtschromosomen möglich, da diese Chromosomen eine verschiedene Größe und Gestalt besitzen. Sie werden daher ungeteilt den beiden Tochterzellen der Spermioocyten 2. Ordnung zugewiesen, so daß also die eine Tochterzelle das x-, die andere das y-Chromosom erhält. Auf diese Weise werden daher gleichfalls zwei ihrem Chromosomenbestande nach verschiedene Arten von Samenzellen gebildet.

Enthalten demnach die Kerne der Spermioocyten ein x-Chromosom (Protenortypus) oder ein x- und ein y-Chromosom (Lygaeustypus), so entstehen aus ihnen zwei Arten von Samenzellen, welche einen verschiedenen Chromosomenbestand besitzen. Es besteht daher eine Heterogamie der männlichen Geschlechtszellen. Die Eizellen dagegen besitzen in diesem Falle alle den gleichen Chromosomenbestand, es besteht also eine Homogamie der weiblichen Geschlechtszellen. Bei dem Abraxastypus der Chromosomenverteilung ist das Umgekehrte der Fall.

Die Ermittlung dieser Verhältnisse bei den Säugetieren ist schon aus dem Grunde eine schwierige, weil sich die Zahl der Chromosomen nicht immer sicher feststellen läßt. Es ist aber zweifellos, daß sich die Säugetiere auch in dieser Hinsicht nicht wesentlich von den anderen Tierarten unterscheiden. Alle

Beobachtungen ergeben, daß bei den Säugetieren Homogamie der Eizellen und Heterogamie der Samenzellen besteht. Was im besonderen den Menschen betrifft, so besteht bei ihm aller Wahrscheinlichkeit nach der Lygaeustypus, er bildet also zwei Arten von Samenzellen, eine mit dem x-, die andere mit dem y-Chromosom (vgl. Abb. 558), während alle Eizellen insofern gleichartig sind, als jede von ihnen zwei x-Chromosomen besitzt. Enthalten die Kerne der Körperzellen des Menschen 24 Chromosomen, so befinden sich in den Körperzellkernen des Weibes 22 Autochromosomen und zwei x-Chromosomen; die Chromosomenformel der Kerne der Körperzellen des Weibes lautet also  $22 + 2x$ . Die Chromosomenformel der reifen Eizelle lautet infolgedessen  $11 + x$ . In den Kernen der Körperzellen des Mannes dagegen lautet die Chromosomenformel  $22 + x + y$ ; von den beiden Arten der Samenzellen besitzt daher die eine Art den Chromosomenbestand  $11 + x$ , die andere den Chromosomenbestand  $11 + y$ .

Wenn sich nun die Geschlechtszellen bei der Befruchtung miteinander vereinigen, so muß das Ergebnis dieser Vereinigung hinsichtlich des Chromosomenbestandes der befruchteten Eizelle und damit auch des aus ihr entstehenden neuen Individuums ein verschiedenes sein, je nachdem welche von den beiden Arten der Samenzellen zur Befruchtung gelangt. Die Vereinigung  $(11 + x) + (11 + x)$  ergibt als Chromosomenbestand der befruchteten Eizellen die Formel:  $22 + 2x$ , d. h. ein weibliches Individuum; die Vereinigung  $(11 + x) + (11 + y)$  dagegen die Formel:  $22 + x + y$ , d. h. ein männliches Individuum.

Danach hat es den Anschein als ob das Geschlecht des neu entstehenden Individuums beim Menschen im Momente der Befruchtung, d. h. „syngam“, bestimmt würde, und zwar durch die Art der Geschlechtschromosomen der sich vereinigenden Geschlechtszellen. Hierbei würde im besonderen den Chromosomen der Samenzelle die entscheidende Rolle zufallen. Die Ausbildung der Geschlechtsmerkmale würde, so könnte man annehmen, in der Art erfolgen, daß die Geschlechtschromosomen, zum Teile auch die Autosomen, chemische Stoffe, nach Art der Enzyme, erzeugen, welche als formative Reize wirken und den Entwicklungsgang nach der männlichen oder weiblichen Richtung hinlenken.

Nun ist es aber durch entsprechende Versuche bei verschiedenen Tierarten gelungen, die Geschlechtsmerkmale auch noch nach der Befruchtung, also trotz des bereits festgelegten Chromosomenbestandes in den Zellkernen, zu verändern und daher die Entwicklung des Geschlechtes aus der bereits eingeschlagenen, dem Chromosomenbestande entsprechenden Bahn in die entgegengesetzte zu lenken. Den gleichen Vorgang erzielt auch die Natur selbst in Fällen von abnormer Entwicklung, wobei dann ein Teil der Geschlechtsmerkmale den einen, der übrige Teil den entgegengesetzten Geschlechtstypus aufweist, weshalb man diese künstlich erzeugten oder in der Natur selbst entstandenen Fehlbildungen als geschlechtliche Zwischenformen, Intersexe und bestimmte Arten dieser Intersexe als Hermaphroditen bezeichnet.

Da sich demnach trotz des bei der Befruchtung festgelegten Chromosomenbestandes bei einem und demselben Individuum auch die Merkmale des entgegengesetzten Geschlechtes ausbilden können, stellt der Chromosomenbestand — soweit es auf die Zahl und die Form der Chromosomen ankommt — nicht die entscheidende Ursache für die Geschlechtsbestimmung dar. Wohl aber ist es sehr wahrscheinlich, daß die Geschlechtsbildung von den inneren, physikalisch-chemischen Eigenschaften, also von der Art der Chromosomen, besonders der Geschlechtschromosomen, abhängt.

In diesen Chromosomen sind bestimmte Stoffe enthalten, welche für die Entwicklung des Geschlechtes bestimmend sind. Es sind jedoch stets die Anlagestoffe für beide Geschlechter in den Chromosomen enthalten, aber in verschiedener Menge. Für die Geschlechtsbestimmung entscheidend ist das

Mengenverhältnis zwischen diesen in den Chromosomen enthaltenen Determinationsstoffen der geschlechtlichen Differenzierung. Normalerweise überwiegt die eine Art der geschlechtsbestimmenden Stoffe und ihr entsprechend erfolgt dann die Geschlechtsdifferenzierung nach einer von den beiden Richtungen.

Da während der Entwicklung und auch noch im späteren Leben eine Umbildung der Geschlechtsmerkmale möglich ist, müssen auch die Körperzellen bisexuell veranlagt sein und trotz geschlechtlich einseitiger Entwicklung auch die Potenz zur entgegengesetzten geschlechtlichen Entwicklung latent in sich bergen. Die Auslösung dieser latenten Potenz erfolgt durch chemische Stoffe, durch die geschlechtsbestimmenden Stoffe, welche selbst wieder durch eine Änderung des Stoffwechsels im Organismus gebildet werden. Insbesondere die Chromosomen der Geschlechtszellen erzeugen solche Stoffe, und zwar sowohl solche, welche die Entwicklung der Körperzellen nach der weiblichen, wie auch solche, welche die Entwicklung nach der männlichen Richtung hin bestimmen. Von der Wirkungskraft, von der „Valenz“ dieser Stoffe hängt es ab, ob die geschlechtliche Differenzierung bei der Entwicklung eines Organismus normal oder abnorm erfolgt: Überwiegt die eine, dem Chromosomenbestande entsprechende Stoffart, so kommt es zu normaler, einseitiger Geschlechtsbildung; tritt im Verlaufe der Entwicklung eine abnorm starke Valenz der anderen Stoffart ein, so wird die Entfaltung der bis dahin latent gebliebenen Potenz verursacht, also die bereits eingeleitete geschlechtliche Differenzierung in die entgegengesetzte Bahn gelenkt und es entsteht infolgedessen eine geschlechtliche Zwischenform bzw. es kommt zu einer völligen Änderung des Geschlechtes. Von dem Zeitpunkte, in welchem diese Änderung der Valenz erfolgt, und von dem Grade dieser Valenz hängt es ab, welche geschlechtliche Zwischenform sich entwickelt.

Auf die geschlechtliche Differenzierung haben jedoch nicht bloß die von den Chromosomen der Geschlechtszellen gebildeten, sondern bei der späteren Entwicklung auch jene Stoffe Einfluß, welche von gewissen Drüsen mit innerer Sekretion, besonders von der Epiphyse, erzeugt werden.

Die geschlechtliche Differenzierung beruht demnach im wesentlichen auf physikalisch-chemischen Faktoren, welche selbst wieder durch den geschlechtlich verschiedenen Stoffwechsel im Organismus entstehen.

Der Vorgang der Verteilung der Geschlechtschromosomen auf die Geschlechtszellen stellt einen Sonderfall des Vererbungsvorganges dar und kann als eine Verteilung von Erbfaktoren, von Genen, auf die Chromosomen aufgefaßt werden. Hinsichtlich dieser Verhältnisse muß auf die Lehrbücher der Vererbungslehre verwiesen werden.

## Die Entwicklung der Nebenniere.

Die Nebenniere besteht bekanntlich aus zwei Bestandteilen, aus der Rinde und aus dem Marke. Bei den Cyclostomen und Fischen sind diese beiden Bestandteile — als Interrenal- und als Suprarenalorgan — voneinander getrennt; bei den Amphibien und Reptilien legen sie sich aneinander; bei den Vögeln durchwachsen sie sich; bei den Säugetieren umwächst die Rinde das Mark.

Die Anlage der Rinde der Nebenniere tritt bei etwa 5—6 mm langen Embryonen in Form von Wucherungen des Epithels der dorsalen Leibeshöhlenwand zu beiden Seiten der Radix mesenterii auf. Die auf diese Weise gebildeten sog. Zwischennierenknospen lösen sich vom Cölomepithel ab und vereinigen

sich bei etwa 8 mm langen Embryonen zu einer Zellmasse, der Nebennierenrinden- oder Zwischennierenanlage. Sie liegt im retroperitonealen Bindegewebe zwischen dem kranialen Ende der Urniere und der Aorta, hinter dem kranialen Ende der Geschlechtsdrüse (Abb. 560). Das dorsal und zum Teile

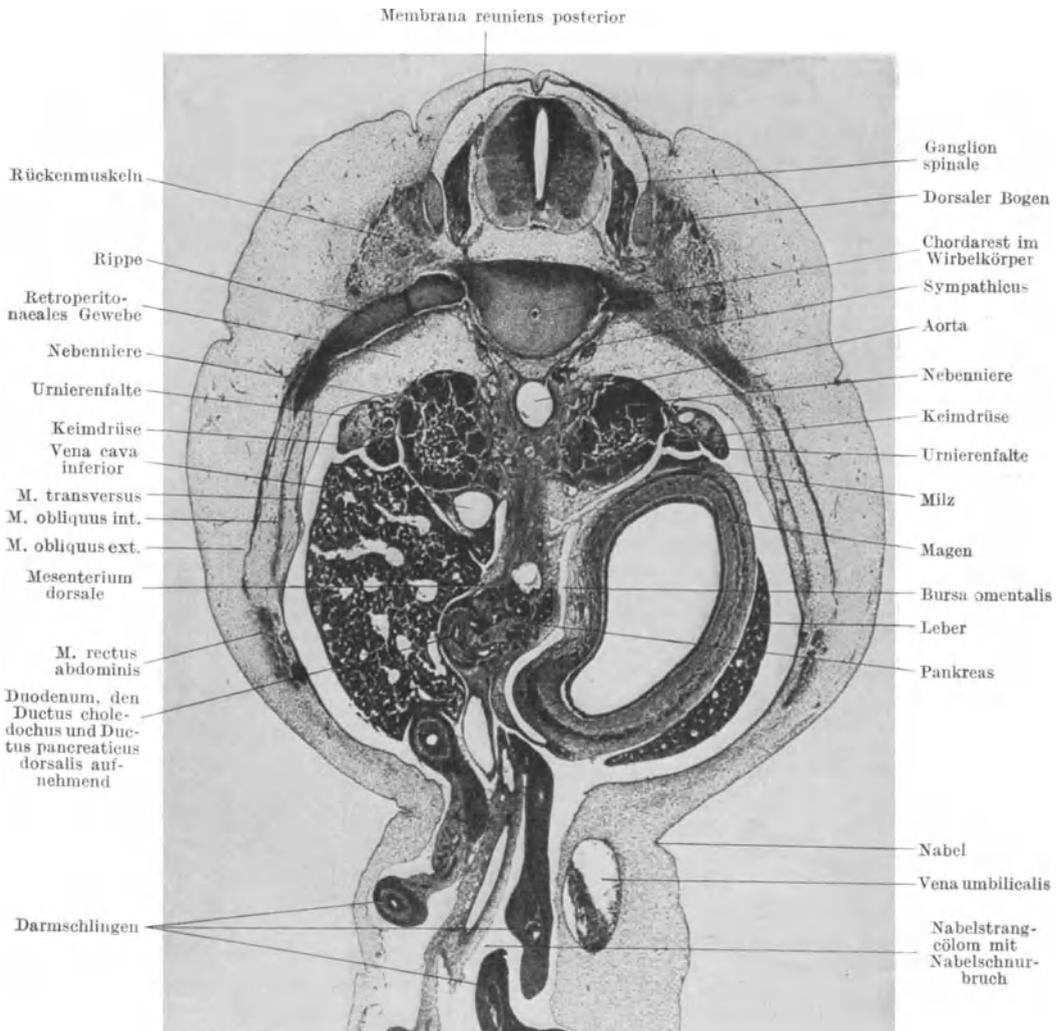


Abb. 560. Querschnitt durch den Rumpf eines 16,5 mm langen menschlichen Embryo.  
24fache Vergrößerung.

auch lateral von ihr befindliche retroperitoneale Bindegewebe besitzt weite Maschen und wird wegen seiner Form, und da Pleura und Peritoneum hier ineinander übergehen, als pleuro-peritoneales Polster bezeichnet (Abb. 560, 616).

Die Rindenanlage besteht ursprünglich aus gleichartigen, ohne besondere Anordnung dicht nebeneinander liegenden, rundlichen großkernigen Zellen. Von ihrer Umgebung ist diese Anlage nicht durch eine Bindegewebskapsel abgegrenzt. Erst bei etwa 12 mm langen Embryonen beginnt die Entwicklung

einer Kapsel. Bei 14 mm langen Embryonen beginnen sich die Zellen der Rindenanlage in Strängen anzuordnen, welche gegen die Mitte der Anlage konvergieren. Damit wird die Bildung der *Zona fascicularis* (Abb. 561, 562) eingeleitet. In der Mitte der Anlage ordnen sich die Zellen um die hier sich ausbildenden



Abb. 561. Querschnitt durch die Anlage der Nebenniere eines 15 mm langen menschlichen Embryo. 140fache Vergrößerung.

relativ großen Venennetze an, wodurch die *Zona reticularis* entsteht. Erst am Ende des Fetallebens bildet sich die *Zona glomerulosa* aus. Die cytologische Differenzierung der Rinde erfolgt während der Ausbildung dieser Zonen. Die Pigmentkörnchen treten erst in der ersten Lebenswoche auf.

Die Anlage des Markes der Nebenniere entstammt dem Sympathicus. Aus seinem in der Nähe der Rindenanlage gelegenen Stamme (Abb. 560) treten Zellen aus, welche sich bei 10 mm langen Embryonen dorso-medial von der Rindenanlage sammeln und hierauf in Zellballen gruppieren (Abb. 561). Diese beginnen bei 14–20 mm langen Embryonen gegen das Zentrum der Rindenanlage

vorzuwandern (Abb. 562). Dieser Vorgang dauert während des ganzen Fetal-  
lebens und im Anfange des postfetalen Lebens an, wenn er auch vom 3. Fetal-  
monate ab schwächer zu werden beginnt. Im Zentrum der Rindenanlage sammeln  
sich die eingewanderten Zellen an und bilden mit den daselbst befindlichen  
großen Gefäßen das Mark der Nebenniere (Abb. 382).

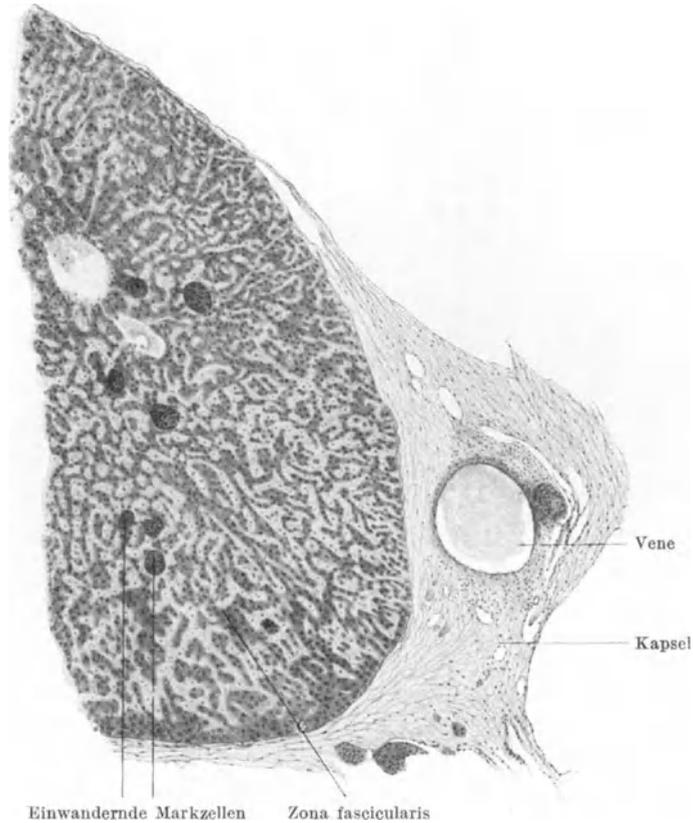


Abb. 562. Teil eines Querschnittes durch die Nebenniere eines 14 cm langen menschlichen Fetus.  
46fache Vergrößerung.

Die einwandernden Zellen besitzen das gleiche Aussehen, differenzieren sich  
aber in der ersten Hälfte des 3. Monates im Marke der Nebenniere in sympathische  
Nervenzellen und in chromaffine Zellen. Durch die Fortsätze der sympathischen  
Nervenzellen (Abb. 561) bleibt das Mark mit dem Sympathicus in dauernder  
Verbindung.

Einzelne von diesen zum Marke wandernden Zellen dringen nicht in die  
Nebennierenanlage ein, sondern bleiben in der Nähe der Aorta liegen (Abb. 382).  
Ihre Entwicklung wurde bereits besprochen (Paraganglien, S. 460).

Nebenniere und Niere sind ursprünglich durch einen beträchtlichen Zwischen-  
raum voneinander getrennt. Erst infolge des kranialwärts fortschreitenden  
Längenwachstums der Niere und durch die Vergrößerung der Nebenniere rücken  
sie einander näher, bis sie in der Mitte des 3. Fetalmonates unmittelbar über-  
einander liegen (Abb. 515, 532). Die linke Nebenniere nähert sich der Niere

früher als die rechte. Die Substanz beider Organe ist nur durch die Bindegewebskapseln, welche jedes von ihnen bereits besitzt, voneinander getrennt. Um die Niere bildet sich dann in der zweiten Hälfte des Fetallebens die *Capsula adiposa renis* aus. Das Fettpolster an der konkaven Basalfläche der Nebenniere fehlt dagegen beim Neugeborenen und ist auch bei Kindern noch sehr schwach ausgebildet.

Bald nach ihrer Anlage wächst die Nebenniere sehr rasch, so daß sie bereits im 2. Fetalmonate bedeutend größer und etwa zweimal so lang als die Niere ist (Abb. 515, 532, 595). Doch gleicht sich dieser Größenunterschied zu Ende des 2. Monats fast ganz aus, um sich in der ersten Hälfte des 3. Monats wieder auszubilden (Abb. 532). Erst vom Ende des 3. Monats an bleibt die Nebenniere dauernd gegenüber der Niere im Wachstume zurück. Das Gewichtsverhältnis zwischen Nebenniere und Niere beträgt im 6. Monate 1 : 2,5, beim Neugeborenen 1 : 3, beim Erwachsenen 1 : 28.

Akzessorische Nebennieren entstehen dadurch, daß sich einzelne Zwischennierenknospen nicht mit der Masse der übrigen vereinigen. Geraten sie bei der weiteren Entwicklung in Organe, welche ihre Lage ändern, so müssen sie diese Lageänderung mitmachen. So kommt es, daß man akzessorische Nebennieren z. B. im Nebenhoden, im *Ligamentum uteri latum*, an den *Vasa spermatica* vorfindet. Sonst liegen sie in der Nähe der Nebenniere. Sie bestehen zumeist nur aus Rindensubstanz, ausnahmsweise können sie jedoch auch Mark enthalten, das aber nicht in der Mitte, sondern am Rande der betreffenden Nebennieren liegen kann.

Die in der Nähe der Nebenniere gelegenen akzessorischen Nebennieren können auch durch Abspaltung von der Oberfläche der Nebenniere entstehen. Die Oberfläche der Nebenniere besitzt nämlich normalerweise knötchenartige Vorwölbungen, welche sich ablösen können.

## Die Entwicklung der Milz.

Schon zu Ende des 1. Monats vermehren sich die Mesodermzellen der dorsalen Wand der *Bursa omentalis* im Bereiche des lateralen Abschnittes der *Curvatura major* des Magens, wodurch sich an dieser Stelle eine Verdichtung des Mesoderms ausbildet (Abb. 304, 563). Die über dieser Zone verdichteten embryonalen Bindegewebes befindlichen Epithelzellen der Leibeshöhlenwand (*Cöloepithel*) werden gleichzeitig höher. An der Basis der verdichteten Zellzone treten zahlreiche Blutgefäße auf (Abb. 564), von welchen aus Zweige in die Zone eindringen. Diese Zone stellt die erste Anlage der Milz dar. Durch zunehmende Vermehrung der Mesodermzellen erhebt sich diese Anlage über die Oberfläche ihrer Nachbarschaft. An ihrer Oberfläche ist die Milzanlage nicht einheitlich, sondern in Höcker geteilt (Abb. 305, 306, 560). Bei 15 mm langen Embryonen sind zumeist drei kleine Höcker vorhanden, welche sich zwischen und neben die aus der dorsalen Leibeswand hervortretenden Erhebungen — die Urnieren- und die Keimdrüsenfalte — einschieben. Bei 25 mm langen Embryonen sind meist nur noch zwei Höcker vorhanden. Erst nach der Caudalverschiebung der Keimdrüse stellt die Milz einen einheitlichen Körper dar, welcher aber in den meisten Fällen auch in späteren Stadien eine oder mehrere Furchen aufweisen kann, da auch noch im 3. und 4. Monate neue Furchen an der Milzoberfläche auftreten können. Zu Ende des 3. Monats ist die bleibende Form der Milz vorhanden. Erhalten sich die Höcker oder schneiden die Furchen tiefer als normal ein, so bilden sich außer der Hauptmilz Nebenmilzen aus.

Bei 16—19 mm langen Embryonen beginnt die Loslösung der Milz von der Wand der Bursa omentalis. Sie schreitet bis zum Hilus lienis fort. Die Milz ruht dann nicht mehr flach der Bursa auf, ist vielmehr nur mehr durch das Ligamentum gastrolienale mit dem Magen verbunden (Abb. 327—329).

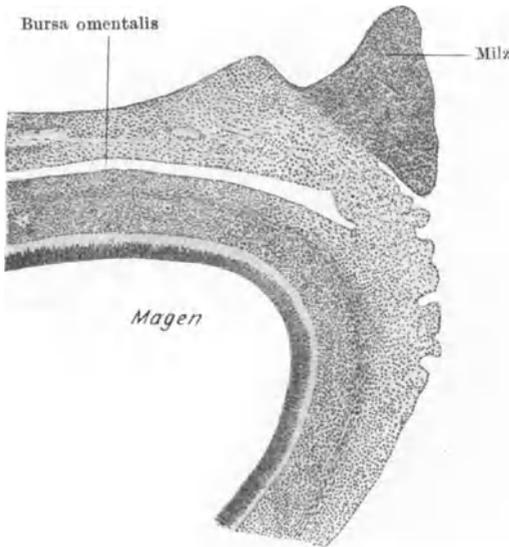


Abb. 563. Querschnitt durch die Milzanlage eines 18 mm langen menschlichen Embryo. 67fache Vergrößerung.

Die histologische Differenzierung der Milz betrifft lediglich die embryonalen Bindegewebszellen, eine Beteiligung des Cöloepithels an dem Aufbaue der Milz ist nur insofern nachweisbar, als dieses das Epithel des Peritoneaalüberzuges der Milz liefert. Das Bindegewebe unter dem Cöloepithel liefert die Milzkapsel, das tiefer gelegene Bindegewebe liefert die Milzpulpa und die Trabekel. In der zweiten Hälfte des Fetallebens entstehen durch extravasculäre Anhäufung von Lymphocyten in der Adventitia der Arterien die MALPIGHI-schen Körper. In dieser Zeit fungiert die Milz als blutkörperchenbildendes Organ.

Das Vorkommen von Nebenmilzen ist bei der Entstehungsart der Milz verständlich. Sie können aus der Isolierung der Höcker der Milzanlage oder durch

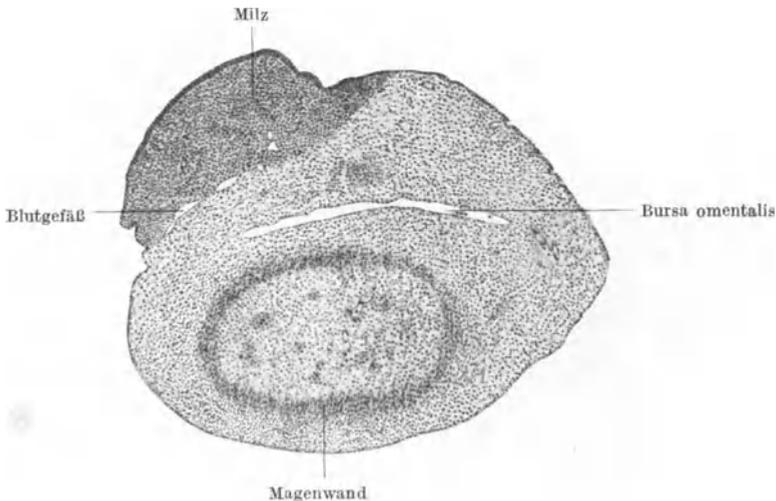


Abb. 564. Querschnitt durch die Milzanlage eines 16 mm langen menschlichen Embryo. 70fache Vergrößerung.

tief einschneidende Furchen leicht entstehen. Aber auch an anderen Stellen des Peritoneums als an der normalen können sich Milzen entwickeln und es ist ein Fall beobachtet worden, bei welchem sich mehr als 100 Milzen verstreut auf

der Peritonealoberfläche vorhanden. Die Potenz zur Milzbildung kommt offenbar ursprünglich allen Stellen des Peritoneums zu. Normalerweise wird sie nur an einer Stelle ausgelöst, kann aber durch abnorme Reize auch an anderen Stellen zur Entfaltung gebracht werden.

## Die Entwicklung der Zellen und Organe des Gefäßsystems.

### Die Entwicklung der Blut- und Lymphzellen sowie der Endothelzellen der Gefäße.

Man nahm früher an, daß die Blut- und Lymphzellen, sowie die Endothelzellen des Herzens und der Gefäße (das „Angiothel“) aus besonderen, von den übrigen Keimblattzellen verschiedenen und ursprünglich außerhalb des embryonalen Körpers liegenden Elementen entstehen, welche man in ihrer Gesamtheit als „Angioblast“ bezeichnete. Bei manchen Wirbeltierarten (Teleosteer, Amphibien) entstehen die genannten Zellen im embryonalen Körper aus einer dem Mesoderm angehörenden, aber wohl abgrenzbaren Anlage. Bei den Sauropsiden und Säugetieren läßt sich eine derartige morphologisch unterscheidbare Anlage im Mesoderm nicht ermitteln. Es ist jedoch trotzdem möglich, daß

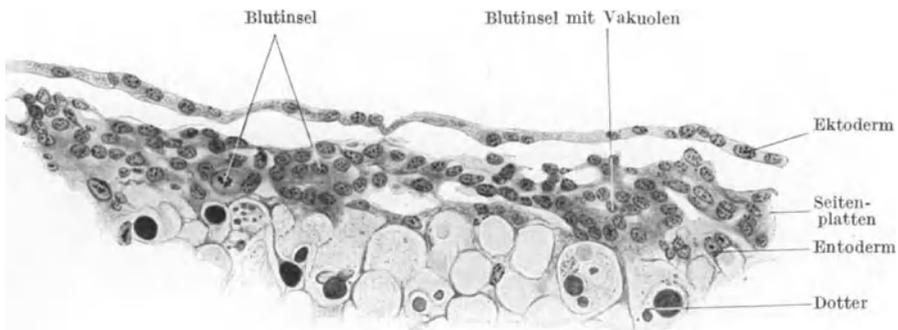


Abb. 565. Querschnitt durch den Keimscheibenrand eines jungen Entenembryo ohne Urvirbel.  
336fache Vergrößerung.

auch bei diesen Tierarten, also auch beim Menschen, gewisse, allerdings nicht an einer ganz bestimmten Stelle des Keimes angehäuften Mesodermzellen von vornherein zur Bildung von Blut-, Lymph- und Endothelzellen bestimmt sind, wenn sie sich auch zunächst von den anderen Mesodermzellen morphologisch nicht unterscheiden. Doch spricht manches dafür, daß die Fähigkeit zur Bildung der erwähnten Zellarten ursprünglich vielen — vielleicht allen — Mesodermzellen zukommt. Bei den einen entfaltet sich diese Fähigkeit früher, bei den anderen später, bei manchen bleibt sie latent und tritt nur unter dem Einflusse abnormer Umstände hervor. In dieser Hinsicht sei darauf verwiesen, daß die ursprünglich blutbildende Fähigkeit der Leber und Milz normalerweise bald verschwindet, daß sie aber unter abnormen Umständen wieder hervortritt.

Sichtbar werden die Anlagen der Blut- und der Gefäßendothelzellen durch das Auftreten der sog. Blutinseln (Abb. 81, 82, 168, 204, 205, 333). Es sind dies zunächst vereinzelt im Mesoderm auftretende, dann netzförmig miteinander in Verbindung tretende solide Zellstränge. Bei den meroblastischen Eiern der Sauropsiden erscheinen sie zuerst hinter dem Primitivstreifen und breiten sich

dann seitlich und nach vorne hin am Rande der Keimscheibe aus (Abb. 81, 82, 95 a, 333). Indem sie sich in Blutgefäße umwandeln, von welchen aus Verzweigungen gegen den embryonalen Körper zu, also gegen die Mitte der Keimscheibe auswachsen, entsteht der Gefäßhof, die Area vasculosa (Abb. 81, 82, 95 a, 333). Die zwischen den Blutinseln und Blutgefäßen der Area vasculosa befindlichen Gewebsmassen werden als Substanzinseln bezeichnet (Abb. 81, 82, 333).

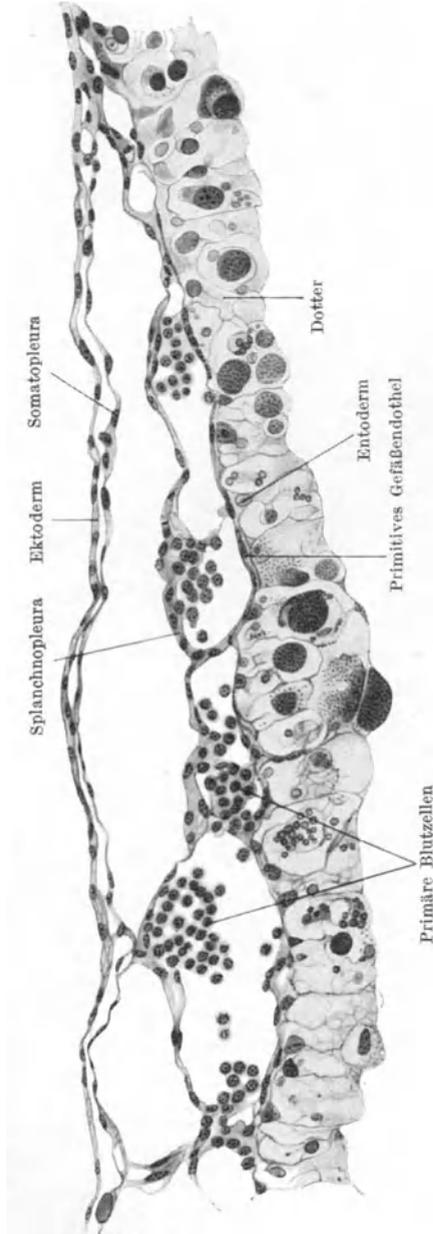


Abb. 566. Querschnitt durch den Keimscheibenrand eines Entenembryo mit 10 Urvirbelpaaren. 270fache Vergrößerung.

Die Bildung der Blutinseln beginnt frühzeitig, noch vor der Abschnürung der ersten Urvirbel. An den betreffenden Stellen der Keimscheibe liegen die beiden Seitenplatten noch dicht aneinander, es ist also noch keine Leibeshöhle zwischen ihnen vorhanden. Die Zellen der unteren Seitenplatte, der Splanchnopleura, vermehren sich an gewissen Stellen lebhaft, so daß solide Zellhaufen! — die Blutinseln — entstehen (Abb. 565), welche dem unter der Splanchnopleura befindlichen Entoderm dicht anliegen. Wenn sich später die beiden Seitenplatten voneinander abheben und so die Leibeshöhle zwischen sich entstehen lassen, liegen die Blutinseln außerhalb der Leibeshöhle, zwischen der Splanchnopleura und dem Entoderm, beiden dicht angeschmiegt (Abb. 566).

Innerhalb dieser miteinander netzförmig zusammenhängenden Zellhaufen tritt dann eine Auflockerung ein, es entstehen kleine Lücken, welche sich mit einer wahrscheinlich von den Zellen der Blutinseln selbst abgeschiedenen Flüssigkeit — dem Blutplasma — füllen (Abb. 565). Diese Lücken fließen zusammen, so daß größere Lichtungen entstehen, in welchen die Zellen der Blutinseln immer mehr aufgelockert werden, bis sie schließlich als freie, voneinander isolierte Elemente in die die Lichtung füllende Flüssigkeit geraten (Abb. 566). Die Zellen der Blutinsel sind nunmehr zu den Mutterzellen der geformten Elemente des Blutes geworden und werden daher als erste oder primäre Blutzellen, als Blut-

stammzellen, Hämo- oder Hämatogonien bezeichnet (Abb. 566, 567, 513 b).

Die so entstandenen mit Blutserum und mit Blutstammzellen gefüllten Räume werden von besonderen Zellen umwandelt und so die ersten Blutgefäße

gebildet. Die Wandzellen dieser Blutgefäße sind die primären Gefäß-Endothelzellen (Abb. 566, 567). Ob diese Zellen von den randständigen Zellen der Blutinseln stammen, oder ob sie aus Zellen der Splanchnopleura entstehen, welche die Blutinseln umwachsen, ist ungewiß.

Während sich die Blutgefäße der Area vasculosa ausbilden, entstehen auch innerhalb der Area pellucida und innerhalb des embryonalen Körpers im Mesoderm an einzelnen Stellen capillare Gefäßlücken, welche sich zu Gefäßsträngen

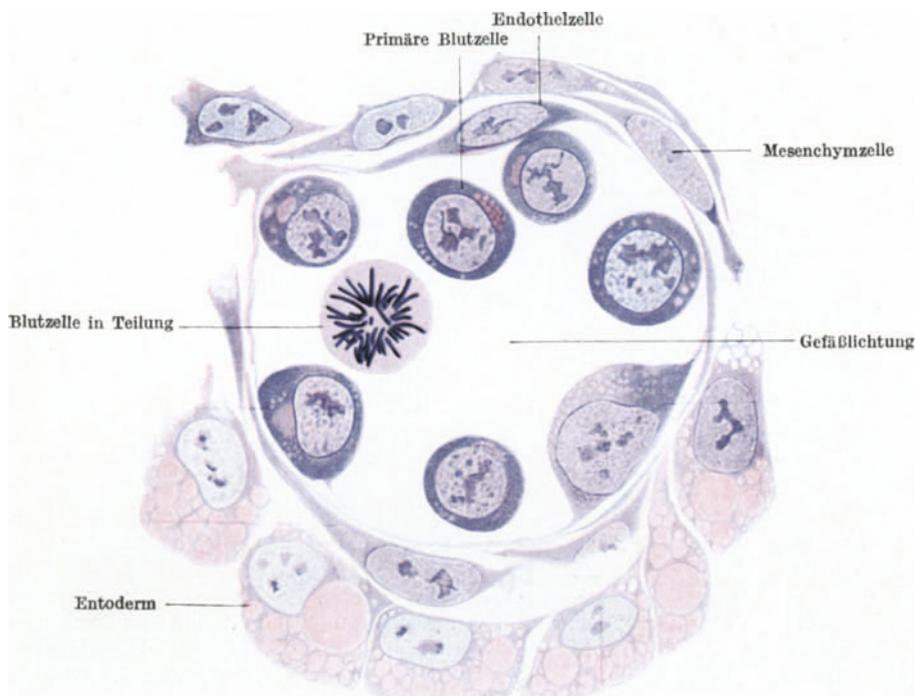


Abb. 567. Querschnitt eines Gefäßes der Area vasculosa eines 8 $\frac{1}{2}$  Tage alten Kaninchenembryo (mit 5 Urvirbelpaaren). Nach MAXIMOW.

miteinander vereinigen und nach außen, also gegen die Area vasculosa hin vorwachsen. Die Blutgefäße dieser Area dagegen wachsen vom Rande der Keimscheibe gegen den in der Mitte der Keimscheibe befindlichen embryonalen Körper vor. Intra- und extraembryonale Blutgefäße vereinigen sich schließlich miteinander, wodurch die Gefäße des Dotterkreislaufes (Abb. 154) gebildet werden.

Die ersten Gefäßendothelzellen entstehen demnach im Zusammenhange mit den Blutinseln in der Area vasculosa, also extraembryonal. Überall im Mesoderm des Keimes entwickeln sich dann — unabhängig von den Gefäßen der Area vasculosa — Zellen des embryonalen Bindegewebes, welche man als Gefäßzellen, Gefäßbildungszellen bezeichnet, zu Gefäßendothelzellen und diese schließen sich zur Bildung des Endokards und zur Bildung der intraembryonalen Blutgefäße zusammen. Diese Gefäßanlagen bilden geschlossene Epithelsäcke, welche sich miteinander zu längeren Gefäßen vereinigen. Sie sind teils leer, teils mit Gewebsflüssigkeit gefüllt, erst später dringen Blutzellen und Blutplasma in sie ein. Zu dieser Bildungsart von Gefäßen gesellt sich eine zweite: Von den

bereits gebildeten Gefäßen entstehen neue in der Weise, daß die Gefäßendothelzellen sich vermehren und Fortsätze aussenden (Abb. 568), wodurch Gefäßsprosse entstehen, die sich zu neuen Blutgefäßen verlängern. Die Endothelzellen aller späteren Gefäße stammen daher von den zuerst entstandenen Gefäßendothelzellen ab.

Die Blutgefäße des Embryo entstehen demnach an Ort und Stelle aus dem Mesoderm, und zwar zuerst das Herz und die Aorten. Blutinseln kommen nur in sehr frühen Stadien im Embryo vor. Die intraembryonalen Gefäße vereinigen sich später mit den extraembryonalen.

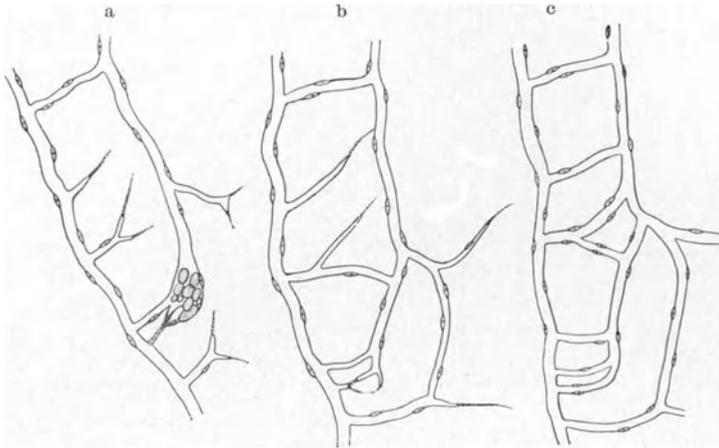


Abb. 563. Drei aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung von Capillaren im Schwanz einer Froschlarve. Nach ARNOLD.

Die eben entstandenen Blutgefäße besitzen zunächst nur eine aus Endothelzellen gebildete Wand. Die übrigen Wandbestandteile bilden sich dann aus den Mesodermzellen aus, in welchen die Blutgefäße eingebettet sind. Wenn auch mechanische Momente, wie Blutdruck und Blutgeschwindigkeit, auf den Grad der Ausbildung dieser Wandbestandteile einen Einfluß ausüben und dadurch den Aufbau der Wand der Arterien, Venen und Capillaren mitbedingen, so erfolgt die normale Ausbildungsart des Gefäßsystems doch im wesentlichen durch Selbstdifferenzierung.

Beim Menschen entstehen Blutinseln gleichfalls frühzeitig — in der zweiten Woche —, und zwar zuerst in der Wand des Dottersackes. Sie treten hier zunächst im ventralen Abschnitte auf und breiten sich dann dorsalwärts aus (Abb. 168, 224). Wie bereits früher erörtert wurde (S. 251), entstehen diese Blutinseln in dem der Splanchnopleura entsprechenden Mesoderm — Hüllmesoderm — der Dottersackwand (Abb. 204, 205, 228). Gleichzeitig oder unmittelbar darauf treten auch im Mesoderm des Bauchstieles in der Nachbarschaft der Allantois, Blutinseln auf. Die Dottersackwand und der Bauchstiel sind demnach die ersten, die primären Blutbildungsorgane (primäre hämopoetische Organe) beim Menschen. An diesen Stellen bilden sich auch die ersten Blutgefäße, und zwar sowohl Arterien als auch Venen aus. Sie wachsen und vermehren sich in derselben Weise, wie dies oben geschildert wurde, und treten mit den währenddessen in der 3. Woche im Mesoderm des embryonalen Körpers selbst entstandenen Blutgefäßen in Verbindung, wodurch der Dottersack bzw. der Placentarkreislauf entsteht. Die Bedingungen für einen Kreislauf,

nämlich durchwegs röhrenförmige Gefäße, sind allerdings zunächst — wegen des Vorhandenseins von noch soliden Blutinseln und Zellsträngen — nicht vorhanden und entwickeln sich erst bei menschlichen Embryonen mit mindestens 7—8 Urwirbelpaaren. Beide Kreisläufe treten jedoch beim Menschen fast gleichzeitig auf.

Die in den ersten Blutbildungsorganen befindlichen Zellen sind die ersten Blutzellen, die Blutstammzellen oder Hämogonien (Abb. 567). Sie sind verhältnismäßig groß, kernhaltig, besitzen ein basophiles homogenes Plasma, aber kein Hämoglobin. Sie teilen sich mitotisch, werden hierbei kleiner und erhalten ein granuliertes Plasma. Über ihr späteres Schicksal bestehen verschiedene Ansichten. Nach der einen sondern sie sich in zwei Gruppen, nämlich in die hämoglobinhaltigen primären Erythroblasten und in die hämoglobinfreien, amöboid beweglichen „lymphoiden“ Hämozytoblasten. Während die primären Erythroblasten bald verschwinden sollen, sollen die Hämozytoblasten erhalten bleiben und zusammen mit gleichen Zellen, welche an zahlreichen Stellen des embryonalen Körpers aus zunächst undifferenziert gebliebenen Zellen des Mesoderms entstehen, teils Erythro-, teils Leukoblasten liefern, aus welchen dann die roten und weißen Blutzellen entstehen sollen. Nach einer anderen Ansicht sollen auch die Hämozytoblasten zu primären Erythroblasten werden, welche aber sämtlich zugrunde gehen, worauf dann aus dem Mesoderm die Stammzellen für die roten und weißen Blutzellen entstehen sollen.

Die Vermehrung der Blutstammzellen erfolgt teils durch Neubildung von Blutbildungsherden im Mesoderm, teils durch eigene Vermehrung der Blutstammzellen. Diese Zellvermehrung erfolgt überall, auch im strömenden Blute, besonders dort, wo reichliche Nahrungszufuhr besteht (Leber) und wo der Blutdruck geringer ist. Im 2. Fetalmonate hört die Neubildung von Blutinseln auf und die Blutzellen entstehen nunmehr in den sekundären Blutbildungsorganen. Für die roten Blutkörperchen sind dies zuerst die Leber, dann die Milz und schließlich das Knochenmark; für die weißen Blutzellen die Reticulumzellen der Lymphknoten, der peripheren Lymphknötchen, die Milz, die Thymus, das rote Knochenmark und das lockere Bindegewebe, besonders gewisser Stellen, z. B. im großen Netze.

### Die roten Blutkörperchen.

Bei der Entwicklung der roten Blutzellen unterscheidet man als erste Generation die bereits erwähnten primären Erythroblasten, welche wegen ihrer verhältnismäßig bedeutenden Größe auch als Megaloblasten bezeichnet werden. Sie sind von rundlicher Form, besitzen noch wenig Hämoglobin und ihr Kern färbt sich nur schwach. Durch fortgesetzte Teilungen werden sie kleiner, aber hämoglobinreicher, ihr Kern verkleinert sich und färbt sich diffus. Sie werden nunmehr als sekundäre Erythroblasten oder als Normoblasten bezeichnet, da sie im 2. und 3. Fetalmonate die Normalform der Blutzellen darstellen. Im 2. Fetalmonate beginnen sie sich in dem Bindegewebe der Leber anzuhäufen (Abb. 298), das für sie in dieser Zeit offenbar die günstigsten Entwicklungsbedingungen darbietet. Die Leber wird damit zum zweiten Blutbildungsorgane und behält diese Funktion bis etwa zum 7. Fetalmonate. In gleicher Weise wirkt von der Mitte der Schwangerschaft bis in die Zeit nach der Geburt als drittes Blutbildungsorgan die Milz mit den Strängen ihrer Pulpa. Schon in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft beginnt jedoch als viertes und letztes Blutbildungsorgan das Reticulum des Knochenmarkes seine Tätigkeit, welche sich unmittelbar

nach der Geburt bedeutend steigert. Die blutbildenden Zellen bilden in dem Bindegewebe aller dieser Organe den Blutinseln ähnliche Zellstränge. Aus ihnen sollen nicht bloß Erythro-, sondern auch Leukoblasten entstehen; die Zellen wären dann als Hämogonien und nicht als Erythroblasten aufzufassen.

Bemerkenswert ist, daß die Pulpastränge der Milz, nachdem sie ihre blutbildende Funktion beendet haben, eine zerstörende Wirkung auf die roten Blutkörper ausüben, ferner daß die blutbildende Funktion sowohl in der Milz, wie auch in der Leber auch im späteren Leben durch abnorme Umstände wieder auftreten kann.

Die sekundären Erythroblasten teilen sich nicht mehr und sie verlieren auch — vielleicht schon in den betreffenden blutbildenden Organen — ihren Kern. Sie lösen sich von ihrer Lagestätte ab und gelangen in den Blutstrom, wo sie die kernlosen roten Blutkörper, die Erythrocyten darstellen. Diese treten bereits in der Mitte des 3. Fetalmonates auf, nehmen rasch an Zahl zu, so daß man schon zu Ende des 3. Fetalmonates nur noch wenige kernhaltige Erythroblasten im Blute vorfindet.

Betreffs des Kernverlustes innerhalb der sekundären Erythroblasten bestehen zwei Anschauungen. Nach der einen soll sich der Kern zunächst verkleinern, homogen und stark färbbar werden, zerfallen und innerhalb der Zelle aufgelöst werden. Nach einer anderen Anschauung soll der Kern ganz oder in Bruchstücken aus der Zelle ausgestoßen werden.

### Die weißen Blutzellen.

Aus den Hämocytoblasten sollen außer den primären Erythroblasten auch noch Leukoblasten entstehen, d. h. große, hämoglobinfreie, mit einem kugeligen Kerne versehene Zellen, welche den späteren Mononucleären gleichen. Allmählich treten dann in der Leber, in der Milz und im Bindegewebe Zellen mit granuliertem Protoplasma auf. Die Granula sind zuerst neutrophil, dann treten auch eosinophile und schließlich basophile Granula auf. Die Zahl dieser granulierten Zellen wird im Verhältnis zur Zahl der nicht granulierten Lymphocyten immer größer. Diese treten übrigens später als die Hämoleukocyten auf.

Die Fähigkeit zur Bildung der weißen Blutzellen bleibt erhalten in den Reticulumzellen der Lymphknoten, der peripheren Lymphknötchen, in der Milz, in der Thymus, im roten Knochenmarke und im Bindegewebe. Im Bindegewebe tritt dann eine Scheidung zweier Zellarten auf: Die einen bleiben an Ort und Stelle, entwickeln Fibrillen und werden daher als Fibroblasten, unbewegliche Histiocyten, Fibrocyten bezeichnet; die anderen, die Wanderzellen, Amöbocyten oder freien Histiocyten, sind beweglich und liefern weiße Blutzellen.

Betreffs der Entstehung der roten und weißen Blutzellen im späteren Leben bestehen jedoch verschiedene Anschauungen. Nach der einen — dualistischen — sollen die Erythrocyten und Granulocyten (Myelocyten) aus dem Knochenmarke, aus „Myeloblasten“, die Lymphocyten dagegen im adenoiden Gewebe, aus „Lymphoblasten“, entstehen; nach der anderen — unitarischen — sollen alle Blutzellen aus den in den Lymphknoten, in der Milz und im Knochenmarke erhalten bleibenden „Hämocytoblasten“ entstehen.

Die blutbildenden Gewebe verbleiben im Körper des Erwachsenen im „undifferenzierten“ Zustande. Nach Rückbildung dieses Gewebes — sogar nach der Rückbildung ganzer Lymphknoten — kann es daher zur Neubildung kommen. Diese Neubildung geht von den besonders in der Nähe der Blutgefäße verstreuten „undifferenzierten“, richtiger: noch nicht voll differenzierten Zellen aus.

## Die Entwicklung des Herzens.

Man kann das Herz als ein Blutgefäß mit einer besonders großen Lichtung und mit einer besonders reich entwickelten Muskulatur auffassen. Wie die Blutgefäße, entsteht demnach auch das Herz aus Mesodermzellen, welche sich zur Umwandlung einer Lichtung zusammenschließen und die Schichten dieser Wandung ausbilden.

### Die Bildung des Herzschlauches.

Typisch entwickelt sich das Herz der Sauropsiden und der Säugetiere aus einer paarigen Anlage, welche schon bei der Ausbildung der ersten Urwirbel sichtbar wird. Im Vorderende des embryonalen Körpers lösen sich auf jeder der beiden Körperseiten von der Splanchnopleura Zellen ab, welche zwischen

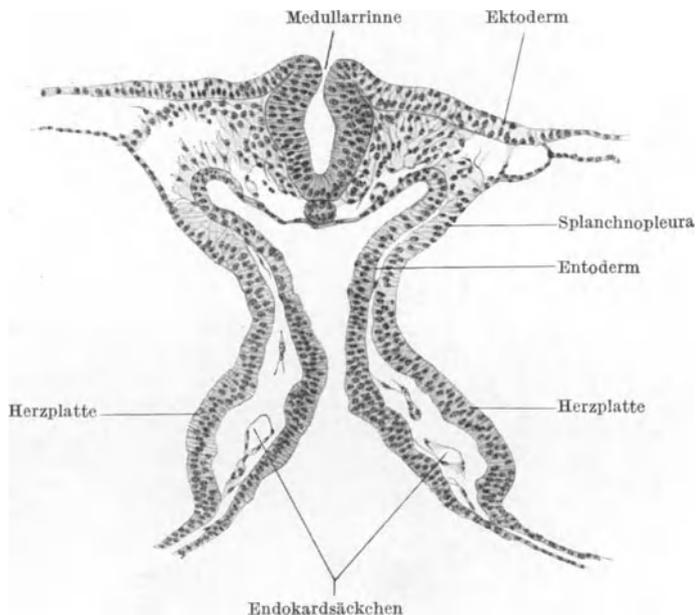


Abb. 569. Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryo mit 8 Urwirbelpaaren. 130fache Vergrößerung.

Splanchnopleura und Entoderm zu liegen kommen. Sie wurden als Gefäßzellen oder Angioblasten bezeichnet. Diese Zellen legen sich zur Bildung je eines Hohl Schlauches zusammen. Da aus diesen beiden Hohlschläuchen später das Endokard entsteht, werden sie als Endokardsäckchen bezeichnet (Abb. 569).

Der diesen Säckchen anliegende Abschnitt der Splanchnopleura verdickt sich und buchtet sich in die Leibeshöhle ein. Aus ihm entwickelt sich später das Myo- und das Epikard (viscerale Perikard). Man bezeichnet ihn daher als Herzplatte, kardiogene Platte oder als myo-epikardialen Mantel. Der der Herzanlage entsprechende Abschnitt der Leibeshöhle ist stark ausgeweitet (Abb. 169, 227, 570, 571) und nach hinten zu abgeschlossen. Er bildet den primären Herzbeutel, die primäre Perikardialhöhle. Da aus diesen Leibeshöhlenabschnitten später die Pleurahöhlen und die Perikardialhöhle entsteht, bezeichnet man diese Abschnitte auch als Pleuroperikardialhöhle,

Cavum pleuro-pericardiale (auch als Hals- oder Parietalhöhle). Die äußere Wand dieser Höhle wird von der Somatopleura gebildet und aus ihr entsteht später die parietale Lamelle des Perikards und der Pleura.

Sowohl das Endo-, wie auch das Myo- und das Perikard entstehen demnach aus paarigen Anlagen. Zur Zeit ihres Auftretens ist noch kein Darmrohr

gebildet, das Entoderm liegt noch flach dem Dottersacke auf.

Die beiden Herzanlagen befinden sich ziemlich weit seitlich von der ventralen Mittellinie, unmittelbar vor jener Körpergegend, an welcher sich später die vordere Darmpforte befindet. Wenn sich dann vor dieser Stelle das Entoderm zum Rohre schließt, rücken die seitlichen Abschnitte des Körpers gegen die Mittellinie hin vor. Infolgedessen nähern sich auch die beiden Herzanlagen immer mehr, bis sie in der Mitte des ventralen Abschnittes des Körpers so nahe aneinander geraten, so daß sich die beiden Endokardsäckchen aneinanderlegen (Abb. 570, 571). Die einander anliegenden Wände der Säckchen verwachsen und reißen hierauf durch. So entsteht aus den beiden unpaaren Anlagen ein unpaares Gebilde, der Endokardschlauch (Abb. 525).

Auch die beiden Herzplatten rücken gegen die ventrale Mittellinie des embryonalen Körpers vor, um den hier gelegenen Endokardschlauch mit ihren mittleren Abschnitten zu umfassen. Diese mittleren Abschnitte der beiden Herzplatten bilden dann um den Endokardschlauch einen Mantel, den myoepikardialen Mantel, das Myoepikard (Abb. 571). Die dorsalen und ventralen Abschnitte der beiden Herzplatten dagegen gelangen aufeinander zu wachsend in der Mittellinie zur Berührung, wodurch dorsal und ventral vom

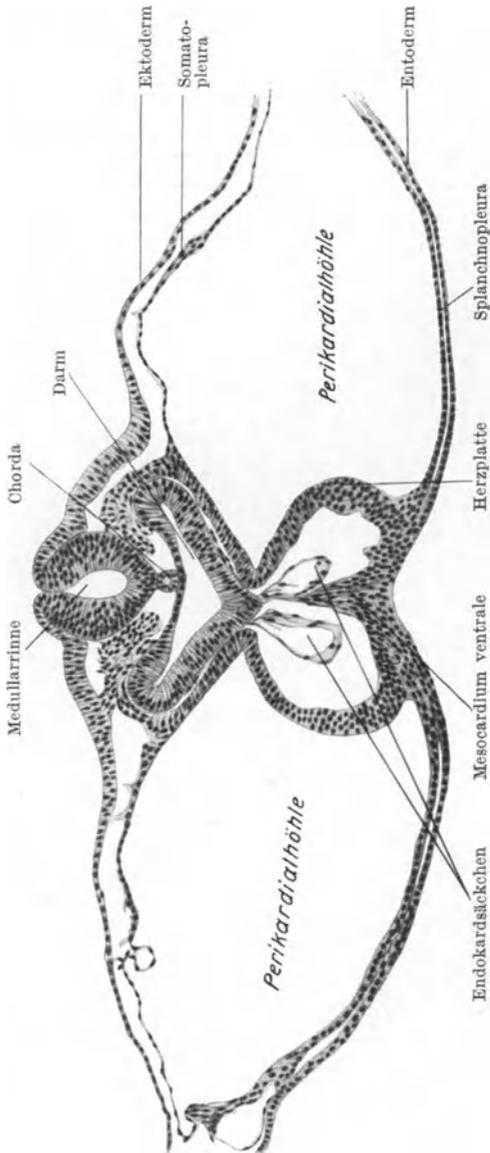


Abb. 570. Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryo mit 8 Urvirbelpaaren. 130fache Vergrößerung.

Endokardschlauche je ein Gekröse entsteht, das dorsale und das ventrale Herzgekröse, das Mesocardium dorsale und ventrale (Abb. 570). Es ist daher jetzt ein unpaarer Endokardschlauch vorhanden, während die Perikardialhöhle paarig ist. Erst nachdem die beiden Herzgekröse durchreißen

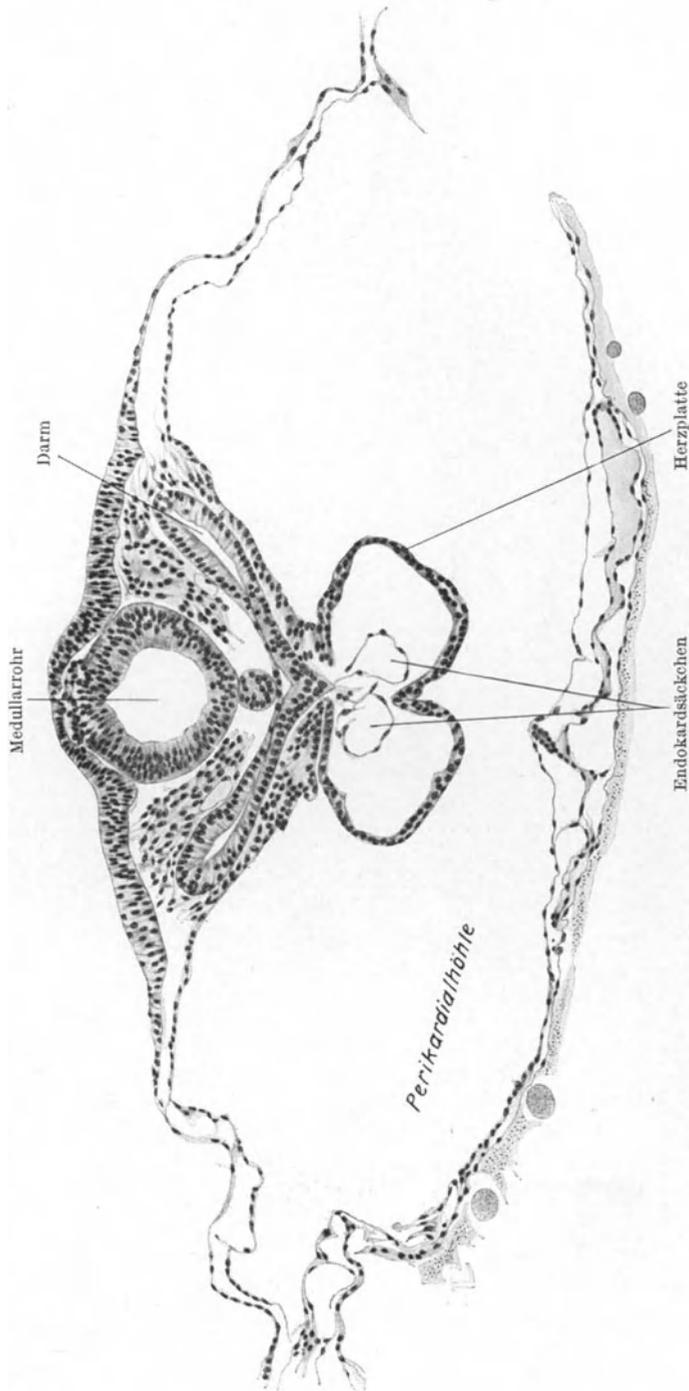


Abb. 571. Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryo mit 10 Urvirbelpaaren. 130fache Vergrößerung.

und sich rückbilden, fließen die beiden Perikardialhöhlen zu einer einfachen Höhle zusammen (Abb. 571), womit die bleibenden Verhältnisse erreicht sind.

Beim Menschen tritt die Anlage des Herzens besonders frühe auf. Schon bei Embryonen von 1,5 mm größter Länge, bei welchen der erste Urwirbel eben in Bildung begriffen ist, kann sie bereits vorhanden sein. Die Anlage liegt weit vorne, noch vor dem vorderen Ende der Hirnanlage. Zu beiden Seiten der Mittellinie werden vom Mesoderm „Gefäßzellen“ (Angioblasten) gebildet (Abb. 226) und von einer „Herzplatte“ umschlossen. Die Gefäßzellen vereinigen sich zu je einem Zellstrange und beide Zellstränge stellen den endokardialen Bestandteil der Herzanlage dar, also die beiden Endokardsäckchen (Abb. 572). Eine Höhlung erhalten diese Säckchen allerdings nicht sofort bei ihrer Entstehung, sondern bald darauf. Sie sind also zuerst lichtungslose Endokardstränge und werden dann erst Endokardsäckchen. Auch sind die beiden Säckchen

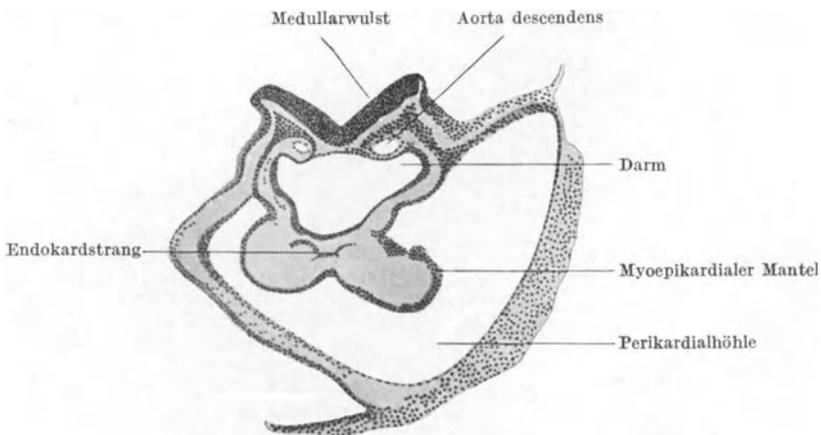


Abb. 572. Schnitt durch die Herzanlage des in den Abb. 170 und 224 dargestellten Embryo Krömer-Pfannenstiel. 75fache Vergrößerung. Nach TANDLER.

des Menschen, da sie nahe beieinander entstehen, niemals vollständig voneinander getrennt und vereinigen sich sehr bald miteinander zur Bildung eines unpaaren Endokardschlauches (Abb. 225, 574). Die Myokardanlage differenziert sich beim Menschen frühzeitig in vier Abschnitte, einen aortico-bulbären, ventriculo-bulbären, Kammer- und Vorhofabschnitt (Abb. 573, 575). Die primären Perikardialhöhlen entstehen durch Zusammenfließen mehrerer Spalträume, welche sich im Mesoderm zwischen der Herzplatte und der Somatopleura ausbilden. Die beiden Höhlen vereinigen sich miteinander zur Bildung einer einfachen Perikardialhöhle (Abb. 224—226, 443). Ein ventrales Mesokardium wird beim Menschen überhaupt nicht gebildet. Das dorsale Mesokardium entsteht bei Embryonen mit 7—9 Urwirbelpaaren, reißt aber schon bei Embryonen mit 11—16 Urwirbelpaaren durch. Der Übergang des Pericardium viscerales in das Pericardium parietale erfolgt dann am arteriellen und venösen Ende des Herzens (Abb. 588 a).

Indem sich das Vorderende des Embryo nach vorne hin verlängert und vergrößert, kommt die ursprünglich vor diesem Vorderende gelegene Herzanlage zuerst unter den Boden der Mundbucht, unter die Rachenhaut, zu liegen (Abb. 168, 224, 225, 231, 573, 575). Sie reicht caudalwärts bis zur vorderen Darmpforte.

Die Herzanlage stellt in diesem Stadium einen in die Länge gezogenen Schlauch dar (Abb. 225), welcher an seinem vorderen Ende in den Truncus

arteriosus übergeht und an seinem hinteren Ende zu einem in querer Richtung breit ausgezogenen Sacke — dem Sinus venosus — erweitert ist (Abb. 575). In diesen Sinus münden jederseits mittels des Truncus vitello-umbilicalis die Venae omphalo-mesentericae und umbilicales, später mittels des Ductus Cuvieri auch die Venae cardinales. Das vordere Ende des Herzschlauches ist demnach das arterielle (Porta arteriosa), das hintere das venöse (Porta venosa) (Abb. 588 a).

Von der Gegend der ersten Urwirbelpaare verschiebt sich die Herzanlage allmählich in caudaler Richtung. Währenddessen vollziehen sich an ihr jene Vorgänge, welche zur Umbildung des einfachen Herzschlauches in die spätere Form des Herzens führen. Das Wesen dieser Vorgänge besteht in Krümmungen des Schlauches, in der Ausbildung von Scheidewänden im Inneren des Herzens und in der verschiedengradigen Verdickung und Differenzierung seiner Wandabschnitte.

### Die Krümmungen und Umlagerungen des Herzschlauches.

Der aus dem Endothelrohre und aus dessen myo-epikardialen Mantel bestehende, ventral vom Kiemendarme gelegene Herzschlauch ist an seinem vorderen und hinteren Ende an seinen Austrittsstellen aus der Perikardialhöhle befestigt, liegt aber im übrigen frei in der Perikardialhöhle (Abb. 224,

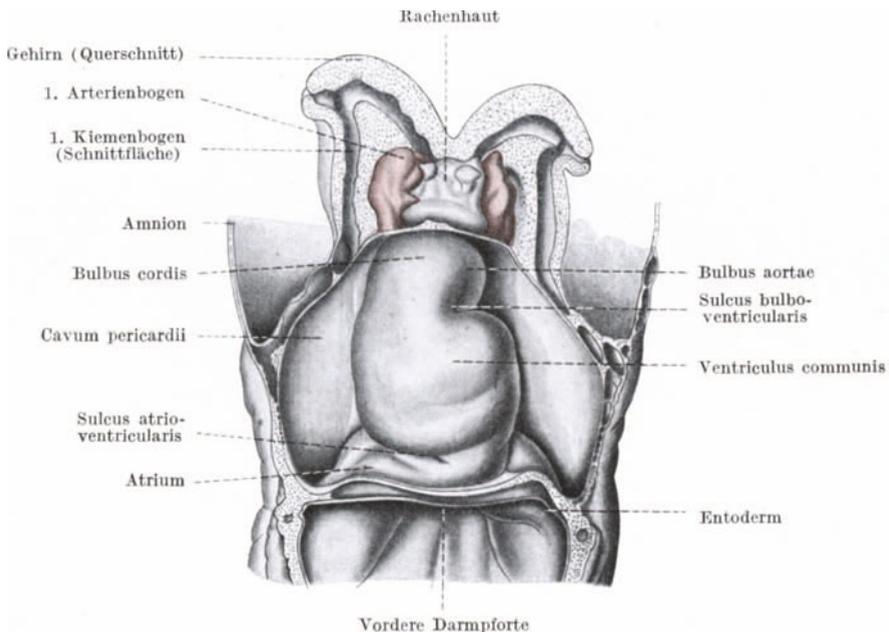


Abb. 573. Modell des Herzens und seiner Nachbarorgane von einem 2,11 mm langen menschlichen Embryo mit 9 Urwirbelpaaren. Die Perikardialhöhle ist eröffnet. 80fache Vergrößerung. Nach DAVIS.

225, 573, 575). Da sich seine Zellen stark vermehren, wächst er in die Länge und muß sich infolgedessen zwischen seinen beiden Befestigungspunkten in der Längsrichtung (in der Sagittalebene) krümmen, so daß er eine S-förmige Schlinge oder Schleife bildet (Abb. 575, 589, 599). Infolge des fortschreitenden Längenwachstums verschieben sich die Schenkel dieser Schlinge stärker

gegeneinander, und zwar auch in der Frontalebene, so daß der hintere Schlingenabschnitt dorsokraniel und ein wenig nach links, der vordere

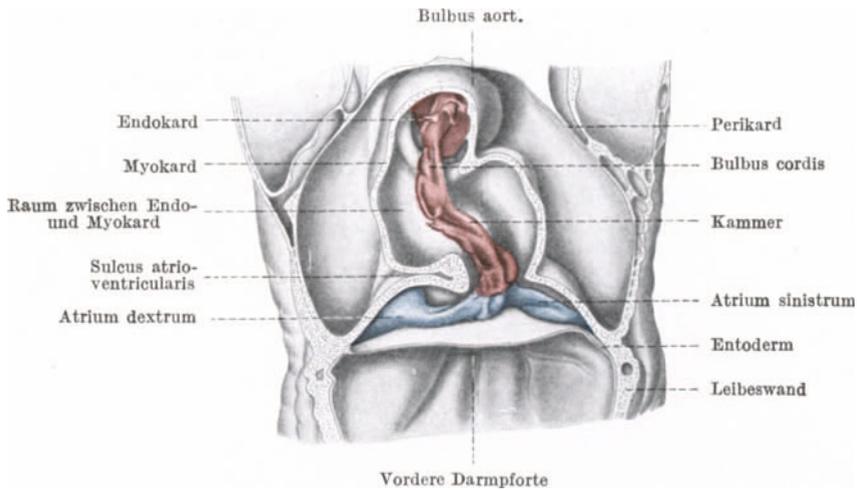


Abb. 574. Modell des Herzens eines 2 mm langen Embryo mit 8 menschlichen Urwirbelpaaren. Der myo-epikardiale Mantel ist zum Teile entfernt, um den Endokardschlauch ersichtlich zu machen. 80fache Vergrößerung. Nach DAVIS.

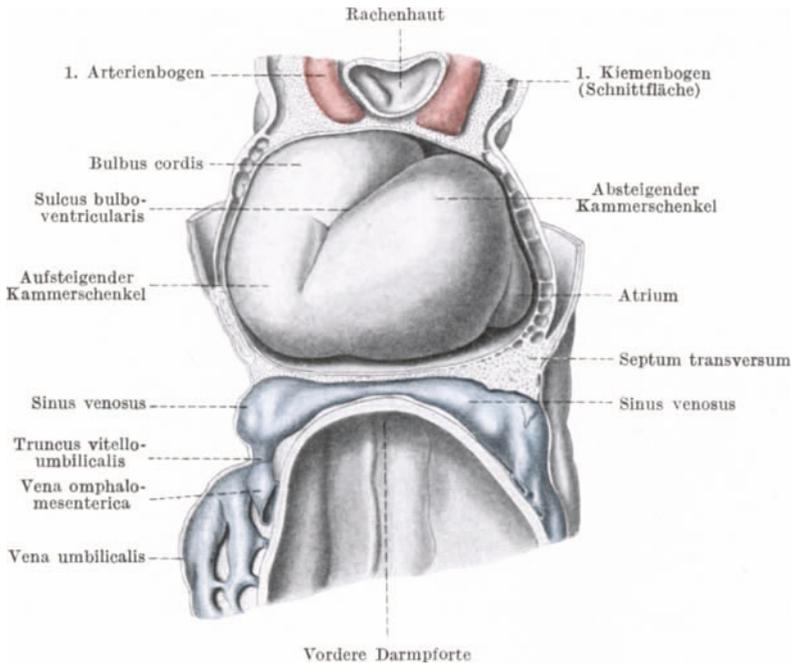


Abb. 575. Modell des Herzens eines 3,09 mm langen menschlichen Embryo mit 11–12 Urwirbelpaaren. 80fache Vergrößerung. Nach DAVIS.

ventrale etwas nach rechts verschoben wird. Außer der Schleifenbildung kommt es demnach auch zu einer Verdrehung (Torsion) der Herzschlauchenden gegeneinander.

Man kann nunmehr an der Herzschlinge folgende Abschnitte unterscheiden (Abb. 573—576, 589, 599): Einen ventralen, kranialen, der sich nach vorne in den Truncus arteriosus fortsetzt; er wird als Bulbus cordis, Bulbusteil

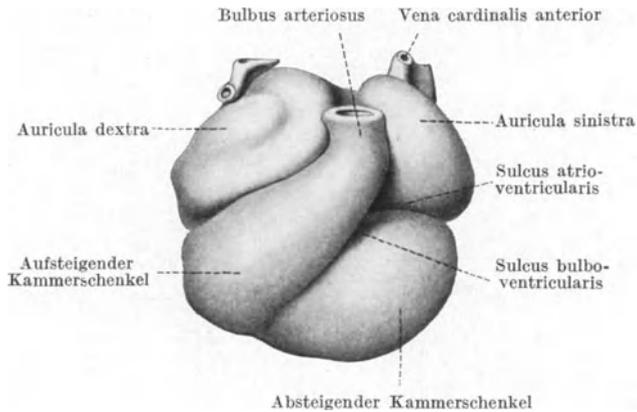


Abb. 576. Modell des Herzens eines 4,9 mm langen menschlichen Embryo mit 35 Urvirbelpaaren. Von der ventralen und kranialen Seite gesehen. 24fache Vergrößerung. Nach INGALLS.

des Herzens bezeichnet. Der folgende, mittlere Schlingenabschnitt bildet die Anlage der beiden Kammern, weshalb er als Kammerenteil des Herzens, als Ventriculus communis bezeichnet wird. Er ist vom Bulbusteil außen

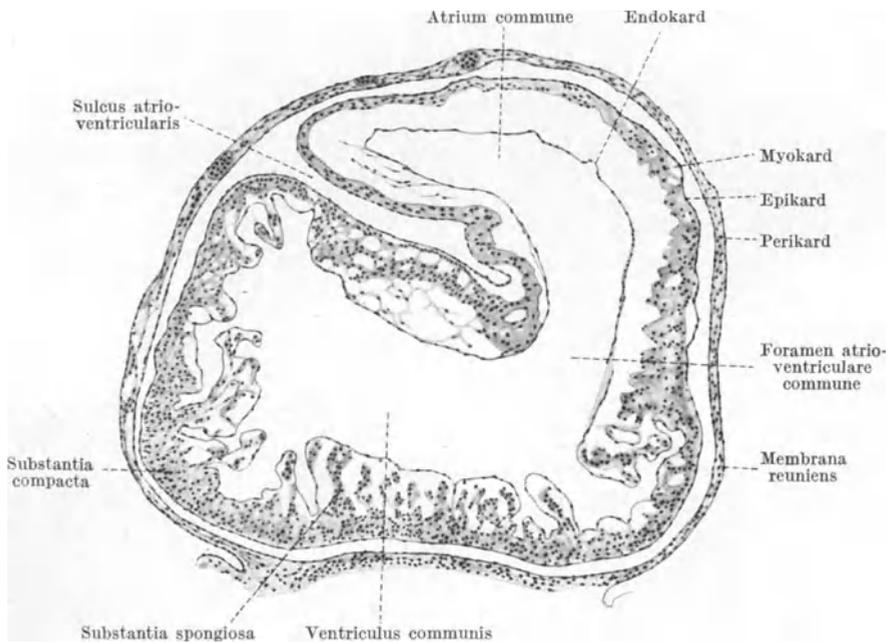


Abb. 577. Schnitt durch das Herz eines 5 mm langen menschlichen Embryo. 88fache Vergrößerung.

durch eine seichte Kerbe getrennt (das spätere Fretum Halleri) und besteht aus zwei Schenkeln, den Kammer- oder Ventrikelschenkeln, aus welchen später die beiden Kammern hervorgehen. Die Umbiegungsstelle dieser beiden

Schenkel ineinander entspricht der Herzspitze. Der eine, rechte oder „aufsteigende“ Schenkel übergeht nach vorne in den Bulbus cordis, der andere, linke oder „absteigende“ übergeht nach hinten in den dorsal und ein wenig nach links hin gelegenen hinteren Abschnitt der Herzschleife, welcher deren Vorhofteil darstellt. Zwischen dem Bulbus und dem aufsteigenden Kammerchen einerseits und dem absteigenden Kammerchen andererseits befindet sich ein Spalt, der Bulboventrikularspalt, *Sulcus bulbo-ventricularis*.

Bulbus und Kammerteil bilden den arteriellen, der Vorhofteil den venösen Abschnitt der Herzschleife. Diese beiden Abschnitte werden an der Außenfläche der Schleife durch eine Furche, die Atrioventrikularfurche, *Sulcus*

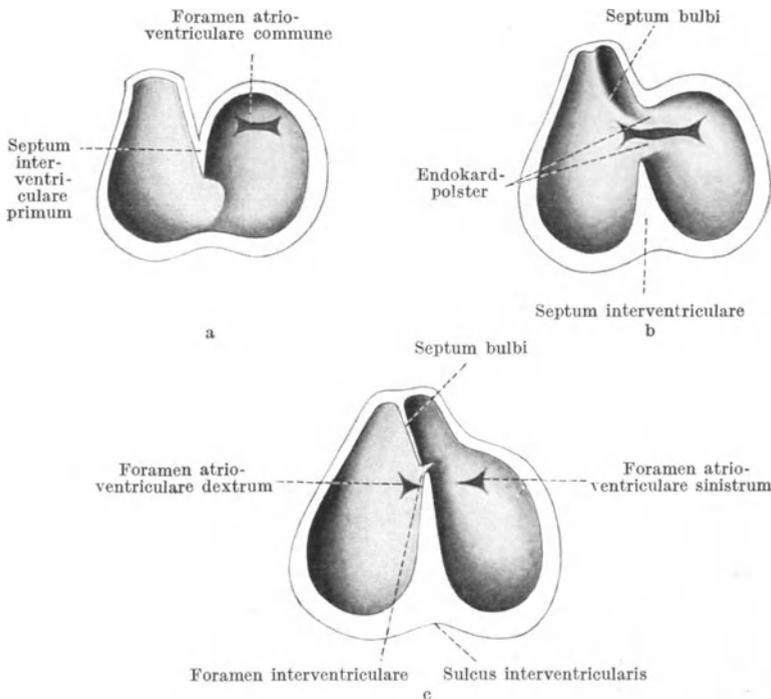


Abb. 578. Schematische Darstellung der Verschiebung des Foramen atrio-ventriculare commune und der Entwicklung der Kammercheidewand. Ansicht der eröffneten Modelle von vorne. Nach BORN.

atrio-ventricularis (später: *Sulcus coronarius*) voneinander getrennt (Abbildung 292, 573, 576, 577, 580—582). Im Inneren der Schleife entspricht dieser Furche eine die Kommunikation zwischen dem Vorhof- und dem Kammerchen vermittelnde Öffnung, die primitive Atrioventrikularöffnung, das Ostium oder Foramen atrio-ventriculare commune, auch Ohrkanal, *Canalis auricularis* genannt (Abb. 292, 577, 578, 589, 599). Da der Vorhof in den absteigenden, also linken Schenkel der Kammerchenschleife übergeht, liegt auch das Foramen atrio-ventriculare commune ursprünglich links (Abb. 578 a). Es verlängert sich aber später nach rechts hin (Abb. 578 b, c, 580). Der Vorhofteil des Herzens besteht selbst wieder aus dem noch ungeteilten primitiven Vorhofe, *Atrium commune* (Abb. 585, 589, 599) und aus dem bereits erwähnten *Sinus venosus* (Abb. 579, 589, 599). Diese beiden Abschnitte sind jedoch zunächst noch nicht deutlich voneinander unterscheidbar. Zwei

zu beiden Seiten außen am Boden des Vorhofteiles des Herzens einschneidende Furchen trennen dann den Sinus venosus vom primitiven Vorhofe und engen infolgedessen den ursprünglich breiten Zusammenhang zwischen Atrium und Sinus ein (vgl. Abb. 574 mit Abb. 579, 589 und 599). Im rechten Vorhofe bleibt diese Furche als Sulcus terminalis erhalten. Am Sinus selbst kann man jetzt ein quer verlaufendes Mittelstück, das Sinusquerstück unterscheiden, welches nach den beiden Seiten hin in die Sinushörner (ein rechtes und ein linkes) ausläuft. In diese Hörner münden die Ductus Cuvieri (Abb. 579, 601).

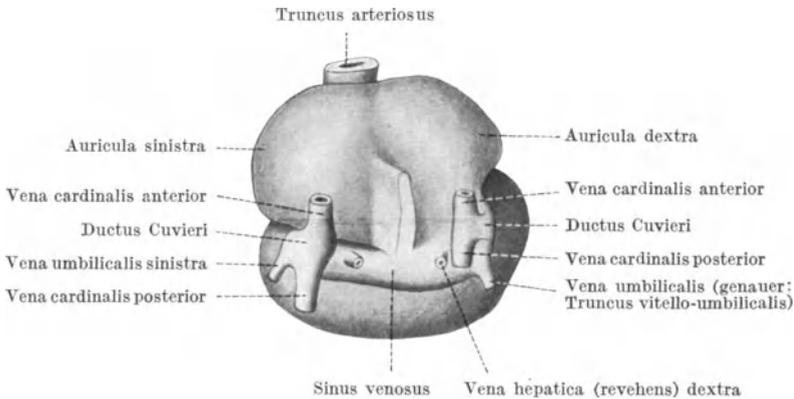


Abb. 579. Herz eines 3 mm langen menschlichen Embryo von hinten gesehen. Nach BROMAN.

Der Sinus venosus, welcher ursprünglich das caudale Endstück des Vorhofteiles des Herzschauches darstellt, verschiebt sich in kranio-dorsaler Richtung und gelangt so auf die dorsale Seite des primitiven Vorhofes. Dieser vergrößert sich rasch. Da diese Vergrößerung infolge der räumlichen Verhältnisse in der Perikardialhöhle dorsalwärts nur in beschränktem Ausmaße möglich ist, buchtet sich der Vorhof ventralwärts um die beiden Seiten des Bulbus cordis und des Truncus arteriosus herum zu zwei relativ mächtigen Ausladungen vor, welche die Anlagen der Herzohren, Auriculæ cordis, darstellen (Abb. 576). Der Umwachsungsstelle des Truncus arteriosus durch die Herzohren entspricht später der Sinus transversus pericardii.

Das Herz ist in diesem Entwicklungsstadium relativ sehr groß, so daß es den bereits erwähnten, unmittelbar hinter der Unterkieferanlage befindlichen Herzwulst hervorruft (Abb. 209—213). Die das Herz und das Perikard deckende ventrale Körperwand ist eine dünne, nur aus Ektoderm und embryonalem Bindegewebe bestehende Lamelle, welche man früher als Membrana reuniens ventralis (s. anterior) (Abb. 209—213, 577, 581, 582, 585) bezeichnete.

Was den histologischen Aufbau der Wand des Herzschauches betrifft (Abb. 577, 292), so besteht sein Endokard aus einer einfachen Lage flacher, großkerniger Zellen. Der myoepikardiale Mantel der Herzwand stellt ein Syncytium von Myoblasten dar, welches an seiner Außenfläche von einer Lage platter Zellen — dem Epikard — bedeckt wird. Zwischen Endokard und Myokard besteht ursprünglich ein mit Flüssigkeit gefüllter, relativ weiter Zwischenraum. Später legt sich das Endokard dem Myokard an, und zwar zuerst im Sinus venosus, dann im Vorhofs- und zum Schlusse im Kammertheile des Herzens. Im Bereiche des Ohrkanales sowie im Bulbusteile entstehen durch Wucherung des Endokard die Endokardpolster oder Endokardkissen (Abb. 580—582, 585).

Die Myoblasten, in welchen bald Fibrillen entstehen, vermehren sich in der Vorhofswand weniger stark als im Kammerteile. Während sich daher im Vorhofe nur ein dünner Muskelbelag ausbildet, ist das Myokard der Kammerwand sehr dick (Abb. 292, 577, 580—582, 585). Doch ist nur sein oberflächlicher Abschnitt kompakt — *Pars corticalis s. compacta* —, der der Lichtung nähere dagegen ist in zahlreiche verzweigte Zellsäulen aufgesplittert, welche zusammen mit dem sie bekleidenden Endokard ein Maschenwerk darstellen — *Pars spongiosa* der Kammerwand. Diese Zellsäulen dringen zunächst weit gegen die Lichtung vor, engen sie daher ein, so daß erst später ein größerer Hohlraum im Kammerteile des Herzens entsteht.

Nach Analogie mit Beobachtungen an Hühnerembryonen, bei welchen das Herz noch vor Ausbildung von Muskelfibrillen zu schlagen beginnt, kann angenommen werden, daß auch das Herz menschlicher Embryonen schon in einer frühen Entwicklungsperiode seine Funktion aufnimmt. Dies wird auch durch entsprechende Beobachtungen bestätigt (Seite 270).

### Die Sonderung und Ausbildung der beiden Herzhälften.

Die Teilung der ursprünglich einfachen Hohlräume des Herzens in je eine rechte und eine linke Hälfte wird durch Scheidewände bewirkt, welche sich in jedem der vier Abschnitte des Herzschlauches ausbilden. Das im Sinus venosus auftretende *Septum sinus venosi*, *Sinusseptum*, ist jedoch keine Scheidewand zwischen den beiden Hälften des Sinus, sondern nur eine Leiste der Sinuswand, welche später in die hintere Vorhofswand einbezogen wird. Die Teilung des Herzens in seine beiden Hälften wird daher nur durch drei Scheidewände bewirkt, und zwar durch das *Septum atriorum* im Atrium commune, durch das *Septum interventriculare* im *Ventriculus communis* und durch das *Septum bulbi* im *Bulbus cordis*.

### Die Entwicklung der Vorkammern.

Die Scheidung der beiden Vorhöfe wird durch eine sichelförmige Falte eingeleitet, welche sich in der 3. Woche in der Mitte der hinteren Fläche des Atrium commune erhebt, auf die obere, dann auf die vordere Wand des Atrium vorwächst, um dort allmählich zu verstreichen (Abb. 580—583). Damit wird der Beginn einer Teilung des Atrium commune in zwei Hälften eingeleitet, weshalb die Falte als *Septum primum* (*atriorum*) bezeichnet wird. Indem dieses *Septum* nach unten, gegen den Kammerabschnitt des Herzens zu, vorwächst, werden die beiden Hälften des gemeinsamen Vorhofes immer mehr voneinander geschieden und stehen nur mehr durch den unterhalb des freien (unteren) Randes des *Septum primum* befindlichen Raum — durch das *Foramen subseptale* — miteinander in Verbindung (Abb. 581). Nach unten, gegen die Herzkammer zu, reicht dieser Raum bis zur Ebene des *Foramen atrio-ventriculare commune*. Dieses befindet sich ursprünglich links von der Mittellinie, verschiebt sich dann aber, wie bereits geschildert wurde, so weit nach rechts (Abb. 578), daß es in die Mitte zwischen Vorhof und Kammerteil des Herzens zu liegen kommt. Hierbei ändert es seine ursprüngliche runde Form und wird quer-oval. Die bereits erwähnten an ihm sich ausbildenden Endokardpolster befinden sich jetzt am vorderen und hinteren breiten Rande des *Foramen atrio-ventriculare* — vorderes und hinteres Endokardpolster oder Endokardkissen (Abb. 578, 580—582, 585) — während das Endokard in den schmalen Seitenteilen des *Foramen* dem Myokard flach anliegt. Der untere, freie, verdickte Rand des *Septum primum*

wächst nun auf die Mitte des währenddessen zur Medianebene vorgerückten (Abb. 580) Foramen atrio-ventriculare commune, d. h. also auf die Mitte der beiden Endokardpolster zu, bis er zu Beginn des 2. Monates mit ihnen verwächst (Abb. 582). Auch die Endokardpolster selbst verwachsen hier miteinander. Dadurch wird das Foramen subseptale verschlossen und das Foramen atrio-ventriculare commune gleichzeitig in zwei Hälften geteilt, in das Foramen atrio-ventriculare dextrum und sinistrum (Ostium venosum dextrum und sinistrum). Ebenso scheidet das Septum primum das Atrium commune in zwei Hälften, in das Atrium dextrum und sinistrum (Abb. 581, 582).

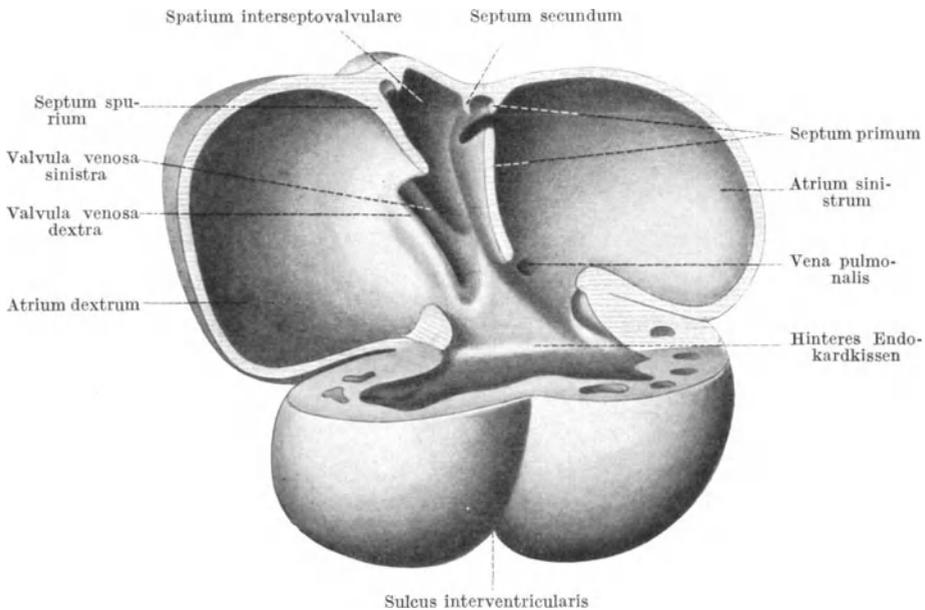


Abb. 580 Von vorne her eröffnetes Modell des Herzens eines 9 mm langen menschlichen Embryo. 56fache Vergrößerung. Nach TANDLER.

Trotz der Verwachsung des Septum primum mit den Endokardpolstern des Foramen atrio-ventriculare besteht jedoch eine Verbindung zwischen den beiden durch das Septum voneinander getrennten Atriumhälften. Noch bevor nämlich das Septum primum mit den Endokardkissen verwächst, bildet sich in seinem hinteren oberen Abschnitte eine (eventuell auch mehr als eine) Lücke aus, welche als Foramen ovale primum bezeichnet wird (Abb. 580, 381). Indem sie sich rasch vergrößert, bringt sie einen großen Teil des Septum primum zum Schwunde, bis dieses nur mehr einen das große Foramen ovale primum von vorne oben nach unten hinten umgreifenden Halbring darstellt. Durch das Foramen ovale primum stehen daher die beiden Atrien in offener Verbindung, so daß das Blut aus dem rechten in das linke Atrium strömen kann. Der Verschluß dieser Öffnung erfolgt erst nach der Bildung einer zweiten Scheidewand (Abb. 580, 583), des Septum secundum (atriorum). Es entsteht rechts vom Septum primum an der hinteren oberen Vorhofswand und wächst zu einer an der oberen und vorderen Wand sagittal eingestellten Ringfalte aus. Auch dieses Septum ist demnach keine Scheidewand zwischen den beiden Atrien, umsäumt vielmehr eine rechts vom Septum primum befindliche weite Öffnung —

das **Foramen ovale secundum**. Es öffnet sich vermittels des links von ihm liegenden **Foramen ovale primum** in den linken Vorhof. Das **Septum secundum** nähert sich nun dem **Septum primum** und verwächst mit ihm, wobei sich die beiden Septen derart gegeneinander verschieben, daß der untere vordere

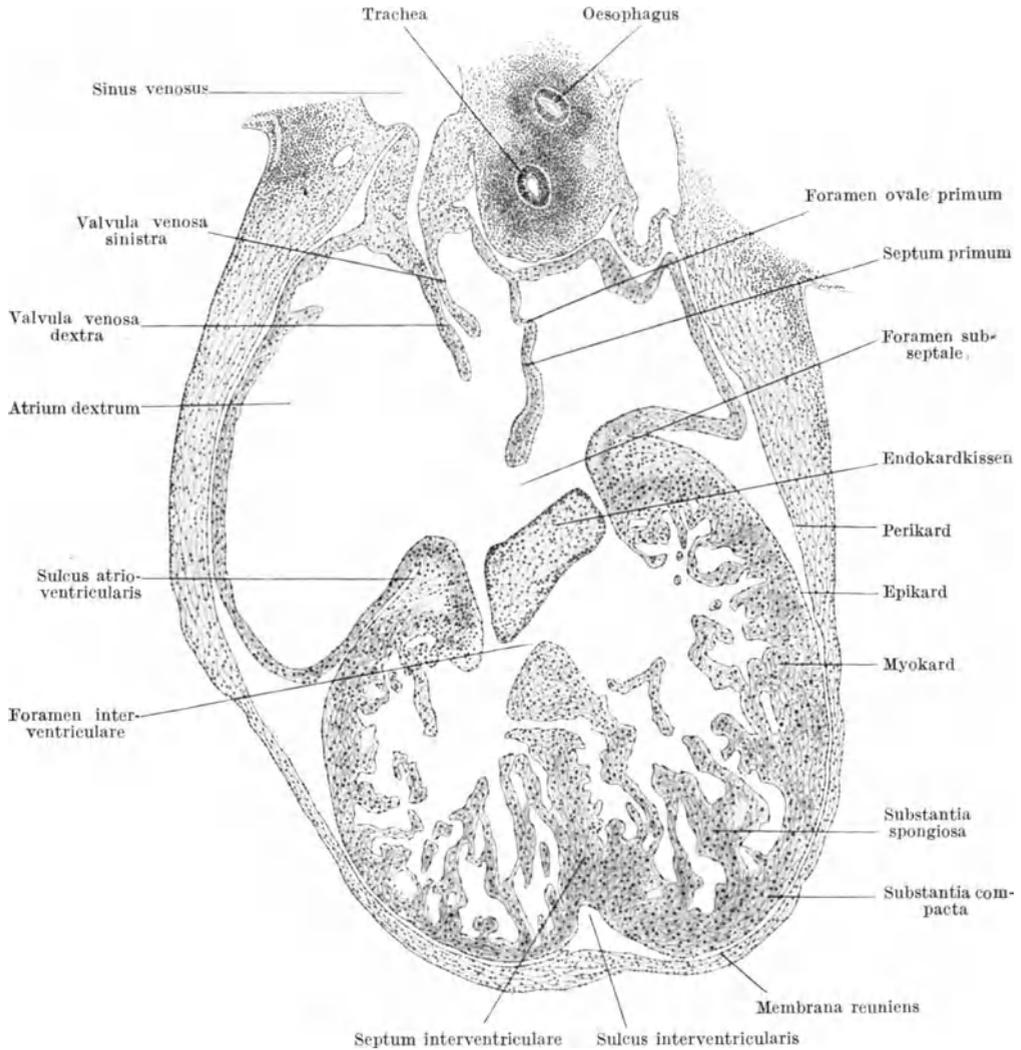


Abb. 581. Schnitt durch das Herz eines 10 mm langen menschlichen Embryo. 45fache Vergrößerung.

Abschnitt des **Septum primum** links vom **Septum secundum** auf die hintere obere Wand des Vorhofes vorwächst und sich dort verbreitert, während rechts von ihm der vordere Abschnitt des **Septum secundum** nach abwärts wächst. Der freie Rand des **Septum primum**, welcher das **Foramen ovale primum** umsäumt, sieht nunmehr nach vorne oben, jener des **Septum secundum**, welcher das **Foramen ovale secundum** umrahmt, nach hinten unten. Durch die Verwachsung der beiden Septen miteinander wird die vordere Umrahmung des **Foramen ovale secundum** verdickt. Nachdem später eine Vermehrung der Muskulatur

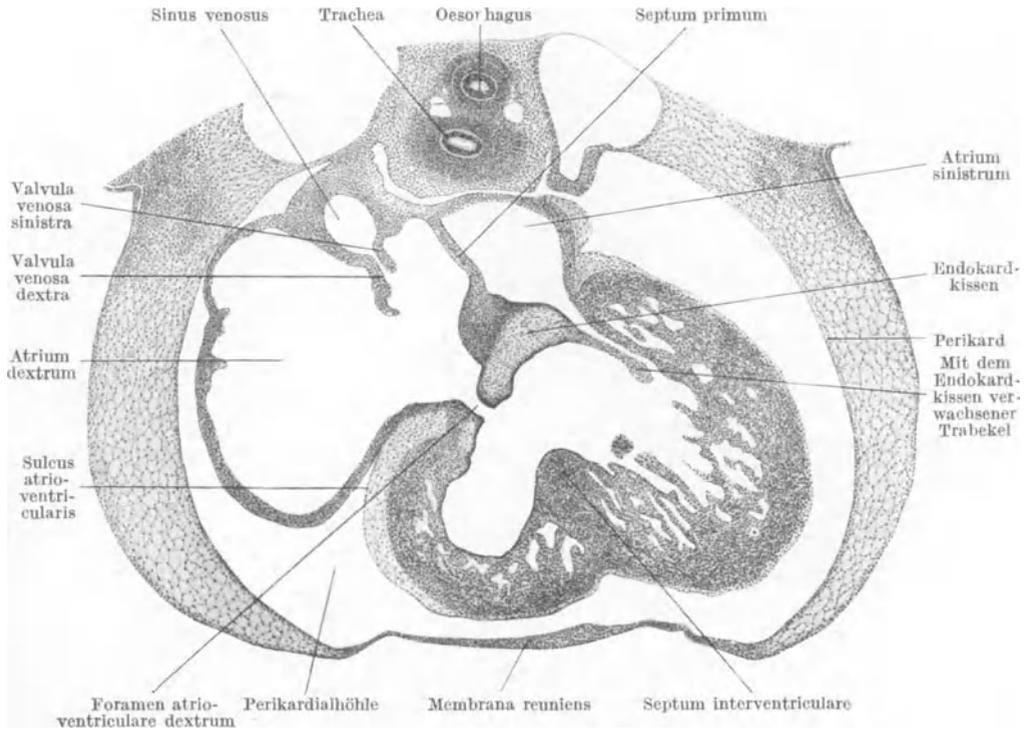


Abb. 582. Schnitt durch das Herz eines 7 mm langen menschlichen Embryo. 37fache Vergrößerung.

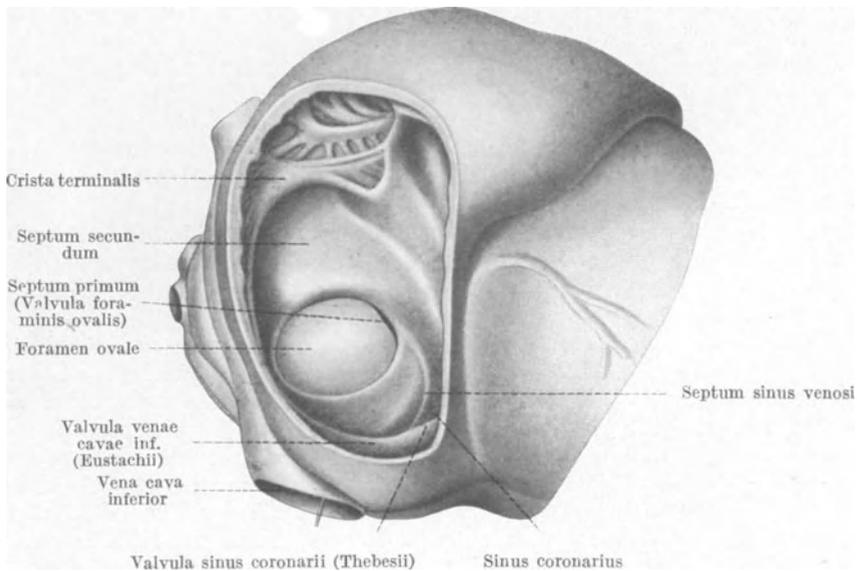


Abb. 583. Vorhofscheidewand eines 31 cm langen menschlichen Embryo. Von rechts aus gesehen. Modell von BORN.

in dieser Umrahmung eingetreten ist, verdickt sie sich stärker und wird so zum *Limbus foraminis* (später: *fossae*) *ovalis* (Abb. 583). Der hinter dem Foramen ovale primum und links vom Foramen ovale secundum befindliche Abschnitt des Septum primum wird zur *Valvula foraminis ovalis*. Diese bildet demnach den hinteren Abschnitt der Vorhofsscheidewand. So lange das vor ihr befindliche Foramen ovale primum offen ist, communicieren die beiden Vorhöfe miteinander. Der Verschuß dieser Öffnung findet erst nach der Geburt und zwar in der Weise statt, daß der freie vordere Rand der *Valvula foraminis ovalis* mit dem *Limbus foraminis ovalis* verwächst. Das Foramen ovale secundum wird damit zur *Fossa ovalis* und die beiden Vorhöfe sind nunmehr durch das *Septum atriorum* vollkommen gegeneinander abgeschlossen.

Der Verschuß des Foramen ovale beginnt zwar gleich nach der Geburt und kann bereits nach 2—3 Wochen beendet sein. Sehr oft jedoch wird er erst im 2. Lebensjahre beendet — falls er überhaupt vollständig erfolgt: Bei 23% der Erwachsenen ist dies nämlich nicht der Fall. Funktionelle Störungen werden durch den unvollständigen Verschuß nur dann bewirkt, wenn die *Valvula foraminis ovalis* mit ihrem vorderen Rande nicht bis zum *Limbus* reicht oder wenn der Blutdruck im linken Vorhof nicht genügt, um sie zur Anlagerung an das *Septum secundum* zu veranlassen.

An der Umrandung des Foramen ovale secundum und an der Bildung der Vorhofsscheidewand beteiligt sich noch ein anderes Gebilde, nämlich die *Valvula venosa sinistra*. Von den beiden erwähnten den *Sinus venosus* vom primitiven Vorhofe scheidenden Furchen schneidet die linke tiefer als die rechte ein. Die Einmündungsstelle des *Sinus* in den primitiven Vorhof wird daher nach rechts, in das Gebiet der rechten Vorkammeranlage verschoben. Die früher quer-ovale Mündungsöffnung des *Sinus venosus* wird zu einem längs-ovalen Schlitz umgestaltet, welcher an seinen beiden Längsseiten mit Klappen versehen wird und trichterförmig in die Lichtung des Atriums vorspringt (Abbildung 580—582). Von diesen Klappen tritt zuerst die rechte, dann die linke auf, und zwar beide als Falten der Atriumwand. Sie werden als rechte und linke Sinusklappe, *Valvula venosa dextra* und *sinistra* bezeichnet. Die Klappen verhindern den Rückfluß des Blutes aus dem Vorhofe in den *Sinus venosus*. Die rechte Klappe ist stärker als die linke und so gestellt, daß sie das aus dem *Sinus venosus* kommende Blut nach links hin, gegen das Foramen ovale ablenkt, so daß es nicht in die (rechte) Kammer, sondern in den linken Vorhof abfließt. Das Umschlagen der Sinusklappen wird dadurch verhindert, daß sich ihre kranialen Enden zu einer Leiste vereinigen, welche zur vorderen Vorhofswand zieht. Sie wird als *Septum spurium* (*atriorum*) bezeichnet und liegt rechts von der Vorhofsscheidewand (Abb. 580). Zwischen dieser und dem *Septum spurium* ist die kraniale Vorhofswand vorgebuchtet. Dieser vorgebuchtete Abschnitt der kranialen Vorhofswand wird als *Spatium interseptovalvulare* bezeichnet (Abb. 580).

Indem nun dieser vorgebuchtete Abschnitt später im Wachstum zurückbleibt, verkürzt sich der Abstand zwischen der Vorhofsscheidewand und dem *Septum spurium*. Infolgedessen nähert sich auch die *Valvula venosa sinistra* der Vorhofsscheidewand, bis ihr oberer und ihr mittlerer Abschnitt mit dem *Septum primum* verwachsen, während sich ihr unterer Abschnitt mit dem unteren Rande des *Septum secundum* vereinigt und so den *Limbus foraminis ovalis* vervollständigt.

Auch die *Valvula venosa dextra* verfällt zum Teile der Rückbildung. Ihr oberer Abschnitt und das *Septum spurium* flachen sich ab und bilden nunmehr eine von der hinteren zur oberen Vorhofswand ziehende niedrige Leiste, die *Crista terminalis*, welche sich später durch Zunahme ihrer Muskelfasern verdickt (Abb. 583).

Der untere Abschnitt der rechten Sinusklappe wird durch das Sinusseptum (Septum sinus venosi) in zwei Schenkel geteilt (Abb. 583). Dieses Sinusseptum ist eine in der Mitte des Sinusquerstückes entstehende und die beiden Hälften des Sinusquerstückes — unvollkommen — voneinander trennende spornartige Erhebung, welche von außen nach innen in den unteren Abschnitt der rechten Sinusklappe einschneidet und ihn in zwei ungleich große Abschnitte teilt: Der längere umgreift die an der Grenze zwischen dem rechten Sinushorn und dem Sinusquerstücke befindliche Mündung der unteren Hohlvene und gestaltet sich zur *Valvula venae cavae (Eustachii)*. Der kürzere, das Endstück der rechten Sinusklappe bildende Schenkel umgreift die Mündung des aus der linken Hälfte des Sinusquerstückes entstandenen Sinus coronarius und liefert die *Valvula sinus coronarii (Thebesii)*, (Abb. 583). Die Mündungsöffnungen der beiden Hohlvenen sind sehr weit und liegen unmittelbar nebeneinander.

Während der Rückbildung der Sinuskappen finden auch Veränderungen am Sinus selbst statt. Das linke Sinushorn wird immer kleiner, das rechte wird in die hintere Vorhofswand aufgenommen. Diese Einbeziehung eines Teiles des Sinus in den rechten Vorhof erfolgt durch das rasche Wachstum des Vorhofes, unter Abflachung der den Sinus vom Vorhofe trennenden Furche und unter Dehnung der Sinuswand selbst. Nach Rückbildung der Sinuskappen erfolgt eine weitere Einbeziehung des Sinus in den Vorhof. In die Bildung des rechten Vorhofes werden auf diese Weise einbezogen die rechte Hälfte des Sinusquerstückes und das rechte Sinushorn, sowie die linke Hälfte des Sinusquerstückes, welche als Sinus coronarius cordis erhalten bleibt. Das linke Sinushorn dagegen bildet sich zurück. Nur seine Spitze erhält sich im Endstücke der *Vena obliqua atrii sinistri*.

Die Wand des rechten Vorhofes geht demnach teils aus dem primitiven rechten Vorhofe, teils aus dem Sinus venosus hervor. Das rechte Herzohr und der ventromediale Abschnitt der rechten Vorkammer entstammen dem primitiven Vorhofe, der dorsolaterale Abschnitt dem Sinus venosus. Während der aus dem Sinus entstandene Abschnitt eine glatte Innenfläche besitzt, ist die Innenfläche des aus dem primitiven Vorhofe stammenden Abschnittes infolge der ungleich starken Ausbildung ihrer Muskelwand uneben (*Musculi pectinati, Limbus fossae ovalis*, Abb. 583).

Wie zur Bildung der rechten Vorkammer nicht allein die rechte Hälfte des primitiven Vorhofes verwendet wird, so entsteht auch die linke Vorkammer nicht allein aus der linken Hälfte des primitiven Vorhofes. Links vom Septum primum mündet in den primitiven Vorhof eine Vene, die *Vena pulmonalis* (Abb. 580). Sie nimmt in einiger Entfernung vom Vorhofe zwei Venen auf, die von den beiden Lungenanlagen kommenden Venen, welche sich selbst wieder in je zwei Äste teilen. Durch die Vergrößerung des primitiven Vorhofes wird — wie rechterseits der Sinus venosus — die *Vena pulmonalis* ausgedehnt und in die Vorhofswand einbezogen. Nunmehr münden die beiden Äste der *Vena pulmonalis*, also zwei *Venae pulmonales*, in den linken Vorhof. Auch diese Äste werden hierauf in den linken Vorhof aufgenommen, so daß nunmehr deren Zweige unmittelbar in den linken Vorhof einmünden. So kommt es, daß später links und rechts je zwei *Venae pulmonales* in die linke Vorkammer eintreten. Teilt sich einer der beiden Zweige der ursprünglichen einfachen *Vena pulmonalis* statt in zwei in drei Äste, so münden auf der betreffenden Seite drei *Venae pulmonales* in die Vorkammer ein. An der fertigen linken Vorkammer entstammt der mit *Musculi pectinati* versehene Wandabschnitt — Herzohr, medialer Vorkammerteil — dem primitiven Vorhofe, der größere, mit glatter Innenfläche versehene Abschnitt entsteht aus der *Vena pulmonalis* und aus ihren beiden Seitenästen.

### Die Ausbildung der Kammern.

Von den beiden früher erwähnten Ventrikelschenkeln des Kammerteiles des Herzschlauches ist der rechte aufsteigende dünner und kürzer als der linke absteigende. Zwischen diese beiden Schenkel und den Bulbus cordis schneidet die Bulboventrikularspalte ein, welcher im Inneren des Herzschlauches eine Leiste, die *Crista bulbo-ventricularis* entspricht. Nachdem sich der Herzschlauch stärker gekrümmt hat und die Anlagen der Herzohren ventralwärts vorgewachsen sind (Abb. 576), wird der Bulboventrikularspalt zur Bulboaurikularspalte, *Sulcus bulboauricularis* und die ihr im Inneren des Herzens entsprechende Leiste zur *Crista bulboauricularis*. Diese Leiste kann als die primäre Kammerscheidewand, *Septum interventriculare primum* bezeichnet werden, da sie die beiden Schenkel der im übrigen noch einfachen Kammeranlage, zum Teile wenigstens, voneinander trennt (Abb. 578 a). Die beiden Ventrikelschenkel können als die primären Kammern bezeichnet werden, da aus ihnen die beiden Kammern hervorgehen. Diese beiden Schenkel legen sich nun mit ihren einander zugekehrten Wänden aneinander und verwachsen, wobei sich die primäre Kammerscheidewand in kranialer Richtung bis auf einen kleinen Rest rückbildet, so daß die Lichtung der Kammeranlage eine einheitliche wird (Abb. 578 b). Dieser Vorgang erfolgt gleichzeitig mit der Verschiebung des *Foramen atrio-ventriculare* gegen die Mitte zu. Als Rest der *Crista bulboauricularis* erhält sich in der rechten Kammer die *Crista supra-ventricularis*.

Während noch die primäre Kammerscheidewand schwindet, beginnt sich bereits die bleibende Scheidewand zwischen den beiden Herzkammern auszubilden. An der der späteren Herzspitze entsprechenden, caudalwärts gerichteten Umbiegungsstelle der beiden Kammerschenkel ineinander, also am Scheitel der Herzschleife, tritt außen eine etwas nach rechts von der Mittellinie der Herzschleife gelegene Längsfurche auf, der *Sulcus interventricularis* (Abb. 578 b, c, 580, 581). Dadurch beginnt sich an der Außenfläche des Kammerteiles der Herzschleife eine Scheidung in zwei Hälften, in die beiden Kammern, auszubilden. Dieser *Sulcus interventricularis* vertieft sich, und zwar deshalb, weil sich die Kammerwände stärker vorwölben; hierbei verlängert er sich gleichzeitig an der Herzoberfläche nach aufwärts.

Im Inneren der Herzschleife ist die Muskulatur an der Umbiegungsstelle der Kammerschenkel ineinander von vornherein stärker ausgebildet, wodurch hier ein kompakter Wulst entsteht. Dieser wächst nun in einer leichten Spirale nach aufwärts gegen das *Foramen atrioventriculare commune* zu und bildet sich so allmählich zu einer die beiden primären Kammern innen voneinander trennenden Scheidewand aus (Abb. 578, 584), zum bleibenden *Septum interventriculare*. So lange dieses *Septum* noch im Vorwachsen nach aufwärts begriffen, also noch nicht vollständig ist, stehen die beiden primären Kammern vermittels des über dem oberen Rande des *Septum* befindlichen Raumes — des *Foramen interventriculare* — miteinander in Verbindung. Dieser Raum wird durch das Vorwachsen des *Septum* immer mehr eingengt. Der obere Rand des *Septum* wächst schließlich mit seinem vorderen Abschnitte bis an den Rest der *Crista bulboauricularis* und an den vorderen Rand des *Septum bulbi* heran, mit denen er verwächst; mit seinem hinteren Abschnitte gelangt er an die rechten, miteinander verwachsenden Randhöcker der beiden Endokardkissen des *Foramen atrioventriculare commune* und vereinigt sich mit ihnen. Da aber der obere Rand des *Septum interventriculare* nach aufwärts konkav ist, bleibt zwischen ihm, dem nach abwärts konkaven *Septum bulbi* und den rechten Randhöckern der Endokardkissen eine kleine Lücke bestehen

(auch als Foramen interventriculare secundum bezeichnet). Der Verschluß dieser Lücke erfolgt im Gegensatze zum Foramen ovale noch vor der Geburt, und zwar dadurch, daß das Septum bulbi nach abwärts wächst und sich vorne mit dem Septum interventriculare, hinten mit den rechten Randhöckern der Endokardkissen vereinigt. Die aus dem nach abwärts vorgewachsenen Septum bulbi entstandene Membran ist die Pars membranacea septi. Sie enthält zum Unterschiede von dem übrigen Abschnitte der Kammerscheidewand keine Muskelfasern, da sie ja aus dem rein bindegewebigen Septum bulbi entstanden ist.

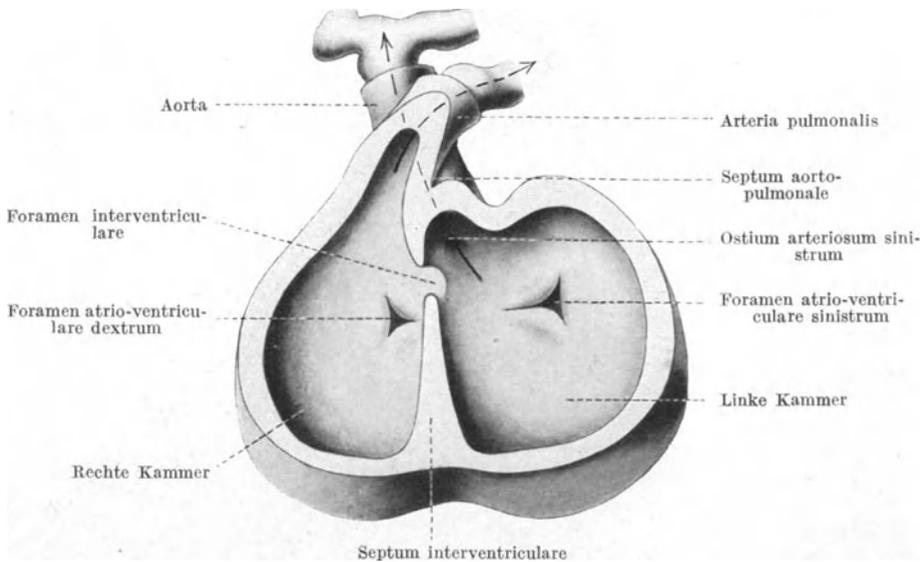


Abb. 584. Herz eines menschlichen Embryo von 7,5 mm Nacken-Steiß-Länge. Die vordere Wand der Kammern ist entfernt. Nach KOLLMANN.

Wie bereits geschildert wurde, vereinigt sich das Septum primum atriorum mit dem Mittelabschnitte der beiden Endokardkissen des Foramen atrio-ventriculare commune (Abb. 582). Diese Mittelabschnitte verwachsen selbst miteinander und stellen sich dann in die Ebene des Septum atriorum und des Septum ventriculorum ein. Sie werden dadurch zu einem Teile der Scheidewand sowohl der Vorhöfe als auch der Kammern und bilden das Septum atrioventriculare. Rechts von ihm liegt der rechte Vorhof, links der Conus aortae.

Der proximale, dem Kammerteile des Herzschlauches nähere Abschnitt des Bulbus cordis erweitert sich und wird hierauf in den Kammerteil des Herzens, d. h. in die aufsteigende Kammerschleife einbezogen. Man kann daher an dem Bulbus cordis den erweiterten, in die Herzkammern aufgehenden proximalen Kammerabschnitt und den schmäleren, in den Truncus arteriosus sich fortsetzenden distalen Truncusabschnitt unterscheiden. Durch das Septum bulbi und durch dessen Fortsetzung in den Truncus arteriosus werden der distale Bulbusabschnitt und der Truncus arteriosus in die Arteria pulmonalis und Aorta geteilt, was im nachfolgenden Abschnitte näher geschildert werden soll. Das Septum bulbi wächst nun derart nach abwärts, daß es den erweiterten Abschnitt des aufsteigenden Kammerschenkels, also das kraniale Ende des Kammerteiles des Herzens, in eine vordere rechte und eine hintere linke Hälfte teilt (Abb. 584). Diese beiden Hälften übergehen kranialwärts in die

beiden durch das Septum bulbi voneinander getrennten Gefäße, d. h. also in die Arteria pulmonalis und in die Aorta, sie bilden daher später die „Ausflußröhren“ oder „Ausströmungsteile“ der beiden Herzkammern.

Von den beiden Schenkeln des Kammerteiles des Herzens ist der linke ursprünglich weiter als der rechte (Abb. 575, 576). Der rechte weitet sich aber später aus und nimmt ferner den proximalen Bulbusabschnitt in sich auf, so daß der Gegensatz in der Größe zwischen den beiden Kammeranlagen ausgeglichen wird. Die Ungleichheit zugunsten der linken Kammer bildet sich dann dadurch aus, daß das Septum interventriculare nicht gegen die Mitte des Foramen atrio-ventriculare commune, sondern gegen die rechten Randhöcker der Endokardkissen vorwächst und dadurch der linken Kammer einen größeren Abschnitt des Kammerteiles des Herzens zuweist (Abb. 584).

### Die Entwicklung des Septum bulbi und des Septum aortopulmonale.

Im proximalen Abschnitte des Bulbus cordis wuchert das Endokard an bestimmten Stellen, wodurch zwei Längswülste entstehen, die proximalen Bulbuswülste (A und B, oder 1 und 3, Abb. 585). Sie verlaufen spiralförmig an der Innenfläche des Bulbus, der eine (A oder 1) von der vorderen Wand des

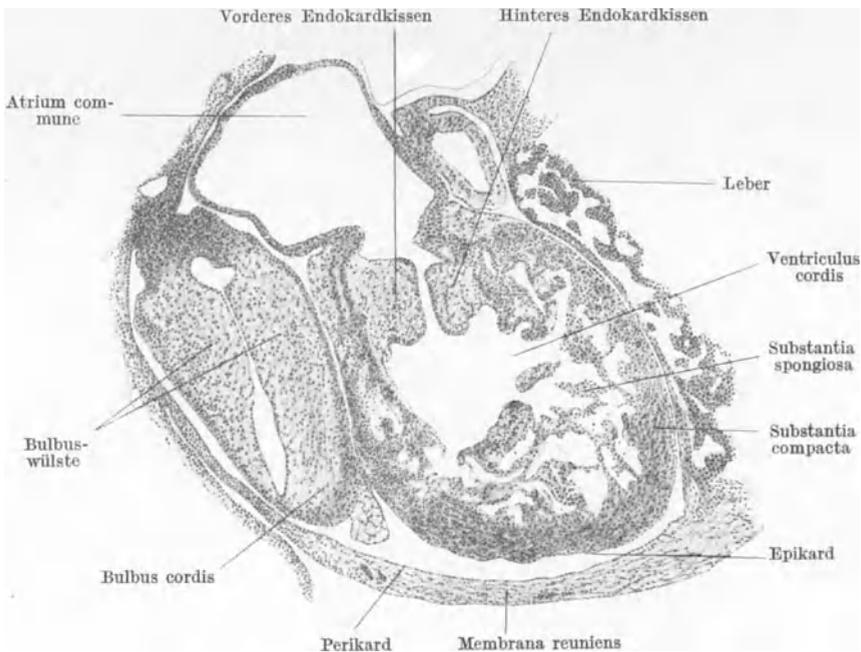


Abb. 585. Längsschnitt durch das Herz eines 7 mm langen menschlichen Embryo.  
55fache Vergrößerung.

Kammerendes des Bulbus distalwärts zur linken hinteren Wand, der andere (B oder 3) von der hinteren Wand des Kammerendes distalwärts nach rechts zur vorderen Wand des Bulbus. Im distalen Abschnitte des Bulbus sind vier Bulbuswülste vorhanden, die distalen Bulbuswülste (1—4, gezählt von dem distal rechts gelegenen Wulste proximalwärts nach links hinten). Der distale Bulbuswulst 1 ist die Fortsetzung des proximalen Bulbuswulstes 1 zur rechten Wand des distalen Bulbusabschnittes, der distale Bulbuswulst 3 die Fortsetzung des proximalen Bulbuswulstes 3 zur linken Wand des distalen Bulbusabschnittes.

Die Bulbuswülste 2 und 4 sind viel schwächer ausgebildet als die beiden anderen Wülste. Sie verlaufen zwischen den Bulbuswülsten 1 und 3, und zwar der eine (2) von links distalwärts nach hinten, der andere (4) von rechts distalwärts nach vorne (Abb. 586).

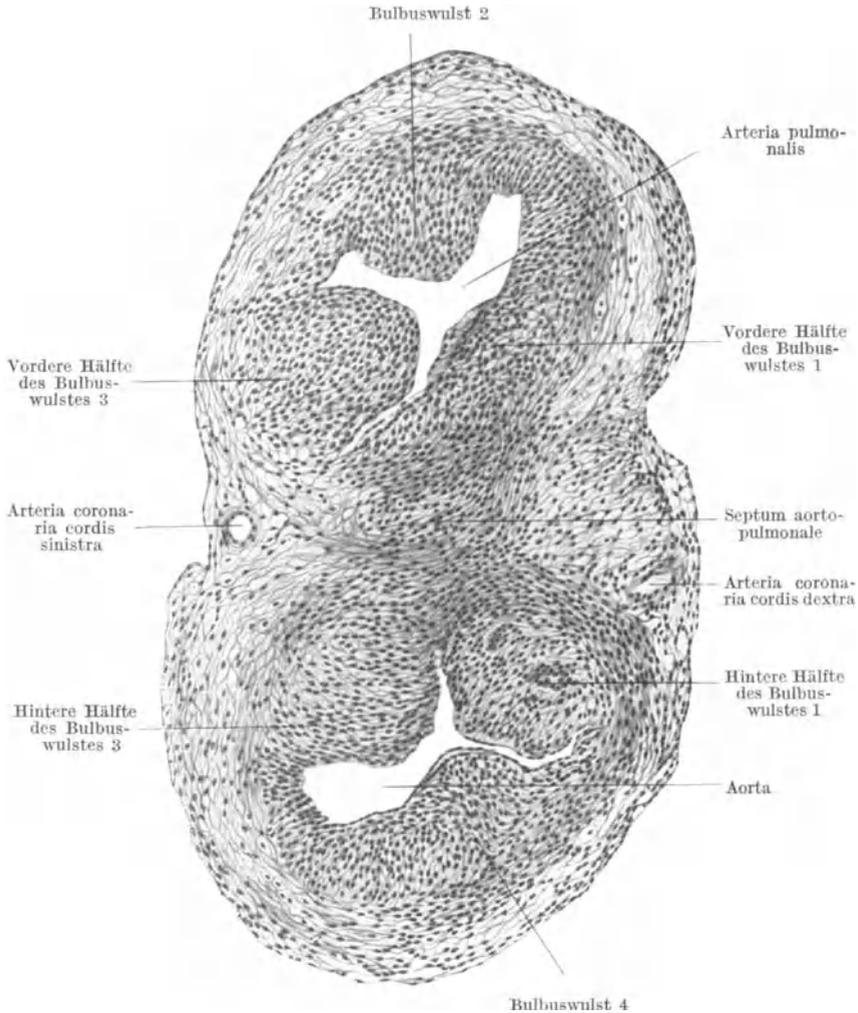


Abb. 586. Querschnitt durch den Truncus arteriosus eines 20 mm langen menschlichen Embryo. 107fache Vergrößerung.

Indem sich hierauf die beiden größeren Bulbuswülste in den beiden Abschnitten des Bulbus in der Mittellinie miteinander vereinigen, entsteht im Bulbus eine mediane Scheidewand, das Bulbusseptum, Septum bulbi (Abb. 578 b), an welchem man, wie am Bulbus, einen proximalen und einen distalen Abschnitt unterscheiden kann, das proximale und das distale Bulbusseptum. Das proximale Bulbusseptum verjüngt sich nach abwärts und endet mit seinem vorderen Ausläufer, dem Bulbuswulste A, im vorderen Rande des Septum interventriculare, mit seinem hinteren Ausläufer, dem Bulbuswulste B, rechts vom rechten Randhöcker des vorderen Endokardkissens.

Auch im Truncus arteriosus bildet sich eine Scheidewand aus, und zwar zwischen den Abgangsstellen des 4. und 6. Aortenbogens vom Truncus. Der Truncus arteriosus wird dadurch in zwei Stämme, in die Arteria pulmonalis und Aorta geteilt (Abb. 586, 583, 578), weshalb diese Scheidewand als Septum aortopulmonale oder aorticopulmonale bezeichnet wird. Diese Scheidewand wächst auf das distale Bulbusseptum zu und vereinigt sich mit ihm. Da nun der distale Bulbusabschnitt selbst durch das distale Bulbusseptum in zwei Abschnitte geteilt ist, setzt sich die Arteria pulmonalis in den einen (vorderen), die Aorta in den anderen (hinteren) Bulbusabschnitt fort. Der distale Bulbusabschnitt liefert auf diese Weise die Wurzeln der Aorta und der Arteria pulmonalis, während der proximale Abschnitt in die Bildung der Kammern einbezogen wird. Sein aus den zwei proximalen Bulbuswülsten entstandenes Septum bildet, wie bereits geschildert wurde, die Pars membranacea septi und scheidet die Ausflußröhren der beiden Kammern derart voneinander, daß die Ausflußröhre der rechten Kammer der Arteria pulmonalis, die Ausflußröhre der linken Kammer der Aorta zugewiesen wird (Abb. 578, 584). Die Übergangsstellen der Ausflußröhren der Kammern in die beiden aus dem distalen Bulbusabschnitte entstehenden Wurzeln der Aorta und der Arteria pulmonalis werden zum Ostium arteriosum dextrum und sinistrum. Das Ostium arteriosum sinistrum liegt links von der Verschlusstelle des Foramen interventriculare und die Pars membranacea septi wird dadurch zu einem Bestandteile der rechten Wand der Aortenwurzel. Das Ostium arteriosum dextrum liegt vor und über der Verschlusstelle des Foramen interventriculare. Das Ostium atrioventriculare (venosum) dextrum liegt unmittelbar rechts von dieser Verschlusstelle, während das Ostium atrioventriculare sinistrum von ihr durch die ganze Breite der miteinander verwachsenen Endokardkissen geschieden ist.

Die Scheidung zwischen der Arteria pulmonalis und der Aorta kommt auch äußerlich dadurch zum Ausdruck, daß sich zwischen ihnen distal eine Furche ausbildet (Abb. 584). Entsprechend dem sich bildenden Septum aortopulmonale rückt diese Furche proximalwärts, also gegen das Herz zu, vor. Da sie sich hierbei gleichzeitig vertieft, werden die beiden Gefäße vollkommen voneinander geschieden und erhalten so einen kreisrunden Querschnitt. Da aber diese Furche unterhalb des gemeinsamen epikardialen Überzuges der beiden Gefäße einschneidet, bleibt der Epikardialüberzug beider Gefäße auch fernerhin ein gemeinsamer und weist so auch noch beim Erwachsenen auf die Entstehung dieser beiden Gefäße aus einem gemeinsamen Stamme, aus dem Truncus arteriosus, hin.

Entsprechend der früher angegebenen Verlaufsrichtung der beiden großen Bulbuswülste, aus deren Vereinigung das Septum bulbi entsteht, ist das Septum bulbi spiralig, und zwar so gedreht, daß es unmittelbar über dem Herzen schief frontal, höher oben sagittal und dann wieder frontal eingestellt ist. Infolgedessen liegen Aorta und Arteria pulmonalis mit ihren Anfangsteilen hintereinander (Abb. 584), weiter distal neben und dann wieder hintereinander (und zwar der Ramus dexter arteriae pulmonalis hinter der Aorta ascendens, der Ramus sinister vor der Aorta descendens).

### Die Bildung der Valvulae semilunares.

Nach der früheren Beschreibung werden die beiden proximalen, zum „proximalen Bulbusseptum“ verwachsenen Bulbuswülste zur Bildung der Kammer-scheidewand (der Pars membranacea septi) verbraucht, während sich die vier distalen Bulbuswülste erhalten. Die beiden größeren von den vier distalen Bulbuswülsten verwachsen in ihrer Mitte zur Bildung des distalen Bulbusseptum

miteinander. Dadurch kommt es zur Teilung dieser beiden größeren Bulbuswülste in je zwei Abschnitte. Der eine dieser Abschnitte — der vordere — wird der vor dem Septum liegenden Arteria pulmonalis zugewiesen, der hintere Abschnitt muß der Aorta zufallen, da sie hinter dem Septum bulbi liegt. Da nun jedem dieser beiden Gefäße auch noch je einer von den beiden kleineren distalen

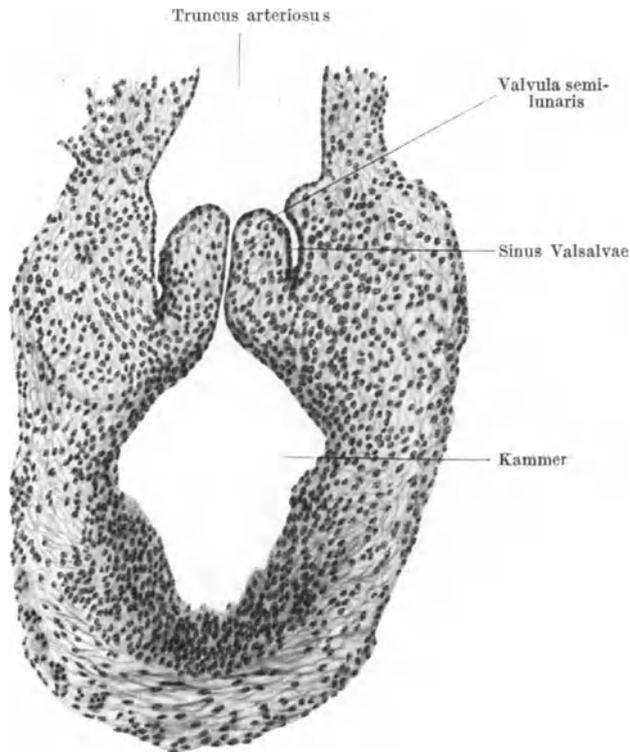


Abb. 587. Längsschnitt durch den Truncus arteriosus eines 15 mm langen menschlichen Embryo. 123fache Vergrößerung.

Bulbuswülsten zufällt, befinden sich in jedem der beiden Gefäße drei Bulbuswülste: Die Aorta enthält an ihren beiden Seiten je eine Hälfte der beiden großen Bulbuswülste 1 und 3, hinten den kleinen Bulbuswulst 4, die Arteria pulmonalis an den Seiten die Hälften der Bulbuswülste 1 und 3, vorne den Bulbuswulst 2 (Abb. 586).

Sowohl in der Aorta, wie auch in der Arteria pulmonalis sind demnach drei aus Endokardwucherungen gebildete Längswülste vorhanden, in der Aorta ein hinterer und zwei seitliche, in der Arteria pulmonalis ein vorderer und zwei seitliche. Die distalen Abschnitte dieser Wülste flachen sich bald ab und verschwinden, während sich die proximalen Abschnitte erhalten und sogar erhöhen. Diese erhalten bleibenden proximalen Abschnitte werden nun ausgehöhlt, so daß zwischen ihnen und der Gefäßwand Hohlräume, die Sinus Valsalvae, entstehen (Abb. 587). Die Bulbuswülste werden dadurch zu den Taschenklappen, Valvulae semilunares. Ihre Noduli Arantii entsprechen Stellen, an welchen sich die Endokardwucherungen besser erhalten.

### Die Ausbildung der Wandmuskulatur des Herzens und der Atrioventrikularklappen.

Vorhof- und Kammermuskulatur gehen ursprünglich unmittelbar ineinander über. Schon im 2. Fetalmonate tritt jedoch im Grunde des Sulcus atrioventricularis embryonales Bindegewebe auf, welches in die Tiefe wuchert und sich — als Anlage des Annulus fibrosus — zwischen die Vorhof- und Kammermuskulatur keilförmig einschiebt. So wird allmählich eine völlige Scheidung zwischen den Vorhof- und Kammerwandmuskeln bewirkt, bis auf einen schmalen, vom Sinus venosus zur Kammerscheidewand ziehenden, dorsomedial von den Ostia venosa gelegenen Streifen, innerhalb dessen die Muskulatur der hinteren Wand des rechten Vorhofes in die Kammerscheidewand übergeht. Dieser Streifen bildet das Reizleitungssystem des Herzens, das sich in den Sinusknoten und in das Atrioventrikularbündel sondert. Die Muskelfasern dieses Streifens bewahren dauernd ihren embryonalen Charakter (Protoplasma-reichtum, oberflächliche Lage der Muskelfibrillen), während sich die übrigen Muskelfasern der Herzwand weiter differenzieren und in besonderer Weise ausbilden.

Die Muskulatur der Vorkammern entwickelt sich in weit geringerem Ausmaße als jene der Kammern und bildet auch keine spongiöse Schichte aus (Abb. 577, 580—582, 585, 292). Die Vorkammerwände bleiben daher dünn, ihre Innenfläche ist bis auf jene Zone, in welcher sich Musculi pectinati und die Faserzüge des Limbus fossae ovalis ausbilden, glatt (Abb. 583). Als Rest des Sinusquerstückes besitzt auch der Sinus coronarius einen Muskelbelag. Auch die Mündungsstellen der Venae pulmonales und der Hohlvenen besitzen Muskeln.

Im Bereiche der Kammern bildet sich, wie erwähnt wurde, außer der äußeren kompakten auch eine mächtige spongiöse Schichte aus, welche aus zahlreichen Trabekeln besteht. Einzelne dieser Trabekeln sind besonders stark und stellen die Anlagen der Musculi papillares und der Chordae tendineae dar. Die Endokardkissen werden durch die Zunahme der Trabekel unterminiert und ragen infolgedessen wulstartig in die Lichtung des Herzens vor. Das Gewebe der Endokardkissen geht unmittelbar in die Trabekel der Kammerwand über (Abb. 585). Dieses Gewebe der Endokardkissen differenziert sich nun in die Segelklappen, Valvulae atrioventriculares s. cuspidales, von welchen am rechten Ostium venosum drei, am linken zwei entstehen (Valvula tri- und bicuspidalis). An jenen Stellen, an welchen sich die Endokardkissen nicht vollständig in Klappenbindegewebe umbilden, entstehen die Noduli Albini. Der mit den Endokardkissen verbundene Abschnitt der Trabekel wandelt sich in Bindegewebe um und bildet so die Chordae tendineae. Der muskulös bleibende Abschnitt der Trabekel liefert die Musculi papillares. Die nicht mit den Endokardkissen in Zusammenhang stehenden Trabekel bleiben als Trabeculae carneaee bestehen.

Solange die Segelklappen nicht ausgebildet sind, wird der Abschluß der Vorkammer gegen die Kammer wahrscheinlich dadurch bewirkt, daß sich die ringförmige Muskulatur im Umkreise des Foramen atrioventriculare zusammenzieht. Dadurch werden die Endokardkissen aneinander gepreßt und so das Foramen atrioventriculare verschlossen.

Das spongiöse Balkenwerk der Trabekel ragt ursprünglich weit in die Lichtung der Herzkammer vor, so daß diese stark eingeengt wird (Abb. 577, 581, 582, 585). Später legen sich die Trabekel immer mehr der äußeren, kompakten Schichte an. Dadurch wird der Unterschied zwischen der kompakten und der spongiösen Schichte immer mehr ausgeglichen, die Kammerwände werden kompakter und ihre Innenfläche glatter, letzteres auch aus dem Grunde, weil sich das Endokard immer dichter dem Myokard anlegt.

Der Unterschied in der Wanddicke zwischen den beiden Kammern bildet sich erst nach der Geburt, und zwar rasch stärker aus. Denn die Scheidung zwischen dem Körper- und dem Lungenkreislauf erfolgt erst nach der Geburt und dann erst hat die linke Kammer die größere Arbeit zu leisten. Doch ist die linke Kammerwand bereits bei älteren Feten etwas dicker als die rechte.

### Die Größenzunahme des Herzens.

Auf die verhältnismäßig bedeutende Größe des früh-embryonalen Herzens und auf die dadurch verursachte Bildung des Herzwulstes wurde bereits hingewiesen. Zu Ende des 1. Monats bildet das Herz etwa ein Zehntel des ganzen Körpers. Gegenüber dem Körperwachstum bleibt dann das Herz zurück: Bei 10 cm langen Feten ist es noch dreimal größer als die Faust, bei Neugeborenen besitzt es nur noch Faustgröße. Doch ist es trotzdem noch verhältnismäßig etwa doppelt so groß als beim Erwachsenen. Auch im Verhältnisse zum Brustkorbe ist es beim Fetus und bei Kindern größer als später. Das absolute Wachstum des Herzens ist in den drei ersten Fetalmonaten größer als in den folgenden; es sinkt vom 2.—7. Lebensjahre bedeutend ab, um dann in der Reifungszeit sein Höchstmaß zu erreichen. Vom fünften Lebensjahre ab soll das Herz bei Knaben rascher wachsen als bei Mädchen.

### Lageveränderungen des Herzens.

Die Anlage des Herzens befindet sich ursprünglich in dem später der oberen Halsgegend entsprechenden Gebiete des embryonalen Körpers (daher auch der Name: „Halshöhle“ für die Perikardialhöhle, Abb. 573, 575, 589). Sie liegt median-symmetrisch. Um seine spätere Lage einzunehmen, muß sich daher das Herz caudalwärts verschieben und außerdem schief zur Medianebene einstellen. Die caudale Verschiebung findet zuerst rasch bis zur oberen Brustgegend, dann langsamer statt. Bei 11 mm langen Embryonen steht die Herzspitze etwa in der Höhe des 1., bei 17 mm langen Embryonen in der Höhe des 5., bei 65 mm langen Feten in der Höhe des 9. Brustwirbels. Auch beim Neugeborenen steht die Herzspitze noch nicht im 5., sondern erst im 4. Zwischenrippenraume. Die Schiefstellung der Herzspitze nach links beginnt zu Anfang des 2. Fetalmonates, wahrscheinlich deshalb, weil die Anlage der rechten Vorkammer größer wird als die linke. Das Fortschreiten der Schiefstellung des Herzens wird dann wahrscheinlich durch zwei Umstände gefördert: Durch das Zurückbleiben der linken Lunge im Wachstum und durch stärkere Vergrößerung und höhere Einstellung des rechten Leberlappens. Das Herz ruht — nur durch die Zwerchfellanlage von ihr geschieden — der Leber auf und drückt sie auch ein.

### Das Perikard.

Die viscerale Lamelle des Perikards entstammt der Herzplatte, die parietale der von der Somatopleura beigestellten äußeren Wand der Perikardialhöhle (Abb. 570—572). Ursprünglich gehen diese beiden Lamellen mittels des Mesocardium dorsale ineinander über. Nach Rückbildung dieses Herzgekröses kann dieser Übergang nur an der Ein-, bzw. Austrittsstelle des Herzschlauches in die Perikardialhöhle, also nur am arteriellen und venösen Herzende erfolgen. Infolge der Krümmung des Herzschlauches nähern sich diese beiden Herzenden und stellen sich gleichzeitig in der bereits beschriebenen Weise hintereinander ein (Abb. 576, 577). Die Übergangsstellen der beiden Perikardlamellen, die „Umschlagsstellen“, liegen jetzt nahe beieinander und werden nur durch einen queren

Spalt voneinander getrennt, der als Sinus transversus pericardii bezeichnet wird (Abb. 588 b). Seine vordere Wand wird durch das Perikard des arteriellen Herzendes, d. h. durch den gemeinsamen Perikardialüberzug der Aorta und der Arteria pulmonalis gebildet, während seine hintere Wand durch das Epikard des

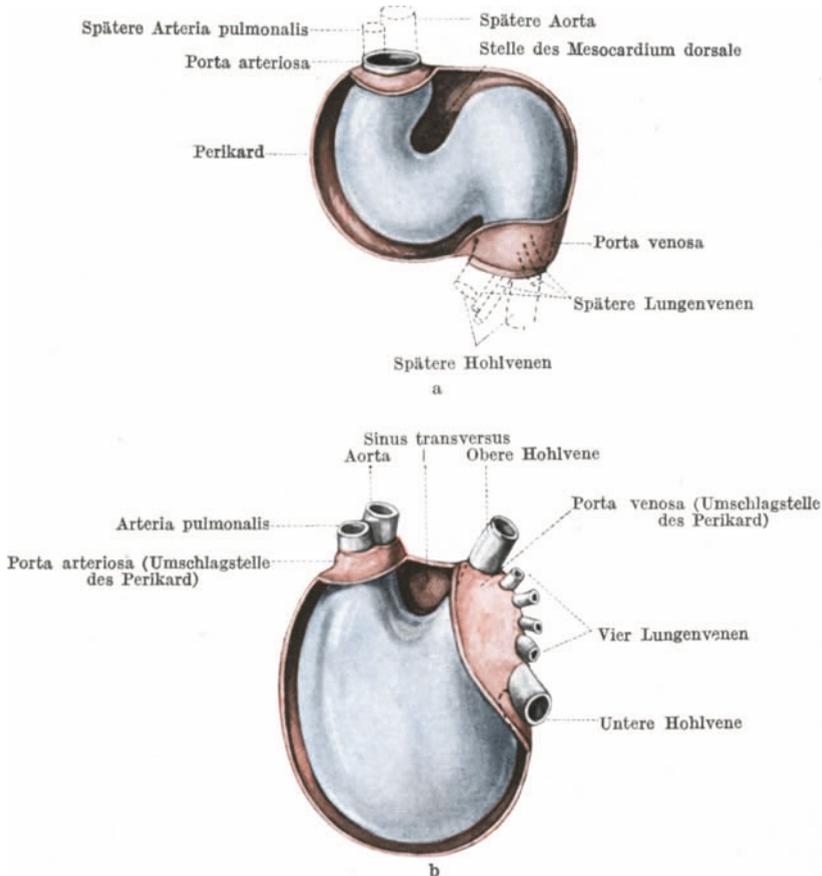


Abb. 588. Schematische Darstellung des Verhaltens des Pericardium parietale. a) Zur Herzschleife, b) zum fertigen Herzen. In Seitenansicht. Pericardium viscerales blau, Pericardium parietale rot, Die dem Beschauer zugewendete Seite des Herzbeutels ist bis auf die an der Porta arteriosa und venosa befindlichen Abschnitte entfernt worden. In der Abbildung a sind die bleibenden Gefäße in die ursprünglichen gestrichelt eingetragen. Nach BRAUS.

venösen Herzendes, d. h. durch das Perikard der beiden Vorkammern und der in sie eintretenden Venen dargestellt wird. Dieser Sinus transversus pericardii ist der dorsale, stark eingeengte Abschnitt der Perikardialhöhle. Der ventrale Abschnitt ist weit und enthält fast das ganze Herz und Teile der großen Gefäße.

### Entwicklungsmechanik des Herzens.

Die Versuche, welche bisher zur Ermittlung der Entwicklungsursachen des Herzens — an Amphibienembryonen — angestellt wurden, lieferten Ergebnisse, welche für die Erkenntnis der Ursachen der Organentwicklung überhaupt von Bedeutung sind.

Sie bestätigen zunächst die hier bereits wiederholt erörterte Anschauung, daß die Potenz zur Bildung der Anlage eines Organes nicht von vornherein

an eine eng begrenzte Zellgruppe des Keimes gebunden sein muß, sondern über die normale Bildungsstätte hinausreicht. Entfernt man nämlich den medianen Abschnitt einer jungen Herzanlage und ersetzt man ihn durch aus der seitlichen Umgebung der Herzanlage stammendes — also bei ungestörter Entwicklung nicht an der Herzbildung teilnehmendes — Gewebe, so differenziert es sich in Herzgewebe. Die Potenz zur Bildung des Herzens reicht demnach über die normale Bildungsstätte der Herzanlage hinaus. Doch erhält sich diese Potenz in der seitlichen Umgebung der normalen Herzanlage nur bis zum Stadium der Schließung der Medullarrinne.

Nimmt man die Herzanlage vor diesem Stadium aus dem embryonalen Körper heraus und versetzt man sie in eine den Körpersäften entsprechend zusammengesetzte Salzlösung, überläßt man sie also der „isolierten“, von Nachbargeweben nicht beeinflussten Entwicklung, so entsteht aus ihr ein normales Herz. Es scheint daher Selbstdifferenzierung vorzuliegen. Versetzt man jedoch diese Herzanlage in eine ihr fremde Körperstelle, also in eine ihr fremde Umgebung, so entwickelt sich kein normales Herz. Daraus folgt, daß die Entwicklung des Herzens innerhalb des embryonalen Körpers von der Umgebung abhängig ist, daß also hinsichtlich der frühen Entwicklung des Herzens abhängige Differenzierung besteht. Dies wird auch durch eine andere Versuchsart bewiesen: Dreht man im Stadium der Medullarrinne die Herzanlage um  $180^\circ$ , so bildet sich trotzdem ein normales Herz aus. Bei diesem Versuche wird demnach das ursprünglich arterielle Ende der Herzanlage durch die Drehung des Herzschlauches, also durch den Einfluß der neuen Umgebung veranlaßt, sich zum venösen Herzende umzubilden, sowie umgekehrt das venöse Herzende zum arteriellen. Diese Fähigkeit zur Umbildung besitzen die Zellen der Herzanlage nur kurze Zeit: Schon im Stadium der beginnenden Schwanzknospe gelingt dieser Umdrehungsversuch nur dann, wenn die Drehung bloß um  $90^\circ$  erfolgt, später gelingt er überhaupt nicht. In den späteren Stadien der Herzentwicklung besteht demnach Selbstdifferenzierung.

Die abhängige Differenzierung der jungen Herzanlage ist keine Folge des Blutstromes. Auch bei fehlendem oder verringertem Blutstrom bildet sich das an der normalen Stelle belassene Herz sowohl hinsichtlich seiner Gestalt, als auch hinsichtlich des histologischen Aufbaues seiner Wände vollkommen normal aus und funktioniert auch normal. Nur seine Größe bleibt unter der Norm. Das an eine abnorme Körperstelle verpflanzte Herz bedarf dagegen zum Wachstum und zur Funktion des strömenden Blutes.

Teilt man die Herzanlage im Stadium der Medullarplatte in zwei oder mehr Teile, so liefert jeder dieser Teile bei seiner isolierten Entwicklung je ein Herz. Durch eine derartige, im natürlichen Geschehen erfolgte Teilung ist z. B. die Tatsache zu erklären, daß bei einem Huhne sieben normale Herzen vorgefunden wurden. Wie die isolierten ersten Furchungszellen der Regulationseier in bezug auf den ganzen embryonalen Körper sind demnach die isolierten Zellen der jungen Herzanlage totipotent in bezug auf das Herz. Daraus folgt auch — wie bei den Furchungszellen — daß sie äquipotent sind. Bewiesen wird dies auch durch die Tatsache, daß sich nach der Entfernung des mittleren oder eines seitlichen Abschnittes der Herzanlage ein normal gestaltetes und normal funktionierendes Herz entwickelt: die erhalten bleibenden Teile dieser Herzanlage müssen sich hierbei anders entwickeln als sie es bei ungestörter Entwicklung getan hätten. Jede der beiden Seitenhälften einer jungen Herzanlage vermag demgemäß ein ganzes Herz zu liefern, und zwar auch dann, wenn man sie in ein anderes Tier verpflanzt.

Die Regulation zum Ganzen, welche in allen diesen Fällen eintritt, erfolgt auch dann, wenn man den mittleren Abschnitt der Herzanlage entfernt

und es durch ein gleichartiges, aber größeres Stück einer gleich alten Larve ersetzt. Obzwar die auf diese Weise hergestellte Herzanlage größer als eine normale ist, entsteht aus ihr trotzdem ein normal großes Herz, da die am meisten seitlich gelegenen Teile der Herzanlage von der Entwicklung ausgeschaltet werden und der mittlere Abschnitt der Anlage die Rolle der seitlichen Anlage zum Teile übernimmt. Diese Regulation muß auch bei dem oben erwähnten Versuche erfolgen, bei welchem man in die median gespaltene Herzanlage Gewebe aus der seitlichen Umgebung des Herzens verpflanzt.

Das Spiel der Kräfte bei der Organentwicklung ist aus diesen Versuchsergebnissen klar zu ersehen: Die Potenzen zur Organbildung sind — auf Grund des die Entwicklung überhaupt zunächst beeinflussenden Prinzipes der Präformation — bestimmten Zellen zugewiesen, aber nicht bloß jenen Zellen, welche das betreffende Organ bei der normalen Entwicklung tatsächlich liefern, sondern auch den benachbarten Zellen. Dieser Potenzbereich wird aber rasch eingengt und so der normale Anlagebezirk umgrenzt. Innerhalb der Organanlage besteht zunächst Toti- und Äquipotenz der Zellen oder Zellgruppen. Die besondere Art der Differenzierung dieser Zellgruppen und damit die Bildung der einzelnen Organteile wird aber durch außerhalb der Organanlage liegende, also durch epigenetische Umstände beeinflusst. Die Entwicklung erfolgt daher in diesem Stadium — in verschiedenem Grade — als abhängige Differenzierung. Ist aber einmal die besondere Art der Differenzierung angeregt, so tritt Selbstdifferenzierung ein.

Jede einzelne Zelle des Myokard besitzt die Fähigkeit zu rhythmischer Bewegung. Bringt man sie mit anderen Myokardzellen zusammen, so kontrahieren sich alle diese Zellen gleichzeitig, sobald sich zwischen den Zellen die Zwischenzellbrücken ausgebildet haben. Ist jedoch die Zahl dieser Zellen groß genug, um ein Herz mit allen seinen Abschnitten zu bilden, so hört diese gleichzeitige Schlagfolge auf und nunmehr kontrahieren sich nur die gleichartigen Herzabschnitte gleichzeitig.

## Die Entwicklung der Blutgefäße.

Wie bereits geschildert wurde, entstehen die ersten Blutgefäße in der 2. Woche außerhalb des embryonalen Körpers im Mesoderm der Dottersackwand, des Bauchstieles, des Chorion und des caudalen Abschnittes des Amnion. Bald darauf entstehen auch im Mesoderm des embryonalen Körpers Blutgefäße, vor allem die beiden Aorten und deren Äste. Indem sich die intra- und extraembryonalen Blutgefäße miteinander verbinden, entsteht das Gefäßsystem der Blutkreisläufe.

Als erster Kreislauf ist jener zu bezeichnen, welcher die Blutgefäße des Embryo mit jenen des Dottersackes verbindet: Primärer, vitelliner oder Dottersack-Kreislauf. Die Verbindung des embryonalen Gefäßsystems mit den Gefäßen des Dottersackes (der Nabelblase) besorgen die von der Aorta zum Dottersacke verlaufenden Arteriae omphalo-mesentericae (vitellinae) und die vom Dottersacke zum Herzen ziehenden gleichnamigen Venen.

Unmittelbar nach oder gleichzeitig mit diesem Kreislaufe bildet sich beim Menschen der sekundäre, fetale, Placentar- oder Allantois-Kreislauf aus. Die Vermittlung zwischen dem Embryo und der Placenta erfolgt durch die Arteriae und Venae umbilicales. Während der Dottersackkreislauf beim Menschen nur kurze Zeit besteht, funktioniert der Placentarkreislauf fast während des ganzen fetalen Lebens.

Nach der Geburt bildet sich der bleibende postfetale Kreislauf aus.

Nur wenige von den bleibenden Blutgefäßen bilden sich sofort als solche aus. Viele entstehen aus einem Capillarplexus. Indem sich einige von diesen Capillaren erhalten und weiter bilden, während die anderen zugrunde gehen, entstehen einzelne Gefäßstämme. Die Entscheidung darüber, welche von ihnen zu Arterien und welche zu Venen werden, wird durch uns noch unbekannte Umstände bewirkt. Mechanische Verhältnisse des Blutlaufes mögen hierbei eine Rolle spielen. Von den bereits gebildeten Blutgefäßen können neue durch Capillarsprossen entstehen, jedoch nur in frühen Entwicklungsstadien, solange die Blutgefäße noch einfache Endothelröhren darstellen. Venenstämme können durch eindringende Gewebssprossen in viele kleinere Venen zerlegt werden (in der Leber die *Venae omphalo-mesentericae*, in der Urniere Zweige der *Vena cava posterior*). Hierbei entstehen ungewöhnlich große Capillaren (Sinusoide der Leber, S. 361).

Capillarplexus kommen nicht in allen Geweben vor und die mit Capillarplexus versehenen Gewebe unterscheiden sich voneinander durch die Zahl und durch die Anordnung der Capillaren des Plexus. Frühzeitig bildet sich ein solcher Capillarplexus in der Dottersackwand, um den Darm (*Rete perintestinale*, Abb. 226, 227), im Mesoderm des Kopfes und der Extremitätenanlagen aus. Von den mit Capillarplexus versehenen Geweben wachsen in die zunächst capillarfreien oder capillararmen Nachbargewebe Gefäße aus.

Die Blutgefäße sind ursprünglich auf beiden Körperseiten in gleicher Art ausgebildet, es besteht demnach eine bilaterale Symmetrie der Blutgefäßanlagen. Die Rückbildung, Neubildung, schwächere oder stärkere Ausbildung einzelner von diesen Anlagen führt die spätere Asymmetrie herbei. Die hierdurch bewirkten Umbildungen können bis zur Änderung des Gefäßcharakters führen, so daß z. B. aus einer Vene eine Arterie werden kann. Die Ursachen für diese Umbildungen im Blutgefäßsystem können durch mechanische Momente des Blutlaufes, wie z. B. durch die für den Blutabfluß in die rechte Vorkammer günstigeren Verhältnisse in den rechten Körpervenen, nur zum Teile erklärt werden. Nach der Descendenzhypothese spielt hier die Vererbung die entscheidende Rolle.

Ob die erste Anlage der Blutgefäße durch Selbst- oder durch abhängige Differenzierung erfolgt, ist unbekannt. Nach gewissen Versuchen hat es den Anschein, daß zwar die größeren Gefäße auch ohne Herzschlag und Blutlauf eine Zeitlang entwicklungsfähig sind, auf die Dauer aber ohne diese Momente nicht in normaler Ausbildung bestehen bleiben können. Für die kleineren Gefäße scheinen Herzschlag und Blutlauf sowohl für die Entstehung, als auch für die Erhaltung als formative Reize notwendig zu sein.

Von hohem Einflusse auf die Ausgestaltung der Wand der Gefäße ist außer der Stromgeschwindigkeit des Blutes und dem Innendrucke sicherlich auch die Beschaffenheit des Gewebes, in welchem das Gefäß liegt, der Zug, welchem das Gefäß ausgesetzt ist und dergleichen.

Die Art der Verzweigung der Blutgefäße steht in einer gewissen Beziehung zur Form der Anlage eines Organes. Bei Organen, welche sich aus einer soliden Zellmasse entwickeln, dringen die ersten Blutgefäße unmittelbar in das Organinnere ein und verzweigen sich dort nach allen Richtungen, baumartig, also dreidimensional. Bei jenen Organen dagegen, welche sich in Röhrenform anlegen, verbreiten sich die ersten Blutgefäße auf der Außenseite des Organes flächenhaft, also zweidimensional; erst wenn die Wand des Organes eine gewisse Dicke erreicht hat, geben die Blutgefäße in annähernd rechten Winkeln Zweige in die Organwand ab. Diese beiden Verzweigungsarten stellen die günstigste Form der Gefäßverteilung in dem jeweils gegebenen Raume dar. Sie können später durch während der Entwicklung sich einstellende besondere Umstände zum Teile geändert werden.

## Die Entwicklung der Arterien.

### Die Entwicklung der Aorta und das Schicksal der Arterienbogen der Aorten.

In Fortsetzung des kranialen Endes des endokardialen Herzschlauches bildet sich im Mesoderm jeder Körperseite ein Blutgefäß aus. Die auf diese Weise im embryonalen Körper entstandenen zwei Blutgefäße sind die beiden Aorten (Abb. 236, 589). Sie verlaufen — ohne zunächst Seitenzweige abzugeben — vom Herzen kranialwärts bis zum 1. Kiemenbogen, biegen dann

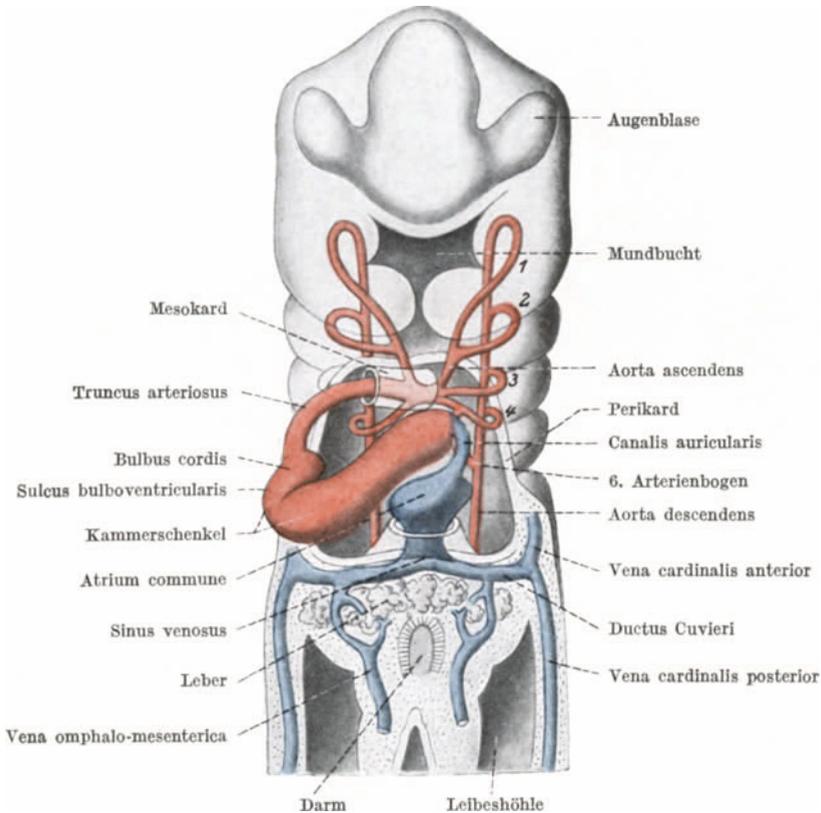


Abb. 589. Schematische Darstellung der Lage und des Verlaufes des Endokardschlauches des Herzens, der Aorten, der Arterienbogen, der Venae cardinales und vitellinae eines 3,2 mm langen menschlichen Embryo mit 4 Kiemenbogen. Perikard und Myokard sind entfernt. Nach His.

in dem Mesoderm dieses Kiemenbogens dorsalwärts um und wenden sich dann neben der Chorda dorsalis caudalwärts. Das ventrale, vom Herzschlauche bis zum 1. Kiemenbogen reichende Anfangsstück der beiden Aorten wird als primäre aufsteigende Aorta, als primäre Aorta ascendens oder als Aorta ventralis bezeichnet (Abb. 589, 591, 236). Der in der Gewebsmasse des 1. Kiemenbogens, also vor der ersten Schlundtasche gelegene Abschnitt ist der primäre Aortenbogen, der erste Arterienbogen oder die erste Kiemenbogenarterie (Abb. 573, 575), der neben der Chorda caudalwärts verlaufende Abschnitt bildet die primäre absteigende Aorta, die primäre Aorta descendens, die Aorta dorsalis (Abb. 589, 591, 599, 236, 232).

Diese primäre absteigende Aorta biegt am Bauchstiele in die Arteria umbilicalis um (Abb. 236, 591, 599), welche Arterie daher ursprünglich das Endstück der absteigenden Aorta darstellt. Sobald die Schwanzknospe aus dem Hinterende des embryonalen Körpers aussproßt, setzen sich die beiden Aorten als Schwanzarterien, *Arteriae caudales*, in die Schwanzknospe fort (Abb. 591 bis 593, 237) und die Arteria umbilicalis erscheint dann als ein an der Abgangsstelle der Arteria caudalis von der Aorta abgehender ventraler mächtiger Seitenast der Aorta.

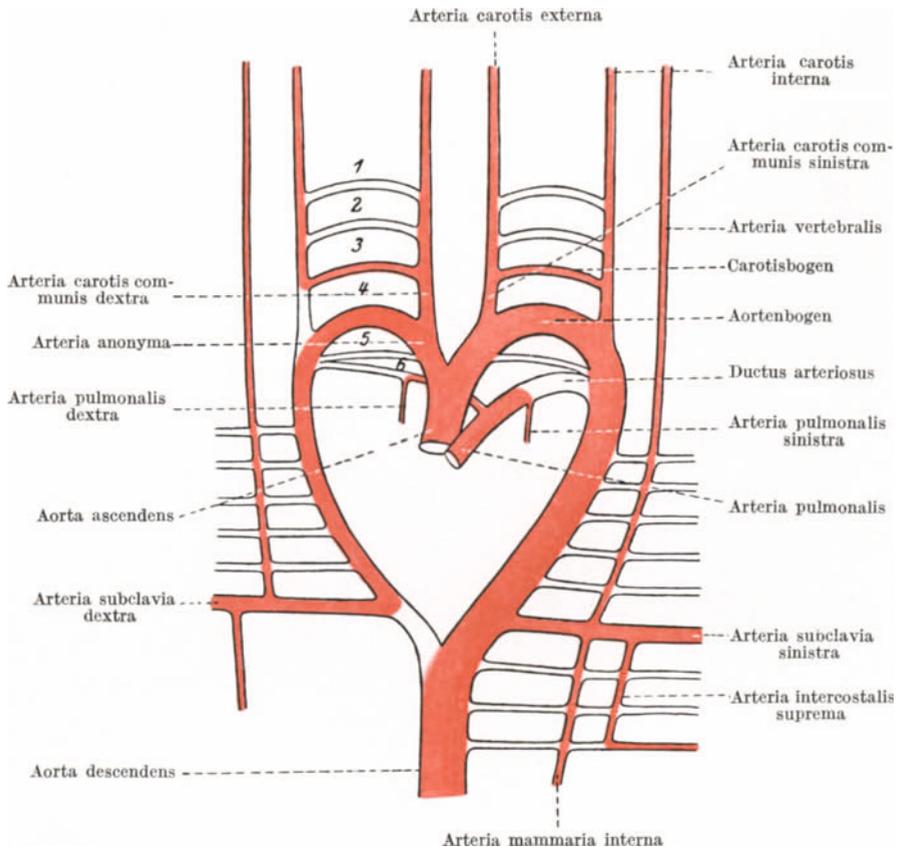


Abb. 590. Schematische Darstellung der Schicksale der Arterienbogen und der kranialen Segmentalarterien.

Indem sich nun vom Ende der 2. Woche an in den einzelnen Kiemenbogen, bzw. zwischen je zwei Schlundtaschen und hinter der 5. Schlundtasche, weitere die Aorta ascendens mit der Aorta descendens verbindende, den Schlunddarm umschlingende bogenförmige Anastomosen ausbilden, entstehen im ganzen 6 Kiemenbogenarterien oder 6 Arterienbogen (Abb. 236, 267, 268, 589—591, 599), von welchen der letzte hinter der 5. Schlundtasche gelegen ist. Die beiden letzten Kiemenbogenarterien bilden den Beweis dafür, daß sich beim Menschen, wie bereits früher erwähnt wurde (S. 325), 6 Kiemenbogen ausbilden, von welchen die beiden letzten allerdings nur in unvollkommener Weise ausgebildet und außen nicht wahrnehmbar sind.

Die Kiemenbogenarterien werden auch als Aortenbogen bezeichnet, ein Name, der zweckmäßiger nur für den 4. linken Arterienbogen verwendet werden sollte.

Diese Arterienbogen sind jedoch niemals gleichzeitig vorhanden. Die ersten vier bilden sich nacheinander aus, dann folgt der 6. und zum Schlusse erscheint der 5.; er ist der schwächste und stellt ein enges, die Aorta ascendens mit dem 6. Arterienbogen verbindendes Gefäß dar, welches bald nach seinem Auftreten, noch in der 4. Woche, verschwindet. Der 1. und der 2. Arterienbogen bilden

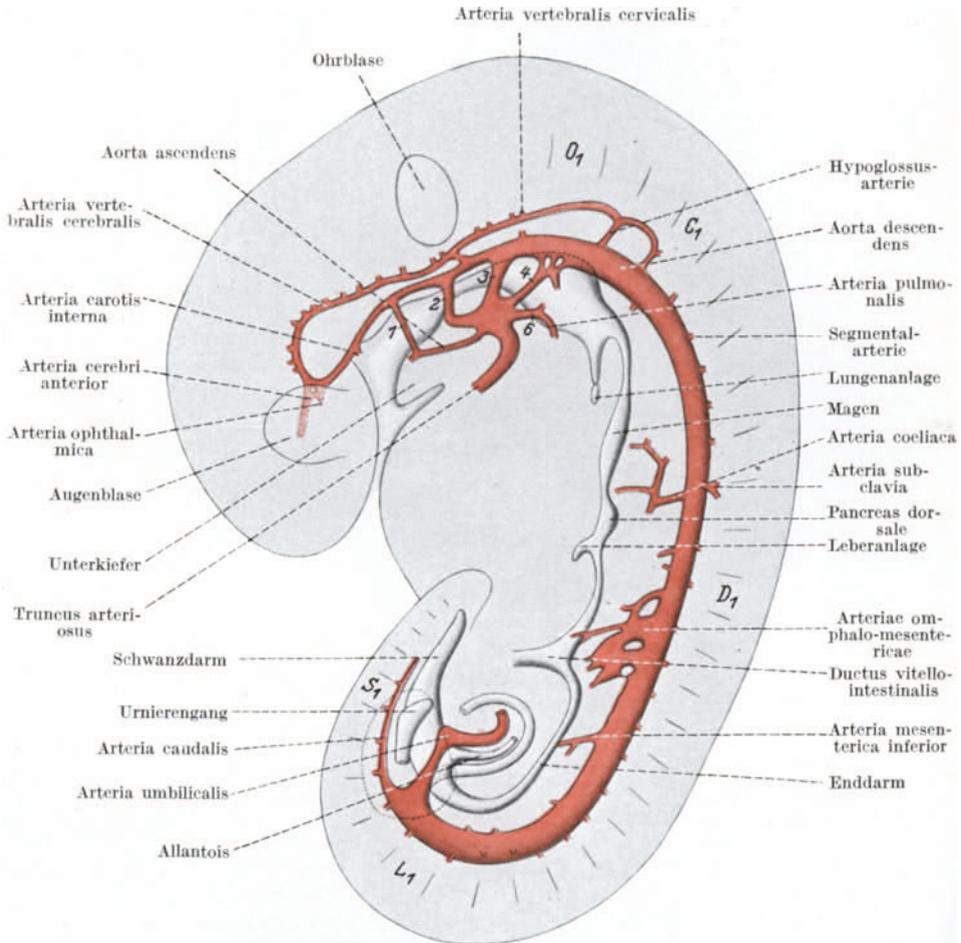


Abb. 591. Seitenansicht der Rekonstruktion des Arteriensystems eines 4,9 mm langen menschlichen Embryo. 1–6 1.–6. Kiemenbogenarterie; O<sub>1</sub>, C<sub>1</sub>, D<sub>1</sub>, L<sub>1</sub>, S<sub>1</sub> – 1. Occipital-, Cervical-, Dorsal-, Lumbal-, Sacralsegment. Nach INGALLS.

sich gewöhnlich bereits zurück (der 1. am Ende der 3., der 2. in der 4. Woche), während der 3. und der 4. erst zu erscheinen beginnen. Es sind demnach am Ende der 4. Woche nur der 3., 4. und 6. Arterienbogen vorhanden und diese Arterienbogen bleiben auch — der 6. nur zum Teile — erhalten.

Die Aorta descendens verlängert sich bei 2 mm langen Embryonen kranialwärts gegen das Mittelhirn zu und bildet so die primäre Arteria carotis interna (Abb. 590, 591). Unmittelbar darauf verlängert sich auch die Aorta ascendens kranialwärts, wodurch die primäre Arteria carotis externa entsteht.

Der 3. Arterienbogen wird nun auf beiden Körperseiten zum Anfangsstücke der Arteria carotis interna (Abb. 590), weshalb er als Carotisbogen bezeichnet wird. Gleichzeitig bildet sich jener Abschnitt der Aorta descendens zurück, welcher zwischen den Einmündungsstellen des 3. und 4. Arterienbogens in die Aorta descendens gelegen ist.

Der 4. Arterienbogen weitet sich auf der linken Seite viel stärker als auf der rechten aus und wird zum Arcus aortae, weshalb man ihn als Aortenbogen bezeichnet. Auf der rechten Seite dagegen bleibt er im Wachstum zurück und liefert das Anfangsstück der Arteria subclavia (Abb. 590, 596).

Der zwischen den Abgangsstellen der 3. und 4. Kiemenbogenarterie befindliche Abschnitt der Aortae ascendentes liefert auf jeder Seite die Arteria carotis communis. Diese ist ursprünglich kurz, verlängert sich aber, besonders auf der linken Seite, bei der Caudalwärtsverschiebung des Herzens.

Während die Arteria carotis communis linkerseits unmittelbar vom Bogen der Aorta abgeht, entspringt sie rechterseits mit der Arteria subclavia zusammen aus einem gemeinsamen Stamme, der als Arteria anonyma bezeichnet wird. Es ist dies der erhalten bleibende caudale Abschnitt der Aorta ascendens dextra. Der entsprechende Abschnitt der linken Aorta ascendens wird in die Bildung des Aortenbogens einbezogen, so daß die linke Arteria carotis communis unmittelbar vom Aortenbogen abgeht.

In einiger Entfernung unterhalb (herzwärts) von den Abgangsstellen der 4. Kiemenbogenarterien sind die Aortae ascendentes zum Truncus arteriosus vereinigt. Durch das Septum aorto-pulmonale wird dieser Truncus in der bereits geschilderten Weise in die Arteria pulmonalis (genauer: Truncus arteriae pulmonalis) und Aorta gesondert, wobei die beiden 6. Arterienbogen von den übrigen getrennt und der Arteria pulmonalis zugewiesen werden (Abb. 590, 596). Sie werden daher als Pulmonalisbogen bezeichnet. Sie geben nun jederseits einen zunächst sehr kleinen Zweig zur Lungenanlage ab, die Arteria pulmonalis dextra und sinistra. Jenseits der Abgangsstelle, also distal von dieser Arterie, wird der rechte Pulmonalisbogen bereits zu Anfang des 2. Monats immer schwächer, bis er hier bei etwa 14 mm langen Embryonen verschwindet. Der erhalten bleibende proximale Teil dieses Pulmonalisbogens bildet den Ramus dexter arteriae pulmonalis. Auf der linken Seite wird der Anfangsteil des Pulmonalisbogens in den Truncus arteriae pulmonalis einbezogen, so daß die Arteria pulmonalis sinistra mit ihrem Anfangsteile den Ramus sinister arteriae pulmonalis bilden muß; dagegen erhält sich auf der linken Seite der distale Abschnitt des Pulmonalisbogens und stellt als Ductus arteriosus Botalli (Abb. 590, 596) die Verbindung der Arteria pulmonalis mit der Aorta her. Infolgedessen fließt die Hauptmasse des Blutes aus der rechten Kammer in die Aorta ab, da in die noch kleinen Arteriae pulmonales nur wenig Blut gelangen kann.

Die beiden Aortae descendentes konvergieren gegen die Mittellinie. Bereits in der 3. Woche nähern sie sich in der Gegend des 10. Ursegmentes so stark, daß sie mit den einander zugekehrten Wänden verwachsen. An der Verwachsungsstelle reißt die Zwischenwand ein, wodurch die beiden Gefäße zu einer unpaaren Aorta zusammenfließen. Dieser Vorgang tritt nun an mehreren Stellen ein, während in den Zwischenräumen die Aorten zunächst noch getrennt bleiben. Die Verwachsung schreitet jedoch caudalwärts immer weiter fort, bis schließlich in der 4. Woche die beiden Aorten zu einem Gefäße, der bleibenden unpaaren Aorta descendens, vereinigt sind (Abb. 591). Auch die beiden Arteriae caudales verschmelzen und bilden so die Arteria sacralis media (Abb. 343), welche zunächst ein relativ starkes Gefäß darstellt. Auch kranialwärts von der ersten Anlagerungsstelle setzt sich die Verschmelzung

fort, und zwar bis etwa zum 5. Segmente, worauf jedoch zu Anfang des 2. Monats wieder eine Spaltung der Aorten zwischen dem 5.—7. Segmente erfolgt.

Die paarig gebliebenen kranialen Abschnitte der beiden Aortae descendentes sind von ungleicher Beschaffenheit: Wie der rechte Aortenbogen im Wachstum gegenüber dem linken zurückbleibt, so bleibt auch die rechte Aorta descendens dünner als die linke.

Jede der beiden Aorten gibt segmentale (genauer: intersegmentale, s. S. 709) Seitenzweige ab. Die 6. von diesen Segmentalarterien zieht in die Armanlage und wird so zur Arteria subclavia (Abb. 590, 591, 596), welche entsprechend der noch kleinen Gliedmaßenanlage nur ein unansehnliches Gefäß darstellt. Auf der linken Seite geht sie als 6. Segmentalarterie unmittelbar von der Aorta descendens ab; auf der rechten Seite dagegen wird die Arteria subclavia nicht bloß von der 6. Segmentalarterie, sondern auch noch von der Aorta descendens dextra und von dem rechten vierten Arterienbogen gebildet. Sie geht daher von der Aorta ascendens (Arteria anonyma) ab. Der caudal von der Abgangsstelle der 6. Segmentalarterie befindliche Abschnitt der rechten Aorta descendens verschwindet, so daß sich der rechte 4. Arterienbogen und die rechte Aorta descendens bloß in die 6. Segmentalarterie (Arteria subclavia dextra), nicht aber auch in die bleibende Aorta descendens fortsetzen. Diese stellt nunmehr nur die Fortsetzung des linken Aortenbogens und der linken primären Aorta descendens dar, soweit sie nicht aus der Verschmelzung der beiden primären Aortae descendentes entstanden ist.

Die Arterie, welche zur Gliedmaße zieht, wird auch als die 7. Segmentalarterie angesehen.

Die Abgangsstelle der 6. Segmentalarterie von der Aorta descendens liegt ursprünglich verhältnismäßig weit von den Arterienbogen (Abb. 590). Während der caudalwärts gerichteten Verschiebung des Herzens bleibt aber die Aorta descendens dextra sowie der ihr entsprechende kraniale Abschnitt der Aorta descendens sinistra im Wachstum zurück, wodurch sich linkerseits die Arteria subclavia der Arteria carotis communis nähert, während rechterseits die Arteria subclavia relativ verkürzt wird.

Der bis zur Abgabe der beiden Arteriae iliacae communes reichende Abschnitt der bleibenden Aorta entsteht demnach aus dem hinteren Abschnitte des Truncus arteriosus, aus der linken Aorta ascendens, aus der 4. linken Kiemenbogenarterie, aus dem kranialen Abschnitte der linken Aorta descendens und endlich aus den miteinander zu einem Gefäße verschmolzenen beiden primären Aortae descendentes.

Während dieser Abschnitt der Aorta bereits im 2. Monate gebildet wird, entsteht der caudale Endabschnitt erst in der 9. und 10. Woche. Eingeleitet wird die Entstehung dieses Endabschnittes damit, daß caudal von der Abgangsstelle der Arteria umbilicalis ein Ast von der in dieser Zeit noch relativ mächtigen Arteria caudalis aussproßt, welcher sich mit der Arteria umbilicalis verbindet. Die Arteria umbilicalis besitzt jetzt zwei Wurzeln (Abb. 592), von welchen die eine, die kraniale, von der Aorta, die andere, die caudale, von der Arteria caudalis abgeht. Die kraniale Wurzel bildet sich aber zurück, so daß die Arteria umbilicalis nunmehr eine mehr caudalwärts gelegene Abgangsstelle erhält. Dieser Vorgang wiederholt sich, was zur Folge hat, daß die Arteria umbilicalis um einige Segmente auf die Arteria caudalis, also caudalwärts vorrückt, wodurch gleichzeitig die Aorta caudalwärts verlängert wird (Abb. 591). Die Arteria umbilicalis gibt einen Zweig, die Arteria ischiadica, hierauf die Arteria femoralis an die noch kleine Beinanlage ab (Abb. 594). Ihr Anfangsabschnitt wird dadurch zu dem die Arterien des Beckens und des Beines abgebenden Stamme, d. h. zur Arteria iliaca communis (Abb. 594, 595).

Die beiden Arteriae iliacae communes gehen zunächst in einem rechten Winkel von der Aorta ab, verlaufen daher in rein lateraler Richtung. Dies ändert sich später, die Arterien verlaufen in caudaler Richtung und bilden mit der Aorta Winkel von etwa  $60^{\circ}$ . Ihre kranialen Abschnitte verwachsen wahrscheinlich während dieser Stellungsänderung miteinander und der dadurch entstehende unpaare Gefäßstamm bildet eine Verlängerung der Aorta descendens. Die früher in der Ebene der Abgangsstellen der Arteriae iliacae communes von der Dorsalseite der Aorta abgehende Arteria sacralis media gelangt hierbei über den Teilungswinkel der Aorta. Ihr Anfangsabschnitt soll mit der Aorta verschmelzen und sich auf diese Weise an der Bildung des caudalen Endabschnittes der Aorta beteiligen.

Entsprechend der ursprünglichen Lage des Herzens liegen auch die Aorten und die Arterienbogen ursprünglich im kranialen Abschnitte des embryonalen Körpers. Mit dem Herzen rücken sie später caudalwärts bis in den Brustraum. Der Nerv des 4. Kiemenbogens, der Nervus vagus, gibt frühzeitig, noch vor der Caudalbewegung des Herzens, einen Nerven, den späteren Nervus laryngeus inferior ab, welcher unter dem 4. Arterienbogen, also linkerseits unter dem Aortenbogen, rechterseits unter der Arteria subclavia zur Kehlkopfanlage verläuft. Er muß daher mit dem 4. Arterienbogen caudalwärts vorrücken. So erklärt es sich, daß dieser Nerv später tief unter dem Kehlkopfe vom Nervus vagus abgeht, sich linkerseits um die Aorta, rechterseits um die Arteria subclavia schlingt und dann nach aufwärts (als Nervus recurrens) zum Kehlkopfe verläuft.

Abweichungen von der normalen Ausbildung der Arterienbogen geben Anlaß zu Varietäten. Erhalten sich die beiden 4. Arterienbogen, so bilden sich zwei Aortenbogen aus; weitet sich der rechte statt des linken aus, so entsteht ein rechtsläufiger Aortenbogen und die Arteria subclavia sinistra kann dann rechts von der Mittellinie von der Aorta descendens entspringen; bildet sich der 4. rechte Arterienbogen und der kraniale Abschnitt der rechten Aorta descendens zurück, während sich im Gegensatze zur Norm der caudale Abschnitt der rechten Aorta descendens erhält, so entspringt die Arteria subclavia dextra von diesem caudalen Abschnitte, der als letzter großer Zweig vom Aortenbogen, bzw. vom kranialen Abschnitte der Aorta descendens abgeht.

### Die Zweige der Aorta descendens.

Die beiden Aorten verlaufen ursprünglich ohne Äste abzugeben caudalwärts bis zur Umbiegungsstelle in die Arteria umbilicalis. Bald jedoch geben sie nach drei Richtungen hin Äste ab, in ventraler, dorsaler und lateraler Richtung. Die Abgabe erfolgt in regelmäßigen Abständen, entsprechend den Aortensegmenten, d. h. entsprechend den in regelmäßiger Aufeinanderfolge vorhandenen Erweiterungen der Aorten, welche zu Anfang der 4. Woche erkennbar sind. Da diese Aortensegmente zwischen je zwei Körpersegmenten (Urwirbeln) liegen, sind die von ihnen abgehenden Segmentalarterien der Aorta (Abb. 591, 593) in bezug auf die Körpersegmente intersegmental (Abb. 656, 657). Diese regelmäßige Aufeinanderfolge der von der Aorta abgehenden Äste tritt besonders klar bei den dorsalen Ästen hervor, wo sie sich auch erhält. Weniger deutlich ist sie bei den lateralen und ventralen Ästen, bei welchen letzteren sie auch zuerst verschwindet. Bei der Verschmelzung der beiden Aorten verschmelzen nämlich auch je zwei in gleicher Höhe gelegene ventrale Äste miteinander, so daß unpaare Gefäßstämme entstehen.

Von der unpaaren Aorta gehen demnach ab:

1. Paarige dorsale, „parietale“ oder „somatische“ Äste, welche zuerst das Gehirn und Rückenmark, später auch die Haut, die Muskulatur und die Knochen der Körperwand versorgen. Sie sind streng intersegmental angeordnet und werden als Segmentalarterien, segmentale Arterien der Körperwand, genauer als Zwischenwirbelarterien, Interprotovertebralarterien bezeichnet (Abb. 560, 594).

2. Paarige laterale oder „intermediäre“ Äste, welche ursprünglich nur die Urniere, später auch die Nachniere, die Nebenniere und die Geschlechtsdrüsen versorgen (Abb. 595).

3. Unpaare ventrale, „viscero-ventrale“ oder „splanchnische“ Äste, welche den Darm und die aus ihm entstehenden Organe versorgen und außerdem zur Wand des Dottersackes ziehen. Sie liefern demnach die Darm- und die Dottersackarterien (Abb. 591—593).

Die ventralen Äste entstehen — entsprechend der frühen Ausbildung des Dotterkreislaufes — zuerst (bei Embryonen mit 5 Urwirbelpaaren), hierauf folgen die dorsalen Äste und erst nach Vereinigung der beiden Aorten sprossen im Bereiche dieser Vereinigungsstelle die ersten lateralen Äste hervor.

Die segmentale Anordnung geht zum Teile verloren, und zwar teils durch unmittelbare Rückbildung einzelner Segmentalgefäße, teils durch Ausbildung von Längsanastomosen zwischen den segmentalen Gefäßen und dadurch bewirkter Rückbildung dieser Gefäße.

### Die ventralen Äste der Aorta.

Von den ventralen Aortaästen erhalten sich nicht alle: Die kranial vom 7. Cervicalsegmente gelegenen verschwinden noch vor der Vereinigung der beiden Aorten. Von den erhalten bleibenden legen sich bei etwa 5 mm langen Embryonen je zwei zusammengehörige der beiden Körperseiten mit ihren Anfangsstücken zusammen, so daß unpaare Gefäßwurzeln aus ihnen entstehen. Diese entstehen wahrscheinlich auch dadurch, daß der Aortenast der einen Seite verschwindet. Die Verschmelzung der beiderseitigen Aortenäste erfolgt entsprechend der Verschmelzung der beiden Aorten, beginnt also unterhalb der Mitte der Aorta und schreitet dann caudal- und kranialwärts weiter fort. Während einer kurzen Entwicklungsperiode gehen dann von der ventralen Aortenwand zwischen dem 7. Cervical- und dem 2. Lumbalsegmente zahlreiche unpaare Äste annähernd segmentweise ab. Sie ziehen als *Arteriae splanchnicae*, *Arteriae intestinales* in ventraler Richtung durch das Mesenterium dorsale zum Darmlumen. Durch Ausbildung von Längsanastomosen zwischen ihnen entsteht um das Darmrohr ein arterielles Gefäßnetz, das *Rete periintestinale*. Die mittleren von diesen Gefäßen ziehen, nachdem sie Zweige an das *Rete periintestinale* abgegeben haben, entlang des Dottersackstieles als *Arteriae omphalo-mesentericae* zur Nabelblase (Abb. 591, 592), auf welcher sie einen Plexus bilden.

Von diesen zwischen dem 7. Cervical- und dem 2. Lumbalsegmente von der ventralen Aortenwand abgehenden Ästen erhalten sich nur drei, die Magendarmarterien, also die *Arteria coeliaca*, die *Arteria mesenterica superior* und die *Arteria mesenterica inferior* (Abb. 591—593). Die beiden erstgenannten Gefäße sind bei 4,5—5 mm, die *Arteria mesenterica inferior* bei etwa 8 mm langen Embryonen wahrnehmbar. Alle drei Gefäße entspringen ursprünglich viel weiter kranial als später von der Aorta. Ihre Abgangsstellen von der Aorta verschieben sich daher in caudaler Richtung. Die Ursprungsstelle der *Arteria coeliaca* wandert auf diese Weise bei 2—20 mm langen Embryonen vom 7. Hals- bis zum 12. Brustsegmente herab, jene der *Arteria mesenterica superior* etwa vom 2. Brust- bis zum 1. Lendensegmente und die *Arteria*

mesenterica inferior vom 12. Brust- bis zum 3. Lendensegmente (vgl. Abb. 591 mit 592 und 593).

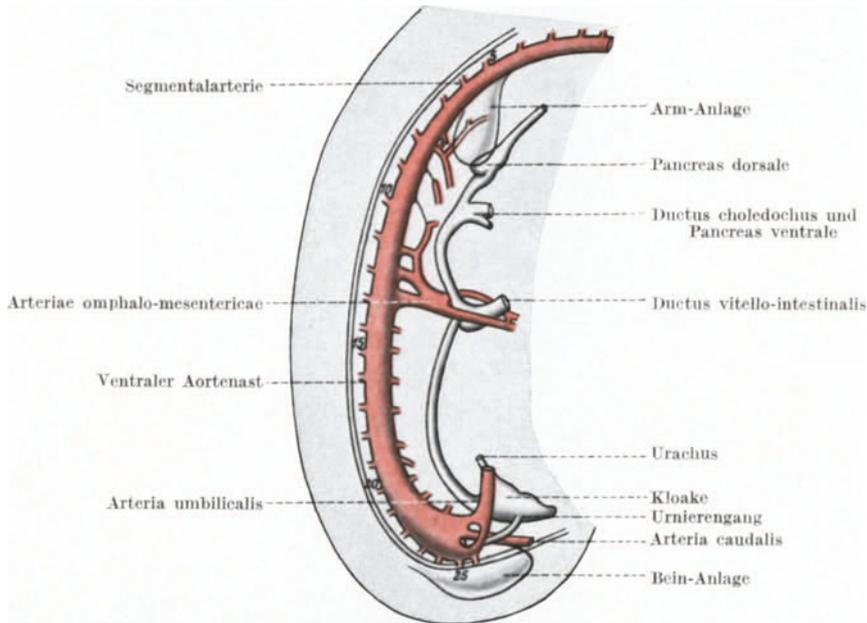


Abb. 592. Sagittalrekonstruktion der Aorta und ihrer Äste bei einem 5 mm langen menschlichen Embryo. Nach TANDLER.

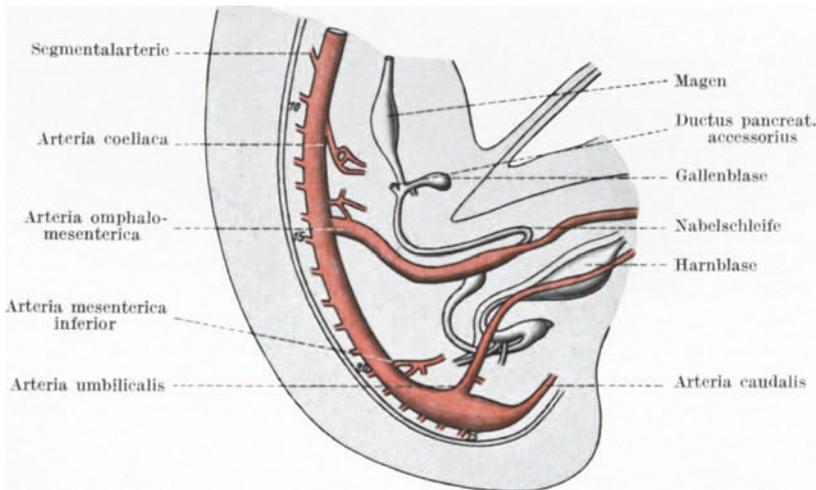


Abb. 593. Sagittalrekonstruktion der Aorta und ihrer Äste bei einem 9 mm langen menschlichen Embryo. Nach TANDLER.

Die Ursache für diese caudale Verschiebung der Abgangsstellen der Magen-darmarterien von der Aorta liegt wahrscheinlich in der gleichsinnigen Verschiebung des Magendarmkanales. Der Magen und der kraniale Abschnitt des Darmrohres verschieben sich stärker als der caudale Darmabschnitt und dies hat wohl die stärkere Verschiebung der Arteria coeliaca und der Arteria mesenterica

superior zur Folge. Formal kommt diese Caudalwanderung der Ursprungsstellen in der Art zustande, daß sich zwischen der betreffenden Arterie und den caudal von ihr aus der Aorta entspringenden Gefäßen eine Längsanastomose ausbildet, worauf sich die kranialen Wurzeln dieser Anastomose rückbilden und nun die jeweils am meisten caudal gelegene Wurzel zur Wurzel des Gefäßes wird. Hierzu kommt wahrscheinlich noch ein verschiedenes Längenwachstum der dorsalen und der ventralen Wand der Aorta.

Die Beziehung der drei Magendarmarterien zu dem embryonalen Darmrohre ist aus der Abb. 325 zu ersehen. Man erkennt, daß die Arteria coeliaca zur Versorgung des Magens, des Duodenum, des Pankreas, der Leber und der Milz bestimmt und frühzeitig in ihre drei Hauptäste (Arteria gastrica sinistra, hepatica und lienalis) geteilt ist; daß die Arteria mesenterica superior die Nabelschleife und die Arteria mesenterica inferior den Hinterdarm versorgt. Während nun die Arteria coeliaca und die Arteria mesenterica inferior alsbald zu ihren Versorgungsgebieten gelangen und ihre Äste daher sofort in der 4. Woche entsprechend der späteren Verzweigungsart dieser Gefäße ausgebildet werden, entsteht die Arteria mesenterica superior nicht unmittelbar als solche, sondern auf dem Umwege über die Arteriae omphalo-mesentericae (Abb. 592). Die 11. bis 13. Segmentalarterien jeder Seite ziehen, indem sie Seitenzweige, Rami splanchnici, zum Darmsacke, zum Dottersacke, in dessen Wand sie sich in einen Plexus auflösen. Diese als Arteriae omphalo-mesentericae bezeichneten Segmentalarterien sind ursprünglich die stärksten ventralen Äste der Aorta (Abb. 591, 236). Durch Längsanastomosen verbinden sie sich untereinander und mit den 9. und 10. Segmentalarterien der betreffenden Seite. Sie ziehen zu beiden Seiten der Nabelschleife durch den Nabel zur Nabelblase. Im Bereiche der Darmnabels verbinden sie sich durch eine den Darm ringförmig umgreifende Anastomose (Abb. 592). Von diesen Arterien bilden sich alle bis auf eine (die 13. Segmentalarterie) zurück, so daß dann auf jeder Seite nur eine Arteria omphalo-mesenterica vorhanden ist. Bei der Verschmelzung der beiden Aorten vereinigen sich die Wurzeln dieser beiden Gefäße zu einem unpaaren Stamme, zur Arteria omphalo-mesenterica. Im Bereiche des Darmnabels bildet sich der linke Schenkel der Ringanastomose zurück, so daß jetzt nur eine — die rechte — Arteria omphalo-mesenterica vorhanden ist, welche an der rechten Seite des Darmrohres zum Nabel verläuft (Abb. 593). Nach Rückbildung der Endzweige dieses Gefäßes auf der Nabelblase versorgt dieses Gefäß als Arteria mesenterica superior nur noch die Nabelschleife, bzw. die aus dieser hervorgehenden Darmabschnitte, also das Jejunum, Ileum, Caecum, das Colon ascendens und transversum.

Die Arteria mesenterica inferior (Abb. 591, 593, 325) versorgt die aus dem Hinterdarme hervorgehenden Darmabschnitte, nämlich das Colon descendens, das Colon sigmoideum und den größten Teil des Rectum.

Je nach der Ausbildung und Erhaltung der Längsanastomosen zwischen den Magen-Darmarterien ergeben sich verschiedene Varietäten in der Verzweigung dieser Gefäße.

Ventrale Äste können auch vereinzelt von der Arteria sacralis media abgehen und z. B. das Rectum versorgen.

Ob die Arteriae oesophageae von ventralen Segmentalarterien stammen oder erst später als selbständige Gefäße von der Aorta aussprossen, ist unbekannt.

Den ventralen Segmentalarterien der Aorta kann man auch die Arteriae umbilicales zurechnen (Abb. 591—593, 599, 325, 236). Sie gehen ursprünglich in der Höhe des 7. oder 8. Ursegmentpaares, d. h. des späteren 4. Cervicalsegmentes von der Aorta ab, um sich dann bis zu den 3. Lendensegmenten

caudalwärts zu verschieben. Sie bleiben paarig und können während ihrer Verschiebung zahlreiche, nacheinander schwindende Wurzeln besitzen.

### Die dorsalen Äste der Aorta.

Diese Gefäße werden, da sie zwischen je zwei Ursegmente einwachsen, im besonderen als Zwischenurwirbelarterien, Interprotovertebralarterien, ferner als dorsale Segmentalarterien, als Segmentalarterien der Körperwand oder als parietale Segmentalarterien bezeichnet. Sie beginnen bei Embryonen mit 6 Urwirbelpaaren aus der Aorta auszusprossen und stellen ursprünglich Capillarschlingen zwischen der Aorta und den Cardinalvenen dar. Die ersten 5 (nach anderen: 6) kranialen Paare dieser Segmentalarterien verschwinden bald, das 6. (nach anderen: das 7.) Paar erhält

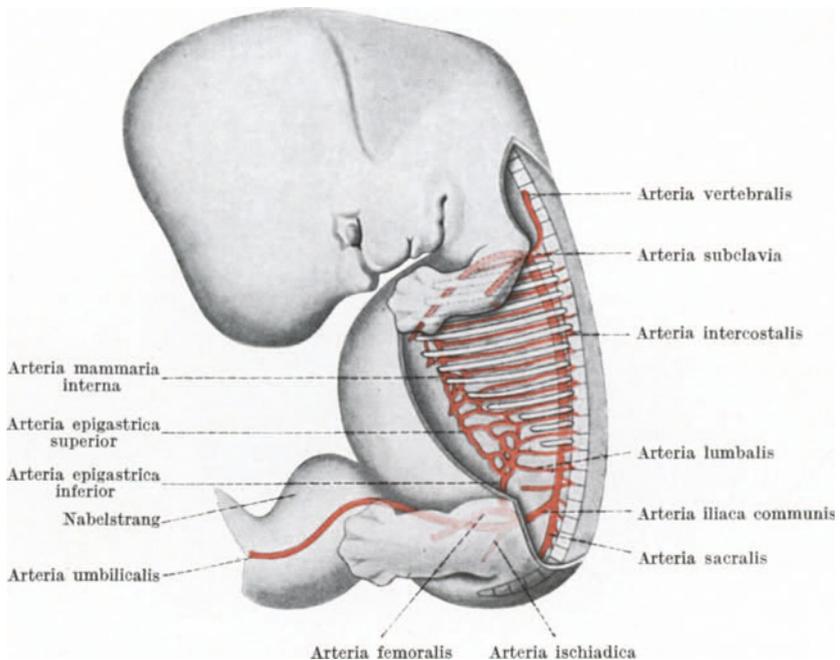


Abb. 594. Die Arterien des Rumpfes eines 16 mm langen menschlichen Embryo. Nach MALL.

sich und zieht als *Arteria subclavia* zu den Armanlagen (Abb. 590, 591, 596). Zwischen dieser Arterie und den folgenden 3 Segmentalarterien, also der 7. cervicalen und den zwei oberen thorakalen Segmentalarterien bildet sich eine Längsanastomose aus (Abb. 590, 596), worauf die Anfangsstücke dieser drei Arterien schwinden. Die Längsanastomose wird zum *Truncus costocervicalis*, die erhalten bleibenden Abschnitte der Segmentalarterien liefern vermittels der *Arteria intercostalis suprema* die beiden ersten *Arteriae intercostales*.

Von der 3. thorakalen an erhalten sich die dorsalen Segmentalarterien als *Arteriae intercostales* und *lumbales* (Abb. 594). Diese Gefäße entwickeln sich jedoch nicht sofort, sie entstehen vielmehr als zunächst kleine in die Körperwand vordringende Seitenäste der dorsalen, zum Rückenmarke ziehenden Segmentalarterien. Mit dem Wachstum der Körperwand werden diese Seitenäste

größer, so daß sie später als die Hauptstämme erscheinen, während der ursprüngliche Gefäßstamm in dem kleinen Ramus posterior erhalten bleibt.

Zwischen den vorderen Enden der Arteriae intercostales und lumbales einerseits und der Arteria subclavia sowie der Arteria iliaca externa andererseits bildet sich im 2. Monate eine Längsanastomose aus, welche in ihrem kranialen Abschnitte die Arteria mammaria interna und die Arteria epigastrica superior, in ihrem caudalen Abschnitte die Arteria epigastrica inferior darstellt. Diese Gefäße liegen ursprünglich ganz an der Seite des Rumpfes (Abb. 594) und rücken dann allmählich mit der paarigen Anlage des Brustbeines und mit den beiden geraden Bauchmuskeln gegen die Mitte der ventralen Fläche des Rumpfes vor.

### Die lateralen Äste der Aorta.

Sie entstehen erst nach der Vereinigung der beiden Aorten und nach der Anlage der Urniere. Ihre Zahl ist ursprünglich gering, da diese Gefäße zunächst auf den mittleren, zwischen dem 2. und 8. Brustsegmente befindlichen Abschnitt der Aorta beschränkt sind. In dem Maße als sich die Urniere vergrößert, vermehrt sich auch die Zahl dieser Gefäße, da sie zur Versorgung der Urniere

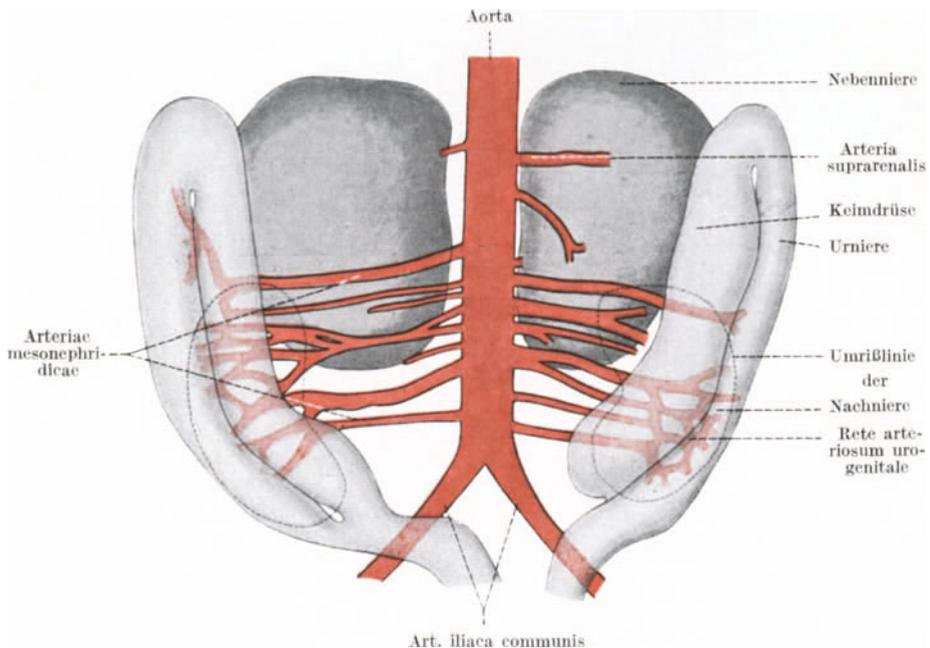


Abb. 595. Rekonstruktion der Urnierenarterien eines 18 mm langen menschlichen Embryo, eingetragen in das Modell eines 19,4 mm langen Embryo. Nach FELIX (mit kleinen Änderungen).

bestimmt sind. Sie heißen daher auch Urnierenarterien, Arteriae mesonephridicae (Abb. 595). Bei etwa 10 mm langen Embryonen erstreckt sich ihr Ausdehnungsgebiet vom 7. Hals- bis zum 2. Lendensegmente. Ihre Zahl übertrifft jedoch die Zahl der diesem Gebiete entsprechenden Segmente. Bei 8 mm langen Embryonen sind etwa 20 Urnierenarterien auf jeder Seite vorhanden, deren Zahl später noch bis auf 30 ansteigt. Ob dies davon herrührt, daß sich zu den ursprünglich segmental entstehenden Gefäßen auch intersegmentale hinzugesellen, oder ob die Gefäße von vornherein ohne Rücksicht auf die Segmente

entstehen, ist fraglich. Jedenfalls erhalten sich aber nur die caudalen Arterien, die anderen schwinden allmählich bei Embryonen von 12—20 mm Länge in kranio-caudaler Richtung.

Von den Urnierenarterien gehen Zweige zur Geschlechtsdrüse, zur Nach- und zur Nebenniere ab. Zwischen der Keimdrüse und der Nachniere bilden sie ein Netz, das Rete arteriosum urogenitale (Abb. 595).

Entsprechend der ursprünglich großen Länge der Geschlechtsdrüse ist auch die Zahl der Urnierenarterien, welche an diese Drüse zugehen, eine große. Sie bilden sich parallel mit der Geschlechtsdrüse zurück, so daß also nur die am meisten caudal gelegene als *Arteria spermatica interna* bzw. *Arteria ovarica* erhalten bleibt. Nach Rückbildung der Urniere gehen diese Gefäße nicht mehr von einer Urnierenarterie, sondern unmittelbar von der Aorta ab. Als frühere Zweige von Urnierenarterien versorgen sie auch die erhalten bleibenden Reste der Urniere.

Zur Nebenniere beginnen bei 1 cm langen Embryonen Zweige von den Urnierenarterien auszusplassen. Die zuerst entstandenen verschwinden jedoch schon in der ersten Hälfte des 2. Monats, um durch mehr caudalwärts gelegene ersetzt zu werden, da ja die Nebenniere caudalwärts vorrückt. Bei 16 mm langen Embryonen übernehmen die in der Höhe der zwei oberen Lendensegmente befindlichen drei Urnierenarterien die Versorgung der Nebenniere. Diese Gefäße bleiben nach Rückbildung der Urniere erhalten und erscheinen bei 20 mm langen Embryonen als unmittelbar von der Aorta abgehende Nebennierenarterien, *Arteriae suprarenales*. Die kraniale Arterie gibt einen Zweig an das Zwerchfell, die caudale an die Niere ab. Da sich das Zwerchfell und die Niere stark vergrößern, werden auch diese Arterienzweige stärker, so daß sie als die Hauptstämme der betreffenden Gefäße erscheinen, während die ursprünglichen, zur Nebenniere ziehenden Hauptstämme bloß ihre Seitenäste zu bilden scheinen. Die nunmehrigen Hauptstämme sind die *Arteria phrenica inferior* und die *Arteria renalis*, die früheren Hauptstämme bilden jetzt die *Arteria suprarenalis superior* und *inferior*. Nur die mittlere von den drei Urnierenarterien versorgt lediglich die Nebenniere und bildet die *Arteria suprarenalis media*, welche somit unmittelbar von der Aorta abgeht.

Die ursprünglichen Gefäße der bleibenden Niere sind wahrscheinlich nur venöse. Sie bilden in der Niere ein Pfortadersystem, welches jedoch bald verschwindet. Erst wenn die Niere ihre bleibende Lagestätte erreicht hat (bei ungefähr 2 cm langen Embryonen), zieht eine Arterie, und zwar der erwähnte Zweig der späteren *Arteria suprarenalis inferior*, zur Niere. Dieser Zweig wird später zum Hauptstamme, zur *Arteria renalis*. Diese stammt demnach, da die *Arteria suprarenalis inferior* von einer Urnierenarterie abzweigt, gleichfalls von einer Urnierenarterie ab. Sie geht daher erst nach der Rückbildung der Urniere unmittelbar von der Aorta ab. Gehen noch von anderen Urnierenarterien Zweige zur Niere ab, so bilden sie die akzessorischen Nierenarterien. Die caudal von der Urnieregegend, von der Aorta, von der *Arteria sacralis media* oder von der *Arteria iliaca communis* entspringenden akzessorischen Nierenarterien entstammen jedoch nicht den Urnierenarterien, sondern sind Sprossen der betreffenden Gefäßstämme.

Die *Arteriae renales* verlaufen ursprünglich in absteigender Richtung, erst in der Zeit zwischen dem Ende des 3. und dem Anfange des 5. Monats stellen sie sich quer ein.

### Die Entwicklung der Kopf- und Halsarterien.

Die Entstehungsweise der Stämme der beiden *Arteriae carotides* wurde bereits erörtert (S. 706). Ursprünglich ist die *Arteria carotis interna* das stärkere

von den beiden Gefäßen, da sie nicht bloß das ihr später zukommende Gebiet (Gehirn, Auge, Gehörorgan), sondern auch einen Teil des später der Arteria carotis externa (vermittels der Arteria maxillaris interna) zufallenden Gebietes versorgt. Die Arteria carotis externa verbreitet sich zunächst nur im Gebiete des 1. und 2. Kiemenbogens und ihre ursprünglichen Äste sind lediglich die Arteria thyreoidea superior, lingualis und maxillaris externa.

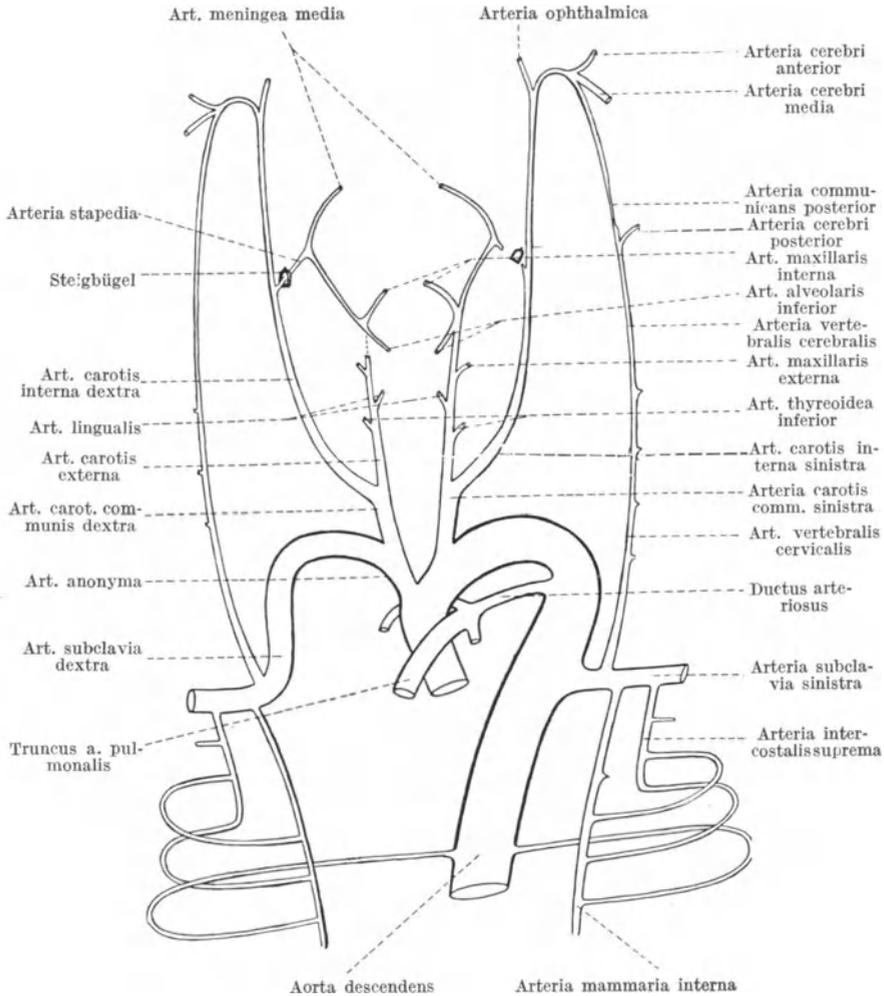


Abb. 596. Schematische Darstellung der Ausbildung der Kopf- und Halsarterien. Links der ursprüngliche, rechts der spätere Zustand. Nach BROMAN.

Die Arteria carotis interna verläuft kranialwärts zum Mittelhirn und biegt unter ihm dorso-caudalwärts als Arteria vertebralis cerebri um (Abb. 591). Von der 2., den Nervus hypoglossus begleitenden Segmentalarterie (Hypoglossusarterie) wächst kranialwärts unter dem Rautenhirne eine Arterie auf sie zu, mit der sie sich vereinigt. Diese Arterie wächst bei 9,5 bis 11 mm langen Embryonen auch caudalwärts als eine die caudal folgenden fünf cervicalen (dorsalen) Segmentalarterien verbindende, also bis zur Arteria subclavia reichende Längsanastomose fort. Die Wurzeln der cervicalen Segmentalarterien

bilden sich zurück und die Längsanastomose stellt dann ein von der Arteria subclavia kranialwärts abgehendes Gefäß dar, das als Arteria vertebralis cervicalis bezeichnet wird und das mit der Arteria vertebralis cerebralis die spätere Arteria vertebralis bildet (Abb. 596). Sie verbindet das Gefäßgebiet der Arteria carotis interna mit dem der Arteria subclavia. Unterhalb des Hinterhirnes vereinigen sich die Arteriae vertebrales cerebrales der beiden Seiten bei 9 mm langen Embryonen miteinander zur Arteria basilaris (Abb. 242). Ein Teil des kranial von dieser Vereinigungsstelle gelegenen Abschnittes der Arteria vertebralis cerebralis bleibt — vielleicht infolge der durch die Vereinigung mit der Arteria vertebralis cervicalis veränderten Blutlaufverhältnisse — im Wachstum zurück und bildet so die Arteria communicans posterior (Abb. 596, rechte Hälfte). Die Arteria communicans anterior entsteht durch die Ausbildung einer Queranastomose zwischen den vorderen Ästen (Arteriae cerebri anteriores) der beiden Arteriae carotides internae.

Die Arteria carotis interna gibt außer der Arteria ophthalmica, der Arteria cerebri anterior und cerebri media am Anfange des 2. Monats in der Gegend des 2. Kiemenbogens noch ein Gefäß ab, welches mit seinem Anfangsabschnitte durch das zur Bildung des Steigbügels bestimmte embryonale Bindegewebe hindurch dringt. Infolgedessen liegt dieses Gefäß nach der Bildung des Steigbügels in diesem selbst zwischen seinen beiden Schenkeln. Dieses Gefäß wird daher als Arteria stapedia (stapedialis) bezeichnet (Abb. 596, linke Hälfte). Es ist verhältnismäßig groß, wendet sich nach Durchbrechung des Steigbügels ventralwärts und durchsetzt die Gegend der späteren Fissura petro-tympanica. Bei etwa 12 mm langen Embryonen gibt diese Arterie drei Äste ab, welche den drei Ästen des Nervus trigeminus folgen, den Ramus supraorbitalis, maxillaris und mandibularis (Abb. 596, linke Hälfte). Vom Ramus supraorbitalis geht die Arteria meningea (media) ab; im übrigen versorgen diese Äste die ihrer Verlaufsrichtung entsprechenden Kopfgebiete. Zwischen dem Ramus mandibularis und dem Endstücke der Arteria carotis externa bildet sich nun bei etwa 17 mm langen Embryonen eine Anastomose aus, worauf das Anfangsstück der Arteria stapedia zu atrophieren beginnt, bis es im 3. Monate schwindet (Abb. 596, rechte Hälfte). Die Blutversorgung der erhalten bleibenden drei Äste der Arteria stapedia übernimmt nunmehr die Arteria carotis externa. Diese Äste erscheinen jetzt als Zweige der Arteria maxillaris interna, nämlich jener Arterie, welche durch die Anastomose der Carotis externa mit der Arteria stapedia entstanden ist.

Die späteren Halszweige der Arteria subclavia entstehen teils als unmittelbare Sprosse dieses Gefäßes, teils vom Truncus costo-cervicalis, dessen Entwicklung bereits geschildert wurde.

### Die Arterien der Gliedmaßen.

Arm- und Beinanlage stellen stummelförmige Auswüchse der seitlichen Körperwand dar, welche sich über mehrere Körpersegmente erstrecken (Abb. 209 bis 212). Demgemäß werden sie von mehreren Segmentalarterien versorgt. In dem ursprünglich dichten Zellgewebe der Gliedmaßenanlage lösen sich diese Segmentalarterien in ein Geflecht von Capillaren auf, aus welchem das Blut in eine randständig verlaufende Vene abfließt (Abb. 659, 661). Von diesen Segmentalarterien erhält sich nur eine, aus welcher dann unter mannigfachen Umbildungen die Arterien der betreffenden Gliedmaße hervorgehen.

## a) Die Entwicklung der Arterien.

Ursprünglich treten die drei unteren cervicalen und die oberste thorakale laterale Segmentalarterie in die Armanlage ein. Diese Arterien vereinigen sich frühzeitig mit den Ursprungsstämmen der dorsalen Segmentalarterien, als deren Seitenäste sie dann erscheinen. Bei 4,5 mm langen Embryonen sind nur noch zwei von diesen Arterien, und zwar die 5. und 6. cervicale vorhanden. Die obere atrophiert bei 5 mm langen Embryonen, so daß nur die 6. cervicale Segmentalarterie als primäre Arteria subclavia erhalten bleibt (Abb. 589—591, 596). Wie früher erörtert wurde, wird die linke Arteria subclavia lediglich von dieser Segmentalarterie gebildet, während die rechte Arteria subclavia auch noch von dem 4. Arterienbogen und von der Aorta descendens dextra gebildet wird (Abb. 596). Die linke Arterie geht daher unmittelbar von der Aorta descendens, also viel weiter caudal als die rechte ab, welche von der Aorta ascendens abzweigt. Später verschiebt sich die Abgangsstelle der linken Arteria subclavia kranialwärts bis auf den Aortenbogen.

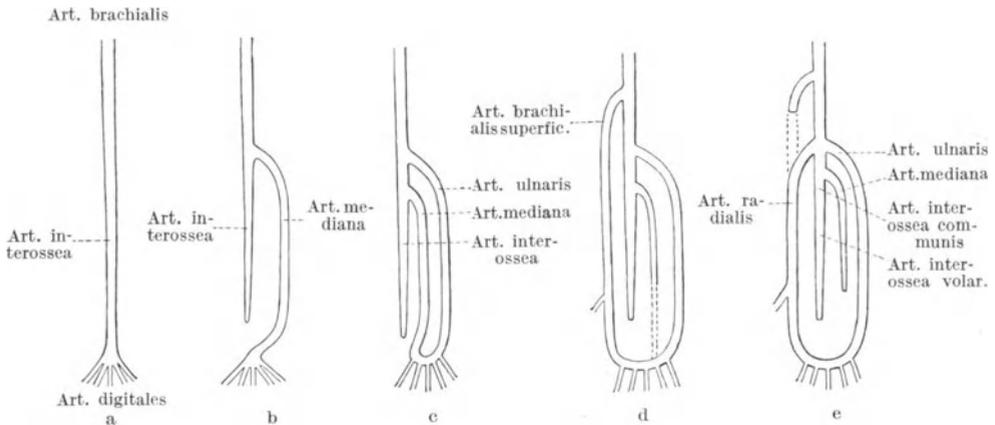


Abb. 597. Schematische Darstellung der Entwicklung der Arterien des Armes.

Die primäre Arteria subclavia zieht durch die Mitte der Armanlage als zentrales Achsengefäß hindurch. Während ihres Verlaufes bildet sie vermittels seitlicher Anastomosen Gefäßinseln und löst sich seitlich in ein Capillargeflecht auf, dessen Blut in die Randvene der Armanlage abfließt. Der Stamm der Arterie liegt an der medialen Seite des Plexus brachialis und gliedert sich in einen dorsalen und einen ventralen Ast. Diese Äste vereinigen sich jedoch in dem Zwischenraume zwischen dem vom Plexus brachialis abgehenden dorsalen und ventralen Nervenstamme miteinander zu einem Gefaße, das als Arteria brachialis am Oberarme entlang dem Nervus medianus weiter verläuft, im Bereiche des Unterarmes zwischen Radius und Ulna — entsprechend der späteren Arteria interossea volaris — liegt und sich in der Handanlage in fünf Arteriae digitales auflöst (Abb. 597 a). Von dieser Arteria brachialis zweigt hierauf in der späteren Ellbogenbeuge ein den Nervus medianus begleitender Ast ab, die Arteria mediana. Sie wächst bis zur Hand vor und übernimmt, nachdem sich die Verbindung zwischen der Arteria interossea mit den Arteriae digitales gelöst hat, die Versorgung der Fingerarterien (Abb. 597 b). In der Ellbogenbeuge sproßt nunmehr von der ulnaren Seite der Arteria brachialis ein neuer Zweig, die Arteria ulnaris, bis zur Hand vor. Gleichzeitig bildet sich die Verbindung zwischen der Arteria mediana und den

Arteriae digitales zurück und die Arteria ulnaris übernimmt nun die Versorgung der Fingerarterien (Abb. 597 c). Proximal von der Abgangsstelle der Arteria ulnaris gehen von der radialen Seite der Arteria brachialis mehrere Äste ab, von welchen sich jedoch nur der unterste als Arteria radialis erhält. Sie wächst bis zur Hand vor und verbindet sich mit der Arteria ulnaris zum Arcus volaris, von dem jetzt die Arteriae digitales abgehen (Abb. 597 d). Die Arteria mediana verliert hierauf ihre Verbindung mit dem Arcus volaris (Abb. 597 e). Von der Arteria interossea volaris sproßt die Arteria interossea dorsalis zur Hinterfläche des Unterarmes vor. Damit sind — in der zweiten Hälfte des 2. Monats — die Hauptarterien des Armes ausgebildet.

### b) Die Entwicklung der Arterien des Beines.

Die bleibenden Arterien des Beines entstehen aus einem kleinen Gefäße, welches bei 5—7 mm langen Embryonen aus der letzten (lateralen) Wurzel der Arteria umbilicalis in die Beinanlage aussproßt. Der Stamm der Arteria umbilicalis wird damit zur Arteria iliaca communis (Abb. 594, 595). Die in die Beinanlage aussprossende Arterie wächst durch den Plexus ischiadicus hindurch,

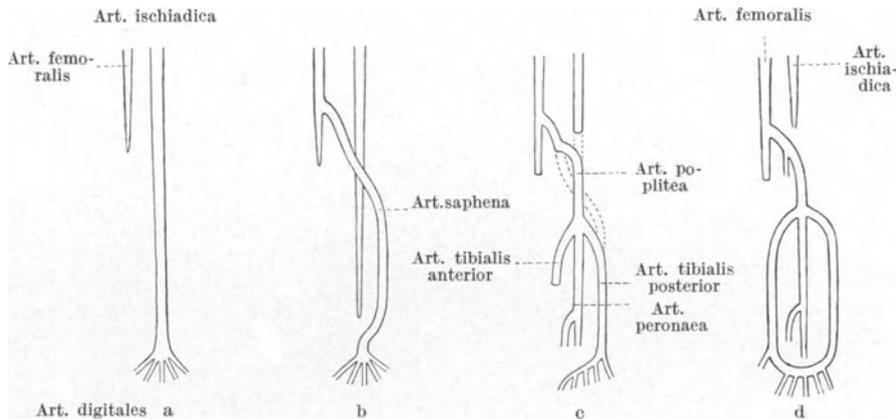


Abb. 598. Schematische Darstellung der Entwicklung der Arterien des Beines.

gelangt, dem Nervus ischiadicus folgend, auf die Hinterseite der Beinanlage und endet in der Fußplatte mit 5 Arteriae digitales. Sie wird als Arteria ischiadica bezeichnet (Abb. 598 a). Vor ihrem Eintritte in den Plexus ischiadicus gibt sie Zweige an das Becken ab, so daß ihr Anfangsabschnitt die Arteria hypogastrica (iliaca interna) darstellt. Der folgende, den Nervus ischiadicus begleitende Abschnitt entspricht der späteren Arteria comitans nervi ischiadici. Am Unterschenkel verläuft die Arteria ischiadica zwischen Tibia und Fibula und tritt dann zwischen den Knochen der proximalen Tarsalreihe zum Fußrücken (Abb. 598 a). Von dem Beckenabschnitte der Arterie sproßt nun um das Hüftgelenk ein Gefäß zur Vorderseite des Oberschenkels aus, die Arteria femoralis. Sie wächst als Arteria saphena neben dem Nervus saphenus am Unterschenkel bis zum Fuße vor und übernimmt dort die Arteriae digitales (Abb. 598 b). Die Arteria ischiadica bleibt nämlich im Wachstum gegenüber der Arteria femoralis und saphena zurück und gibt die Verbindung mit den Arteriae digitales auf (Abb. 598 b). Die Arteria femoralis, aus welcher bei 20 mm langen Embryonen die Arteria profunda femoris aussproßt, verbindet sich durch einen den Musculus adductor magnus durchbohrenden Zweig

mit der Arteria ischiadica und setzt sich auf diese Weise in die Kniekehle fort. Der in der Kniekehle befindliche Abschnitt der Arteria ischiadica liefert so die Arteria poplitea (Abb. 598 c). Der folgende Abschnitt endet als Arteria peronaea. Die Arteria tibialis anterior entsteht durch Aussprossung aus der Arteria poplitea, die Arteria tibialis posterior durch eine Verbindung zwischen der Arteria poplitea und der Arteria saphena. Das Wurzelstück dieser Arteria bleibt als Arteria genus suprema erhalten. Im 3. Monate sind diese Arterien des Beines bereits gebildet (Abb. 598 d).

## Die Entwicklung der Venen.

Größer noch als im Bereiche der Arterien ist der Unterschied zwischen der ursprünglichen und der späteren Ausbildung der Venen. Dies geht schon aus dem Umstande hervor, daß zahlreiche Venen des Erwachsenen Begleitvenen der Arterien sind, während es ursprünglich überhaupt keine Begleitvenen gibt. Dieser ursprüngliche Zustand der Trennung von Arterien und Venen erhält

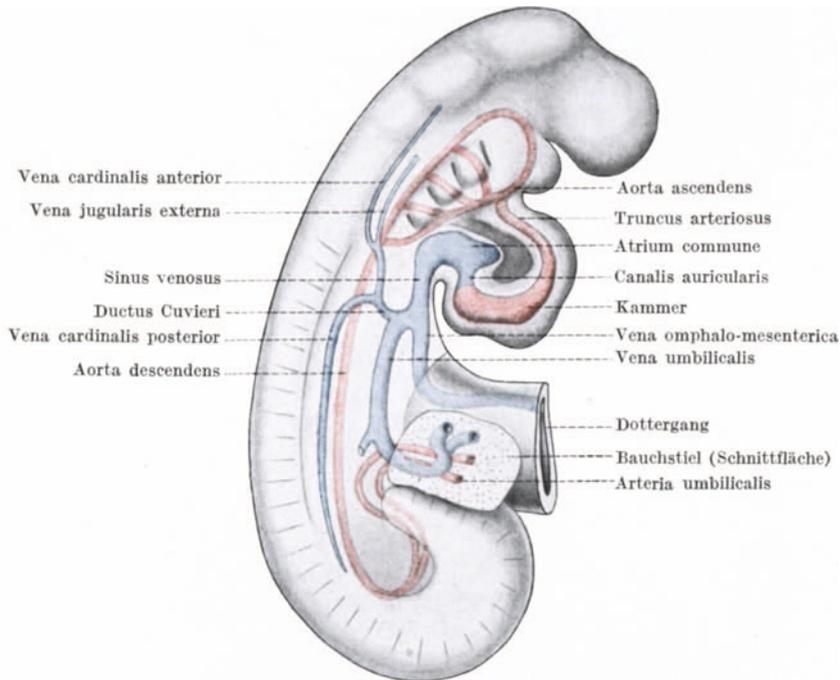


Abb. 599. Schematische Darstellung der Hauptgefäße bei einem 2,6 mm langen menschlichen Embryo. Nach His.

sich z. B. bei den Gefäßen des Gehirnes und der Lungen, bei den Hautvenen der Gliedmaßen und des Stammes. Bei der Ausbildung der bleibenden Form des Venensystems spielen daher Rück-, Um- und Neubildungen eine besonders große Rolle.

Bei Embryonen der 3. Woche sind bereits die primären Hauptstämme des Venensystems vorhanden, die bis zu 1 cm langen Embryonen erhalten bleiben. Es sind dies vier Venenpaare (Abb. 599, 600, 613): Die Venae omphalo-mesentericae oder vitellinae, welche das Blut vom Dottersacke zum Herzen

führen; die Venae umbilicales, welche vom Chorion in den Bauchstiel gelangen, zu beiden Seiten der Allantois verlaufen, dann in die seitliche Leibeshöhle eintreten und sich mit dem vorderen Ende der Venae vitellinae zum Truncus vitello-umbilicalis vereinigen (Abb. 575). Die beiden Trunci vitello-umbilicales verbinden sich unmittelbar vor der vorderen Darmöffnung unter dem Darne miteinander und bilden so den Sinus venosus cordis. Dieser liegt ursprünglich am vorderen Ende des embryonalen Körpers, bei Embryonen mit 7 Urwirbelpaaren noch vor dem ersten Urwirbelpaare. Er verschiebt sich allmählich mit dem Herzen caudalwärts, so daß er z. B. bei Embryonen mit 23 Urwirbelpaaren bereits in der Höhe des 6. Urwirbelpaares liegt.

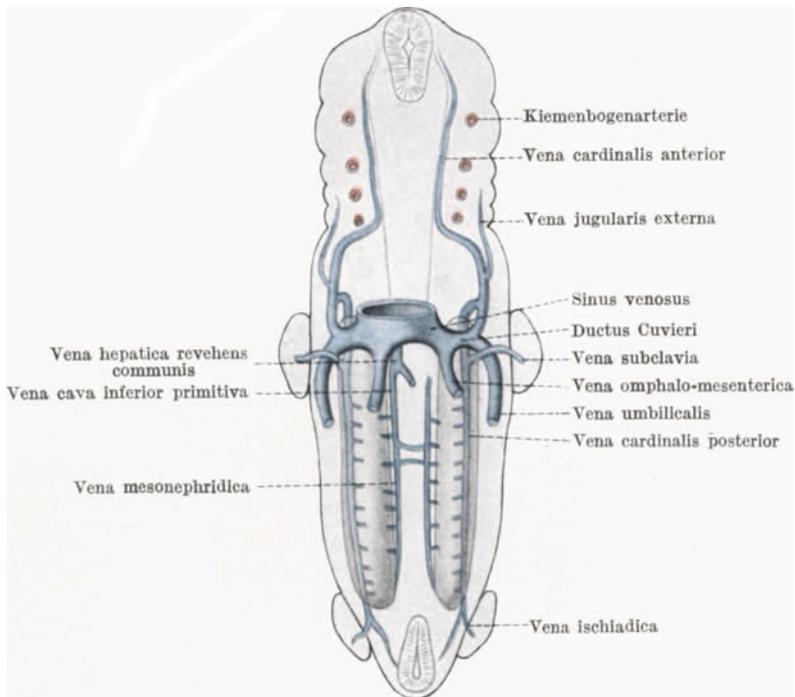


Abb. 600. Schematische Darstellung des Venensystems des Embryo der Abb. 599.

Während die Venae vitellinae und die Venae umbilicales von außen in den embryonalen Körper eintreten, gehören die beiden anderen Venenpaare dem embryonalen Körper selbst an. Es sind dies die beiden Paare der Venae cardinales, nämlich die beiden Venae cardinales anteriores s. superiores und die beiden Venae cardinales posteriores s. inferiores. Sie führen das venöse Blut aus dem vorderen, bzw. aus dem hinteren Abschnitte des embryonalen Körpers zum Herzen. Die Venae cardinales anteriores entstehen zuerst und sind bei Embryonen mit etwa 15 Urwirbelpaaren bereits gut ausgebildet. Mit ihrem bis zur Gegend der Augenblase reichenden Anfangsteile liegen sie als Venae capitis mediales dem Hirnröhre ventral an, verlaufen hierauf medial von den Arterienbögen (Abb. 600), biegen caudal von diesen lateralwärts um und verlaufen dann dorsal von den Mittelplatten der vorderen Ursegmente. Ursprünglich mündeten sie in den Truncus vitello-umbilicalis ein. Bald jedoch löst sich diese Verbindung und die caudalen Enden der Venae cardinales anteriores

vereinigen sich mit den kranialen Enden der bald nach ihnen entstehenden *Venae cardinales posteriores* zu einem gemeinsamen Endstamme, welcher als *Ductus Cuvieri* bezeichnet wird und das Blut der Cardinalvenen zum *Sinus venosus* führt (Abb. 589, 599, 600, 607, 613, 614). Die *Venae cardinales posteriores* verlaufen seitlich von den beiden Aorten, dorsal von der Leibeshöhle und lateral von den Urnieren (Abb. 495, 496 u. a.).

### Die Umbildung der *Venae omphalo-mesentericae* und *umbilicales*.

Die beiden *Venae omphalo-mesentericae* biegen, aus dem Dotterstiele in den Embryo tretend, kranialwärts um (Abb. 599), verlaufen im Mesenterium ventrale und in dessen kranialer Fortsetzung — im *Septum transversum* — zum *Sinus venosus* (Abb. 575). In das *Septum transversum* sprossen die Leberzellstränge aus. Gleichzeitig damit werden nun die im *Septum transversum*

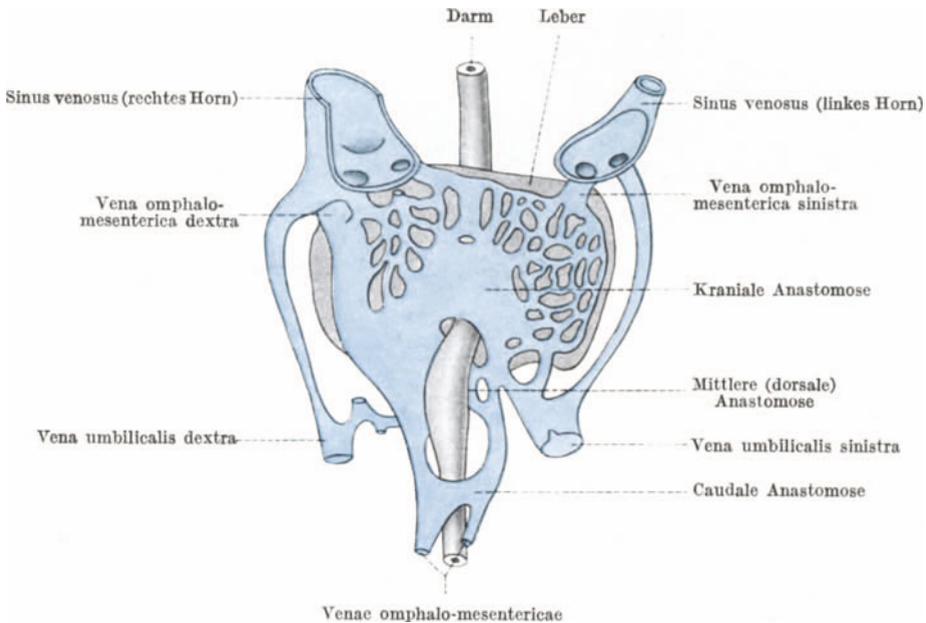


Abb. 601. Schema des Leberkreislaufes bei einem 4,9 mm langen menschlichen Embryo.  
Nach INGALLS.

befindlichen Abschnitte der *Venae omphalo-mesentericae* in zahlreiche Gefäßstämme zersplittert (Abb. 589, 601), welche zwischen den Leberzellsträngen liegen und — indem sie sich erweitern — die bereits erwähnten (S. 361) Sinusoide der Leber darstellen. Diese von den beiden *Venae omphalo-mesentericae* entstandenen Gefäßverzweigungen bilden zwischen den Leberzellsträngen ein Netzwerk, dessen Blut durch die kranialen Enden der Venen zum *Sinus venosus* abfließt. Auf diese Weise bildet sich in der Leber ein Pfortaderkreislauf aus, der primäre oder primitive Pfortaderkreislauf. Die Stämme der *Venae omphalo-mesentericae* führen ihm als *Venae advehentes hepatis* das Blut zu; ihre von der Leber zum *Sinus venosus* verlaufenden kranialen Endabschnitte stellen die *Venae revehentes hepatis* dar, da sie das Blut aus den Sinusoiden sammeln und zum Herzen leiten (Abb. 601, 602, 227).

Die beiden Venae advehentes hepatis verlaufen im vorderen Abschnitte des Mesenterium ventrale zu beiden Seiten des Darmes (der Duodenalanlage). Zwischen ihnen bilden sich bei etwa 4,5 mm langen Embryonen drei Anastomosen aus, von welchen die kraniale und die caudale ventral, die mittlere dorsal vom Darne liegt (Abb. 601). Dadurch entstehen zwei Venenringe um den Darm, ein kranialer und ein caudaler. Die ursprünglich median gelegene Duodenalanlage, welche von diesen Ringen umgriffen wird, verschiebt sich, wie früher geschildert wurde, nach rechts und diese Verschiebung machen auch die Venen mit. Die Venenringe bestehen jedoch nur kurze Zeit: Der rechte Schenkel des caudalen und der linke Schenkel des kranialen Ringes verschwinden, so daß nur mehr ein einfacher, jedoch den Darm spiralgig umgreifender Gefäßstamm übrig bleibt (Abb. 602). Er

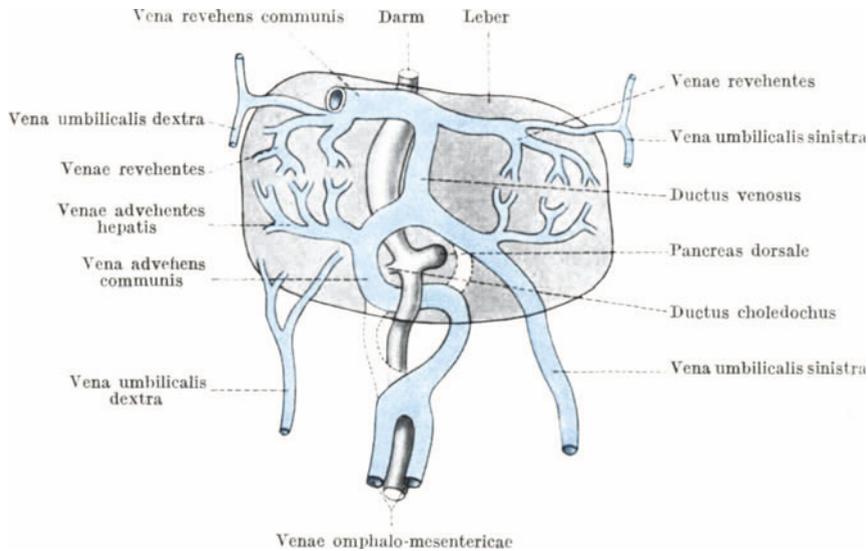


Abb. 602. Schema des Leberkreislaufes bei einem etwas älteren menschlichen Embryo. Nach HIS.

besteht caudal aus der linken, kranial aus der rechten Vena omphalo-mesenterica, in der Mitte aus der dorsalen Anastomose zwischen diesen beiden Venen. Das Blut der beiden sich miteinander vereinigenden Venae omphalo-mesentericae geht daher in die linke Vena omphalo-mesenterica über, verläuft dann dorsal vom Darne in der erhalten bleibenden mittleren (dorsalen) Anastomose und hierauf rechts vom Darne in der rechten Vena omphalo-mesenterica zur rechten Hälfte der Leber. Dieses kraniale Endstück der rechten Vena omphalo-mesenterica stellt nunmehr die einzige Vena advehens hepatis dar, weshalb sie auch als Vena advehens communis bezeichnet wird.

Auch der ursprünglich vorhandene caudale (Anfangs-) Abschnitt der rechten Vena omphalo-mesenterica bildet sich hierauf zurück, so daß caudal (nabelwärts) nur die linke Vena omphalo-mesenterica erhalten bleibt. Sie zieht, nachdem sich das sie bergende Mesenterium ventrale rückgebildet hat, frei durch die Bauchhöhle vom Darne zur Leber. Kranial (leberwärts) dagegen erhält sich nur die rechte Vena omphalo-mesenterica und bildet nunmehr die einzige Vena advehens hepatis (Abb. 602).

Reste des caudalen Abschnittes der Vena omphalo-mesenterica dextra erhalten sich als Ramus arcuatus und descendens venae portae und als Ramus dexter venae hepaticae.

Die vom Darne und von der Milz kommenden Venen sammeln sich in der Vena gastro-lienalis und in der Vena mesenterica und diese beiden Gefäße münden in der Vena advehens hepatis. Diese Vene wird dadurch zur Vena portae. Deren Äste bezeichnet man nunmehr als Venae advehentes hepatis (Abb. 603, 604).

Auch von den beiden Venae revehentes hepatis erhält sich nur die eine, und zwar die rechte, während die linke immer kleiner wird und bei ungefähr 5 mm langen Embryonen schwindet. Die rechte dagegen vergrößert sich und wird nunmehr als Vena revehens communis bezeichnet (Abb. 603, 604, 295). Sie bildet den einzigen Abflußweg des Lebervenengeflechtes und ihre

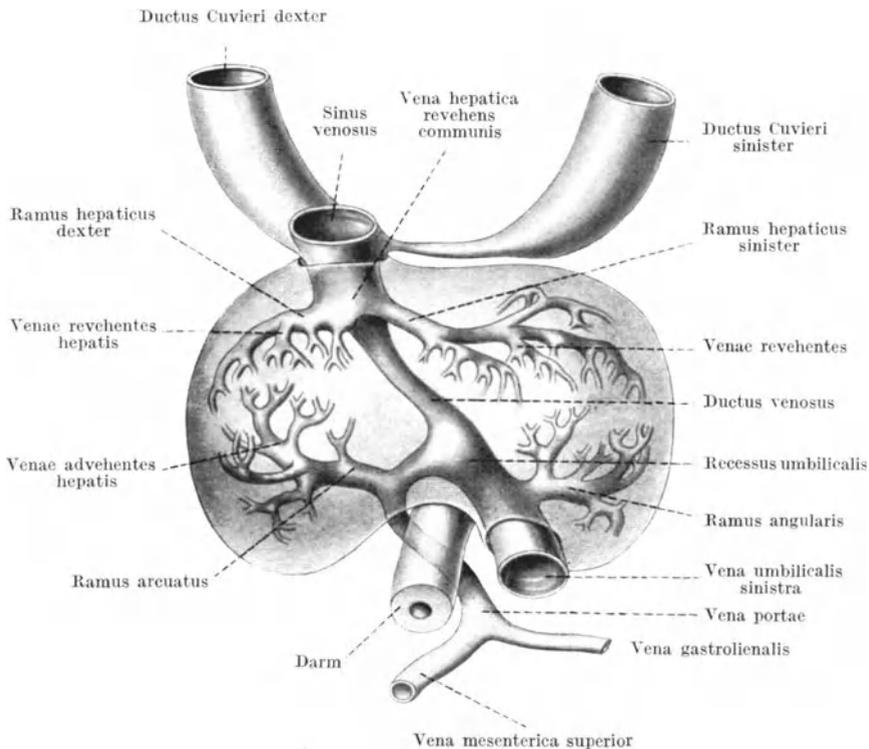


Abb. 603. Die Lebervenen eines 9 mm langen menschlichen Embryo. Nach MALL.

Äste sind die Venae revehentes hepatis oder Venae hepaticae. Man nimmt an, daß diese Umbildungsvorgänge durch eine Änderung der Verhältnisse des Blutstromes verursacht werden. Da sich — wie bei der Entwicklung des Herzens geschildert wurde — die Einmündungsstelle des Sinus venosus in das Atrium commune in der 3. Woche nach rechts von der Mittellinie verschiebt und dadurch in der rechten Vena revehens hepatis günstigere Verhältnisse für den Blutabfluß entstehen, soll sich die linke Vena revehens rückbilden, die rechte dagegen stärker ausbilden.

Die Venae umbilicales verlaufen ursprünglich in der seitlichen Rumpfwand, ohne mit den Lebergefäßen in Verbindung zu treten (Abb. 575, 599, 600). Zu Anfang der 4. Woche entstehen auf beiden Körperseiten Anastomosen zwischen den Venae umbilicales und den Venae omphalo-mesentericae (Abb. 601). Die rechte Vena umbilicalis bildet sich hierauf zurück, während

sich die linke erhält und sich durch eine Anastomose mit einem der Äste der Vena portae verbindet (Abb. 602—604). Ihr Blut kann nunmehr in die Leber abfließen und da offenbar dieser Abflußweg günstiger ist als der durch den kranialen, in den Sinus venosus cordis einmündenden Abschnitt der Vena umbilicalis sinistra (Abb. 602), so bildet sich auch dieser Abschnitt zurück. Nunmehr fließt daher das aus der Placenta kommende Blut durch die allein erhalten gebliebene linke Vena umbilicalis unter Vermittlung der Vena portae in die Leber, verläßt diese durch die Vena revehens communis (dextra) hepatis und gelangt so zum Sinus venosus und zum Atrium dextrum (Abb. 603—605). Der primäre von den Venae umbilicales und omphalo-mesentericae gebildete Pfortaderkreislauf wird also zunächst durch das aus der Placenta kommende Blut vermehrt und nach der Rückbildung des Dottersackes von diesem Blute allein gespeist.

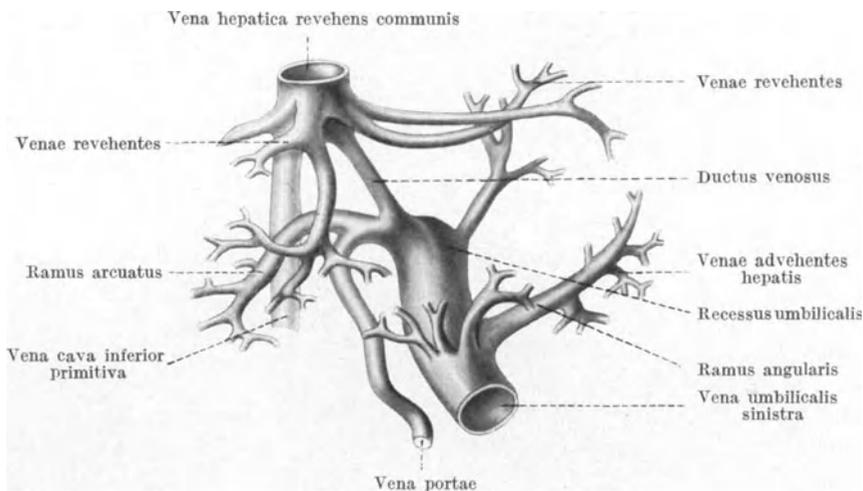


Abb. 604. Lebervenen und Vena cava inferior eines 20 mm langen menschlichen Embryo. Nach MALL

Mit der Vergrößerung der Placenta nimmt auch die Menge des zum Fetus fließenden Blutes zu. Infolgedessen erweitert sich jene Blutbahn der Leber, welche den kürzesten Weg zwischen der Vena umbilicalis sinistra und der Vena revehens dextra darstellt. Diese erweiterte Blutbahn (Abb. 602—604) wird als Ductus venosus (Arantii) bezeichnet. Das aus der Placenta kommende Blut fließt jetzt durch diese Bahn zum größten Teile unmittelbar zur Vena revehens ab, nur ein kleiner Teil passiert vorher die Capillaren der Leber, in welche das Blut der Vena portae abfließt.

In der 4. Woche sproßt von der hinteren Wand der Vena revehens dextra ein kleines Gefäß caudalwärts aus, das zur Vena cava inferior primitiva wird (Abb. 600, 604, 605, 607). Indem sich dieses Gefäß vergrößert (Abb. 560, 616) und zum kranialen Abschnitte der Vena cava inferior gestaltet, nimmt es die Vena revehens dextra ganz in seine Wand auf, so daß nunmehr die Zweige dieser Vene — als Venae hepaticae — unmittelbar in die Vena cava inferior einmünden (Abb. 610).

### Die Umbildung der Venae cardinales.

Die Venae cardinales anteriores (Abb. 599, 600) stellen ursprünglich die Abflußwege des Blutes der vorderen Segmentaläste der Aorten dar. Nach

deren Zugrundegehen beziehen sie ihr Blut aus der Verzweigung der Carotiden. Ihre vorderen Enden, die *Venae capitis mediales*, beginnen im Gebiete des Vorderhirnes, dorsal von der Augenblase, verlaufen dann dicht der ventralen Hirnfläche angeschmiegt an der lateralen Seite des 3. und 6., an der medialen Seite der Stämme und der Ganglien des 4., 5., 7. und 8. Hirnnerven und des Ohrbläschens. Bald nach diesen Venen entsteht caudal vom

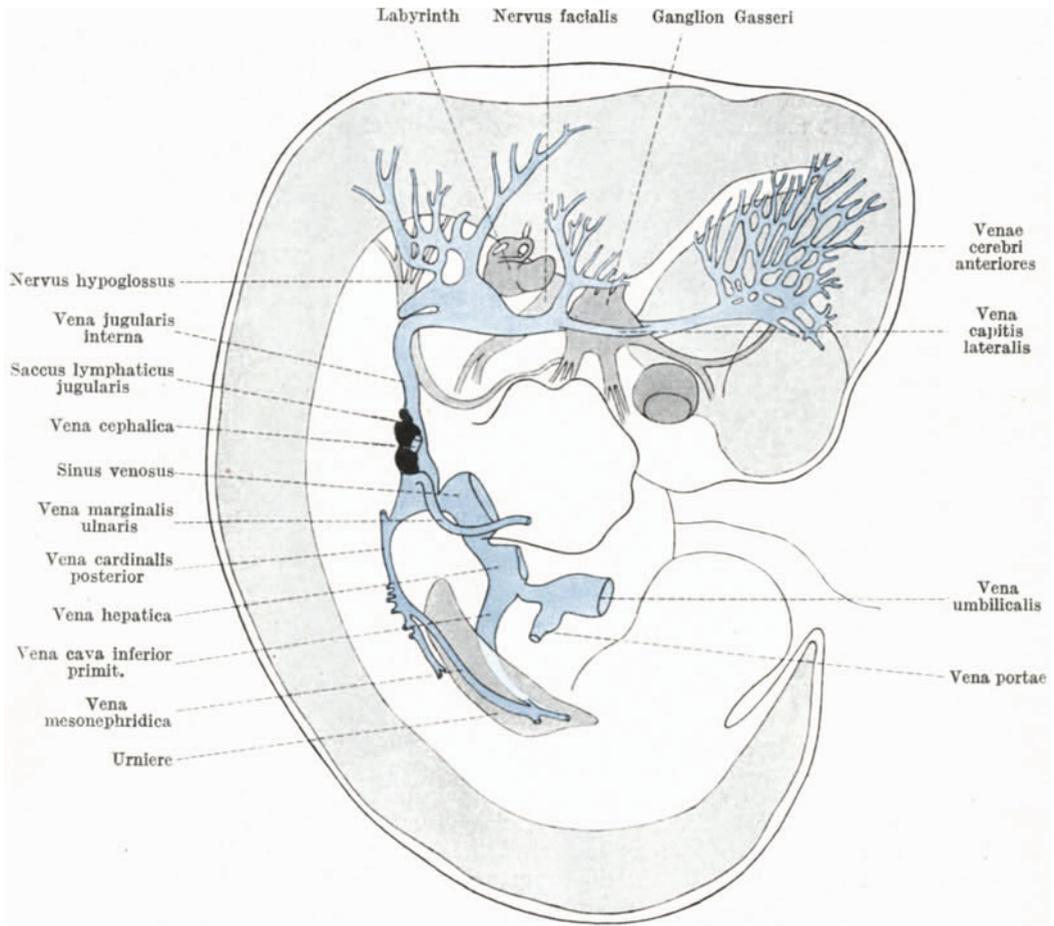


Abb. 605. Hirnvenen und Venenstämme eines 10,5 mm langen menschlichen Embryo. Nach SABIN.

Nervus trigeminus jederseits eine *Vena capitis lateralis*, welche lateral von den 6.—12. Hirnnerven (und deren Ganglien) verläuft (Abb. 605). Diese Vene entsteht in der Weise, daß sich von der *Vena capitis medialis* aus Veneninseln um die betreffenden Hirnnerven (und Ganglien) ausbilden, worauf der mediale Schenkel dieser Inseln — die *Vena capitis medialis* — verschwindet.

Beide *Venae capitis* hängen mit Geflechten von Venen zusammen, welche sich frühzeitig, schon bei 5 mm langen Embryonen, an der Seiten- und an der Dorsalfläche des Gehirnes auszubilden beginnen. Diese Geflechte sind teils paarige, teils unpaare (Abb. 606). Unpaar ist der an der Dorsalfläche des Prosencephalon sich ausbildende *Plexus medianus prosencephali*. Kranial

von ihm liegt der Plexus sagittalis superior, caudal der Plexus medianus mesencephali, welcher caudalwärts bis zum Isthmus rhombencephali reicht. Paarig ist der größte dieser Plexus, der zwischen den Hemisphärenblasen und dem Hinterhirn ausgebreitete Plexus lateralis anterior, sowie der an der Seite des Rautenhirnes gelegene kleinere Plexus lateralis posterior. Der Plexus lateralis anterior steht durch zwei Venen, vorne durch die Vena marginalis (Vena cerebri anterior), hinten durch die Vena prootica (Vena cerebri media) mit den unpaaren Plexus und mit dem Plexus lateralis posterior in Verbindung. In den vorderen Plexus münden auch die Venae cerebri internae, welche sich zur Vena cerebri magna vereinigen. Der vordere Plexus mündet

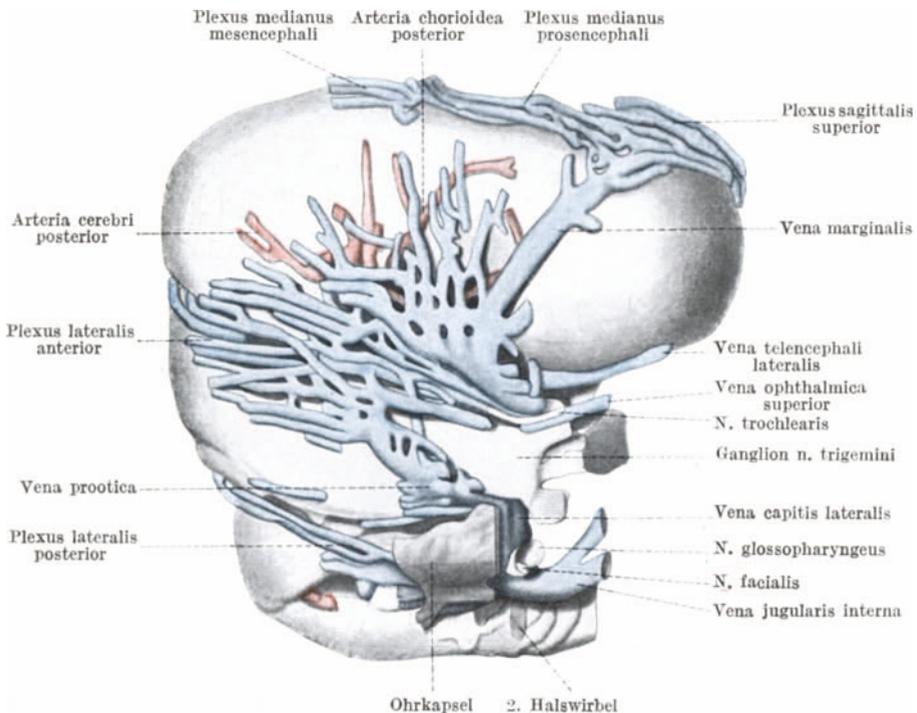


Abb. 606. Hirnvenen eines 15,5 mm langen menschlichen Embryo. 25 fache Vergrößerung. Mit Benützung einer Abbildung von MARKOWSKI.

in eine an der Schädelbasis gelegene Vene — Jugularvene —, welche die Schädelbasis zwischen dem Ganglion Gasseri und der Labyrinthkapsel durchsetzt und sich in der Vena jugularis interna fortsetzt. Diese Jugularvene entsteht in ihrem vorderen Abschnitte aus den beiden Venae capitis mediales, in ihrem hinteren Abschnitte aus den beiden Venae capitis laterales. Die beiden Abflüssen des Plexus lateralis posterior verschmelzen mit der Vena capitis lateralis zur Vena jugularis interna (Abb. 605). Diese Vene entsteht demnach aus zwei Gefäßen: Das eine sammelt das Blut aus den vorderen Hirnabschnitten und verläßt mit dem Nervus facialis die Schädelhöhle, das andere sammelt das Blut aus dem Hinter- und Nachhirne, tritt an der lateralen Seite des Nervus vagus aus der Schädelhöhle aus und verbindet sich mit dem ersterwähnten Gefäße zur Bildung der Vena jugularis interna.

Die Sinus venosi durae matris entstehen aus diesen Geflechten bzw. aus den an der Hirnbasis befindlichen Venen. Der Sinus sagittalis superior

entsteht aus den dorsalen Geflechten. Der Sinus transversus entsteht bei etwa 19 mm langen Embryonen im mittleren Gebiete des Plexus lateralis anterior durch Erweiterung und Verschmelzung einer größeren Anzahl von Venen, sowie aus einer kranialen Verlängerung des Sinus sigmoideus. Dieser entwickelt sich bei etwa 15 mm langen Embryonen als Anastomose zwischen den unteren Enden der beiden Plexus laterales, sowie aus dem unteren Abschnitte des Plexus lateralis posterior. Der Sinus occipitalis entsteht aus dem unteren Abschnitte eines im Hinterhaupte auftretenden, das hintere Ende der Plexus laterales posteriores darstellenden dreieckigen Venenplexus, dessen oberer Abschnitt den Confluens sinuum bildet. Der Sinus rectus und der Sinus sagittalis inferior entstehen aus einer Vene, der Vena mediana prosencephali.

An der Hirnbasis sind zunächst nur die beiden Venae capitis mediales vorhanden. In der Gegend der späteren Fossa hypophyseos verbinden sich diese beiden Venen miteinander und mit einer Anzahl neben ihnen entstandener kleiner Venen zur Bildung eines Plexus, des Plexus cavernosus. Mitten durch ihn verlaufen die Arteria carotis interna und der Nervus abducens. Die Venen dieses Plexus legen sich dicht aneinander und verschmelzen mit ihren äußeren Wänden zu einem Gefäße, während die nach innen zu gelegenen Wandabschnitte verschwinden. Aus dem Plexus entsteht auf diese Weise der Sinus cavernosus, in welchem die Carotis interna und der Nervus abducens liegen. Die vorderen und hinteren Anastomosen zwischen den beiderseitigen Sinus cavernosi bilden den Sinus intercavernosus anterior und posterior.

Der Sinus petrosus superior und inferior entstehen bei etwa 17 mm langen Embryonen aus einfachen Venen.

Die Venengeflechte, aus welchen die Sinus entstehen, liegen ursprünglich in dem embryonalen Bindegewebe, welches die Anlage der Dura mater bildet. Diese Anlage ist eine sehr mächtige. Sie wird aber durch die zunehmende Vergrößerung der beiden Großhirnhemisphären immer mehr verschmälert und nach außen gedrängt, bis sie mit der Anlage der Schädelknochen verwächst, so daß die Dura mater des Gehirnes im Gegensatze zu jener des Rückenmarkes dem Knochen fest anhaftet. Die Venengeflechte werden hierbei zum Teile rückgebildet und an jene Stellen verschoben, an welchen zwischen dem Gehirne und den Schädelknochen größere, mit Hirnhautgewebe erfüllte Räume erhalten bleiben. Die an diese Stellen verschobenen Teile der Venengeflechte bilden sich in ähnlicher Weise wie die Plexus cavernosi zu Sinus aus und bleiben als solche erhalten.

Die großen embryonalen Hirnvenen werden als einfache Venen angelegt. Infolge des ungleich starken Wachstums dieser Venen und des Gehirnes erfahren sie Verschiebungen und Verlaufsänderungen, welche sich bis in späte Entwicklungsperioden erstrecken, da die Formgestaltung des Gehirnes erst spät beendet wird.

Die oberflächlichen Kopf- und Halsvenen, sowie die Vena jugularis externa, treten erst später, gegen Ende des 2. Monates, auf.

Die beiden Venae cardinales anteriores ziehen am Halse als Venae jugulares internae caudalwärts zum Ductus Cuvieri (Abb. 605, 599). Sie nehmen — außer den seitlich von ihnen entstehenden Venae jugulares externae (Abb. 599, 600, 608—611) — auch die Venae subclaviae auf, welche ursprünglich in die Venae cardinales posteriores einmünden (Abb. 600), sich aber bald auf die Venae cardinales anteriores verschieben (Abb. 607). Im 2. Monate bildet sich nun zwischen ihren caudalen Enden eine schief von links oben nach rechts unten verlaufende Anastomose — Anastomosis intercava — aus (Abb. 608 bis 610). Das in der linken Cardinalvene fließende Blut kann nunmehr mittels dieser Anastomose rascher als auf dem Wege des Ductus Cuvieri sinister zum

rechten Vorhofs gelangen. Die Anastomose erweitert sich daher zur Vena anonyma sinistra, durch welche das Blut aus den linken Kopf- und Halsvenen, sowie aus der linken Vena subclavia nach rechts abfließt, während sich der unterhalb dieser Anastomose befindliche Abschnitt der linken Vena cardinalis anterior und der linke Ductus Cuvieri verkleinern (Abb. 603), bzw. rückbilden. Erhält sich dieser Endabschnitt der linken vorderen Cardinalvene, so bildet er das kraniale Ende der Vena hemiazygos accessoria, während der Ductus Cuvieri sinister mit der Spitze des linken Sinushornes die Vena obliqua atrii sinistri liefert (Abb. 609, 610).

Der zwischen der Einmündungsstelle der Vena subclavia dextra und der Vena anonyma sinistra befindliche Abschnitt der rechten Vena cardinalis anterior bildet die Vena anonyma dextra; der caudalwärts folgende Endabschnitt der rechten vorderen Cardinalvene und der rechte Ductus Cuvieri liefern die Vena cava superior (dextra, Abb. 609, 610). Auch auf der linken Seite ist eine Zeitlang eine Vena cava superior (sinistra) vorhanden, und zwar vor der Rückbildung des linken Ductus Cuvieri und des caudalen Abschnittes der Vena cardinalis anterior und nach Einmündung der Vena subclavia in die vordere Cardinalvene (Abb. 608).

Die Venae cardinales posteriores sind zwei lange, symmetrisch lateral und dorsal von der Urniere gelegene Gefäße, welche das Blut des größeren Teiles des embryonalen Körpers zum Herzen führen (Abb. 496, 599, 600, 607). Außer den segmentalen Venen der Körperwand (Venae intercostales und lumbales) nehmen sie auch die Venae mesonephridicae (Venae mesonephridicae revehentes oder Venae subcardinales) aus der Urniere (Abb. 600, 607, 608), sowie die Venae ischiadicae und femorales aus dem Becken und aus den unteren Extremitäten auf. Auch die Vena subclavia mündet ursprünglich in die hinteren Cardinalvenen (Abb. 600), rückt aber während der Caudalverschiebung des Herzens bald auf die Vena cardinalis anterior (Abb. 607). Caudalwärts konvergieren die beiden Venae cardinales posteriores und verschmelzen zur Vena caudalis (Vena sacralis media). Vorher geht von ihren konvergierenden Endabschnitten jederseits die Vena ischiadica und femoralis ab (Abb. 607—611).

Die Beziehung zwischen den segmentalen Venen der Körperwand und den Cardinalvenen bleibt im wesentlichen bestehen. Dagegen ändert sich die Beziehung zu den anderen Venen.

Zur lateralen Wand der Urniere gehen von den hinteren Cardinalvenen in regelmäßigen Abständen zahlreiche Venae mesonephridicae advehentes ab, während an der ventralen Fläche der Urniere in gleicher Weise Venen — Venae mesonephridicae revehentes — austreten, die in einem Längsstamme, in der Vena mesonephridica (revehens) oder Vena subcardinalis, münden (Abb. 600, 607, 608). Innerhalb der Urniere besteht demnach ein Pfortaderkreislauf. Die beiden Venae subcardinales enden zunächst kranialwärts blind, während sie sich caudalwärts durch Anastomosen mit den konvergierenden Endabschnitten der beiden Venae cardinales posteriores verbinden (Abb. 608). Infolgedessen fließt jetzt das aus der Vena caudalis, aus der Vena ischiadica und aus dem caudalen Abschnitte der Venae cardinales posteriores kommende Blut durch die beiden Venae mesonephridicae revehentes ab. Frühzeitig bilden sich zwischen diesen beiden Venen anastomotische Verbindungen aus (Abb. 600, 607). Gleichzeitig aber verbindet sich das kraniale Ende der Vena subcardinalis dextra mit der caudalwärts vorwachsenden Vena cava inferior primitiva (Abb. 600, 605, 607, 608). Dadurch wird eine kurze Verbindung mit dem rechten Vorhofs hergestellt und das Blut der linken Vena subcardinalis fließt nunmehr vermittels der Anastomose zwischen den beiden Venae mesonephridicae revehentes in die rechte Vena revehens und durch diese in die Vena cava inferior

primitiva und zum Herzen (Abb. 608). Infolgedessen vergrößert sich die Vena revehens dextra, während die linke im Wachstum zurückbleibt. In demselben

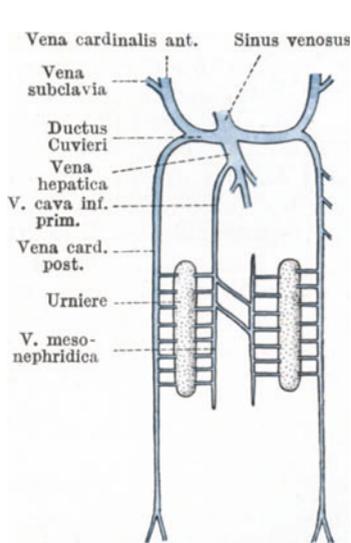


Abb. 607. Schematische Darstellung des Frühstadiums der Entwicklung der Cardinal- und Subcardinalvenen, sowie der Vena cava inferior primitiva.

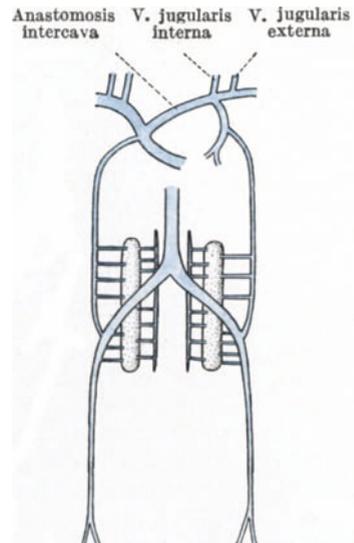


Abb. 608. Schematische Darstellung der Entwicklung der Cardinal- und der Hohlvenen.

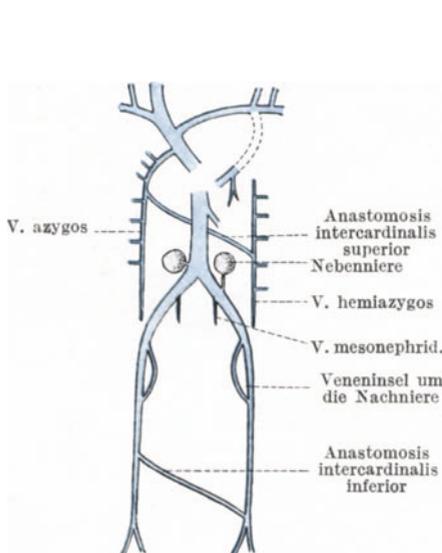


Abb. 609. Schematische Darstellung eines späteren Stadiums der Entwicklung der Cardinal- und der Hohlvenen.

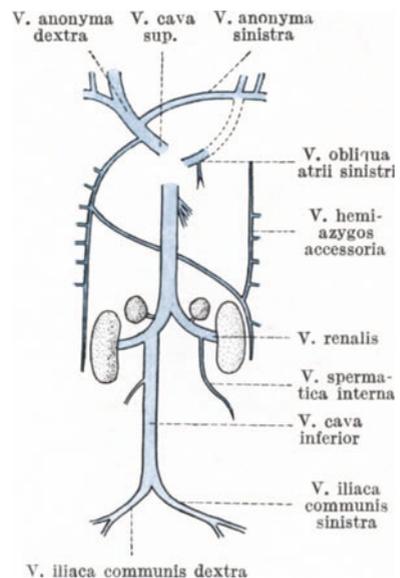


Abb. 610. Schematische Darstellung der letzten Phase der Entwicklung der Cardinal- und der Hohlvenen.

Maße, als sich die Urnieren in caudaler Richtung rückbilden und ihr Pfortaderkreislauf schwindet, atrophieren auch die in sie eintretenden und aus ihnen austretenden Venen. Die linke Vena revehens bildet sich nun in caudaler

Richtung vollständig zurück, nur ihre Anastomose mit der rechten Vena revehens und mit der Vena cardinalis posterior bleibt erhalten (Abb. 609). Von der rechten Vena revehens dagegen erhält sich der kraniale bis zur Anastomose mit der Vena cardinalis posterior reichende Abschnitt, sowie auch diese Anastomose. Der caudale Abschnitt der rechten Vena revehens verschwindet.

Die primitive Vena cava inferior setzt sich dann caudalwärts in die rechte Vena revehens dextra und diese wiederum in das caudale Endstück der Vena cardinalis posterior dextra fort, welches die Venen aus der rechten Hälfte des Beckens und aus der rechten unteren Gliedmaße sammelt. Durch die erwähnte Anastomose setzt sich ferner die rechte Vena revehens in das caudale Endstück der linken Vena revehens fort, welches in die linke Vena cardinalis posterior übergeht. Caudal von der Anastomose zwischen den beiden Venae revehentes gibt es demnach in diesem Stadium zwei gleichartige Venen, zwei Venae cavae inferiores (Abb. 609).

Zwischen den caudalen Abschnitten dieser beiden Venen, also zwischen den caudalen Endabschnitten der beiden Venae cardinales posteriores, bildet sich nun im 2. Monate eine Anastomose — *Anastomosis intercardinalis inferior* — aus (Abb. 608, 609), wodurch das aus der linken Beckenhälfte und aus der linken unteren Gliedmaße kommende Blut einen bequemerem Abfluß nach rechts gewinnt. Es fließt daher durch diese Anastomose ab. Sie erweitert sich infolgedessen und wird zur Vena iliaca communis sinistra. In demselben Maße, als sich dieses Gefäß vergrößert, bildet sich der kranial von diesem Gefäße befindliche Abschnitt der Vena cardinalis posterior sinistra zurück, wobei die in ihn mündenden Venae lumbales ihre Einmündungsstellen in die rechte Vena cardinalis posterior verschieben. Der caudale Abschnitt dieser Vene bildet die Vena iliaca communis dextra (Abb. 610).

Die Vena cava inferior setzt sich demnach aus folgenden Venen zusammen: Aus dem kranialen, in den Sinus venosus cordis mündenden Abschnitt der Vena revehens hepatis dextra; aus der Vena cava inferior primitiva; aus dem kranialen Abschnitte der Vena mesonephridica revehens dextra; aus der Anastomose dieser Vene mit der Vena cardinalis posterior dextra und endlich aus dem caudalen Abschnitte dieser Cardinalvene.

Sobald die erwähnte Anastomose zwischen den beiden Venae mesonephridicae revehentes und den caudalen Abschnitten der Venae cardinales posteriores hergestellt ist und daher das aus dem Becken sowie aus den unteren Gliedmaßen kommende Blut durch die Venae revehentes abfließen kann, trennt sich der caudale Abschnitt der Venae cardinales posteriores von dem kranialen Abschnitte (Abb. 609). Dieser kraniale Abschnitt bleibt rechts als Vena azygos, links als Vena hemiazygos erhalten. Diese beiden Venen sind ursprünglich gleich groß und münden vermittle der Ductus Cuvieri in den Sinus venosus ein (Abb. 608). Zwischen diesen Venen bildet sich eine Anastomose — *Anastomosis intercardinalis superior* — aus, welche das Blut der Vena hemiazygos nach rechts in die Vena azygos leitet (Abb. 609, 610). Infolgedessen erhält sich der kranial von dieser Anastomose befindliche Abschnitt der Vena hemiazygos nur als ein kleines Gefäß, als Vena hemiazygos accessoria, das seine Verbindung mit dem linken Ductus Cuvieri verliert.

Wie zur Urniere, so sprossen auch zur Nachniere Zweige aus den hinteren Cardinalvenen aus, während andererseits aus der Nachniere kommende Venen in der Vena mesonephridica revehens münden. Alle diese Venen verschwinden jedoch bald nach ihrem Erscheinen. Von der die Venae revehentes mit den Venae cardinales posteriores verbindenden Queranastomose sproßt dann auf jeder der beiden Körperseiten in lateraler Richtung eine Vene zur Nachniere aus, die Vena renalis (Abb. 609, 610).

Die wachsende Nachniere schiebt sich zwischen die Aorta und die Vena cardinalis posterior ein. Um die dorsale Fläche der Nachniere schlingt sich eine von der Cardinalvene aus entstandene Vene, so daß die Niere zwischen der Cardinalvene und dieser dorsalen Vene wie in einer Gefäßinsel eingeschoben ist (Abb. 609). Die dorsale Vene weitet sich aus und wird zum Hauptstamme dieses Abschnittes der Vena cardinalis posterior, während sich der ursprüngliche, ventral von der Niere befindliche Hauptstamm nur zum Teile erhält. Er sammelt das Blut aus der Urniere und aus der Keimdrüse und wird zur Vena ovarica bzw. zur Vena spermatica interna. Auf der linken Seite wird der kraniale Abschnitt dieses Gefäßes von der Vena renalis gebildet, weshalb es hier später in die Vena renalis, rechts dagegen in die Vena cava inferior mündet (Abb. 610).

Ähnliches gilt von den Venae suprarenales. Sie sprossen aus den Venae revehentes aus, kranial von deren Anastomose mit den Venae cardinales posteriores. Da dieser Abschnitt der rechten Vena revehens zu einem Teile der Vena cava inferior wird, ist die rechte Vena suprarenalis ein Zweig der Vena cava inferior; links dagegen ist sie ein Ast der Vena renalis (Abb. 609).

### Die Venen der Gliedmaßen.

Die zuerst in den Gliedmaßenanlagen auftretenden Venen sind in zwei Gruppen angeordnet, von welchen die dorsale in die Vena cardinalis posterior, die ventrale in die Vena umbilicalis abfließt. Bei etwa 5 mm langen Embryonen entwickelt sich hierauf in jeder der Gliedmaßenanlagen eine kraniale und eine caudale Randvene, die Vena marginalis radialis bzw. tibialis, und die Vena marginalis ulnaris bzw. fibularis (Abb. 659, 661). Ihre Ausbildung und Weiterentwicklung erfolgt in der Armanlage etwas rascher als in der Beinanlage.

Die kranialen Randvenen sind kleiner als die caudalen und atrophieren bald, während die caudalen, also die ulnare bzw. die fibulare, erhalten bleiben.

Der distale Abschnitt der Vena marginalis ulnaris liefert die Vena ulnaris und basilica, der proximale Abschnitt die Vena brachialis, axillaris und subclavia. Die Vena subclavia liegt zuerst dorsal vom Plexus und von der Arteria brachialis, später gelangt sie vermittels Anastomosenbildung ventral. Sie mündet zuerst in die Vena cardinalis posterior (Abb. 600), dann in den Ductus Cuvieri (Abb. 605) und erst bei etwa 16 mm langen Embryonen in die Vena cardinalis anterior (Abb. 607, 611). — Die Vena cephalica entsteht an der radialen Seite der Handplatte und des Vorderarmes. Ihre Einmündungsstelle verschiebt sich von der Vena ulnaris in der Ellenbeuge auf die Vena jugularis externa (22 mm lange Embryonen, vgl. auch Abb. 611) und schließlich auf die Vena subclavia. Die Verbindungen zwischen der Vena basilica und cephalica auf dem Handrücken sind nicht von vornherein vorhanden, sondern bilden sich erst später aus.

Die Vena marginalis fibularis mündet zuerst in die Vena umbilicalis, dann in die Vena cardinalis posterior. Bei 10 mm langen Embryonen stellt sie ein Gefäß dar, welches als Vena tibialis anterior an der medialen Seite des Unterschenkels beginnt und als Vena ischiadica an der Hinterseite des Oberschenkels weiter verläuft. Dann erst sproßt die Vena femoralis von der Vena cardinalis posterior, kranial von der Mündungsstelle der Vena ischiadica, aus und verbindet sich in der Kniegegend mit der Vena ischiadica. Das Blut fließt nunmehr vorwiegend durch die Vena femoralis ab, weshalb der proximale Abschnitt der Vena ischiadica atrophiert, während sich der distale als Vena saphena

parva erhält. Die Vena saphena magna und die Vena tibialis posterior entstehen als Zweige der Vena femoralis.

Sämtliche Begleitvenen der Arterien entstehen erst nach der Ausbildung der übrigen Venen.

## Der fetale Blutkreislauf.

Der bis zur Geburt bestehende fetale, embryonale oder placentare Blutkreislauf unterscheidet sich von dem nach der Geburt sich entwickelnden Blutkreislaufe vor allem dadurch, daß arterielles und venöses Blut nicht streng voneinander gesondert sind. Das in der Placenta arteriell gemachte Blut gelangt durch die Vena umbilicalis in den embryonalen Körper. Der größere Teil von ihm fließt durch den Ductus venosus (Arantii) zur Vena hepatica revehens communis und mischt sich in ihr mit dem aus der Leber kommenden und ihr durch die Vena portae zugeführten venösen Blute, sowie mit dem aus der Vena umbilicalis durch die Vena portae in die Leber geleiteten arteriellen Blute. Das auf diese Weise gemischte Blut tritt mit dem Blute der Cava inferior in den rechten Vorhof ein, in welchen auch das venöse Blut der Vena cava superior gelangt. Nach einer Annahme soll das aus der Vena cava inferior stammende gemischte Blut durch das Foramen ovale in den linken Vorhof geleitet werden und von hier durch die linke Kammer in die Aorta gelangen. Das aus der Vena cava superior stammende venöse Blut soll dagegen in die rechte Kammer und aus dieser in die Arteria pulmonalis strömen. Die beiden Lungenarterien würden demnach nur venöses Blut zu den Lungen leiten. Da die Lungenarterien noch klein sind, fließt der größere Teil des in der Arteria pulmonalis enthaltenen Blutes durch den Ductus venosus (Botalli) in die Aorta ab, so daß das unterhalb der Einmündungsstelle dieses Ganges in der Aorta vorhandene Blut stärker venös wäre als das über dieser Einmündungsstelle befindliche. Die über dieser Mündungsstelle, also vom Bogen der Aorta abgehenden Gefäße — Arteria anonyma, Arteria carotis communis sinistra und die Arteria subclavia sinistra — würden demnach ein weniger venöses Blut führen als die von der Aorta descendens abgehenden Arterien und dies soll der Grund sein, warum die von ihnen versorgten Körperteile — weil von mehr arteriellem Blute ernährt — den übrigen Körperteilen in der Entwicklung vorauseilen. Die Annahme von der Teilung des Blutstromes im rechten Vorhofe wird jedoch bestritten und dagegen behauptet, daß das aus den beiden Venae cavae kommende Blut im rechten Vorhofe nicht verschiedene Wege einschlägt, sondern sich im rechten Vorhofe mische, so daß gleichartiges Blut durch die Aorta und durch die Arteria pulmonalis fließe.

Sicher ist, daß nur in der Vena umbilicalis und wohl auch im Ductus venosus rein arterielles Blut fließt. Alle Arterien des Fetus führen dagegen gemischtes Blut, vielleicht mit Ausnahme der beiden Arteriae pulmonales, welche nur venöses Blut enthalten, falls das Blut der Vena cava superior in die rechte Kammer geleitet wird, ohne sich mit jenem der Vena cava inferior zu vermischen.

Aus der Aorta gelangt das Blut durch die beiden Arteriae umbilicales in die Placenta, wo es arteriell gemacht und hierauf der Vena umbilicalis zugeführt wird.

Die mechanischen Verhältnisse, unter welchen sich der fetale Kreislauf vollzieht, unterscheiden sich wesentlich von denen des späteren Kreislaufes. Der Blutdruck ist in den Arterien niedriger, da die Arterien weiter, der Widerstand daher in ihnen geringer als beim Erwachsenen ist. In der Vena umbilicalis ist der Blutdruck ein positiver, was notwendig ist, da die

aspirierende Tätigkeit der Atmung beim Fetus fehlt. Da außerdem das fetale Herz verhältnismäßig doppelt so groß als beim Erwachsenen ist, ist die Herzarbeit leichter möglich.

Nach der Geburt werden die Arteriae umbilicales, die Vena umbilicalis, der Ductus venosus (Arantii) und der Ductus arteriosus (Botalli) in lichtungslose Bindegewebsstränge, in die Ligamenta umbilicalia lateralia, bzw. in das Ligamentum teres hepatis, in das Ligamentum venosum (Arantii) und in das Ligamentum arteriosum (Botalli) umgewandelt. Das Foramen ovale wird verschlossen und damit die Scheidung zwischen dem venösen und dem arteriellen Blute der rechten und der linken Herzhälfte, sowie der zum und vom Herzen gehenden Blutgefäße bewirkt. Durch die Ausdehnung und durch die Funktion der Lungen erweitert sich die Gefäßbahn der Lunge zum kleinen Kreislaufe, während die übrigen Blutgefäße den großen Kreislauf bilden. Da das Blutgefäßsystem in der Lunge schon vor der Geburt ausgebildet wird, erfolgt die Umstellung auf die Atmung sofort nach der Geburt. Der Ductus arteriosus (Botalli) beginnt sich bald nach der Geburt zu schließen, wobei er zuerst an Dicke zunimmt, jedoch schon in der 2. Lebenswoche in voller Rückbildung begriffen ist. Der Leber wird nunmehr nur Blut durch die Vena portae zugeführt, womit in ihr der bleibende Pfortaderkreislauf ausgebildet ist.

## Die Entwicklung der Lymphgefäße und der Lymphdrüsen.

Über die Entwicklung der Lymphgefäße herrschen verschiedene Anschauungen. Nach der einen sollen sie an Ort und Stelle aus Lücken im embryonalen Bindegewebe entstehen, welche zusammenfließen und ein Netzwerk von kleineren Kanälen bilden, die sich zu größeren Kanälen vereinigen. Diese sollen erst sekundär eine Verbindung mit den beiden Venae subclaviae (bzw. mit dem Angulus venosus dexter und sinister) erhalten. Nach der anderen Anschauung sollen zuerst an gewissen Stellen Zweige aus Venen aussprossen, welche ein Geflecht bilden; aus jedem dieser Geflechte entwickelt sich ein sackförmiges Gebilde, das den Zusammenhang mit der Vene verliert und einen selbständigen mit Endothel ausgekleideten Sack, einen Lymphsack darstellt. Bei etwa 10 mm langen Embryonen entsteht auf diese Weise aus den unteren Abschnitten jeder der beiden Venae jugulares internae ein Saccus lymphaticus jugularis (Abb. 605, 611). Diese beiden Jugularlymphsäcke liegen dicht neben der Vena jugularis interna, mit welcher sie sich dann verbinden, wobei an der Einmündungsstelle eine Klappe entsteht, welche den Eintritt des Blutes in den Lymphsack verhindert. Der Lymphsack vergrößert sich rasch, so daß er bei 30 mm langen Embryonen seine größte Ausdehnung erlangt und etwa 5 mm lang ist. Er reicht entlang der Vena subclavia bis in die Armanlage hinein, weshalb er auch als Saccus jugulo-subclavius bezeichnet wird.

Erst bei etwa 20 mm langen Embryonen bilden sich andere Lymphsäcke aus (Abb. 611). Im retroperitonaealen Bindegewebe zwischen den beiden Nebennieren entsteht der Saccus lymphaticus retroperitonaealis, in der Höhe der oberen Lendenwirbel die Cisterna chyli und an der äußeren Oberfläche der Vena ischiadica der Saccus lymphaticus ischiadicus oder posterior.

Von diesen Lymphsäcken sollen nun die Lymphgefäße peripheriwärts zu den benachbarten Geweben und Organen auswachsen. Vom Saccus jugulo-subclavius sprossen zwei Gruppen von Lymphgefäßen aus, die eine, oberflächliche, zur Haut des Kopfes, des Halses und der Schulter, die andere, tiefere, zum Arme. Vom Saccus retroperitonaealis sprossen die Gefäße in das Mesenterium zu den sich hier entwickelnden Lymphdrüsen aus, von welchen dann

Lymphgefäße zum Darne und zu den Bauchorganen vorwachsen. Vom Saccus ischiadicus wächst eine Gruppe von Gefäßen zum Rücken und zur Hüfte, eine andere entlang der Vena femoralis zum Beine vor. Mit diesem Lymphsacke steht auch die Cisterna chyli in Verbindung. Der Ductus thoracicus entsteht

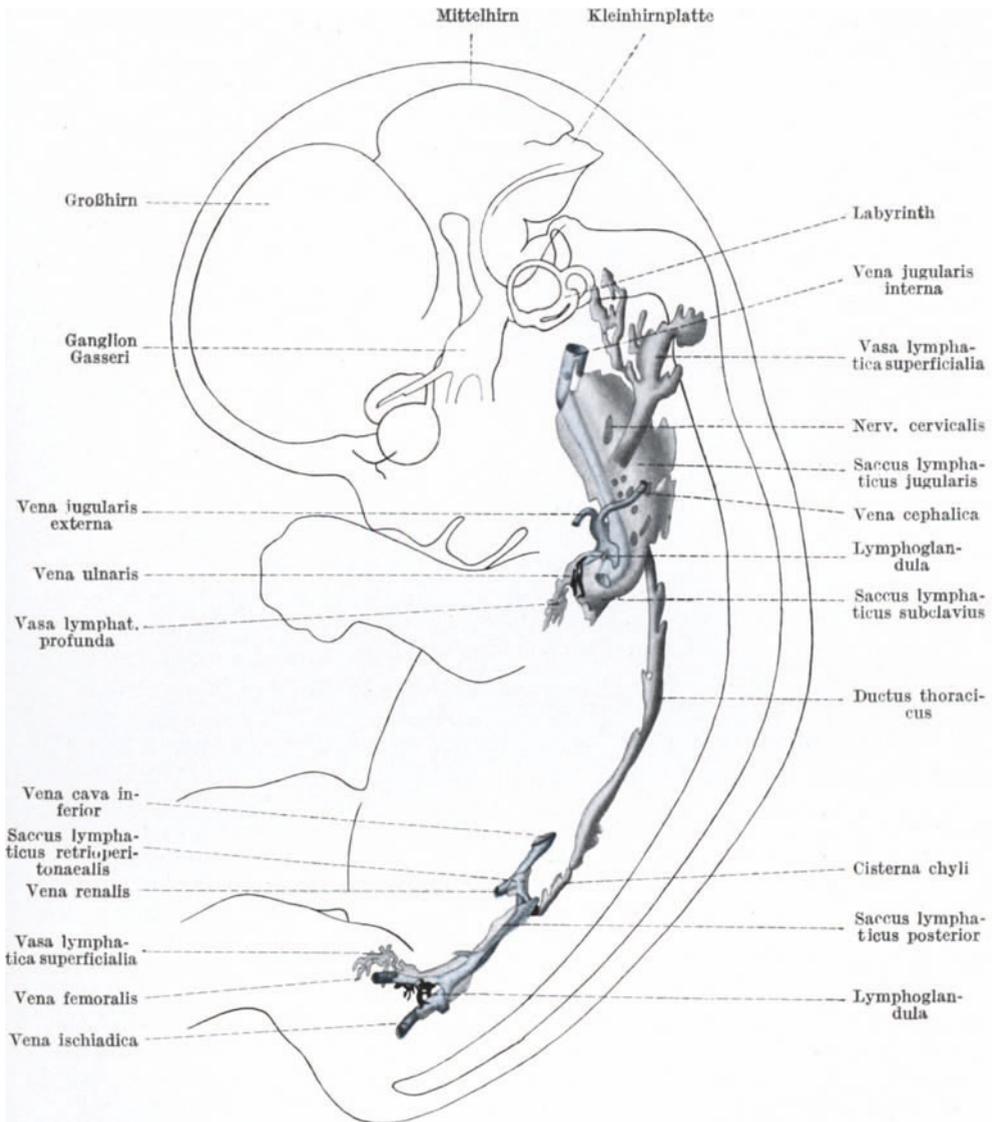


Abb. 611. Profilkonstruktion des Lymphgefäßsystems eines 30 mm langen menschlichen Embryo. 4.2fache Vergrößerung. Nach SABIN.

aus den beiden Jugularsäcken und aus der Cisterna chyli. Die aus den beiden Jugularsäcken vorsprossenden Anlagen des Ductus vereinigen sich in der Brusthöhle, hinter der Aorta, zu einem gemeinsamen Stamme, welcher sich mit dem aus der Cisterna chyli vorsprossenden Gefäße vereinigt. Durch die Bildung des Ductus thoracicus werden die Lymphsäcke zu einem Gefäßsystem

verbunden. Bei 30 mm langen Embryonen ist der Ductus thoracicus bereits vorhanden.

Alle diese Lymphsäcke — bis auf die Cisterna chyli — werden bei 14—80 mm langen Embryonen in Geflechte von Lymphgefäßen umgebildet, aus welchen sich — unter wesentlicher Mithilfe des örtlichen Bindegewebes — bei Embryonen von 3 cm Länge an, Lymphdrüsen — die primären Lymphdrüsengruppen — entwickeln, und zwar eine jugulo-subclaviale, eine retroperitoneale oder präaortale und eine inguinale Gruppe. Ebenso entstehen aus Geflechten der peripheren Lymphgefäße und aus dem ihnen anliegenden Bindegewebe Lymphdrüsen — die sekundären Lymphdrüsengruppen. Jede dieser Gruppen zerfällt in einzelne Lymphdrüsen.

Die Mithilfe des Bindegewebes an der Entwicklung der Lymphdrüsen erfolgt in der Weise, daß sich seine Zellen an den betreffenden Stellen vermehren, dichter lagern und in bestimmter Weise verändern, so daß sie zum Teile das Aussehen von Lymphocyten erhalten. Auf diese Weise entsteht ein Knötchen dicht aneinander liegender Zellen, das von einem Lymphgefäßnetze (Marginalplexus) umgeben ist, während sich in seiner Mitte eine Arterie in ein Netz weiter Venencapillaren auflöst. Sprossen des Marginalplexus durchwachsen das Knötchen und bilden die Lymphbahnen, der Marginalplexus selbst wird zum Rindensinus. Enthält dieser Sinus Blut, so entstehen die Blutlymphdrüsen. Aus den Endothelzellen des Sinus und der Lymphbahnen entstehen die Zellen des Reticulums. Die zu- und abführenden Lymphgefäße können sich rückbilden.

Die Größe und die Schnelligkeit der Entwicklung der einzelnen Lymphdrüsen ist sehr verschieden. Einzelne Drüsen sind bereits im 8. Fetalmonate verhältnismäßig groß und voll ausdifferenziert, andere verharren lange, sogar zeitlebens, in einem niedrigen Entwicklungsstadium. Auch im postfetalen Leben können sich neue Lymphdrüsen ausbilden, da die Fähigkeit hierzu offenbar zeitlebens im Bindegewebe erhalten bleibt.

## **Die Gliederung der Leibeshöhle und die Entwicklung des Zwerchfelles.**

Wie bereits (S. 199 und 383) erörtert wurde, ist ursprünglich in jeder der beiden Körperseiten des embryonalen Körpers zwischen den Seitenplatten der Ursegmente eine Höhle vorhanden, die intraembryonale Leibeshöhle, das intraembryonale Cölom. Sie communiciert seitlich mit dem Exocölom, mit der außerembryonalen Leibeshöhle und reicht rostral bis an das Vorderende der Embryonalanlage. Den vordersten Abschnitt des Cöloms bildet die Perikardialhöhle. Nach dem Schwunde der Mesocardien fließen die beiden Perikardialhöhlen in einer einheitlichen Höhle, der primären Perikardialhöhle, Perikardialcölom zusammen (Abb. 571, 612). Diese Höhle setzt sich auf den beiden Körperseiten caudalwärts in den übrigen Teil des intraembryonalen Cöloms, in das spätere Pleura- und Peritonealcölom fort, das selbst wieder seitlich in das Exocölom übergeht. Eine Gliederung dieser intraembryonalen primären Leibeshöhle ist nicht vorhanden, sie ist einheitlich und man kann daher auf jeder der beiden Körperseiten ein einheitliches Cavum pleuropericardioperitoneale unterscheiden. Vorne gehen diese beiden Höhlungen in der primären Perikardialhöhle ineinander über. Auch in dem Gewebe der Rumpfschwanzknospe entsteht auf jeder der beiden Körperseiten eine Höhle. Diese beiden Höhlen hängen mit den vor ihnen befindlichen Leibeshöhlen zusammen, deren Processus caudales sie dann darstellen.

Die Gliederung dieses einheitlichen Cöloms in seine späteren Abteilungen Perikardial-, Pleura- und Peritonealhöhle — muß naturgemäß auf jeder Körperseite durch zwei Scheidewände erfolgen, durch ein Septum pleuro-peri-

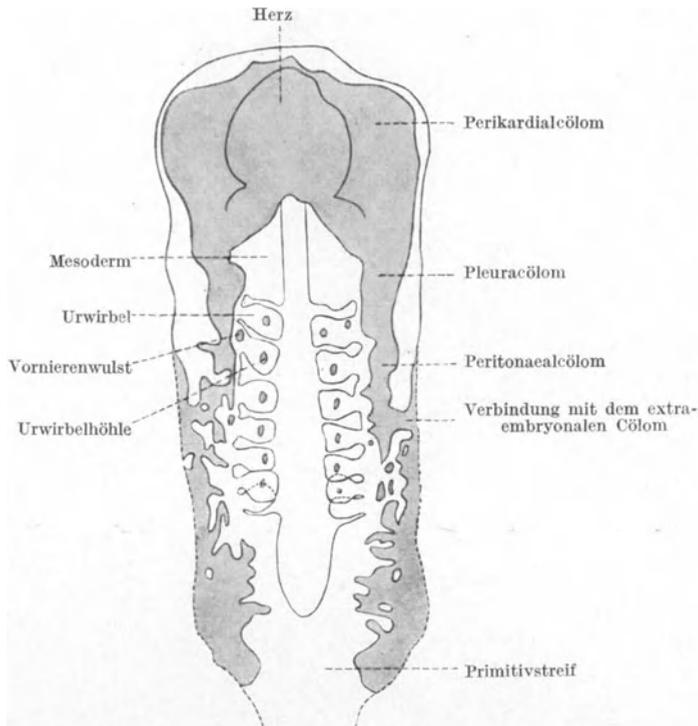


Abb. 612. Cölom eines menschlichen Embryo mit 7 Urwirbelpaaren. Nach DANDY.

cardiacum zwischen der Perikardial- und den beiden Pleurahöhlen und durch eine Scheidewand zwischen diesen drei Höhlen und der Peritonealhöhle, also durch das Zwerchfell. Die Bildung dieser Scheidewände beginnt in der 6. Woche.

### Die Bildung des Septum pleuro-pericardiacum.

In dem als primäre Perikardialhöhle bezeichneten vorderen Abschnitte des Cöloms entwickelt sich nicht bloß das Herz, sondern auch die Lungen, weshalb man diesen Raum auch als Cavum pleuro-pericardiacum bezeichnen kann. Er wölbt sich ventralwärts stark vor, was in der Ausbildung des Herzwulstes seinen äußeren Ausdruck findet. Dorsal und caudal setzt er sich vermittels eines verschmälerten Teiles in das Cavum peritoneale fort; dieser verschmälerte Übergangsabschnitt wird daher als Ductus pleuro-peritonealis bezeichnet (Abb. 312, 316, 613, 616, 618). Ursprünglich ganz kurz, verlängert er sich in demselben Maße, als sich die Entfernung zwischen dem Boden der Perikardialhöhle und der vorderen Wand des Dotterganges vergrößert, d. h. also in demselben Maße, in welchem die vordere Darmforte caudalwärts vorrückt. Der Raum zwischen dem Boden der Perikardialhöhle und der vorderen Wand des Dotterganges wird durch embryonales Bindegewebe ausgefüllt, welches das Mesenterium (oder Mesogastrium) ventrale des kranial vom Nabel befindlichen Darmabschnittes darstellt. Die kranialen, unmittelbar unter dem Boden der

Perikardialhöhle befindlichen Lagen dieses Bindegewebes bilden in ihrer Gesamtheit eine quere Scheidewand im Körper, das *Septum transversum*, das primäre Zwerchfell. In die caudalen Lagen dieses Bindegewebes wuchern die Leberzellstränge ein (Abb. 589, 613, 616); aus diesem Bindegewebe entsteht daher das Bindegewebe der Leber, die *Capsula fibrosa Glissoni*.

Seitlich treten in das *Septum transversum* die *Ductus Cuvieri* ein und verlaufen in querer Richtung zum *Sinus venosus* (Abb. 575, 589, 599, 600, 607, 617). Sie wölben den Boden des Perikardialraumes vor und verursachen so die Bildung einer in diesen Raum vordringenden Falte, der *Plica pleuro-pericardiaca*

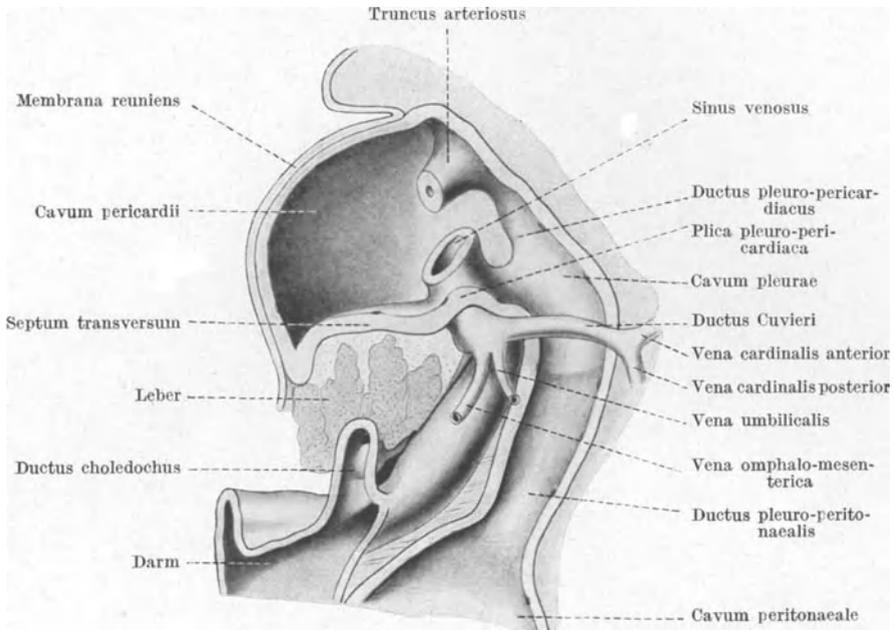


Abb. 613. Das *Septum transversum*, das *Cavum pericardii* und das *Cavum pleuro peritoneale* eines 3 mm langen menschlichen Embryo. Nach His.

(Abb. 613, 617). Die *Ductus Cuvieri* ändern nun allmählich ihre Verlaufsrichtung, und zwar deshalb, weil sich, wie dies bei der Entwicklung des Herzens geschildert wurde, der *Sinus venosus* dorsal und kranial von der Ventrikelschleife vorschleibt. Die *Ductus Cuvieri* nehmen daher eine kranial aufsteigende und konvergierende Verlaufsrichtung an. Infolgedessen ändert sich auch die Verlaufsrichtung der beiden *Plicae pleuro-pericardiaca*, sie steigen steil auf (Abb. 614, 600, 610), nähern sich der Mittellinie und verschmelzen miteinander und mit dem *Mesocardium posterius* zu einer frontal eingestellten Scheidewand, dem *Septum pleuro-pericardiacum*. Die dadurch bewirkte Scheidung zwischen der relativ großen Perikardial- und den beiden noch kleinen, hinter der Perikardialhöhle liegenden Pleurahöhlen ist zunächst keine vollständige, da die Perikardialhöhle jederseits durch einen in ihrem hinteren oberen Abschnitte befindlichen kurzen Verbindungskanal — *Ductus pleuro-pericardiacus* — mit den Pleurahöhlen in Verbindung steht (Abb. 613, 615, 617). Dieser Gang wird jedoch durch aktives Vorwachsen des *Septum pleuro-pericardiacum* zum Verschlusse gebracht und dadurch die Scheidung zwischen der Perikardial- und den Pleurahöhlen bewirkt.

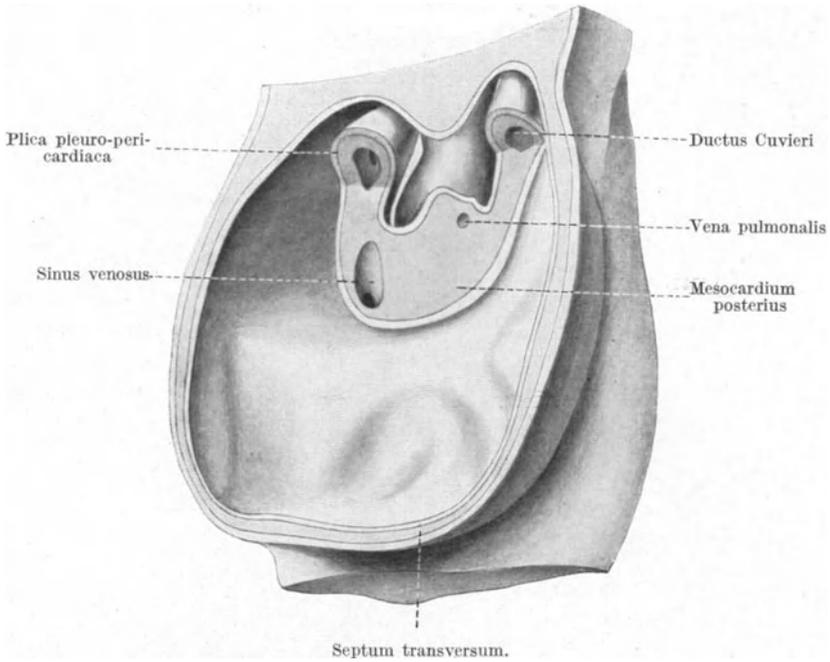


Abb. 614. Die hintere Wand der Perikardialhöhle eines 6,8 mm langen menschlichen Embryo. Nach dem Modelle von PIPER.

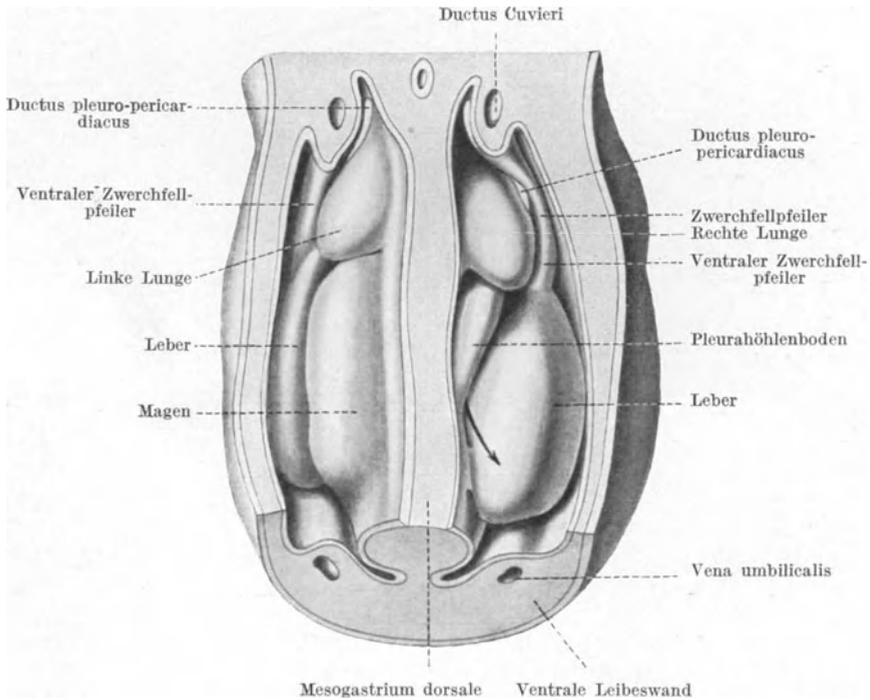


Abb. 615. Kranialer Abschnitt des Cavum pleurae und des Cavum peritoneale eines menschlichen Embryo von 6,8 mm Nacken-Steiß-Länge. Ansicht von rückwärts. Pfeil im Foramen omentale (WINSLOWI). Nach dem Modelle von PIPER.

Lateral vom Ductus Cuvieri verläuft der Nervus phrenicus (Abb. 617, 618). Er behält diese Lage auch bei der Stellungsänderung der Ductus Cuvieri bei, weshalb man ihn später auf der rechten Körperseite, auf welcher der Ductus Cuvieri als Vena cava superior erhalten bleibt, lateral von dieser Vene vorfindet.

### Die Bildung des Zwerchfelles.

Die Perikardialhöhle ist nach der Bildung des Septum pleuro-pericardiacum gegen die Pleurahöhlen und — durch das Septum transversum — gegen die Peritonealhöhle zu abgeschlossen. Die Pleurahöhlen sind dagegen auf jeder der beiden Körperseiten hinten durch den Ductus pleuro-peritonealis mit der

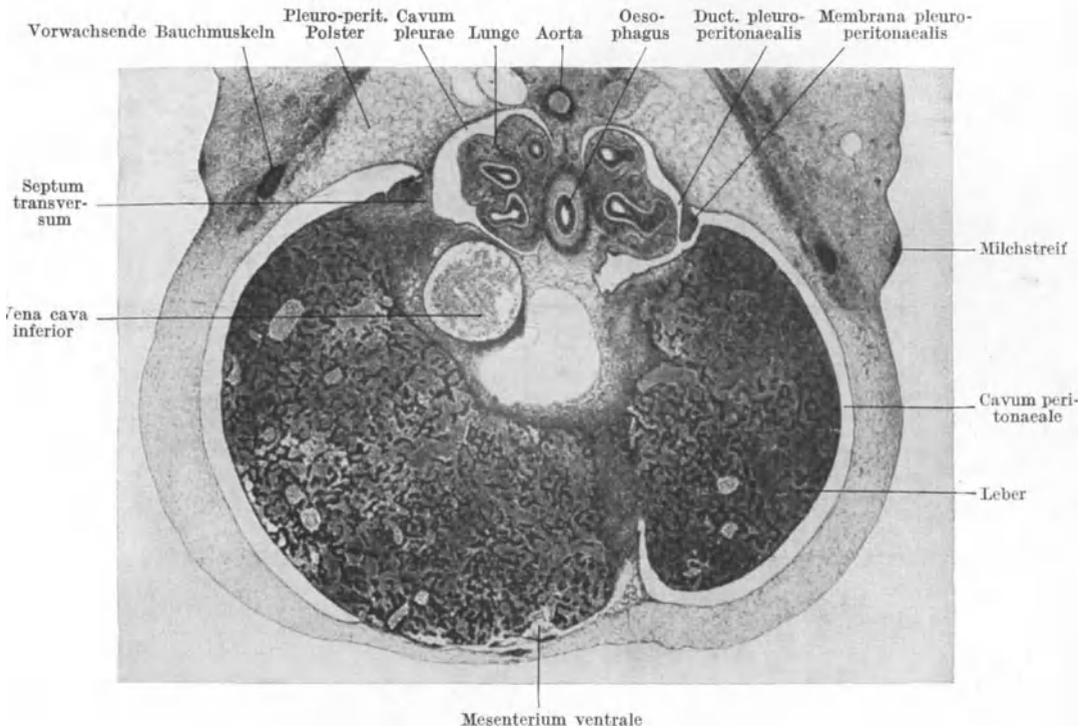


Abb. 616. Querschnitt durch den Rumpf eines 12,5 mm langen menschlichen Embryo. 27fache Vergrößerung.

Peritonealhöhle verbunden (Abb. 613, 616, 618). Das primäre Zwerchfell reicht nämlich nicht bis an die hintere Bauchwand heran, vielmehr befindet sich beiderseits vom Mesenterium dorsale eine Lücke zwischen dem hinteren Rande des Septum transversum und der hinteren Bauchwand, während vorne und an den Seiten keine solche Lücke besteht.

Der Verschluss dieser beiden seitlich vom Mesenterium dorsale befindlichen Lücken erfolgt durch eine Falte, welche sich an der hinteren Bauchwand ausbildet. Sie verläuft zwischen der Urnierenfalte und dem Mesenterium dorsale nach aufwärts, biegt, einen caudalwärts konkaven Bogen bildend, zum hinteren Rande des Septum transversum um und verwächst mit ihm. Diese Falte wird als Membrana pleuro-peritonealis oder als Zwerchfellpfeiler bezeichnet (Abb. 615, 616, 618, 295). Durch Verbreiterung und Verwachsung dieser Falte mit dem Mesenterium dorsale und mit dem Septum transversum (Abb. 616

links) werden die Ductus pleuro-peritonaeales, also die Lücken zwischen der hinteren Bauchwand und dem Septum transversum verschlossen. Das auf diese Weise durch die Membrana pleuro-peritonaealis vergrößerte Septum

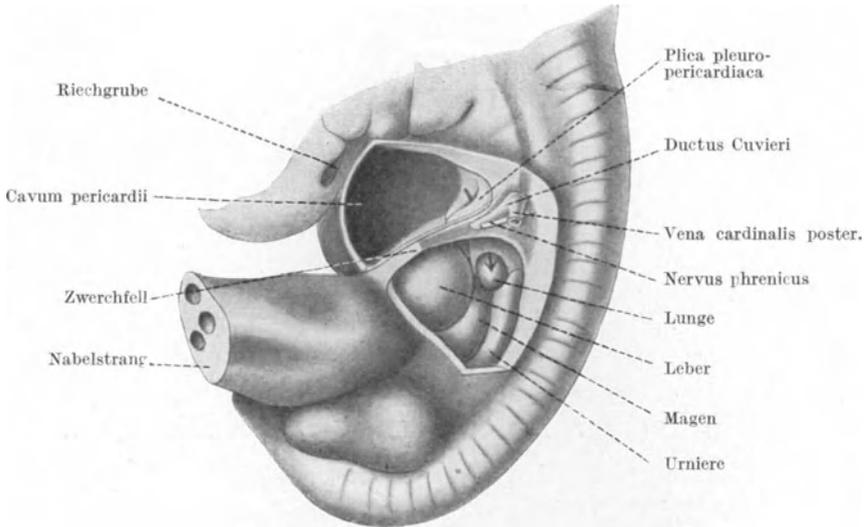


Abb. 617. Das Septum transversum und die eröffneten über und unter ihm befindlichen Cöloomabschnitte eines 9 mm langen menschlichen Embryo. Pfeil im Ductus pleuro-pericardiacus. 9fache Vergrößerung. Nach MALL.

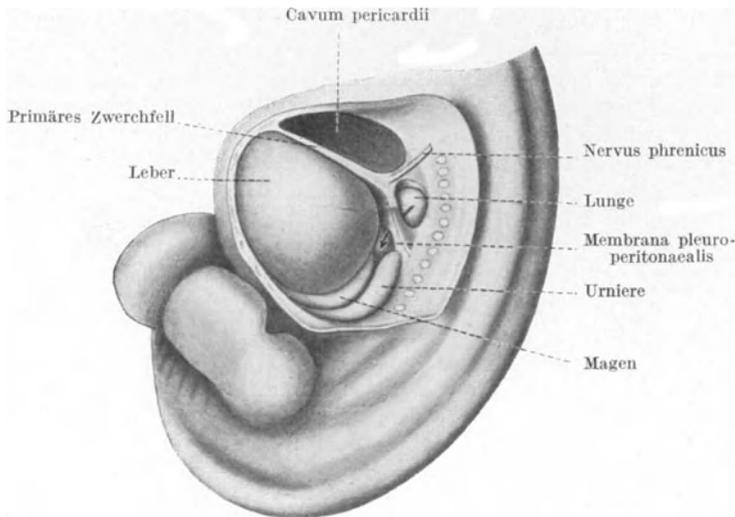


Abb. 618. Das Septum transversum bei einem 11 mm langen menschlichen Embryo. Pfeil im Ductus pleuro-peritonaealis. 8fache Vergrößerung. Nach MALL.

transversum ist nunmehr vorne, seitlich und auch hinten mit der Rumpfwand verwachsen und schließt daher die Peritonealhöhle gegen die Perikardial- und gegen die beiden Pleurahöhlen vollständig ab.

Wie das Herz, so liegt auch das Septum transversum ursprünglich viel weiter kranial als später. Bei Embryonen von 2 mm Länge steht es etwa in der Höhe

des 3. Cervicalsegmentes. Mit dem Herzen und mit den Lungen verschiebt sich das Septum caudalwärts, so daß es schließlich bis in die Höhe der oberen Lendensegmente gelangt. Dabei ändert sich seine Stellung, da sich sein vorderer und sein hinterer Abschnitt verschieden rasch verschieben: Während das Septum anfangs quer steht (Abb. 617), steht es später schief, seine ursprünglich obere Fläche sieht jetzt nach oben und hinten, die ursprünglich untere Fläche nach unten und vorne (Abb. 618).

Während des caudalen Abstieges des Septum transversum treten aus dem 3. und 4. Cervicalsegmente Muskelanlagen in das Septum und aus ihnen entsteht der Zwerchfellmuskul (Abb. 664). Er wird daher auch von dem aus dem Halsmarke stammenden Nervus phrenicus versorgt (Abb. 664, 617, 618), der sich entsprechend der Wanderung der Zwerchfellanlage caudalwärts verlängert. Die beiden aus dem 3. und 4. Cervicalmyotom stammenden Muskelanlagen des Zwerchfelles bleiben zunächst voneinander getrennt. Wahrscheinlich liefert die obere Anlage die Pars sterno-costalis, die untere Anlage die Pars lumbalis des Zwerchfelles. Das Centrum tendineum entsteht wahrscheinlich durch Rückbildung eines Teiles der Zwerchfellmuskulatur.

## Die Differenzierung des embryonalen Bindegewebes.

Die Entstehungsart und die Gruppierung des embryonalen Bindegewebes wurde bereits bei der Erörterung der Entwicklung der Keimblätter geschildert (S. 139).

Im Gegensatz zum Ekto-, Ento- und zum epithelialen Anteile des Mesoderms stellt das embryonale Bindegewebe kein Blatt, also morphologisch kein „Keimblatt“ dar, da seine Zellen keine Membran bilden, vielmehr nach allen drei Richtungen des Raumes in den zwischen den Keimblättern befindlichen Zwischenräumen angeordnet sind.

Diese Zellen sind teils platte, teils spindel- und sternförmige, zu gleitender Bewegung befähigte Gebilde, welche nach allen Richtungen hin Fortsätze aussenden. Ob sich diese Fortsätze mit ihren Enden bloß innig aneinander legen oder ob sie miteinander verschmelzen und auf diese Weise das embryonale Bindegewebe zu einem Syncytium gestalten, ist noch fraglich. Die Räume zwischen diesen Fortsätzen sind mit einer halbflüssigen, gallertigen Masse ausgefüllt, weshalb man das embryonale Bindegewebe auch als embryonales Gallertgewebe bezeichnet.

Morphologische Unterschiede zwischen dem embryonalen Bindegewebe verschiedener Körpergegenden bestehen ursprünglich nicht, sie bilden sich jedoch sehr bald aus, und zwar dadurch, daß die Zwischenräume zwischen den Zellen verschieden groß werden. So liegen die Zellen in den Kiemenbogen, in den Gliedmaßenanlagen (Abb. 292, 378, 641), in der Haut dicht beisammen, während ihre Anordnung in der Nähe der Aorta, der Chorda dorsalis, des Gehirnes und Rückenmarkes (Abb. 375) eine lockere ist. Dementsprechend sind auch die Maschen des von den Zellfortsätzen gebildeten Netzwerkes verschieden groß.

Die Differenzierungsfähigkeit des embryonalen Bindegewebes ist eine sehr große: Aus ihm entwickeln sich, wie im vorigen Abschnitte geschildert wurde, die Zellen des Blutes und der Lymphe, die Endothelzellen des Herzens und der Gefäße; ferner alle Arten des Bindegewebes, die Knorpel, Knochen, das Zahnbein, fast alle glatten und quergestreiften Muskeln. Diese Differenzierung erfolgt zum Teile als Selbst-, zum anderen Teile als abhängige Differenzierung, wobei, wie früher erörtert wurde (S. 175), das dem embryonalen Bindegewebe aufliegende Epithel den formativen Reiz ausübt. Die Potenzen für diese

verschiedenen Differenzierungsarten sind ursprünglich überall im embryonalen Bindegewebe vorhanden und sie erhalten sich zum Teile auch nach erfolgter Differenzierung latent in den betreffenden Zellen.

Außer den vielen verschiedenen Arten von Zellen, die sich im embryonalen Bindegewebe allmählich differenzieren, bilden sich auch verschiedene Arten einer Zwischen-, Grund- oder Intercellularsubstanz aus, in welcher wiederum verschieden beschaffene und verschieden angeordnete Fasern Fibrillen, sichtbar werden. Obzwar gewisse Fibrillen außerhalb der Zellen entstehen können, entwickelt sich die fibrilläre Grundsubstanz im allgemeinen unmittelbar um die Zellen, bzw. in den Zellen selbst (vgl. S. 556).

Die verschiedenen Arten des Bindegewebes entstehen dadurch, daß sich aus dem embryonalen Bindegewebe verschiedene Arten von Zellen, von Grundsubstanz und von Fasern entwickeln. Die Darstellung dieser Entwicklung gehört, da hier nur die Entstehung der Organe, nicht der Gewebe erörtert wird, in die Lehrbücher der Histologie und Histogenese. Die Differenzierung des embryonal-bindegewebigen Anteiles der Organe wurde bei der Erörterung der Entwicklung dieser Organe geschildert. Es erübrigt demnach nur noch die Schilderung der Entwicklung des Knochen- und des Muskelsystems.

## Die Entwicklung der Knochen.

Knochen können entweder unmittelbar aus dem embryonalen Bindegewebe oder auf Grundlage von Knorpeln entstehen. In beiden Fällen erfolgt jedoch die Knochenbildung durch besondere, aus dem embryonalen Bindegewebe entstandene Zellen, durch die Osteoblasten.

Die Entwicklung der Knochen im embryonalen Bindegewebe, die direkte, desmale oder primäre Knochenbildung beginnt mit einer Vermehrung und dichten Aneinanderlagerung der embryonalen Bindegewebszellen und mit einer reichen Gefäßversorgung dieser Zellverdichtung. Die Zellen wandeln sich hierauf in Osteoblasten um, welche Knochensubstanz anbauen. Von diesem mitten in dem späteren Knochen gelegenen „Verknöcherungspunkte“ aus werden Knochenbälkchen gebildet, welche in den platten Knochen radiär angeordnet sind (Abb. 619, 646, 647). Indem diese Bälkchen durch Knochenbrücken miteinander verbunden werden, entsteht ein zierliches Netzwerk von Knochenlamellen im Bindegewebe. Durch oberflächliche Ablagerung von Knochensubstanz, also durch Apposition, wächst der so entstehende Knochen weiter. Gleichzeitig findet aber auch naturgemäß an der inneren Fläche des Knochens ein Abbau, eine Resorption des Knochens statt. Die Lücken zwischen den Knochenbalken stellen die primären Markräume (das spätere Kanalsystem) des Knochens dar, ihr aus Fasern und Spindelzellen bestehender Inhalt samt



Abb. 619. Das Netzwerk der Knochenbälkchen im Scheitelbeine eines 84 mm langen (Scheitelsteiß-Länge) menschlichen Embryo. Präparat von Dr. RUPPRICHT.

den Osteoblasten ist das primäre Mark. Bei den in dieser Weise entstehenden Knochen der Schädeldecke bildet sich innen und außen eine Schichte kompakter Knochensubstanz, die Lamina externa und interna aus; von dem zwischen den Rändern dieser Knochen befindlichen Bindegewebe aus erfolgt die weitere Anbildung von Knochensubstanz, hier wächst der Knochen weiter.

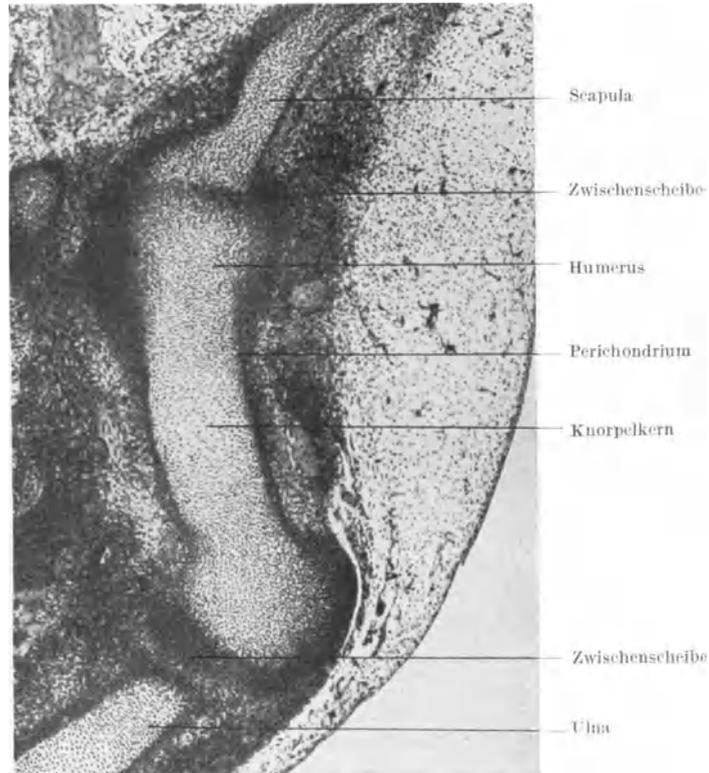


Abb. 620. Längsschnitt durch die Scapula, durch den Humerus und durch das Ellbogengelenk eines 15 mm langen menschlichen Embryo. 49fache Vergrößerung.

Im embryonalen Bindegewebe, also durch direkte Knochenbildung, entstehen die „Deckknochen“ der knorpeligen Schädelkapsel [die Ossa frontalia, parietalia, die Schuppe des Os temporale und der obere Abschnitt der Schuppe (Oberschuppe) des Os occipitale]; ferner die Ossa maxillaria, zygomatica, nasalia, lacrimalia, palatina, die mediale Lamelle des Processus pterygoideus, der Vomer, der Annulus tympanicus, der Processus anterior des Hammers und der größte Teil des Unterkiefers. Man bezeichnet die unmittelbar aus dem Bindegewebe entstandenen Knochen als Deck- oder Belegknochen (Abb. 639).

Eine besondere Stellung nimmt die Clavicula ein, bei welcher sich zwar kein hyaliner Knorpel bildet, bei welcher aber die Verknöcherung nicht unmittelbar aus dem Bindegewebe, sondern erst dann erfolgt, nachdem dieses Bindegewebe eine dem Vorknorpel ähnliche Beschaffenheit angenommen hat.

Die Verknöcherung der bindegewebig angelegten Knochen beginnt früher als jene der knorpelig vorgebildeten. Sie tritt zumeist zuerst (bei 15 mm langen Embryonen) in der Clavicula, gleichzeitig oder unmittelbar darauf im Ober- und Unterkiefer, dann erst in den knorpeligen Diaphysen des Humerus und des Femur auf.

Die Mehrzahl der Knochen entwickelt sich auf Grundlage von Knorpeln, welche selbst wieder vom embryonalen Bindegewebe gebildet werden: Indirekte oder chondrale Knochenbildung. Der Knorpel dient hierbei als Modell, um welches der Knochen aufgebaut wird, wobei jedoch der Knorpel vorher zugrunde geht. Insofern als er an die Stelle des Knorpels tritt, kann man den knorpelig vorgebildeten Knochen auch als Ersatzknochen bezeichnen.

Die Bildung des Knorpels beginnt mit einer Zellvermehrung und mit einer dichten Aneinanderlagerung kleiner Zellen. Das auf diese Weise entstandene Gewebe wird als Vorknorpel bezeichnet (Abb. 557 Os pubis, 620). Schon in diesem Entwicklungsstadium ist die spätere Form des betreffenden Skelettstückes im Umriss angedeutet. Der Vorknorpel wandelt sich hierauf von einer bestimmten Stelle — vom Knorpelkern — aus (Abb. 620) in Knorpel um, und zwar je nach der Beschaffenheit der Grundsubstanz in hyalinen, elastischen oder Faserknorpel. Als Vorstadium der Knochen bildet sich der hyaline Knorpel aus. Das Bindegewebe um den Knorpel gestaltet sich zum Perichondrium (Abb. 488, 620). Das Wachstum des hyalinen Knorpels erfolgt intussuszeptionell, d. h. von innen aus durch Vermehrung der Knorpelzellen und der Grundsubstanz, ferner appositionell durch Umwandlung der Zellen des Perichondriums in Knorpelzellen und endlich „kataplastisch“ durch Umwandlung von Knorpelzellen in Grundsubstanz. Der Knorpel wächst daher sehr rasch, rascher als der Knochen, der nach seiner Verkalkung nur durch Apposition und durch Resorption — durch Neubau des Passenden und durch Abbau des Unbrauchbaren — zu wachsen vermag. Da nun die meisten Knochen frühzeitig, also in der raschesten Wachstumsperiode des Embryo angelegt werden, ist es offenbar von Vorteil, daß ihre Anlage eine knorpelige ist, da nur der Knorpel dem Wachstum der übrigen Gewebe entsprechend rasch zu folgen vermag.

Die Umwandlung des Knorpels in Knochen erfolgt entweder als en- (endo-), oder als perichondrale Verknöcherung (Ossification).

Die enchondrale Verknöcherung erfolgt im Knorpel selbst. Vom Perichondrium aus dringen Blutgefäße in den Knorpel ein, um ihm Bindegewebszellen und Kalksalze zuzuführen. Dadurch entsteht mitten im Knorpel ein Verkalkungspunkt, ein Knochenkern, von welchem aus der Knorpel zerstört und durch Knochen ersetzt wird. Bei den Röhrenknochen verknöchert auf diese Weise nur ein Teil des Knorpels, welcher dann als Epiphyse dem übrigen, perichondral verknöchern den Abschnitte, der Diaphyse, aufsitzt. Der Knochenkern in der Epiphyse heißt daher auch Epiphysenkern (Abb. 621). Bei den kurzen Röhrenknochen entsteht eine solche Epiphyse nur an einem Ende, bei den langen Röhrenknochen an beiden Enden des Knochens.

Die perichondrale Verknöcherung erfolgt nicht innerhalb, sondern an der Oberfläche des Knorpels, und zwar vom Perichondrium aus, dessen Zellen sich in Osteoblasten umwandeln und Knochensubstanz bilden. Das Perichondrium wird zum Periosteum — daher auch die Bezeichnung der perichondralen als periostale Ossification. Bei den Röhrenknochen beginnt diese



Abb. 621. Femur eines Neugeborenen mit dem Knochenkern in der distalen Epiphyse.

Verknöcherung in der Mitte der Diaphyse und der auf diese Weise gebildete Knochen umgibt den Knorpel wie eine Manschette (Abb. 489, 622). Die Vergrößerung des Knochens erfolgt durch Apposition, und zwar in der Längsrichtung an den beiden Enden (dem proximalen und distalen Ende) der Manschette, in der Querrichtung (Verdickung des Knochens) durch Anbildung von Knochen an der Außenfläche. Gleichzeitig findet jedoch eine Resorption des Knorpels und der inneren Lagen des Knochens statt. Der dadurch entstehende primäre Markraum (Abb. 489, 622) ist von dem primären Knochenmarke erfüllt, d. h. von einer aus Mesoderm, frei gewordenen Knorpelzellen, Osteoblasten und Chondroklasten bestehenden Zellmasse, in welche Blutgefäße einwachsen. Durch Auftreten von lymphoiden Zellen wandelt sich das primäre Knochenmark in lymphoides und später in das hämatoblastische (rote) Knochenmark um.

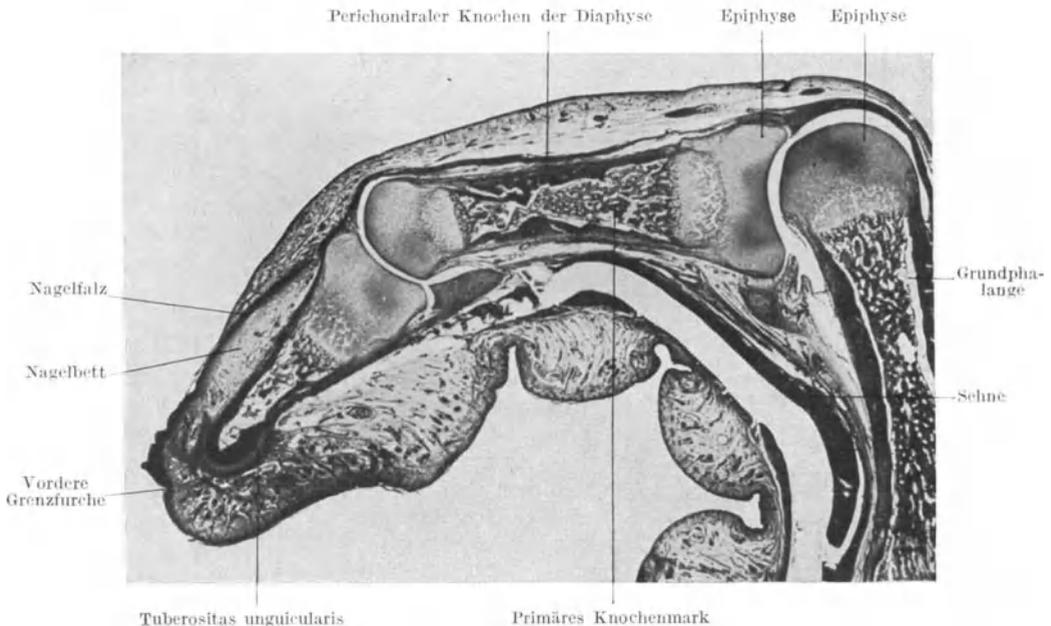


Abb. 622. Längsschnitt durch einen Finger eines 32 cm langen menschlichen Embryo. 12fache Vergrößerung.

Zwischen der Epi- und Diaphyse, in der „Epiphysenfuge“, erhält sich der hyaline Knorpel als Fugenknorpel, Epiphysenfugenknorpel, Epiphysenplatte (Abb. 649—651, 654, 655). Er besorgt nach der Verknöcherung der Diaphyse gemeinsam mit dem Knorpelüberzuge der Epiphyse das weitere Längenwachstum des Knochens und wächst selbst — vermittelt seines Perichondrium — an seiner Oberfläche in die Dicke. Nach seiner Verknöcherung hört das Längenwachstum des Knochens auf. Der verkalkte Fugenknorpel wird durchbrochen, so daß der primäre Markraum mit dem währenddessen in der verknöchernden Epiphyse entstandenen Markraume zu einem einheitlichen Hohlraume, zum sekundären Markraume (Markhöhle), verschmelzen. An der Epiphyse erhält sich ein knorpeliger Überzug, welcher den Gelenkknorpel bildet.

Chondral verknöchert das Chondro- oder Primordialkranium [unterer Teil der Schuppe (Unterschuppe) des Hinterhauptbeines, Pars petrosa und mastoidea

des Schläfenbeines, das Keilbein, die laterale Lamelle des Processus pterygoideus, das Siebbein, die untere Nasenmuschel], die Gehörknöchelchen (ohne den Processus anterior des Hammers), der Processus styloides, das Zungenbein, die Wirbel, die Rippen, das Brustbein, das Schulterblatt, die Beckenknochen und die Knochen der freien Gliedmaßen.

Perichondral verknöchern die Diaphysen der langen Röhrenknochen; eine dünne perichondrale Rinde entsteht bei manchen im übrigen enchondral sich entwickelnden Knochen. Alle übrigen Knochen bzw. Knochenabschnitte entstehen durch enchondrale Verknöcherung.

Die Form der Knochen ist im wesentlichen eine angeborene, also vererbte. Auch die Spongiosaarchitektur ist in ihrer Grundform schon bei dem Fetus ausgebildet, daher gleichfalls vererbt.

Die Formgestaltung der Knochen erfolgt, wie bereits betont wurde, nicht allein durch Wachstum, durch Anbildung neuer Knochensubstanz, sondern auch durch Abbau, durch Resorption der Knochensubstanz, da ja der Knochen während seiner Ausbildung seine Form fortwährend ändern muß (vgl. Abb. 148, 149). Das Wachstum erfolgt appositionell an der Außenfläche des Knochens, die Resorption dagegen an den inneren Wänden der Markhöhle und der Gefäßkanäle oder an der den Weichteilen zugekehrten Innenfläche (Schädelkapsel, Zahnalveolen), bei einigen Knochen aber auch an der Außenfläche, z. B. bei den Rippen an deren der Brusthöhle zugewendeten Fläche. Die Resorption wirkt modellierend, wie dies besonders deutlich bei der Entwicklung des Unterkiefers hervortritt (Abb. 149): Während am Angulus mandibulae, an der hinteren Fläche des Processus condyloideus und an der Spitze des Processus coronoides Knochenmaterial angebaut wird, wird es am vorderen Rande des Processus coronoides und in der Incisura mandibulae ständig abgebaut.

Außer der Apposition und Resorption von Knochensubstanz kommt auch dem Muskelzuge und der Belastung eine Rolle bei der Formgestaltung der Knochen zu. Da diese Umstände erst nach der Geburt voll einwirken, bilden sich die Details der Trajektorien in den Knochen erst nach der Geburt vollkommen aus.

Bei den Röhrenknochen ist die Schnelligkeit des Längenwachstums an den beiden Enden des Knochens eine verschiedene. Man kann dies auch am fertigen Knochen an der Verlaufsrichtung der Gefäßkanäle erkennen: Die Eintrittsstelle des Gefäßes in den Knochen kann ihre Lage nicht ändern, wohl aber verschiebt sich die Eintrittsstelle des Gefäßes in das Periost, da das Periost entsprechend dem Längenwachstum des Knochens in der Richtung von der Mitte der Diaphyse gegen die Epiphyse zu gedehnt wird. Der Gefäßkanal erhält infolgedessen allmählich eine schiefe Verlaufsrichtung, und zwar absteigend gegen jenes Knochenende, welches langsamer wächst. Aus dem absteigenden Verlaufe der Gefäßkanäle im Humerus z. B. kann man daher schließen, daß das proximale Humerusende rascher als das distale wächst.

Der Beginn der Verknöcherung im allgemeinen fällt in das Ende des 2. Fetalmonates (Ende der 6. oder Anfang der 7. Woche, Embryonen von etwa 15 mm Länge, Clavicula). Doch trifft dies nicht für alle Knochen zu und die Epiphysen beginnen fast sämtlich erst im postfetalen Leben zu verknöchern.

Dies gilt auch von den Apophysen, d. h. von Knochenvorsprüngen, welche meist zum Ansatz der Muskeln dienen und welche an der Oberfläche des Knochens von besonderen Apophysenkernen aus entstehen.

Der Abschluß des Längenwachstums der Knochen erfolgt beim Weibe (im Mittel) im 20., beim Manne im 23. Lebensjahre. Auch bei den einzelnen Knochen treten beim Weibe die Knochenkerne und die knöchernen Vereinigungen der Epi- mit der Diaphyse früher als beim Manne auf. Daher wird

z. B. das Wachstum der Handknochen beim Weibe um 2—4 Jahre früher als beim Manne abgeschlossen. Dies hängt wohl mit dem früheren Eintritte der Geschlechtsreife beim Weibe zusammen, da auch beim Manne durch eine früher eintretende Geschlechtsreife die Verknöcherung beschleunigt wird. — Hormonale Einflüsse spielen sowohl beim Wachstum (Hypophyse, Thyreoidea, Epiphyse), als auch beim Abschlusse des Wachstums (Keimdrüse) der Knochen die entscheidende Rolle.

Die Schnelligkeit des Knochenwachstums ist ferner von der Körperlänge abhängig: Längere Menschen wachsen rascher, schließen aber ihr Knochenwachstum früher ab als kleinere Menschen. Einen Maßstab für die zeitlichen Verhältnisse der Verknöcherung bildet das Verhalten der Metakarpen und der Fingerphalangen: Vereinen sich bei ihnen die Epi- mit den Diaphysen in einem frühen Zeitpunkte, so erfolgt dies auch bei allen übrigen Knochen frühzeitig.

Asymmetrien der Länge der Knochen bestehen bei Feten fast ausnahmslos. Sie gleichen sich zumeist noch vor der Geburt aus, bleiben aber bei den Rippen und einigen anderen Skeletteilen oft erhalten. Die Clavicula ist beim Fetus regelmäßig links länger als rechts; auch die beiden oberen Rippen sind links zumeist länger.

Die Längenverhältnisse der verknöcherten Diaphysen der Gliedmaßenknochen ändern sich während der Entwicklung, und zwar zuerst innerhalb der betreffenden Gliedmaße selbst, dann im Sinne eines allmählichen Zurückbleibens der Länge der Knochen des Armes gegenüber jenen des Beines. Es scheint, daß in bestimmten Perioden der embryonalen Entwicklung Wachstumsanregungen in regelmäßiger Reihenfolge auf die einzelnen Skeletteile ausgehen, wobei jedoch diese Anregungen nicht in allen Perioden die gleichen sind und die beiden Körperseiten nicht in gleichem Grade beeinflussen. Ihre individuellen Schwankungen beruhen teils auf Vererbung, teils auf verschiedenen gradigen Einwirkungen der Mutter auf den Fetus.

### Die Entwicklung der Verbindungen zwischen den Knochen.

Behält das zwischen den Knochenanlagen vorhandene Gewebe seine Bindegewebnatur, so entsteht die Bandhaft oder Syndesmose; verknorpelt oder verknöchert es, so entsteht die Knorpel- bzw. Knochenhaft, die Synchondrose und die Synostose. Bilden sich jedoch in diesem Gewebe Hohlräume zwischen den Knochen aus, so entstehen die Gelenke, die Diarthrosen.

Ihre Anlage gibt sich zunächst als eine Verdichtung der embryonalen Bindegewebszellen zwischen den einander zugekehrten knorpelig vorgebildeten Knochenenden zu erkennen (Abb. 620, 626). Diese Zwischenscheiben oder Zwischenstücke sind außen vom Perichondrium überzogen. Im 4. Fetalmonate treten in diesen Zwischenscheiben Lücken auf, welche zur Gelenkhöhle zusammenfließen (Abb. 487, 489). Erhält sich die Zwischenscheibe, so entsteht ein Halbgelenk (z. B. Symphysis ossium pubis, Abb. 557), Dort wo sich in der Gelenkhöhle eine Scheibe (Discus) oder ein Halbring (Meniscus) ausbilden soll (z. B. Kiefer-, Kniegelenk) entsteht zu beiden Seiten der Zwischenscheibe je ein Spaltraum, der erhalten bleibende Abschnitt der Zwischenscheibe wird zum Discus bzw. zum Meniscus.

Das die Gelenkhöhle umhüllende und in das Perichondrium übergehende Gewebe liefert die Gelenkskapsel. Ihre inneren Lagen gestalten sich zum Stratum synoviale, ihre äußeren Lagen zum Stratum fibrosum. Das Stratum synoviale sondert die Synovia ab und faltet sich zu den Gelenkszotten aus.

Noch vor der Ausbildung der Gelenkhöhle, also lange vor Beginn der Funktion, besitzen die Gelenksenden der Knochen im allgemeinen ihre spätere Gestalt (Abb. 622, 646, 647), wenn auch deren Besonderheiten erst unter dem Einflusse der Funktion ausgebildet werden. Die Grundform der Gelenkenden wird daher vererbt.

Schleimbeutel sind bereits im 7. Fetalmonate vorhanden. Ihre Verbindung mit den Gelenken erfolgt jedoch erst in späteren Lebensjahren. Nur die Bursa suprapatellaris kann schon früher mit dem Kniegelenke in Verbindung treten.

## Die Entwicklung der Wirbelsäule.

Als das primäre stützende Achsengebilde erscheint bei den Wirbeltieren die Rücken- oder Wirbelsaite, die Chorda dorsalis. Auch bei den Säugetieren und beim Menschen bildet sich eine Chorda dorsalis aus, jedoch nur als Vorläufer der Anlage der Wirbelsäule und ohne dauernden Bestand. Bei niederen Wirbeltieren, bei welchen sie zeitlebens funktioniert, besteht die Chorda dorsalis aus großen, blasigen, mit Flüssigkeit gefüllten Zellen, deren Plasma

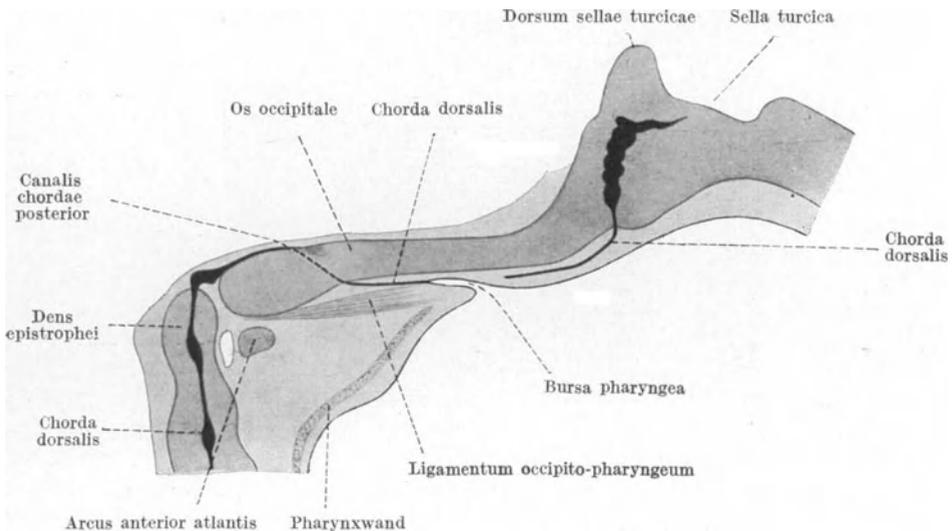


Abb. 623. Längsschnitt durch die Schädelbasis eines 46 mm langen menschlichen Embryo. Verlauf der Chorda dorsalis. Nach TOURNEUX.

und Kern randständig liegen und deren Membranen durch den Innendruck straff gespannt sind. Durch eine dicke fibrilläre Scheide werden diese Zellen zu einem knorpelähnlichen Stabe zusammengehalten. Beim Menschen ist die Chorda weit weniger gut ausgebildet, sie ist dünner, ihre Zellen sind klein. Das Plasma der Zellen ist nicht an die Zellwand gedrückt, so daß die Zellkerne zentral liegen und statt der fibrillären Chordascheide findet sich an der Chordaoberfläche nur ein dünnes Häutchen vor.

Die Entstehung der Chorda dorsalis wurde bei der Erörterung der Entwicklung der Keimblätter geschildert (vgl. außerdem Abb. 229, 230). Nach ihrer Ablösung vom Entoderm liegt die Chorda zwischen dem Medullarrohre und der dorsalen Darmwand. Kranial reicht sie bis zur Hypophysentasche (Abb. 231, 239); ihr vorderes Ende ist meist ventralwärts krückenartig umgebogen und oft in mehrere

Teile gespalten. Bei dem Embryo der Abb. 231 mit 18 Urvirbelpaaren ist die Chorda bereits vom Entoderm abgelöst, nur ein kleines Stück ihres vorderen Endes ist noch im Entoderm eingeschaltet. Dieses Stück löst sich als letztes ab und oft bleibt hier eine Verbindung zwischen der Chorda und der Darmwand erhalten. Das vorderste umgebogene Ende der Chorda bildet sich bald zurück und daher reicht später das vordere Ende der Chorda nur bis an das Dorsum sellae turcicae des knorpeligen Keilbeines heran (Abb. 623); von da zieht die Chorda durch die Fuge zwischen den Anlagen des Os sphenoidale und occipitale nach abwärts und biegt dann caudalwärts in das retropharyngeale Gewebe um. Sie kann hier durch von Anfang an vorhanden gewesene oder durch nachträgliche Sprossung entstandene Fortsätze an einer oder an mehreren Stellen mit

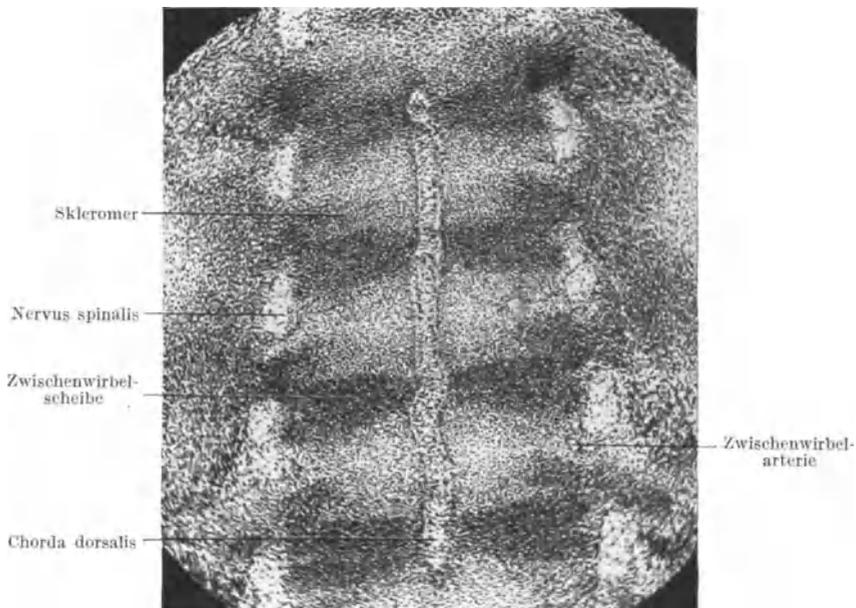


Abb. 624. Schnitt durch mehrere Wirbelanlagen eines 13,5 mm langen menschlichen Embryo. 56fache Vergrößerung.

dem vom Entoderm stammenden Epithel des Pharynx zusammenhängen, also den ursprünglichen Zustand aufweisen. Weiter rückwärts durchsetzt sie im Canalis chordae posterior die bindegewebige, später die knorpelige Anlage der Pars basilaris des Os occipitale (Abb. 623), gelangt auf deren obere Fläche, verläuft hier in einer Rinne dorsalwärts, wendet sich dann caudalwärts, um durch die Anlagen des Dens epistrophei, der Wirbelkörper und der Zwischenwirbelscheiben zu verlaufen. Dieser Kopfabschnitt der Chorda beginnt sich im 4. Fetalmonate dadurch rückzubilden, daß er stellenweise schwindet. Diese Unterbrechungen werden immer größer, so daß schließlich normalerweise dieser ganze Chordaabschnitt verschwindet.

Innerhalb der Wirbelsäule läßt sich die Chorda dorsalis bis zum letzten Steißwirbel und über diesen hinaus bis zum Schwanzende verfolgen (Abb. 652 b). Ihr Endstück liegt hier in dem „undifferenzierten“ Gewebe des Schwanzendes. Dieses Endstück kann gegabelt sein (Abb. 546).

Wie aus der Erörterung der Entwicklung der Wirbelsäule hervorgehen wird, erhält sich die Chorda dorsalis normalerweise nur in Gestalt der Nuclei pulposi in den Bandscheiben zwischen den Wirbelkörpern.

Bei der Besprechung der Differenzierung der Urwirbel wurde geschildert (S. 138), daß jeder Urwirbel einen der Chorda zugekehrten Fortsatz liefert (Abb. 103 bis 106, 286), der sich in embryonales Bindegewebe auflöst, wodurch ein Sklerotom (oder Skleromer im weiteren Sinne, Abb. 103—106, 493, 656) entsteht. Die Sklerotome weisen, ihrer Entstehung aus den Urwirbeln entsprechend, ursprünglich eine segmentale Anordnung auf. In den Zwischenräumen dieser Segmente verlaufen die dorsalen Segmentarterien, die Zwischenwirbelarterien (Abb. 594, 624, 627 a, b, 656, 657). Diese Zwischenräume sind sehr schmal und werden sehr bald durch embryonale Bindegewebszellen ausgefüllt. Die Sklerotome fließen infolgedessen zu einer einheitlichen, die Chorda dorsalis umhüllenden Masse embryonalen Bindegewebes zusammen, zu dem bereits früher erwähnten (S. 139) axialen Bindegewebe (Abb. 103—107, 232). Die Chorda und das axiale Bindegewebe zusammen stellen die bindegewebige, häutige oder desmale Anlage der Wirbelsäule dar.

In der Mitte der Sklerotome treten hierauf quer verlaufende Spalten auf, die Ursegment- oder Intersegmentalspalten, wodurch eine auch äußerlich am Embryo sichtbare (Abb. 211—213) Halbierung der Sklerotome bewirkt wird (Abb. 656, 657). Jedes Sklerotom zerfällt bei etwa 5 mm langen Embryonen in eine kraniale und eine caudale Hälfte. Diese unterscheiden sich alsbald dadurch scharf voneinander, daß sich in der caudalen Hälfte die Zellen reichlich vermehren und dicht aneinander legen, während sie in der kranialen Hälfte eine lockere Anordnung aufweisen (Abb. 624). Diese caudale Sklerotomhälfte wird als Skleromer (im engeren Sinne) bezeichnet. Sie stellt die primäre Wirbelanlage dar. Da das Skleromer auf jeder der beiden Körperseiten gebildet wird, ist diese primäre Wirbelanlage eine paarige.

Mitten durch die Sklerotome, zwischen den paarigen primären Wirbelanlagen hindurch, verläuft die Chorda als runder schmaler Zellstrang (Abb. 625, 627). Während einer kurzen Entwicklungszeit weist er den späteren Zwischenwirbelscheiben entsprechende, also segmentale Einbiegungen auf (Abb. 624), die wahrscheinlich durch Spannungsunterschiede zwischen den beiden Hälften der Sklerotome verursacht werden. Das die Chorda umhüllende embryonale Bindegewebe wird als perichordale Scheide bezeichnet (Abb. 627).

Innerhalb jedes Skleromers treten alsbald an drei Stellen stärkere Verdichtungen auf, welche sich nach drei Richtungen ausdehnen, so daß sie als Fortsätze des Skleromers erscheinen (Abb. 625 a, b, 627 a): Auf diese Weise bildet sich von jedem Skleromer, also auf jeder der beiden Körperseiten, dorsalwärts um das Medullarrohr herum ein *Processus dorsalis* oder *neuralis* aus; da er mit dem der Gegenseite einen Bogen, den Neuralbogen bildet, wird dieser Fortsatz auch als dorsaler Bogen oder kurz als Bogen bezeichnet. Ventralwärts wächst in die seitliche Rumpfwand der Rippenfortsatz, *Processus costalis*, und medialwärts, gegen die Chorda dorsalis zu, ein *Processus chordalis* vor. Indem nun die *Processus chordales* der beiden Körperseiten um die Chorda herum (Abb. 378, 625 c, 627) miteinander verschmelzen, entsteht aus der bisher paarigen eine unpaare Wirbelanlage.

Die Bildung eines Wirbelkörpers kommt nun nicht allein durch diese aus dem Skleromer entstandene Anlage zustande. An ihr beteiligt sich vielmehr auch noch die kraniale, aus lockerem embryonalen Bindegewebe bestehende Hälfte des caudalwärts folgenden Sklerotoms. Jeder Wirbel entsteht demnach aus zwei Urwirbeln, dadurch, daß die caudale Hälfte des Sklerotoms eines Urwirbels (das Skleromer) zu Ende des 1. Monats mit der kranialen Hälfte des caudalwärts folgenden Sklerotoms verwächst. Die ursprüngliche Grenze zwischen zwei Urwirbelgebieten — der Spalt zwischen je zwei Sklerotomen — schwindet daher; am fertigen Wirbelkörper entspricht ihr die Mitte zwischen

der kranialen und caudalen Hälfte des Wirbelkörpers. Zur Grenze zwischen den Wirbeln wird nunmehr der Ursegmentspalt, welcher an der Grenze

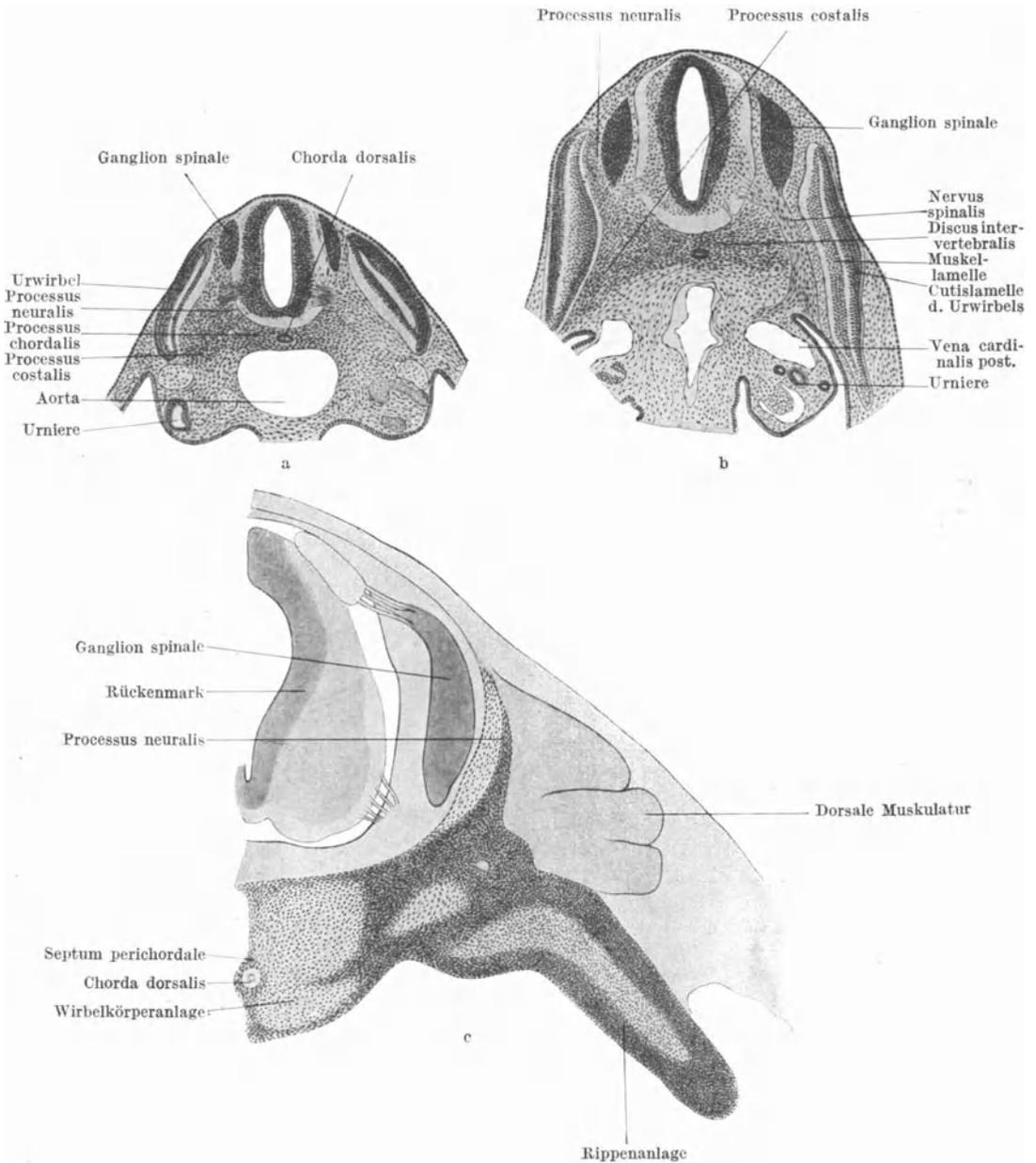


Abb. 625. Drei Querschnitte durch die embryonal-bindegewebige Anlage mittlerer Brustwirbel; a 4,5 mm langer Embryo; b 7 mm langer Embryo; c 13 mm langer Embryo. a 47-, b 54-, c 63fache Vergrößerung. Nach BARDEEN.

zwischen der kranialen und caudalen Hälfte des Sklerotoms liegt. Das diesen Spalt begrenzende embryonale Bindegewebe differenziert sich in besonderer

Weise und verschmilzt, um die primäre Zwischenwirbel- oder Intervertebralscheibe zu bilden (Abb. 624, 626, 657).

Die ursprüngliche Gliederung der Wirbelsäulenanlage geht demnach verloren und wird durch eine andere ersetzt, ein Vorgang, der als Neugliederung der Wirbelsäule bezeichnet wird (Abb. 657).

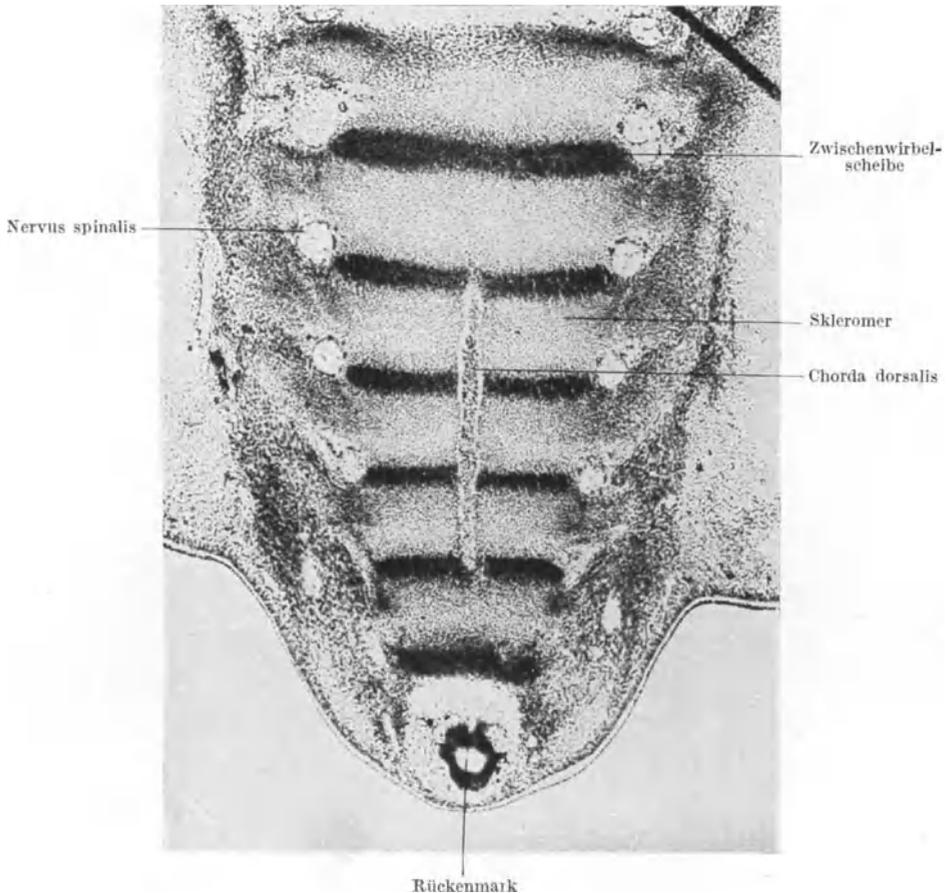


Abb. 626. Schnitt durch das hintere Rumpfende eines 16,5 mm langen menschlichen Embryo. 50fache Vergrößerung.

Aus dem Gewebe der kranialen Sklerotomhälfte bilden sich zwei Membranen aus (Abb. 627 b, c). Die eine verbindet als Membrana interdorsalis je zwei benachbarte Processus neurales miteinander, die andere, die Membrana interventralis, ist zwischen den proximalen (Anfangs-) Abschnitten der Processus costales ausgespannt. Auch zwischen den primären Zwischenwirbelscheiben bildet sich eine Membran aus, die Membrana interdiscalis. Sie umhüllt die Wirbelkörperanlage und liefert später das Ligamentum longitudinale anterius und posterius.

Die Verknorpelung dieser embryonal-bindegewebigen Wirbelanlagen beginnt damit, daß sich zunächst das Gewebe der genannten Fortsätze in Vorknorpel umwandelt. Diese Umwandlung schreitet dann innerhalb der Wirbelanlage weiter. Der Wirbel vergrößert sich währenddessen, teils durch eigene

Zellvermehrung, teils auf Kosten der dicken Zwischenwirbelscheiben. Die äußere Gewebsschichte der Zwischenwirbelscheiben macht diese Umwandlung nicht mit. Sie liefert den Annulus fibrosus.

Die Verknorpelung beginnt zu Anfang des 2. Monates und wird in den Wirbelkörpern noch im Verlaufe dieses Monates beendet. Die Wirbelsäule befindet sich dann in ihrem knorpeligen Stadium. Ihre einzelnen Teilstücke sind die Chondromeren. Da jedoch die verknorpelten Wirbel und Zwischenscheiben miteinander verschmelzen, stellt die Wirbelsäule — für kurze Zeit — einen einheitlichen Knorpelstab dar. Doch verknorpelt die Mitte der Zwischenwirbelscheiben nicht vollständig, so daß eine Bestimmung der Grenzen zwischen je zwei Wirbeln möglich ist.

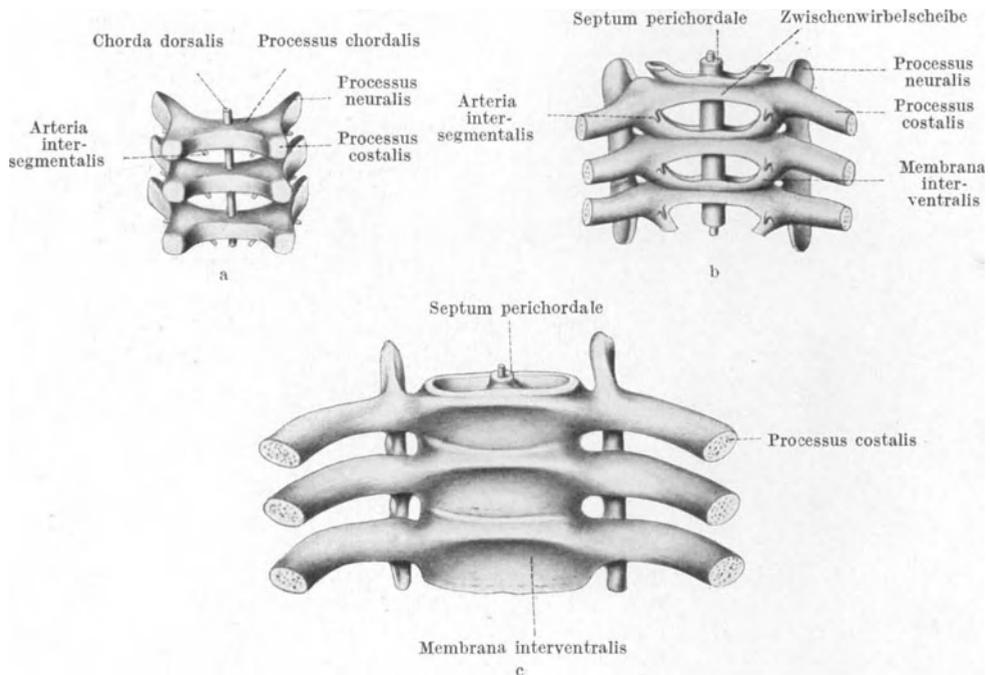


Abb. 627. Drei Modelle von embryonal-bindegewebigen Wirbelanlagen. In Vorderansicht. a 7 mm langer Embryo, 30fache Vergrößerung; b 9 mm langer Embryo, 24fache Vergrößerung; c 11 mm langer Embryo, 19fache Vergrößerung. Nach BARDEEN.

Während der Verknorpelung schreitet die Rückbildung der Chorda rasch fort. Es scheint, daß durch die unmittelbar um die Chorda beginnende Verknorpelung ein Druck auf die Chorda ausgeübt wird, wodurch die Chorda im Bereiche der Wirbelkörper immer schmaler wird, so daß sie nach Beginn der Verknöcherung der Wirbelkörper (im 3. Monate) nur noch einen dünnen Strang darstellt (Abb. 560). In den Zwischenscheiben dagegen, in deren Mitte ja keine Verknorpelung eintritt, erhält sich die Chorda, ja sie schwillt hier sogar noch an. Die Chorda besteht daher aus miteinander abwechselnden dünnen und dicken Stellen (Abb. 546, 626, 628). Schließlich schwindet die Chorda in den Wirbelkörpern vollständig, erhält sich aber in den Zwischenwirbelscheiben (Abb. 628), wo sie nach entsprechender histologischer Veränderung den Nucleus pulposus bildet. Der die Chorda bergende Kanal bleibt noch einige Zeit in den Wirbelkörpern erhalten, ebenso die dünne Bindegewebsscheide der Chorda.

Die Anlagen der Gelenks- und der Querfortsätze, der *Processus articulares* und der *Processus transversi* erscheinen um die Mitte des 2. Monates. In dieser Zeit vereinigen sich auch die *Processus dorsales* mit den Wirbelkörpern. Da die *Processus dorsales* miteinander dorsal noch nicht vereinigt sind, ist der knorpelige Wirbel dorsalwärts offen. Die dorsalen freien Enden der *Processus dorsales* sind jedoch durch dichtes embryonales Bindegewebe, durch die sog. *Membrana reuniens dorsalis s. posterior* (Abb. 375, 560), miteinander verbunden. In dieses Bindegewebe wachsen die *Processus dorsales* ein, bis sie sich — und zwar zuerst in der Brustgegend — bei etwa 50 mm langen Embryonen in der dorsalen Mittellinie treffen und miteinander verschmelzen. Der Wirbelkanal wird dadurch dorsalwärts abgeschlossen. Von der Vereinigungsstelle der *Processus dorsales* wachsen die Dornfortsätze, die *Processus spinosi* aus (Abb. 625, 627).

Die *Processus articulares* wachsen in die *Membranae interdorsales* ein. Die Gelenkhöhlen zwischen ihnen erscheinen im 3. Monate.

Die *Processus transversi* sind zunächst klein und von den Rippenanlagen ziemlich weit entfernt. Indem sie sich nach vorne und außen verlängern, nähern sie sich den Rippenanlagen. Diese entwickeln sich nur in der Brustgegend zu Rippen und daher bilden sich auch nur im Bereiche der Brust zwischen den Rippenanlagen einerseits und den Wirbelkörpern sowie den *Processus transversi* andererseits Gelenkspalten aus. Die Rippenanlagen der übrigen Abschnitte der Wirbelsäule bleiben rudimentär und vereinigen sich mit den Wirbeln.

Von diesem Typus der Entwicklung weichen verschiedene Wirbel ab.

Der Atlas gibt die Anlage seines Körpers an den 2. Halswirbel ab, was dadurch leicht ermöglicht wird, daß sich eine Zwischenwirbelscheibe zwischen dem 1. und 2. Halswirbel nicht ausbildet. Dieser mit dem Körper des 2. Halswirbels vereinigte Atlaskörper bildet den *Dens epistrophei* (ohne dessen Spitze, s. S. 758). Die ventralen Enden der *Processus dorsales* des Atlas sind durch dichtes embryonales Bindegewebe miteinander verbunden, das als hypochordale Spange bezeichnet wird und das den *Arcus anterior atlantis* liefert. Solche hypochordale Spangen bilden sich auch bei den folgenden Halswirbeln aus, erhalten sich aber bei ihnen nicht, da ihr Gewebe in jenem der Zwischenwirbelscheiben aufgeht. Nur beim Atlas erhält sich diese Spange als *Arcus anterior atlantis*.

Die oberen und die unteren Kopfgelenke entstehen in der *Membrana interventralis*, während die *Membrana interdorsalis* die *Membrana atlanto-occipitalis* und *atlanto-axialis posterior* liefert. Die übrigen um den *Dens* befindlichen Bänder entstehen aus dem den *Dens* umhüllenden Bindegewebe. Das *Ligamentum apicis dentis* entwickelt sich aus dem zwischen dem *Dens* und der Basis des Hinterhauptbeines befindlichen Gewebe.

Bei den Brustwirbeln entstehen in der bindegewebigen Fortsetzung der *Processus costales* selbständige Knorpelanlagen, die Rippen (Abb. 625 c, 560).

Bei den Lendenwirbeln besitzen die kurzen *Processus transversi* eine dicke Basis; die *Processus costales* erscheinen später als bei den Brustwirbeln und vereinigen sich bald mit den *Processus transversi*. Erst spät, im Anschlusse an die Ausbildung der Rückenmuskeln, beginnen sich (im 6.—8. Lebensjahre) die *Processus accessorii* und *mammillares* zu entwickeln. In dieser Zeit beginnen

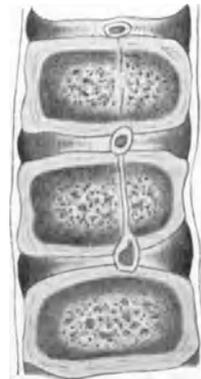


Abb. 628. Medianer Längsschnitt durch den 6. bis 8. Brustwirbel eines 50 mm langen menschlichen Embryo.  
Nach BARDEEN.

sich auch die bisher frontal eingestellten Gelenkfortsätze in die sagittale Richtung einzustellen.

Bei den Kreuzwirbeln entwickeln sich die *Processus dorsales* langsam und vereinigen sich bei den unteren Wirbeln überhaupt nicht miteinander; die *Processus costales* verschmelzen mit den *Processus transversi*; durch die

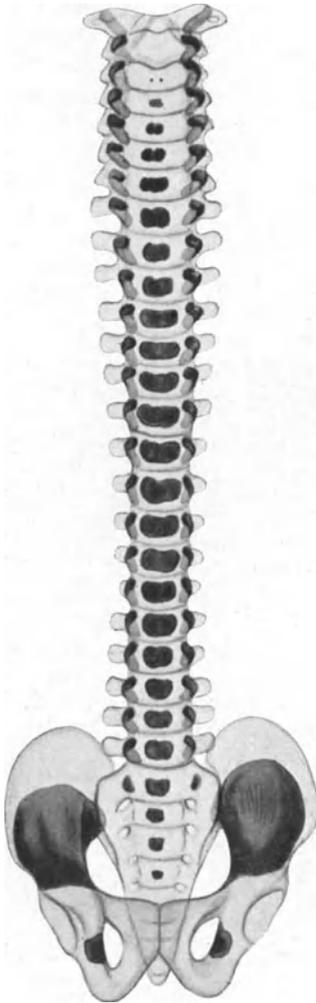


Abb. 629. Knochenkerne der Wirbelsäule und des Beckens eines menschlichen Embryo von 14 cm Scheitel-Steiß-Länge. Vorderansicht. 1,5fache Vergrößerung. Aufhellungspräparat von Dr. W. RUPPRICHT.

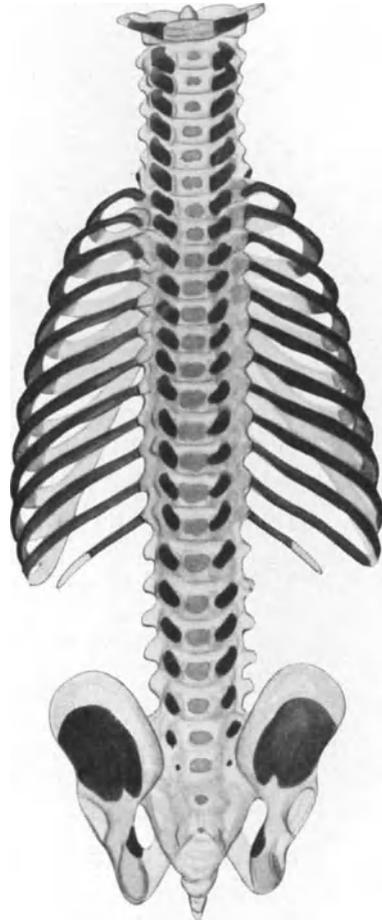


Abb. 630. Rückansicht des aufgetheilten Rumpfskelettes eines 11,5 cm langen menschlichen Embryo. Die verknocherten Teile schwarz bzw. (Knochenkerne der Wirbelkörper) grau. 1,5fache Vergrößerung. Präparat von Dr. RUPPRICHT.

Verschmelzung der Rippenanlagen mit den *Processus dorsales* verbreitern sich die kranialen Kreuzwirbel (Abb. 632); die besondere Form des kranialen Abschnittes des Kreuzbeines entsteht nach der Verbindung mit dem Hüftbeine. Die Zwischenwirbelscheiben sind bei der Kreuz- und noch mehr bei der Steißwirbelsäule schwach ausgebildet.

Bei den Steißwirbeln entwickeln sich die *Processus articulares* und *transversi* in unvollkommener Weise; nur beim ersten, selten beim 2. Steißwirbel verknorpeln die *Processus dorsales*; sie verschmelzen beim ersten Steißwirbel mit den *Processus costales* und bilden die *Cornua coccygis*; bei den übrigen Steißwirbeln bilden sich nur bindegewebige und nur kurze Zeit bestehende *Processus costales* und *dorsales* aus.

Die Differenzierung der knorpeligen Wirbel aus dem Vorknorpelstadium erfolgt in kranio-caudaler Richtung.

Im Gegensatz zu den späteren Verhältnissen besitzen die Wirbelkörper im knorpeligen Stadium fast alle die gleiche Höhe. Die Halswirbelsäule ist daher verhältnismäßig länger, die Lendenwirbelsäule verhältnismäßig kürzer als beim Erwachsenen. Noch beim Neugeborenen vermag man diese Verhältnisse festzustellen.



Abb. 631. Brustwirbel eines Zehnjährigen, a in der Ansicht von oben, b von der Seite. Die knorpeligen Teile weiß, die knöchernen gelb.

Zu Anfang des 3. Fetalmonates beginnt das knöcherne Stadium der Entwicklung der Wirbelsäule (Embryonen von etwa 33 mm größter Länge). Die ersten Knochenkerne erscheinen in den Wurzeln der dorsalen Fortsätze, gleichzeitig oder bald darauf auch in den Körpern der Brustwirbel. Bei den Brust-, Lenden- und zumeist auch bei den Kreuzwirbeln treten die Knochenkerne in den Wirbelkörpern etwas früher, bei den Halswirbeln später als in den dorsalen Bogen auf. Die Verknöcherung der Bogen schreitet von der Halswirbelsäule gleichmäßig caudalwärts, jene der Wirbelkörper von der Brustwirbelsäule langsam kranial- und rasch caudalwärts fort. Bei 70 mm langen Embryonen besitzen die Wirbel vom *Epistropheus* bis zu den letzten Kreuzwirbeln bereits Knochenkerne in den Wirbelkörpern (Abb. 629, 630). Diese Kerne sind manchmal paarig (Abb. 629, 3. Halswirbel), verschmelzen dann aber rasch zu einem unpaaren Kerne, an welchem anfangs die Entstehung aus zwei Kernen noch erkennbar ist (Abb. 629, 630). Durch enchondrale Ossification entsteht von ihm aus der Wirbelkörper bis auf dessen hinteren seitlichen Abschnitt, der — besonders bei den Halswirbeln — vom dorsalen Fortsatze gebildet wird. Die Verknöcherung in den Bogen schreitet in dorsaler Richtung vor, so daß also der Wirbelkanal zunächst dorsal nur durch die noch knorpeligen Bogenenden abgeschlossen ist (Abb. 630, 646, 631 b). Die Vereinigung der dorsalen Bogenenden erfolgt im ersten Lebensjahre, und zwar zuerst in der Lendenwirbelsäule. Zwischen den verknöchernenden Wirbelkörpern und Bogen sind Knorpelspannen eingeschoben (Abb. 631 a), deren Verknöcherung und Vereinigung mit dem Wirbelkörper und Wirbelbogen zwischen dem 3.—6. Lebensjahre erfolgt, und zwar zuerst

in der Brustgegend. Das weitere Wachstum der Wirbelkörper erfolgt durch epiphysäre Knorpelscheiben, welche sich an der oberen und unteren Fläche der Wirbelkörper erhalten (Abb. 631 b). Im 17. Lebensjahre tritt in ihnen ein Knochenkern auf, der Knorpel wird in eine dünne Knochenscheibe umgewandelt, welche um das 20. Lebensjahr mit dem Wirbelkörper verwächst. In den knorpelig gebliebenen Spitzen der Processus transversi und spinosi treten zwischen dem 16.—20. Lebensjahre Knochenkerne auf, welche nach dem 20. Lebensjahre mit dem Knochen verwachsen.

Besonderheiten der Verknöcherung weist jeder Abschnitt der Wirbelsäule auf:

Bei den Halswirbeln werden die Rippenfortsätze mit den Querfortsätzen knöchern vereinigt; entstehen in ihnen, was gelegentlich bei den unteren Halswirbeln vorkommt, besondere Knochenkerne, so bleiben die Rippenfortsätze selbständig und bilden so die Halsrippen. Die Epiphysen der Processus spinosi der 6 oberen Halswirbel besitzen zumeist paarige Knochenkerne. — Im Arcus anterior des Atlas treten im 1. Lebensjahre 1—2 Knochenkerne auf; die Massae laterales und der Arcus posterior verknöchern jederseits von einem Knochenkerne, der dem Knochenkerne der Bogen der übrigen Wirbel entspricht; die Vereinigung des vorderen Bogens mit der Massa lateralis erfolgt zwischen dem 5. bis 9. Lebensjahre. — Im Epistropheus treten im Körper und im Bogen dieselben Kerne wie bei anderen Wirbeln auf; hierzu kommen noch zwei Knochenkerne, die im 4.—5. Fetalmonate im Dens erscheinen und bald miteinander verschmelzen. Der verknöcherte Dens vereinigt sich im 4.—6. Jahre mit dem Körper des Epistropheus. Im 2. Jahre tritt an der Spitze des Dens ein Knochenkern auf, der sich um das 12. Lebensjahr mit dem Dens vereinigt. Dieser Knochenkern entspricht dem Kerne im Körper eines aus dem letzten Occipitalsegmente entstandenen rudimentären Wirbels, des ProAtlas oder letzten Occipitalwirbels (s. S. 763).

Die Besonderheiten der Brustwirbel bestehen in dem Verhalten ihrer Rippenfortsätze, die bei der Entwicklung der Rippen geschildert werden sollen.

Bei den Lendenwirbeln verhalten sich die Rippenfortsätze wie bei den Halswirbeln, sie verwachsen also mit den Querfortsätzen. Bilden sich in ihnen besondere Knochenkerne aus, so entstehen Lendenrippen. Die Processus mammillares erhalten zur Zeit der Pubertät besondere Epiphysenkerne, die nach dem 18. Lebensjahre verknöchern.



Abb. 632. Das obere Ende des Kreuzbeines mit seinen Epiphysenknorpeln.

In den Körpern der Kreuzwirbel (Abb. 632) treten Knochenkerne im 5. Monate auf; bald darauf (im 6.—7. Monate) erscheinen sie in den Bogen. Gleichzeitig oder auch erst nach der Geburt erhalten auch die Rippenfortsätze der ersten 3—4 (oder 2—5) Kreuzwirbel besondere Knochenkerne. Die

Vereinigung der verknöcherten Rippenfortsätze mit den Bogen erfolgt im 2. bis 5. Lebensjahre, jene mit den Körpern etwas später. Zwischen dem 2.—6. Lebensjahre vereinigen sich die Bogen mit den Wirbelkörpern, und zwar zuerst bei den caudalen Wirbeln. Die Vereinigung der Processus dorsales miteinander erfolgt im 7.—15. Lebensjahre; doch unterbleibt sie beim 4. Wirbel häufig, beim 5. zumeist (Hiatus sacralis). Zur Zeit der Pubertät verschmelzen die Processus costales miteinander; hierauf vereinigen sich die Epiphysenplatten der Wirbelkörper mit den Wirbelkörpern und außerdem verknöchern auch die Zwischenwirbelscheiben. Die hierdurch bewirkte Verwachsung der Wirbelkörper schreitet in kranialer Richtung vor und wird im 25. Lebensjahre beendet,

so daß von da ab ein Kreuzbein besteht. Aus dem knorpeligen Seitenrande der Kreuzwirbel entstehen im 18.—20. Lebensjahre zwei Epiphysenplatten, von welchen die obere zur Bildung der *Facies auricularis*, die untere für den *Margo perinaealis ossis sacri* verwendet wird. — Die Gestalt der Kreuzwirbel ändert sich bei Beginn des Gehens in dem Sinne, daß sich die Wirbel verbreitern und verdicken. Die ursprünglich nicht vorhandene Krümmung des Kreuzbeines bildet sich bereits im Fetalleben aus.

Die Verknöcherung der Steißwirbel beginnt zumeist erst nach der Geburt, wobei für jeden Wirbel nur ein Knochenkern auftritt. Der Knochenkern erscheint im ersten Steißwirbel im ersten Lebensjahre (aber auch viel später), im zweiten Steißwirbel im 4.—10. Lebensjahre, in den übrigen Wirbeln vor oder erst zur Zeit der Pubertät. Jeder Wirbel erhält kleine Epiphysenplatten und in jedem Horne des ersten Steißwirbels erscheint ein Knochenkern. Die caudalen Wirbel vereinigen sich gewöhnlich zunächst miteinander und dann erst — meist nicht vor dem 30. Lebensjahre — mit dem ersten Wirbel. Dieser verbindet sich dann oft mit dem letzten Kreuzwirbel, und zwar häufiger beim Manne als beim Weibe.

Die Zahl und Ausbildungsart der Wirbel in den einzelnen Wirbelsäulenabschnitten ist Verschiedenheiten unterworfen, woraus sich die Varietäten der Wirbelsäule ergeben. Am meisten variiert der caudale Abschnitt. Während die fertige Wirbelsäule nur 3—5 Steißwirbel aufweist, die Gesamtzahl der Wirbel daher 32—34 beträgt, werden 6—8 Steißwirbel angelegt, so daß 35—37 Wirbelanlagen vorhanden sein können. Einige von den caudalen Wirbelanlagen werden nun — in individuell wechselnder Zahl — bei Embryonen von 10—15 mm Länge rückgebildet. Ob dies durch Schwund oder durch Verschmelzung einiger caudaler Wirbelanlagen erfolgt, ist nicht festgestellt. Dieser Vorgang bildet eine Teilerscheinung der Rückbildung des ursprünglich vorhandenen Schwanzes beim Embryo (vgl. Abb. 210—217, 221, 222). Die Wirbelanlagen reichen jedoch nicht bis an das caudale Ende des Schwanzes, die Schwanzspitze, der „Schwanzfaden“, enthält vielmehr nur das caudale, ein einfaches Epithelrohr darstellende Endstück des Rückenmarkes, ferner das Endstück der *Chorda dorsalis*, Blutgefäße, eventuell Reste des Schwanzdarmes (vgl. Abb. 237, 547, 548, 556) und endlich eine aus den letzten Ursegmenten entstandene undifferenzierte Zellmasse. Erhält sich der Schwanzfaden, so bildet er einen Anhang des hinteren Rumpfes, einen „weichen Schwanz“, da er infolge des Fehlens von Wirbelanlagen keine knöchernen Elemente enthält. Seinen Inhalt bilden zumeist nur Muskelzüge und Bindegewebe, da das Rückenmark- und das Chordaende der Rückbildung verfallen. Solche Anhänge können jedoch auch durch Vorwuchern der Schwanzknospe entstehen.

Das caudale Ende der Wirbelsäule reicht bis in den zunächst erhalten bleibenden kranialen Abschnitt des Schwanzes, bis in den Steißhöcker vor. Um dieses caudale Ende herum verläuft das Endstück der *Arteria sacralis media*, Zweige des *Sympathicus* und eine Bandmasse, das *Ligamentum caudale* (Abb. 343). Dieses Band zieht dorsalwärts zur Haut. An seiner Ansatzstelle ist die Haut haarlos, weshalb dieser Hautbezirk als *Glabella coccygea* bezeichnet wird. An dieser Stelle setzte sich vor Rückbildung des Schwanzfadens der kraniale Schwanzabschnitt (jetzt der Steißhöcker) in das caudale Schwanzende fort, diese Stelle entspricht also dem Ansatz des Schwanzes am Rumpfe. Wenn sich die ursprünglich gerade nach abwärts verlaufende Kreuzwirbelsäule ventralwärts einkrümmt, schiebt sich das caudale Ende der Steißwirbelsäule gegen den Anus vor. Die *Glabella coccygea* entfernt sich daher von dem Steißende kranialwärts, bis sie an die Grenze zwischen Kreuzbein und 1. Steißwirbel zu liegen kommt. Durch die gleichzeitig stattfindende

stärkere Spannung des Ligamentum caudale wird die Glabella zu einer Grube vertieft, zur Fovea sacro-coccygea. Die Haarschäfte dieser Hautgegend konvergieren gegen die Ansatzstelle des Ligamentum caudale, also gegen die Glabella coccygea und später gegen die Fovea sacro-coccygea, wodurch ein Haarwirbel, der Vortex coccygeus, entsteht (Abb. 478).

Aus dieser caudalen Verschiebung des Steißendes und aus der kranialen Verschiebung der Glabella erklärt es sich, warum ein Schwanzanhang nicht von der dem Steißende entsprechenden Hautstelle, sondern höher oben von der Fovea sacro-coccygea abgeht.

Der Steißhöcker (Abb. 550, 552, 553) verschwindet aus dem Grunde, weil die ihn umgebenden Körperteile weit stärker als er wachsen und ihn dadurch vollkommen in das Becken aufgehen lassen.

Die Krümmung der Wirbelsäule ist ursprünglich eine sehr einfache: Im ersten Monate bildet die Wirbelsäule lediglich einen ventralwärts offenen Bogen. Während des Fetallebens streckt sich der präsaerale Abschnitt allmählich und in der zweiten Hälfte des Fetallebens bildet sich eine dem Promontorium entsprechende Vorwölbung an der Grenze zwischen der Lenden- und der Kreuzwirbelsäule aus. Erst durch den aufrechten Gang strecken sich die Hals- und die Lendenwirbelsäule stärker und diese ursprünglich leicht ausgleichbare Streckung wird dann durch die besondere Ausbildung der Zwischenwirbelscheiben, Bänder und Gelenkflächen fixiert.

## Die Entwicklung der Rippen und des Brustbeines.

Zum Unterschiede von den übrigen Abschnitten der Wirbelsäule entwickeln sich im Brustabschnitte die embryonal-bindegewebigen Anlagen der Rippen (Abb. 560, 625 c, 627, 633), die Rippenfortsätze der Wirbel, sehr gut und wachsen in die Länge. Sie dringen dabei in horizontaler Richtung in die seitliche Rumpfwand vor (Abb. 633 a), erst später stellen sie sich schief. Zwischen den distalen Enden der 7 oberen Rippenfortsätze bildet sich bei etwa 15 mm langen Embryonen ein Verbindungsstrang aus dichtem, embryonalen Bindegewebe aus, so daß auf jeder Seite eine die Rippenenden miteinander verbindende Leiste entsteht, die Sternalleiste (Abb. 633 b). Das obere Ende der beiden Sternalleisten vereinigt sich mit den sternalen Enden der bindegewebigen Claviculanlage und mit dem diese Enden verbindenden episternalen Bande. Von dem caudalen Ende der Leisten wächst je ein bindegewebiger Streif aus (Abb. 633 c), die Anlage des Schwertfortsatzes, des Processus xiphoides des Brustbeines. In der zweiten Hälfte des 2. Monats bildet sich auch bei der 8.—10. Rippe eine bindegewebige Verbindung zwischen den Rippenenden aus; sie setzt sich von der 8. Rippe zur 7., jedoch nicht zur Sternalleiste fort.

Die beiden Sternalleisten bilden sich bereits zu einer Zeit aus, in welcher die Rippen kurz sind, daher ventralwärts noch nicht weit vordringen konnten (Abb. 633 b). Infolgedessen liegen die Sternalleisten zunächst an der Seite des Rumpfes. Sie werden aber durch das Vorwachsen der Rippen allmählich nach vorne (ventralwärts) geschoben (Abb. 633 c).

Die Verknorpelung der Rippen beginnt bei 13 mm langen Embryonen im hinteren Rippenabschnitte (Abb. 630). Die verknorpelten Rippen verschmelzen jedoch nicht mit den gleichzeitig verknorpelnden Wirbelkörpern und Querfortsätzen, bleiben vielmehr von ihnen durch eine bindegewebige Zwischen-scheibe getrennt, in welcher sich später eine Gelenkhöhle ausbildet. Die Verknorpelung der Rippen erfolgt in der Richtung nach vorne und setzt sich auf die Sternalleisten fort. Da sich die Rippen gleichzeitig verlängern, nähern sich auch

die beiden Sternalleisten, und zwar zunächst — entsprechend der Enge des oberen Brustabschnittes — mit ihren oberen Enden (Abb. 633 c). Diese verschmelzen — nachdem das Herz in den Brustraum abgestiegen ist — miteinander und die Verschmelzung der beiden Sternalleisten schreitet nun von oben nach unten fort,

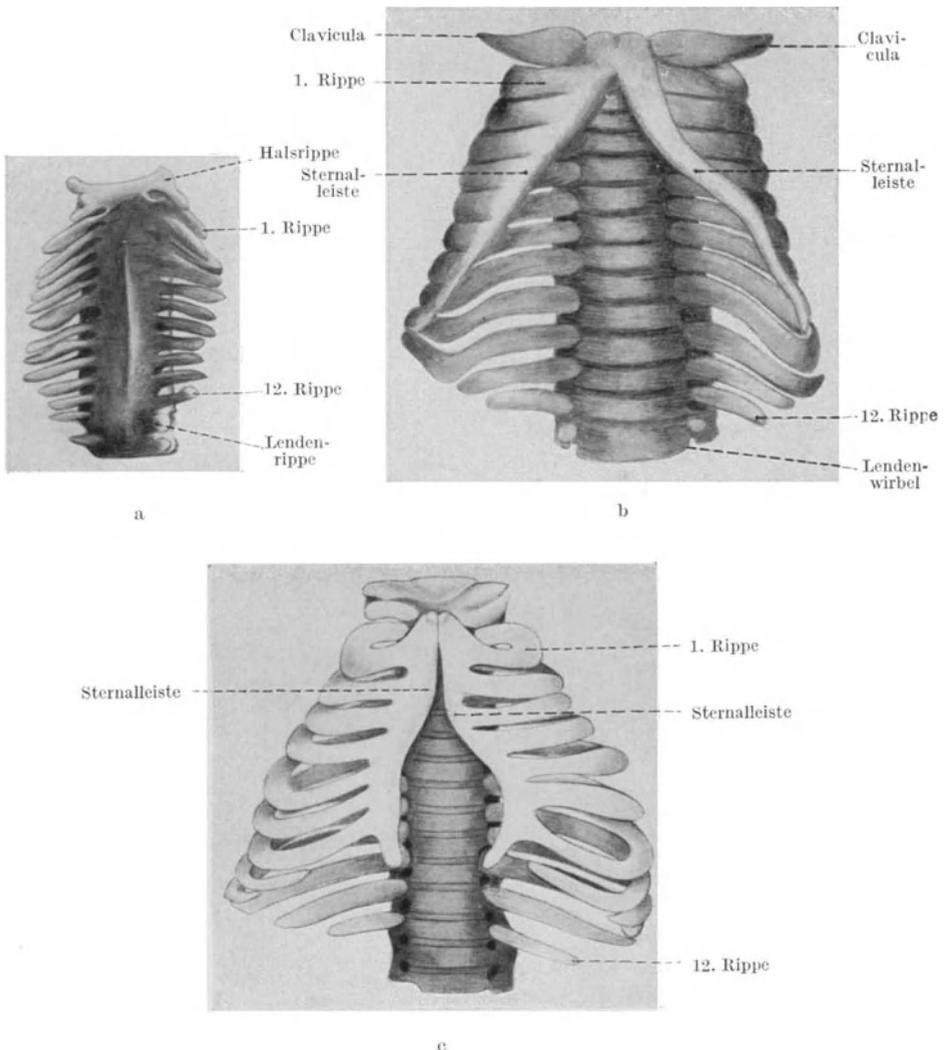


Abb. 633. Modelle des knorpeligen Brustkorbes. a 13, b 15, c 23 mm langer Embryo. a, b 10fache, c 7fache Vergrößerung. Nach CH. MULLER.

bis die beiden Leisten bei etwa 30 mm langen Embryonen zu einer einheitlichen Knorpelplatte, dem knorpeligen Sternum, verwachsen sind. Um diese Zeit besitzt der ganze Brustkorb ein knorpeliges Skelett. Gelenkanlagen sind jedoch nur zwischen den Wirbeln und den Rippen (Abb. 560), nicht auch zwischen den Rippen und dem Brustbeine vorhanden, da die Rippen ohne Grenze in das knorpelige Sternum übergehen. Erst später bildet sich eine Sonderung zwischen den Rippenenden und dem Brustbeine aus.

Die Verknöcherung der Rippen beginnt bei etwa 30 mm langen Embryonen, daher etwas früher als jene der Wirbel. Sie betrifft zuerst nur die 5.—7. Rippen, schreitet aber rasch auf die anderen Rippen fort, so daß sie gewöhnlich am Ende des 2. Monates bereits alle Rippen ergriffen hat (Abb. 630). Die Knochenkerne treten in der Nähe des Angulus costae auf, von wo aus dann die Verknöcherung nach beiden Seiten hin vorschreitet. Da aber die Verknöcherung bereits in der ersten Hälfte des 4. Monates in ihrem Vorschreiten Halt macht, bleibt der vordere Abschnitt der Rippe knorpelig und bildet so den Rippenknorpel, der jedoch in höherem Alter zum Teile verkalken kann.

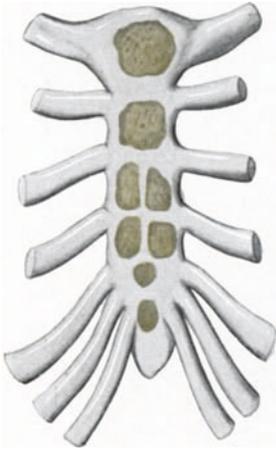


Abb. 634. Brustbein eines Dreijährigen mit den — gelb dargestellten — Knochenkernen.

Epiphysenkerne entstehen im 16.—17. Jahre bei allen Rippen am Capitulum, bei den 10 oberen auch am Tuberculum costae; sie verschmelzen mit der Rippe zwischen dem 20.—24. Jahre.

Die Verknöcherung des Brustbeines beginnt später als jene der Rippen und weist hinsichtlich ihres zeitlichen Verlaufes, sowie betreffs der Zahl, Größe und Lage der Knochenkerne Verschiedenheiten auf. Gewöhnlich erscheint zwischen dem 3.—6. Fetalmonate ein Knochenkern im Manubrium sterni, zu welchem sich später ein oder mehrere Nebenkern gesellen können. Im Corpus sterni treten 5—7 Verknöcherungsbezirke auf, welche durch Fugenknorpel voneinander getrennt sind (Abb. 634). Die Zahl der Knochenkerne in jedem dieser Bezirke ist eine wechselnde.

Im 7. Fetalmonate treten sie in dem obersten Bezirke auf, bei der Geburt sind sie meist in allen Bezirken vorhanden, nur im letzten nicht, in welchem sie erst während des 1. Lebensjahres erscheinen. Die Verschmelzung der Kerne innerhalb der einzelnen Bezirke ist im 6. Jahre beendet, die Verschmelzung der auf diese Weise entstandenen annähernd viereckigen Knochenplatten miteinander erfolgt im 12.—25. Jahre. Manubrium und Corpus sterni verschmelzen erst in vorgerücktem Alter und nur in 6—7%. — Im Processus xiphoideus tritt gewöhnlich erst nach dem 6. Jahre ein Knochenkern in der Basis auf, von dem jedoch nicht der ganze Fortsatz verknöchert. Die verknöcherte Basis des Fortsatzes verschmilzt in der Mitte des Lebens mit dem Corpus sterni.

## Die Entwicklung des Kopfskelettes.

An dem Aufbaue der Schädelknochen beteiligt sich das eine Hülle um das Gehirn darstellende Kopfmesoderm, sowie das Mesoderm der beiden ersten Kiemenbogen. Da diese auch „Visceralbogen“ heißen, bilden die von ihnen gelieferten Knochen das Visceralskelett, die Knochen des Splanchnocranium; die übrigen Knochen des Schädels bilden das Neurocranium.

Alle Schädelknochen werden embryonal-bindegewebig angelegt, besitzen demnach ein häutiges, desmales oder blastematisches Entwicklungsstadium — das Desmocranium. Aus diesem geht eine Anzahl von Schädelknochen durch direkte Verknöcherung hervor, während andere ein knorpeliges Vorstadium — das Chondrocranium — durchlaufen. Der knöcherne Schädel — das Osteocranium — entsteht demnach zum Teile durch desmale, zum Teile durch chondrale Ossification.

### Die Entwicklung des Desmocranium.

An dem Mesoderm des Kopfes kann man einen axialen und seitliche Abschnitte unterscheiden. Das axiale Kopfmesoderm ist die Fortsetzung des axialen Mesoderms des Rumpfes (Abb. 336); es umhüllt die Chorda dorsalis bis zu deren vorderem Ende, also bis zum Mittelhirne und setzt sich — als prächordales Mesoderm — bis zum vorderen Kopfe fort (Abb. 240). Seitlich geht es ohne scharfe Begrenzung in das seitliche Kopfmesoderm über (Abb. 226, 385, 387).

Das Mesoderm des Kopfes hüllt das ganze Gehirn ein und dringt daher in alle Vertiefungen zwischen den einzelnen Gehirnabschnitten vor. Die größte von diesen Füllmassen zwischen zwei Gehirnteilen bildet den sog. mittleren Schädelbalken oder das Mittelhirnpolster (Abb. 242, 260) in der Mittelhirnbeuge. Ventralwärts geht das Kopfmesoderm ohne Unterbrechung in das Mesoderm der Kiemenbogen über (Abb. 267).

Im prächordalen Mesoderm finden sich manchmal bei ganz jungen (bis 3,5 mm) Embryonen mehrere kleine Lücken vor. Daß sie, wie von den Anhängern phylogenetischer Hypothesen behauptet wird, den bei Selachiern und Reptilien gut ausgebildeten „Kopfhöhlen“ und damit Ursegmentabschnitten entsprechen, ist unwahrscheinlich.

Eine Segmentierung ist nur in der Gegend hinter dem Ohrbläschen, in der postotischen Region, und nur im seitlichen Mesoderm deutlich. Am Ende des 1. Monates kann man hier 3—4 Segmente, Occipitalsegmente, unterscheiden, welche vor allem durch das Vorhandensein von Myotomen kenntlich sind. Nur bei dem letzten (caudalen) Occipitalsegmente sondert sich das Mesoderm (das Sklerotom des Occipitalsegmentes) in einen lockeren kranialen und in einen dichten caudalen Abschnitt. Zum Unterschiede von dem Verhalten der Rumpfsegmente vereinigt sich jedoch der caudale Abschnitt des letzten Occipitalsegmentes — sein Skleromer — nicht mit dem kranialen Abschnitte des hinter ihm gelegenen 1. Cervicalsegmentes, sondern bleibt mit dem kranialen Abschnitte des letzten Occipitalsegmentes in Verbindung.

Bei etwa 10 mm langen Embryonen sind kranial vom Atlas noch zwei zellreiche Zonen als rudimentäre Wirbelanlagen („Occipitalwirbel“) nachweisbar, bei älteren Embryonen nur noch die caudale Zone. Sie stellt den Proatlas oder letzten Occipitalwirbel dar, dessen Körper mit dem Körper des Atlas verwächst und die Spitze des Dens epistrophei liefert. Aus den den dorsalen Wirbelbogen entsprechenden Abschnitten des Proatlas entsteht jener Teil des Os occipitale, der das Foramen hypoglossi gegen das Foramen occipitale magnum abgrenzt. Die hypochordale Spange des Proatlas bildet sich normalerweise zurück. Anomalien der Entwicklung des Proatlas veranlassen die Bildung von Varietäten am Übergange der Wirbelsäule in den Schädel.

Das Mesoderm der Anlage des Proatlas geht ohne Unterbrechung in das nicht gegliederte Mesoderm der vorderen Occipitalsegmente über, das sich selbst wieder in das Mesoderm des vor dem Ohrbläschen befindlichen Kopfabschnittes fortsetzt.

Das axiale Mesoderm der postotischen Region tritt demnach am Ende des 1. Monates als eine einheitliche, aber gegen das übrige Mesoderm nicht scharf begrenzte Zone dichten embryonalen Bindegewebes hervor. Diese Zone wird als Occipitalplatte bezeichnet. Vorne und hinten besitzt sie je einen seitlichen Fortsatz. In ihrer Mitte verläuft in sagittaler Richtung die Chorda dorsalis. Zwischen den beiden seitlichen Fortsätzen liegt der Nervus hypoglossus. Indem sich diese Fortsätze später miteinander vereinigen und vereinigt weiterwachsen, entstehen der Canalis hypoglossi und die Pars lateralis des Os

occipitale (Abb. 635). Nach vorne setzt sich die Platte in das Bindegewebe der dorsalen Wand des Pharynx zur Hypophysenanlage fort, umgreift dann den Hypophysengang (Abb. 636, 262) und reicht bis zu den Nasengruben vor. Das um den Hypophysengang befindliche Mesoderm bildet die Anlage des Keilbeines. Seitlich davon differenzieren sich die Keilbeinflügel. Nach vorne setzt sich das Mesoderm in die zwischen den beiden Nasengruben befindliche Anlage des Septum nasi und des Siebbeines — in die Nasenkapsel fort

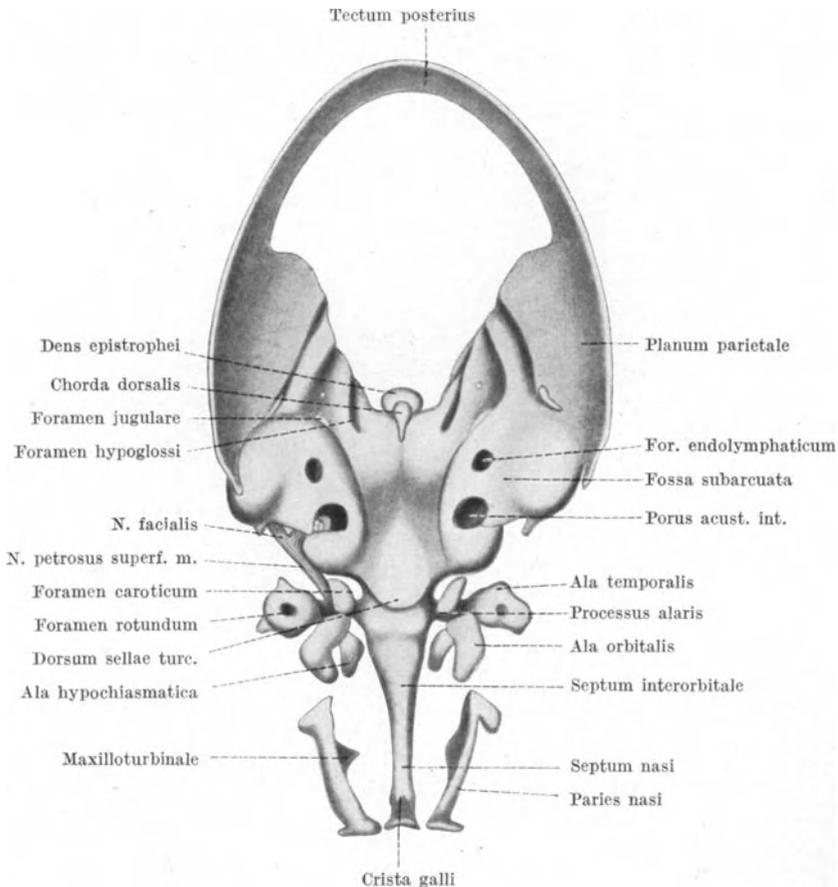


Abb. 635. Modell des Primordialcranium eines 20 mm langen menschlichen Embryo. Von oben gesehen. Nach KERNAN.

(Abb. 637, 638). Auch seitlich von den Nasengruben bildet sich eine Verdichtung des Mesoderms aus, welche sich später mit der medialen Verdichtung verbindet. — Seitliche Fortsätze der axialen Gewebsverdichtung umhüllen ferner als Ohr- oder Labyrinthkapsel die Anlage des inneren Ohres (Abb. 637, 638). Während der hintere Abschnitt dieser Kapsel bei 14 mm langen Embryonen mit dem vorderen Rande der Pars lateralis des Hinterhauptbeines verschmilzt, besteht medial zwischen der Labyrinthkapsel und dem Os occipitale ein Spalt, durch welchen die Vena jugularis interna und die 9.—11. Hirnnerven hindurchtreten. Auch vor der Labyrinthkapsel, zwischen ihr und der aus der Anlage des Keilbeinkörpers herauswachsenden Anlage der Ala

temporalis ossis sphenoidalis ist ein Spalt vorhanden, durch welchen Zweige des Nervus trigeminus hindurchziehen. An der oberen Fläche der Labyrinthkapsel befindet sich zwischen dem die Schnecke und dem die Bogengänge deckenden Teile der Kapsel eine Furche, in welcher der Nervus facialis liegt.

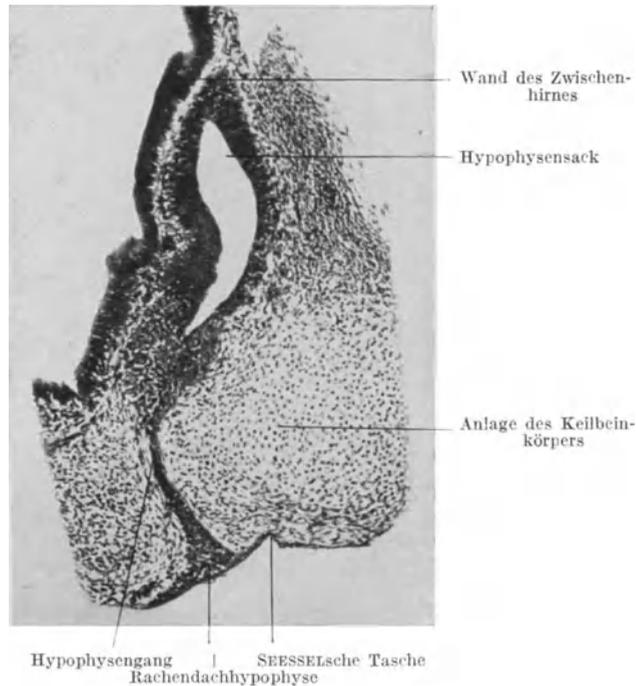


Abb. 636. Längsschnitt durch die Keilbeinkörperanlage und durch die Hypophyse eines 16 mm langen menschlichen Embryo. 85fache Vergrößerung.

Die Verdichtung des axialen Mesoderms setzt sich seitlich und dorsalwärts in das Schädeldach fort, von wo aus sie caudalwärts in die Membrana reuniens dorsalis des Rückenmarkes übergeht. So entsteht allmählich ein das Gehirn umhüllender bindegewebiger Schädel, das Desmocranium.

Zu Anfang des 2. Fetalmonates bildet sich auch in den beiden ersten Kiemenbogen eine Gewebsverdichtung aus. In der Mitte dieses Monates verschmilzt sie mit der Labyrinthkapsel.

### Das Chondrocranium.

Das Chondro- oder Primordialcranium beginnt seine Entwicklung noch vor der völligen Ausbildung des Desmocranium, da sich bereits zu Ende des 1. Monates im caudalen Abschnitte der Occipitalplatte zu beiden Seiten der Chorda Vorknorpel entwickelt. Die Verknorpelung des Desmocranium erfolgt im allgemeinen rasch, jedoch an einzelnen Stellen rascher als an anderen und dann zum Teile auch ohne vorherige Verdichtung des embryonalen Bindegewebes. Am Ende des 3. Monates ist das Primordialcranium voll ausgebildet, wobei es sich zeigt, daß große Teile des Desmocranium nicht verknorpeln, sondern erhalten bleiben, um durch direkte Ossification in Knochen umgewandelt zu werden.

Mit dem Chondrocranium verschmelzen die aus der Gewebsverdichtung in den beiden ersten Kiemenbogen entstandenen Knorpelspangen.

Nach seiner Ausbildung stellt das Chondrocranium eine einheitliche, also keine Segmentierung aufweisende Knorpelmasse dar, in welcher nur die den späteren Öffnungen des Schädels entsprechenden Lücken vorhanden sind (Abb. 637, 638).

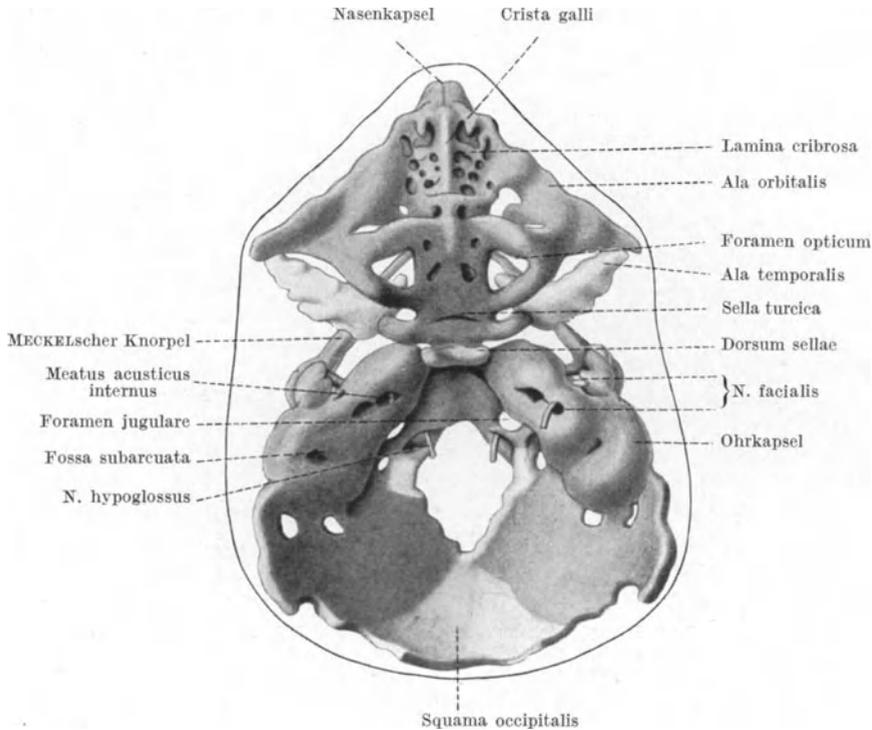


Abb. 637. Obere Fläche der Basis des Primordialeranium eines 8 cm langen menschlichen Embryo. Nach dem Modelle von O. HERTWIG.

Durch die zunächst in der Occipitalplatte beiderseits von der Chorda auftretende Verknorpelung entstehen zwei Knorpelplatten, die Parachordalia oder parachordalen Platten. Noch vor dem Ende des 2. Monats vereinigen sich die caudalen Abschnitte dieser beiden Platten ventral von der Chorda zur Anlage der Pars basilaris ossis occipitalis; dorsal von dem im retropharyngealen Gewebe verlaufenden Abschnitte der Chorda vereinigen sich die kranialen Abschnitte der Platten zu einer medianen Knorpelplatte, welche über den Bereich der Parachordalia hinaus nach vorne reicht und in einer Lücke, in dem Foramen hypophyseos, den Hypophysengang einschließt. Diese ganze Knorpelplatte wird als Basalplatte bezeichnet. Man kann an ihr einen hinteren chordalen und einen vorderen prächordalen Abschnitt unterscheiden.

Nach vorne setzt sich die Basalplatte in die knorpelige Nasenkapsel, in die Pars nasalis oder Ethmoidalregion des Chondrocranium fort. Diese besteht aus einer medianen, die Anlage des Septum nasi darstellenden und aus zwei lateralen Knorpelplatten. Das knorpelige Septum ist, besonders an seinem ventralen (unteren) Rande, dick. Vorne sondern sich im 3. Monate von diesem dicken ventralen Rande zwei kleine Knorpelplatten ab, die Cartilagineae paraseptales (Abb. 438), die beim Menschen unter dem JACOBSONSchen

Organe liegen und nach der Geburt verschwinden. Das untere Ende der lateralen Knorpelplatten ist als Anlage des Maxilloturbinale gegen die Nasenhöhle zu eingebogen. Erst im 7. Monate löst sich diese Anlage von der lateralen Knorpelplatte ab. Ein kurzer Fortsatz dieser Platte umgreift als *Processus paranasalis* den *Ductus naso-lacimalis* von außen (Abb. 638, 639). Die Verknorpelung der *Ethmoidalregion* erfolgt später als die der übrigen Abschnitte des *Chondrocranium*. Zu Ende des 2. Monats sind die Seitenwände der Nasenkapsel noch vorknorpelig. Erst nachdem sich die mediale mit den beiden seitlichen Knorpelplatten vereinigt hat, ist die Nasenkapsel gebildet. Sie ist nach

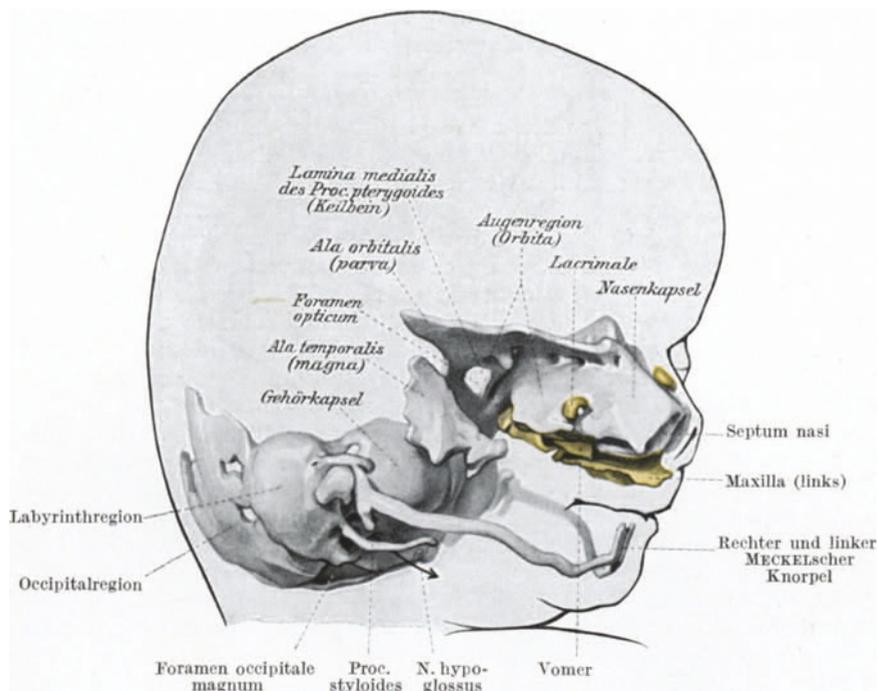


Abb. 638. Seitenansicht des Primordialcranium eines 8 cm langen menschlichen Embryo. Die gelb gefärbten Teile sind Deckknochen. Nach dem Modelle von O. HERTWIG, aus BRAUS.

unten offen. Ihre obere Wand wird von den *Fila olfactoria* durchsetzt, sie stellt daher die Anlage der *Lamina cribrosa* dar. Ursprünglich ist die Nasenkapsel nach oben zu offen, erst im 3. Monate bilden sich Knorpelbrücken zwischen den *Fila olfactoria* aus, wodurch die *Lamina cribrosa* entsteht (Abb. 637, vgl. auch S. 453).

Die knorpelige Nasenkapsel wandelt sich nur zum Teile in Knochen (*Os ethmoidale*, *Concha nasalis inferior*) um. Sie erhält sich in Gestalt der *Cartilago septi nasi* und der *Cartilagine alares majores*. Diese schnüren sich während des 4. und 5. Monats von der Nasenkapsel ab, um selbst wieder die *Cartilagine alares minores* abzugliedern. Andere Teile der Nasenkapsel werden nach Resorption des Knorpels in Bindegewebe umgewandelt, aus welchem dann die *Ossa maxillaria*, *palatina*, *lacrimalia*, *nasalia* und der *Vomer* entstehen.

Der hinter der *Ethmoidalregion* gelegene Abschnitt des *Chondrocranium* bildet die Anlage des Körpers des Keilbeines. Der in dieser Anlage enthaltene

verhältnismäßig weite Kanal für den Hypophysengang erhält seine Knorpelwand erst im 3. Monate. Mit dem Hypophysengange verschwindet er normalerweise noch vor der Verknöcherung des Keilbeines. Seitlich gehen von der Anlage des Keilbeinkörpers die Anlagen der großen und der kleinen Keilbeinflügel aus. Der Einschnitt zwischen diesen beiden Anlagen ist die *Fissura orbitalis superior*. Der knorpelige kleine Flügel ist größer als der große Flügel; er hängt mit dem Keilbeinkörper mittels zweier Knorpelbrücken zusammen, welche das relativ weite Foramen opticum umfassen. Von der ventralen Fläche des großen Flügels wächst die Anlage der *Lamina lateralis* des *Processus pterygoideus* nach abwärts. Nach außen bildet dieser Teil des *Chondrocranium* eine flache, breite Grube zur Aufnahme der Inhaltsgebilde der Orbita und der Kaumuskeln. Sie stellt die *Orbitotemporalregion*, die *Pars orbitotemporalis* des *Chondrocranium* dar.

Der caudalwärts folgende Abschnitt der Basalplatte hängt seitlich mit der Knorpelmasse zusammen, welche um das häutige Labyrinth entsteht. Sie bildet die knorpelige Labyrinth- oder Ohrkapsel und stellt die Labyrinthregion oder *Pars auditiva* des *Chondrocranium* dar. Der Vorknorpel tritt hier zuerst (bei etwa 16 mm langen Embryonen) um die Schnecke, dann erst um die Bogengänge herum auf. Zwischen diesen beiden Knorpelbezirken, zwischen der *Pars canalicularis* und der *Pars cochlearis*, verläuft der *Nervus facialis* in einer Grube, welche erst später in einen knöchernen Kanal umgewandelt wird. Unverknorpelt bleibt das Bindegewebe in der *Fenestra ovalis* und in der *Fenestra rotunda*; auch der *Saccus endolymphaticus* wird nicht in Knorpel eingeschlossen. Nach vorne wächst von der Labyrinthkapsel ein Fortsatz aus, der *Processus perioticus superior* (Abb. 460—462), der über die Gehörknöchelchen hinwegzieht. Zusammen mit einer zur *Pars cochlearis* ziehenden fibrösen Platte bildet er später das *Tegmen tympani*. Hinter der Ohrkapsel befindet sich eine große Lücke, das *Foramen jugulare*. Durch die Lücke zwischen der Ohrkapsel und dem großen Keilbeinflügel zieht die *Arteria carotis interna*; der sie am fertigen Schädel bergende *Canalis caroticus* wird später durch Deckknochen gebildet.

Aus der knorpeligen Labyrinthkapsel geht die *Pars petrosa* und die *Pars mastoidea* des *Os temporale* hervor; der knorpelig bleibende Teil der Kapsel liefert den Knorpel der *Tuba auditiva*.

Da die Größenentwicklung des Labyrinthes, wie bei der Schilderung der Entwicklung des Gehörorganes erwähnt wurde, eine rasche ist, besitzt auch die Labyrinthkapsel eine verhältnismäßig bedeutende Größe (Abb. 637—639, 646, 647).

Den hinteren Abschnitt des *Chondrocranium* bildet die *Occipitalregion*, die *Pars occipitalis*, in welcher sich das ursprünglich sehr weite *Foramen occipitale magnum* befindet. Sie ist aus den bereits erwähnten „*Occipitalwirbeln*“ entstanden (daher auch der Name: *Spondylocranium*). Ihr mittlerer vorderer, einem Wirbelkörper entsprechender Abschnitt bildet die Anlage der *Pars basilaris ossis occipitalis*; ihre seitlichen, den *Processus dorsales* eines Wirbels entsprechenden Abschnitte, die *Partes laterales*, hängen mit der Labyrinthkapsel zusammen und umgreifen seitlich und hinten das *Foramen occipitale magnum*. Die aufeinander zu wachsenden hinteren Abschnitte dieser *Partes laterales* sind längere Zeit durch einen zunächst nicht verknorpelnden Abschnitt des *Desmocranium*, also bloß durch Bindegewebe, miteinander verbunden. Dieser hinterste Abschnitt des *Chondrocranium* wird als *Tectum posterius* s. *synoticum* bezeichnet. Er stellt die Anlage der Unterschuppe des *Os occipitale* dar, die also, im Gegensatze zur Oberschuppe, aus dem *Chondrocranium* durch Verknorpelung des *Tectum posterius* entsteht. Es ist dies der

einzig durch chondrale Ossification entstehende Knochen der Calvaria; alle übrigen entwickeln sich durch desmale Ossification aus dem Dache des Desmocranium, das nicht verknorpelt, so daß daher das Dach des Chondrocranium durch eine bindegewebige Membran gebildet wird.

### Die Knorpel der Kiemenbogen.

In jedem Kiemenbogen bildet sich am Ende des 1. Monates eine Gewebsverdichtung und aus dieser bald nachher eine Knorpelspange aus, der Kiemenbogenknorpel. Aus den dorsalen Abschnitten der beiden ersten Knorpelspangen entstehen die Gehörknöchelchen und die Knorpel des äußeren Ohres; aus den ventralen Abschnitten entstehen: Der Knorpel, auf welchem sich der Unterkiefer bildet (MECKELscher Knorpel), der Processus styloides, das Ligamentum stylohyoideum, das Zungenbein und die Knorpel des Kehlkopfes.

Bei dem ersten Kiemenbogen bildet sich die Knorpelspange im Unterkieferfortsatze aus; sie wird als Mandibular- oder MECKELscher Knorpel bezeichnet (Abb. 461, 638, 639, 256—258). Der Knorpel des 2. Kiemenbogens ist der REICHERTische Knorpel (auch Stylohyale im weiteren Sinne genannt, Abb. 461). Nur diese beiden Kiemenbogenknorpel stehen mit ihren dorsalen Abschnitten mit dem Chondrocranium in unmittelbarer Verbindung. Aus diesen dorsalen Abschnitten entwickeln sich die Gehörknöchelchen und der Processus styloides (Abb. 461, 638, 639).

Im besonderen gestaltet sich die Entwicklung dieser Gebilde in folgender Weise. Schon das Desmocranium steht mit der bindegewebigen Anlage der Kiemenbogenknorpel in der 6. Woche in Verbindung. Lateral von der um diese Zeit kleiner werdenden Vena cardinalis anterior geht diese bindegewebige Knorpelanlage in die Pars canalicularis der bindegewebigen Labyrinthkapsel ohne Grenze über. Hierauf treten in der Gewebsverdichtung des Unterkieferfortsatzes des 1. Kiemenbogens an zwei Stellen Vorknorpelkerne auf: Dorsal ein kleiner Kern für die Anlage des Amboßes, ventral ein langer Kern für die gemeinsame Anlage des Hammers und des MECKELschen Knorpels. Zwischen der Hammer- und Amboßanlage erhält sich eine bindegewebige Zwischenscheibe, in der sich später das Hammer-Amboßgelenk entwickelt (Abb. 460).

Im dorsalen Abschnitte der Gewebsverdichtung des 2. Kiemenbogens verläuft die Arteria stapedia (Abb. 596). Das sie umhüllende verdichtete Bindegewebe ist die kreisförmige Anlage des Steigbügels, die demnach einen Ring, den Steigbügelring, Annulus stapediale, darstellt. In der 8. Woche tritt in diesem Ringe sowie in dem ventralen Abschnitte des Kiemenbogenmesoderms der Vorknorpel auf. Aus dem ventralen Vorknorpel entsteht der REICHERTische Knorpel (Abb. 461, 638, 639). Das zwischen dem Steigbügel und dem REICHERTischen Knorpel befindliche, eine schmale Verbindungsbrücke darstellende Gewebe, das Interhyale (oder Ligamentum stapediahyale), geht schon zu Ende des 2. Monates, ohne auch nur Vorknorpel zu bilden, zugrunde, wodurch Steigbügel und REICHERTischer Knorpel voneinander getrennt werden. Zwischen dem Steigbügelringe und dem Amboß befindet sich eine bindegewebige Zwischenscheibe, die Anlage des Amboß-Steigbügelgelenkes (Abb. 460). Lateral vom Steigbügelringe tritt gleichfalls Vorknorpel auf, die Anlage des Tympanohyale, das mit dem Stylohyale und mit der Labyrinthkapsel verschmilzt.

Die Steigbügelanlage ist ursprünglich von der Labyrinthkapsel durch embryonales Bindegewebe getrennt. Zu Ende der 6. Woche nähert sie sich der Pars cochlearis der Labyrinthkapsel und senkt sich in die Fenestra ovalis ein (Abb. 460), wobei das Bindegewebe in der Fenestra ovalis eine fast vollständige Druckatrophie erleidet. Erst zu Ende des 3. Monates beginnt sich aus dem

Steigbügelringe die bleibende Gestalt des Steigbügels zu entwickeln, während sie der Amboß bereits am Anfange dieses Monates besitzt.

Die Verknorpelung dieser Abkömmlinge der Kiemenbogen beginnt in der zweiten Hälfte des 2. Monates. Der dorsale Abschnitt des MECKELschen Knorpels hängt mit dem Kopfe des Hammers zusammen (Abb. 461, 638, 639), der ventrale Abschnitt endet mit einem aufwärts gebogenen Fortsatze, Hamulus oder Processus cartilaginis Meckeli (Abb. 638) in der Anlage des Kinnes. Die Verbindung zwischen dem MECKELschen Knorpel und dem Hammer bleibt bis zum Untergange des MECKELschen Knorpels bestehen. Durch Umwandlung des oberen Abschnittes dieses Knorpels in Bindegewebe entsteht das Ligamentum mallei anterius.

Der dorsale Abschnitt des REICHERT'schen Knorpels bildet mit dem Tympanohyale den Processus styloides; durch Umwandlung seines mittleren Abschnittes (Keratohyale) in Bindegewebe entsteht das Ligamentum stylo-hyoideum; der ventrale Abschnitt liefert nach seiner Verknöcherung das kleine Horn des Zungenbeines.

Das große Zungenbeinhorn entsteht von der Knorpelspanne des 3. Kiemenbogens. Sie steht mit der bereits beschriebenen Cartilago hyothyreoidea (Abb. 314) in Verbindung.

Der Zungenbeinkörper entwickelt sich aus dem ventralen Verbindungsstücke der beiderseitigen 2. und 3. Kiemenbogen, aus der Copula (Abb. 254 b, 260, 336). In ihr tritt bei 14 mm langen Embryonen ein selbständiger Vorknorpelkern auf.

Das Schicksal der Knorpelstäbe der übrigen Kiemenbogen wurde bereits bei der Entwicklung der Kehlkopfknorpel geschildert. Hierbei wurde auch der ursprünglich knorpeligen Verbindung zwischen dem Zungenbein und der Cartilago thyreoidea gedacht (Abb. 314).

### Die Bildung des Osteocranium.

Die Verknöcherung des Schädels erfolgt teils desmal, teils enchondral. Man kann demnach am Schädel Deck- und Ersatzknochen unterscheiden. Zu welcher von diesen beiden Knochenarten die einzelnen Knochen oder Knochenstücke des Schädels gehören, wurde bereits angegeben (S. 744 und 746). Aus diesen Angaben geht hervor, daß bei dem Os occipitale, Os temporale, Os sphenoidale, bei der Mandibula und beim Malleus gewisse Teile desmal, andere enchondral verknöchern, während das Os ethmoidale, die Concha nasalis inferior, der Incus und Stapes nur enchondral, alle übrigen Knochen nur desmal verknöchern. Die Knochen der ersterwähnten Gruppe sind demnach sowohl Ersatz-, als auch Deckknochen, die der zweiten Gruppe sind Ersatz-, die der dritten Deckknochen.

Die Verknöcherung beginnt bei den Deckknochen: Während die ersten Knochenkerne des Chondrocranium — in den Seitenteilen des Os occipitale — erst in der 8. Woche erscheinen, treten sie im Ober- und Unterkiefer bereits in der 7. oder sogar am Ende der 6. Woche (bei etwa 15 mm langen Embryonen) auf. In den platten Knochen des Schädeldaches erfolgt die Knochenbildung von den späteren Tubera entsprechenden Knochenkernen aus (Abb. 640, 646, 647) in radiären durch Querbrücken miteinander verbundenen Bälkchen, wodurch ein zierliches Netzwerk entsteht (Abb. 619, 646, 647).

#### a) Knochen, welche ganz oder vorwiegend aus dem Chondrocranium entstehen (Abb. 637—639, 641).

**Os occipitale.** In den Partes laterales tritt je ein Knochenkern am Ende der 8. Woche auf; der Knochenkern der Pars basilaris erscheint erst in der

10. Woche. Die Unterschuppe erhält zumeist schon am Anfange des 3. Monates zwei nahe beieinander gelegene und bald miteinander verschmelzende Knochenkerne. Auch die im Gegensatz zu den übrigen Abschnitten des Os occipitale desmal verknöchernde Oberschuppe (*Squama superior*, *Interparietale*) erhält zwei Kerne, welche vor jenen der Unterschuppe am Ende des 2. Monates erscheinen und alsbald miteinander verschmelzen. Die verschiedene Verknöcherungsart der Ober- und Unterschuppe tritt auch makroskopisch sehr deutlich zutage (Abb. 646, 647): Die Oberschuppe zeigt das zierliche Netzwerk der desmalen Verknöcherung, die Unterschuppe besteht aus einer einheitlichen Knochenmasse. In der ersten Hälfte des 3. Fetalmonates vereinigt sich die Ober- mit der Unterschuppe, doch erhält sich lange Zeit am Rande ein Spalt zwischen beiden (*Sutura mendosa*). Im 2.—4. Jahre verschmilzt die Unterschuppe mit der *Pars lateralis ossis occipitalis*, deren Verknöcherung nur langsam nach hinten vorschreitet. In den Abb. 638, 639, 646, 647 ist ihr hinterer Abschnitt noch knorpelig. Die Vereinigung der *Pars lateralis* mit der *Pars basilaris* erfolgt zumeist im 5.—6. Jahre, sie kann aber auch später stattfinden. Erst nach dieser Vereinigung ist ein einheitliches Os occipitale vorhanden.

**Os sphenoidale.** In den verschiedenen Abschnitten des Keilbeines können bis 14 Knochenkerne auftreten, zu welchen sich noch die Knochenkerne für die *Conchae sphenoidales* (*Ossicula Bertini*) gesellen. Die enchondrale Verknöcherung beginnt am Ende des 2. Monates im großen Flügel; er ist daher bei dem in der Abb. 647 wiedergegebenen Embryo bereits verknöchert. Sie erstreckt sich auch auf die knorpelige Anlage der lateralen Lamelle des *Processus pterygoideus*, während die mediale Lamelle als Deckknochen entsteht. Im Körper treten vordere und hintere Kerne auf (Abb. 646), so daß zwei durch einen Fugenknorpel voneinander getrennte Abschnitte des knöchernen Keilbeinkörpers entstehen, das Prä- und Postsphenoidale (oder Orbito- und Basisphenoidale). Der Knorpel zwischen ihnen, die *Cartilago intersphenoidalis*, kann sich bis zum 13. Lebensjahre erhalten. Hinter dem Keilbeinkörper, zwischen ihm und der *Pars basilaris ossis occipitalis*, befindet sich die *Cartilago sphenooccipitalis* (*sphenobasilaris*), deren Verknöcherung erst um das 20. Lebensjahr erfolgt. Diese beiden Knorpelscheiben sind für das Längenwachstum der Schädelbasis wichtig. Erst nach ihrer Verknöcherung stellen das Os occipitale und das Os sphenoidale einen einheitlichen Knochen und mit dem Os ethmoidale das „Os tripartitum“ dar. — Im Keilbeinkörper kann sich der ursprünglich in ihm vorhandene Kanal für den Hypophysengang (Abb. 262, 636) als *Canalis cranio-pharyngeus medius* erhalten. Ein *Canalis cranio-pharyngeus lateralis* kann sich an der Seite des Keilbeinkörpers durch Emporwachsen der Basis des großen Keilbeinflügels ausbilden. — Zur Zeit der Geburt sind die großen Flügel noch nicht mit dem Körper (knöchern) vereinigt. Diese Verschmelzung findet erst während des 1. Lebensjahres statt. — Die Entwicklung des *Sinus sphenoidalis* wurde bereits geschildert (S. 524).

**Os ethmoidale.** Die enchondrale Verknöcherung des Siebbeines beginnt im 5.—6. Monate in dessen lateralem, der *Lamina papyracea* entsprechenden Abschnitte. Sie greift im 7.—8. Monate auf die *Concha nasalis superior* und *media*, sowie auf den lateralen Abschnitt der *Lamina cribrosa* über, erreicht aber die *Cellulae ethmoidales* erst nach der Geburt. Die hintere Kuppel der knorpeligen Nasenkapsel verknöchert zu den *Conchae sphenoidales*. Zur Zeit der Geburt beginnt die Verknöcherung im medialen Abschnitte des Siebbeines, ergreift langsam die *Lamina perpendicularis* und geht dann in den ersten Lebensjahren auf den medialen Abschnitt der *Lamina cribrosa* und auf die *Crista galli* über.

Die *Concha nasalis inferior* beginnt im 5.—7. Fetalmonate enchondral zu verknöchern.

**Os temporale.** An der Zusammensetzung des Schläfenbeines beteiligt sich das Chondrocranium, der 2. Kiemenbogenknorpel und das bindegewebige Dach des embryonalen Kopfes. Aus dem Chondrocranium entstehen die Pars petrosa und mastoidea, aus dem REICHERTSchen Knorpel der Processus styloides, als Deckknochen entwickeln sich die Pars squamosa und der Annulus tympanicus.

Zur Herstellung der knöchernen Pars petrosa und mastoidea treten in der knorpeligen Labyrinthkapsel im 5. Fetalmonate sechs Kerne auf, welche bereits im 6. Monate miteinander verschmelzen, so daß das Labyrinth von da ab von Knochen umgeben ist. Die knöcherne Kapsel um die Schnecke bildet sich etwas früher als um die Bogengänge aus (Abb. 646, 647). Der erste Knochenkern tritt in der Gegend des Promontorium, der zweite über dem Canalis semicircularis superior, die zwei folgenden im Bereiche der Schnecke auf; von den beiden letzten in der Gegend des Canalis semicircularis posterior auftretenden Kernen aus verknöchert auch die Pars mastoidea. Zwischen der Pars petrosa und dem großen Keilbeinflügel bleibt ein Teil des Chondrocranium als Fibrocartilago basalis erhalten.

Die beiden Abkömmlinge des 2. Kiemenbogens, das Tympano- und das Stylohyale, liefern den Processus styloides, und zwar das bereits vor der Geburt verknöchernde Tympanohyale den inneren oberen Abschnitt, das Stylohyale (REICHERTScher Knorpel) die übrigen Teile dieses Fortsatzes. Nach der Geburt treten in dem REICHERTSchen Knorpel zwei Knochenkerne auf, von denen aus ein individuell verschieden großer Teil des Knorpels — manchmal der ganze Knorpel — verknöchert, während der restliche Teil, in Bindegewebe umgewandelt, das Ligamentum stylohyoideum und das knorpelig verknöchernde ventrale Ende des Cornu minus des Zungenbeines bildet.

Die Squama ossis temporalis verknöchert desmal von einem am Anfange des 3. Monates in der Nähe der Wurzel des Processus zygomaticus erscheinenden Knochenkerne aus.

Die Verknöcherung des Annulus tympanicus beginnt bei Embryonen von etwa 40 mm. Indem das Bindegewebe am Rande des Trommelfelles verknöchert, entsteht ein fast völlig geschlossener Knochenring, der ursprünglich, wie das Trommelfell, nahezu horizontal liegt (Abb. 461, 639). Zu Ende des Fetallebens verwächst dieser Ring mit der Pars petrosa und squamosa; nach der Geburt wird neuer Knochen auf ihn aufgesetzt, so daß er allmählich in eine breite, rinnenförmige Platte, in die Pars tympanica des Schläfenbeines umgewandelt wird (s. auch: Entwicklung des äußeren Gehörganges, S. 547).

Das Tegmen tympani verknöchert zum Teile enchondral — aus dem Processus perioticus superior, zum Teile desmal — aus der von dem Processus perioticus superior ausgehenden bindegewebigen Platte.

Der Canalis facialis wird nur in seinem Anfangsabschnitte (vom Meatus acusticus internus bis zum Ganglion geniculi) vom Chondrocranium aus gebildet. Der ganze folgende Abschnitt entsteht als Deckknochen, dessen Kerne im peritympanalen Bindegewebe erscheinen.

Auch die Wand des Canalis caroticus entsteht durch desmale Verknöcherung.

Die Gehörknöchelchen entstehen — bis auf den desmal verknöchern den Processus anterior mallei — durch enchondrale Verknöcherung, der Hammer und Amboß von der Knorpelspange des 1., der Steigbügel von jener des 2. Kiemenbogens aus (MECKELscher und REICHERTScher Knorpel). Die Verknöcherung beginnt in der zweiten Hälfte des 5. Monates und schreitet so rasch vor, daß die Gehörknöchelchen — als die einzigen Knochen des Körpers —

bereits bei der Geburt ihre bleibende Form und Größe besitzen. Der Hammer verknöchert — bis auf den vorderen Fortsatz — von einem bei 20 mm langen Embryonen im oberen Abschnitte seines Halses auftretenden Kerne aus; schon bei 3 cm langen Embryonen beginnt die Entwicklung des vorderen Fortsatzes, der als Deckknochen im Bindegewebe an der medialen Seite des MECKEL'Schen Knorpels entsteht, im 5. Monate mit dem Halse des Hammers verwächst und bereits im 6. Monate seine bleibende Länge erreicht. Der Knochenkern des Ambosses tritt gleichzeitig mit jenem des Hammers, und zwar im oberen Abschnitte des Crus longum auf. Nur wenig später erscheint der Knochenkern in der Basis des Steigbügels. Zu Anfang des 7. Monats besitzt der Stapes bereits seine spätere Länge, er ist aber dicker; Resorptionsvorgänge in den letzten Monaten des Fetallebens bewirken die bleibende Form.

**b) Deckknochen** (Abb. 637—639, 641, 646, 647).

**Os parietale.** Gegen das Ende des 2. Monats tritt in der bindegewebigen Anlage des Scheitelbeines zumeist ein oberer und ein unterer Kern auf; die beiden Kerne verschmelzen sehr bald miteinander. Von dem nunmehr in der

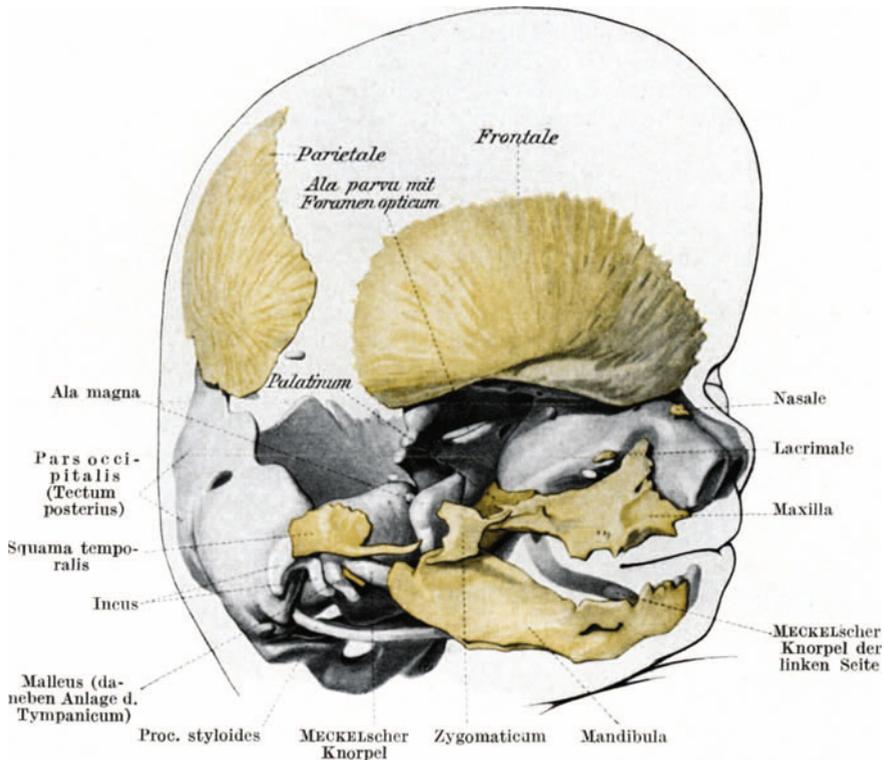


Abb. 639. Gesamtschädel eines 40 mm langen menschlichen Embryo. Chondrocranium grau, Deckknochen gelb. Nach dem Modelle von MACKLIN, aus BRAUS.

Gegend des späteren *Tuber parietale* gelegenen Knochenpunkte aus erfolgt die Verknöcherung in Strahlenform (Abb. 619, 639, 646, 647). Doch können die zuerst auftretenden Kerne auch anders zueinander gelagert sein.

**Os frontale.** Bei etwa 30 mm langen Embryonen erscheinen im Stirnabschnitte des bindegewebigen Schädeldaches an den den späteren *Tubera frontalia*

entsprechenden Stellen zwei Knochenkerne, so daß zwei *Ossa frontalia* entstehen, welche in der Mittellinie durch eine *Sutura frontalis* voneinander getrennt sind. Diese beginnt zu Beginn des 2. Jahres in ihrer Mitte zu verknöchern. Um das 8. Jahr ist die Naht bis auf ihren unteren Abschnitt verstrichen, so daß die beiden Knochen zum *Os frontale* vereinigt sind. — Betreffs des *Sinus frontalis* s. S. 524.

**Maxilla.** Bereits in der 7., oder sogar schon am Ende der 6. Woche beginnt die Verknöcherung der *Maxilla*. Von 2—6 Knochenkernen aus, welche zuerst im lateralen und unmittelbar darauf im medialen Abschnitte des embryonalbindegewebigen Oberkiefers auftreten, werden zwei Knochen gebildet, von denen der mediale als *Os incisivum*, als Inter- oder Prämaxillare bezeichnet wird, während der laterale das eigentliche Maxillare darstellt. Das *Os incisivum* trägt später in den Alveolen seines *Processus alveolaris* die oberen Schneidezähne, das Maxillare die übrigen Zähne. Die Grenze zwischen den beiden Knochen bildet die *Sutura incisiva*, welche sich verschieden lange erhalten kann. Daß sie der Furche zwischen dem Stirnfortsatze und dem Oberkieferfortsatze des 1. Kiemenbogens nicht entspricht, wurde bereits erörtert (S. 510, Abb. 422).

Die *Maxilla* liegt ursprünglich lateral von der knorpeligen Nasenkapsel (Abb. 638, 639, 429—431); erst nach Rückbildung der lateralen Wand dieser Kapsel bildet die *Maxilla* einen Teil der Nasenwand. Sie schließt ferner die nach unten offene Nasenkapsel ab und bildet auch den Boden der *Orbita*. Auf diesem verlaufen in einer Grube der *Nervus* und die *Arteria infraorbitalis*; durch ein medialwärts vorwachsendes Knochenblatt wird diese Grube später zum Teile gedeckt.

Der *Processus alveolaris* beginnt seine Entwicklung erst im 4. Lebensmonate im Zusammenhange mit der Ausbildung der Zähne. Erst nach dem Durchbruche des Dauergebisses erhält er seine bleibende Gestalt. Daß überhaupt die Formgestaltung der Kiefer von der Ausbildung der Zähne in hohem Grade beeinflußt wird, ist bei der Besprechung der Zahnentwicklung erörtert worden. Betreffs der Entwicklung des *Sinus maxillaris*, dessen Ausbildungsgrad naturgemäß die Größe und Form der *Maxilla* wesentlich beeinflußt, s. S. 525.

**Os zygomaticum.** In dem Bindegewebe unter und seitlich vom Auge erscheint in der 8. Woche ein Knochenkern, manchmal auch 2—3 Kerne, welche jedoch bald miteinander verschmelzen. Von diesem Knochenkerne wird das Jochbein zuerst in der Richtung gegen das Schläfenbein und den Oberkiefer, dann auch gegen das Stirnbein zu gebildet.

**Os nasale.** Es entsteht als Deckknochen auf der oberen Fläche der Nasenkapsel von einem, manchmal zwei Knochenkernen aus, die in der 8. Woche erscheinen.

**Os lacrimale.** Der Knochenkern tritt im 3. Monate im Bindegewebe der Seitenfläche der Nasenkapsel auf.

**Os palatinum.** In der bindegewebigen Anlage dieses Knochens tritt bereits in der 8. Woche ein Kern in dem Winkel zwischen der *Pars horizontalis* und der *Pars perpendicularis* auf, von dem aus die desmale Verknöcherung des Gaumenbeines erfolgt.

**Vomer.** Am hinteren Rande des knorpeligen *Septum nasi* treten, zumeist erst nach dem Ende des 2. Monates, im Bindegewebe zu beiden Seiten des *Septum* Knochenkerne auf. Die von ihnen aus (desmal) entstehenden beiden Knochenplatten wachsen, den Knorpel zwischen sich fassend und ihn zerstörend, nach vorne und vereinigen sich zur Zeit der Pubertät miteinander zum *Vomer*.

**Mandibula.** Gleichzeitig mit oder zumeist kurz vor der *Maxilla* — daher als erster Schädelknochen — beginnt der Unterkiefer zu verknöchern. In dem den MECKEL'schen Knorpel umhüllenden Bindegewebe entsteht außen am Knorpel

eine Knochenplatte (Abb. 256, 428—431, 639, 646, 647), welche sich mit einer später an der inneren Fläche des Knorpels entstandenen Knochenplatte unterhalb des MECKELschen Knorpels vereinigt. Die beiden Platten bilden als Lamina buccalis und lingualis zusammen einen Knochen, das Dentale. In ihm liegen die Zahnanlagen. Unter Resorption des Knorpels wächst dieser Knochen so rasch, daß die Mandibula bereits um die Mitte des 3. Monates im wesentlichen ihre spätere Gestalt besitzt (vgl. Abb. 149).

Wenn auch der größte Teil des Unterkiefers als Deckknochen des MECKELschen Knorpels entsteht, so entwickeln sich einzelne seiner Teile in anderer Weise: An der Spitze des Processus coronoides und des Processus condyloideus, am Kinnende der beiden Dentalia, sowie an den Alveolarrändern entsteht vom Periost aus ein knorpelartiges Gewebe, der „sekundäre Knorpel“, von dem aus sowohl enchondral, als auch perichondral Knochen gebildet wird. Nach einer Angabe soll ferner der vom Foramen mentale bis zur Medianlinie reichende Abschnitt des MECKELschen Knorpels verknöchern und dann von dem Dentale umschlossen werden. Infolge dieser verschiedenen Arten der Knochenbildung wird der Unterkiefer auch als „Mischknochen“ bezeichnet.

Die beiden Dentalia sind an ihren ventralen Enden durch das Bindegewebe, also durch eine Art Symphyse, miteinander verbunden. Erst im 1.—2. Jahre tritt hier eine knöcherne Verbindung ein. In der Symphyse ist auch Knorpel — vielleicht vom MECKELschen Knorpel stammend — vorhanden und in diesem Knorpel entstehen im 8. Fetalmonate die Ossicula mentalia, welche nach der Geburt mit dem Unterkiefer zur Bildung der Protuberantia mentalis verschmelzen.

Der fetale und der kindliche Unterkiefer unterscheiden sich nicht bloß durch ihre Größe von dem Unterkiefer des Erwachsenen, sondern unter anderem auch durch das Größenverhältnis der einzelnen Teile, durch die verschiedene Stellung der Fortsätze. Die Ausbildung der Besonderheiten der bleibenden Form des Unterkiefers erfolgt daher, worauf bereits hingewiesen wurde (Abb. 149), nicht bloß durch Anbildung, sondern auch durch Zerstörung von Knochensubstanz.

**Die Fontanellen.** Zwischen den aufeinander zu wachsenden Rändern der Knochen des Schädeldaches erhält sich die bindegewebige Decke des Chondrocranium in Gestalt der Fontanellen (Abb. 640). Diese Lücken zwischen den Knochen des Schädeldaches werden durch das Vorrücken der Knochenränder allmählich geschlossen oder es entstehen in ihrem Bindegewebe eigene Knochen, die Fontanellknochen. Von dem bindegewebigen Schädeldache erhält sich schließlich nur das Bindegewebe in den Knochennähten. Die zwischen den Ossa parietalia und frontalia befindliche große Fontanella anterior (frontalis) schließt sich im 3. Jahre; die zwischen den Ossa parietalia und dem Os occipitale liegende Fontanella posterior (occipitalis) ist bei der Geburt fast verschlossen, ihr vollkommener Verschluß erfolgt im 3.—6. Monate; von den beiden an der Seite des Schädels liegenden Fontanellen schließt sich die Fontanella mastoidea in der ersten Hälfte des 2. Jahres, die Fontanella sphenoidalis im 3. Jahre. Ist die Sutura frontalis in ihrem unteren Abschnitte verbreitert, so besteht hier eine Fontanella metopica, die durch ein Os metopicum verschlossen werden kann. — Vom 4. Jahre ab sind nur noch Nähte zwischen den Schädelknochen vorhanden.

Das Wachstum des Schädels erfolgt nicht einfach als Vergrößerung der einzelnen Knochen, sondern auch durch eine Änderung des Größenverhältnisses zwischen dem Hirn- und dem Gesichtsschädel. Der Hirnschädel ist ursprünglich viel größer als der Gesichtsschädel und noch beim Neugeborenen ist das Verhältnis zwischen beiden 1:8, während es beim Erwachsenen 1:2

ist. Bei der Vergrößerung und Formgestaltung des Gesichtsschädels nach der Geburt spielt der Oberkiefer die leitende Rolle.

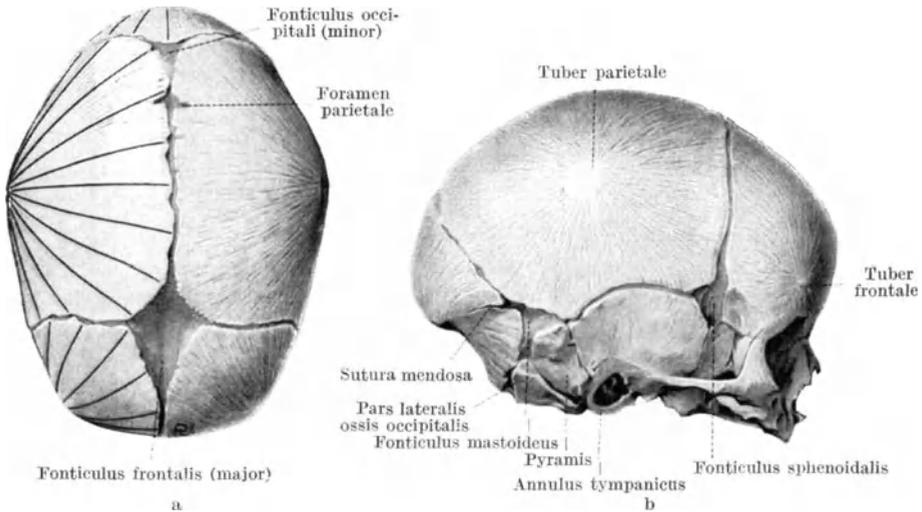


Abb. 640. Schädel eines Neugeborenen (ohne Unterkiefer), a in Scheitel-, b in Seitenansicht. In die rechte Seite von a sind die Spannungstrajektorien eingetragen. Nach BRAUS.

**Os hyoides.** In der knorpeligen Anlage des Zungenbeines treten 5 Knochenkerne auf, je einer für den Körper und für die 4 Hörner. Die Verknöcherung beginnt im Körper und in den großen Hörnern zu Ende des Fetallebens, in den kleinen Hörnern kurz nach der Geburt. Die Vereinigung des Körpers mit den großen Hörnern erfolgt in den mittleren Lebensjahren, während die kleinen Hörner zumeist ihre knorpelige Verbindung mit dem Körper zeitlebens bewahren.

## Die Entwicklung der Knochen der Gliedmaßen.

Die Knochen der Gliedmaßen durchlaufen vor ihrer Verknöcherung ein embryonal-bindegewebiges und ein Knorpelstadium. Das embryonale Bindegewebe der Gliedmaßen stammt vorwiegend aus der parietalen Seitenplatte, aus der Somatopleura, bildet also einen Teil des parietalen, nicht segmentierten Mesoderms. Zwar reichen die ventralen Urwirbelkanten der 4 unteren Hals- und des 1. Brustsegmentes, bzw. der Lenden- und des 1. Kreuzsegmentes bis fast zur Basis der Gliedmaßenanlage und geben daher bei ihrer Auflösung in embryonales Bindegewebe vielleicht auch Zellen in die Gliedmaßenanlage ab, doch ist die Zahl dieser Zellen kaum eine bedeutende.

Die Gliedmaßenanlagen stellen knospen-, später stummelartige Ausfaltungen der seitlichen Leibeswand bzw. der Gliedmaßenleiste (S. 262) dar (Abb. 209 bis 212, 278), welche von Ektoderm überzogen und mit embryonalem Bindegewebe gefüllt sind (Abb. 278, 292, 378, 641, 642). Die Zellen dieses Bindegewebes liegen dichter als in allen übrigen Mesodermbezirken beieinander, sie sind auch kleiner und rundlicher als die Zellen des übrigen embryonalen Bindegewebes. Der ektodermale Überzug besteht aus einer einschichtigen Zelllage. An der inneren, dem embryonalen Körper zugewendeten Fläche der Gliedmaßenknospe sind diese Zellen etwas höher als an der äußeren Fläche (Abb. 107, 292, 641). An der Grenze zwischen diesen beiden Flächen ist das Epithel höher, so daß es als ein Randstreif hervortritt (Abb. 357, Ef). Am distalen Ende der

Knospe, also an der Stelle ihrer stärksten Konvexität, ist das Epithel am höchsten und bildet hier bei manchen Tierarten eine Falte (Abb. 107, Ef) — die Epithelfalte, Ektodermkappe oder Randfalte der Gliedmaßenanlage. Bei menschlichen Embryonen von etwa 7 mm Länge ist diese Epithelverdickung bereits gut ausgebildet (Abb. 641); sie erhält sich bis zu jenem Stadium, in welchem die Gliedmaßenanlage einen lang ausgezogenen Stummel darstellt, in dessen Inneren bereits die Differenzierung einer axialen dichteren Gewebszone als Anlage des Gliedmaßenskelettes erfolgt ist (Abb. 642, 378). Da sich die vordere Gliedmaße rascher als die hintere entwickelt, ist die Epithelfalte (beim Menschen richtiger: Epithelverdickung) an der vorderen Gliedmaße

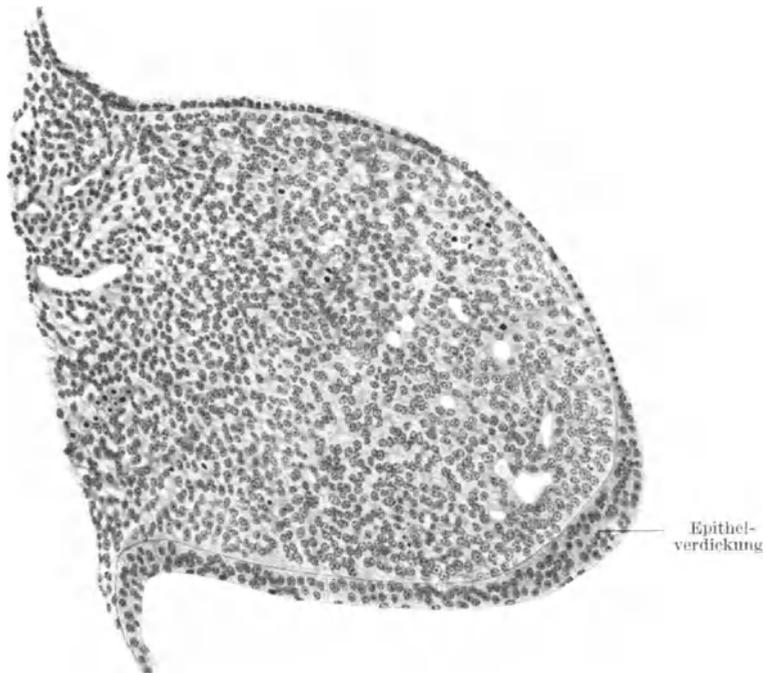


Abb. 641. Längsschnitt durch die stummelförmige Anlage der oberen Gliedmaße eines 6 mm langen menschlichen Embryo. 146fache Vergrößerung.

bereits geschwunden, während sie an der hinteren Gliedmaße noch vorhanden ist. Vor dem Schwunde der Falte wird das ektodermale Epithel der beiden Gliedmaßenflächen höher, mehrreihig, bzw. mehrschichtig, so daß der Höhenunterschied zwischen ihm und der Epithelfalte ausgeglichen wird. Es ist wahrscheinlich, daß die Epithelfalte (bzw. die Epithelverdickung) ein Wachstumszentrum für die sich vergrößernde Gliedmaßenanlage darstellt und daß sie außerdem — als ein Organisationszentrum — einen formativen Reiz auf das embryonale Bindegewebe ausübt. Der Lage und dem Ausbildungsgrade der Falte entsprechend, erstreckt sich dieser formative Reiz vorwiegend auf das in der Mittelebene und in der Achse der Gliedmaßenanlage befindliche embryonale Bindegewebe und verursacht so die Bildung der axialen Gewebsverdichtung innerhalb der Gliedmaßenanlage. Eine ähnliche Rolle spielt wohl auch das an der inneren Fläche der Gliedmaßenanlage befindliche höhere Epithel. Nachdem die Epithelfalte diese Rolle ausgeübt und die Differenzierung des

embryonalen Bindegewebes in eine axiale dichtere Gewebsmasse und in eine lockere Hüllzone veranlaßt hat, bildet sie sich zurück.

Die stummelförmige Anlage der oberen Gliedmaße wächst zunächst in ventral-caudaler Richtung gegen den Leberwulst (Abb. 209–216), jene der unteren Gliedmaße in ventraler Richtung vor (Abb. 210–218). An ihrer Basis tritt später die Schulter- (Abb. 216) bzw. Hüftregion (Abb. 217) als Wulst hervor; die Ellbogen- und die Kniegegend werden noch früher als Einschnürungen bemerkbar (Abb. 211, 213), wodurch Ober- und Unterarm- bzw. Ober- und Unterschenkelanlage eine Abgrenzung gegeneinander erhalten. Der distale Abschnitt der Gliedmaßenanlage verbreitert sich zur Hand- und Fußplatte (Abb. 213–216, bzw. 214–217). In diesen Platten erscheinen die Finger- und Zehenstrahlen (Abb. 214, 217), die sich dann voneinander zu lösen beginnen (Abb. 217, 218). Bei allen diesen Vorgängen eilt die vordere Gliedmaße der hinteren voran. Der zuerst sichtbar werdende Teil der freien Gliedmaße entspricht der Hand- bzw. Fußplatte, hierauf folgen Unterarm, bzw. Unterschenkel usw.

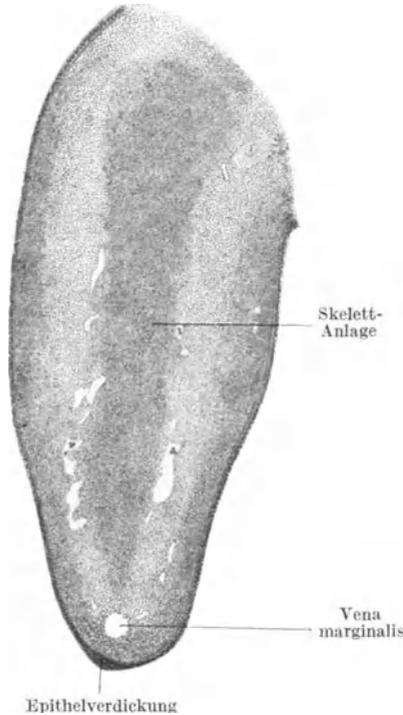


Abb. 642. Längsschnitt durch die obere Gliedmaße eines 9 mm langen menschlichen Embryo. 56fache Vergrößerung.

Die Ellbogenanlage ist ursprünglich caudal-, die Knieanlage kranialwärts gerichtet (Abb. 213–218). Ellbogen- und Kniegelenk sind später in fast rechtem Winkel gebeugt (Abb. 218–221, 486, 643, 644), der Unterarm steht in der Mitte zwischen Pronation und Supination, die Finger sind gespreizt (Abb. 219, 221, 486, 643). Der Fuß ist ursprünglich stark plantarwärts flektiert und nach innen gedreht (Abb. 219), der Fußrücken springt stark, die Ferse nur wenig vor (Abb. 219, 644). Die Pronation des Fußes wird erst beim Erlernen des Gehens beendet. Die Zehen sind gespreizt, die Größenunterschiede zwischen ihnen unbedeutend (Abb. 219–221, 644). Auch

betreffs ihrer Lage und Haltung unterscheiden sich die Metatarsen und Phalangen der vier dreigliedrigen Zehen nicht von jenen der großen Zehe (Abb. 652). Eine angeblich auf „Atavismus“ beruhende Anlage zu einem Greiffuße, wie er bei Affen vorhanden ist, besteht daher nicht. An den volaren und plantaren Finger- und Zehenenden, sowie an den Enden der Hohlhand und der Fußsohle bilden sich im 3. Monate die Tastballen aus (Abb. 220, 221 a, 486, 643, 644), welche jedoch nicht lange erhalten bleiben.

Die bereits erwähnte Verdichtung des embryonalen Bindegewebes in der Mitte (in der Achse) der Gliedmaßenanlage (Abb. 642) bildet sich in der Armknospe zu Ende der 4., in der Beinknospe in der Mitte der 5. Woche aus. Diese verdichtete Gewebzone wird auch als Skleroblastem bezeichnet, da aus ihr die Gliedmaßenknochen entstehen. Die Verdichtung tritt zuerst in der Mitte der Basis der Gliedmaßenanlagen auf. Sie entspricht dem proximalen Ende des Humerus bzw. des Femur. Rasch dehnt sie sich dann proximal-

und distalwärts aus. In ihr kann man bereits die einzelnen Teile des Gliedmaßen skelettes erkennen, vermag sie aber nicht gegeneinander genau abzugrenzen, da sie ganz allmählich ineinander übergehen.

In dieser verdichteten Bindegewebsmasse tritt an den dem Mittelstücke der späteren Knochen entsprechenden Stellen die Bildung von Vorknorpel ein (5. Woche), so daß sich bald darauf die größeren Gliedmaßenknochen ihrer Grundform nach als vorknorpelige Anlagen erkennen und gegeneinander abgrenzen lassen (Abb. 645 a, b). Diese Anlagen verknoorpeln rasch (Abb. 645 c, d, 620), wobei sie nicht bloß größer werden, sondern sich auch der späteren Form des Knochens immer mehr annähern.

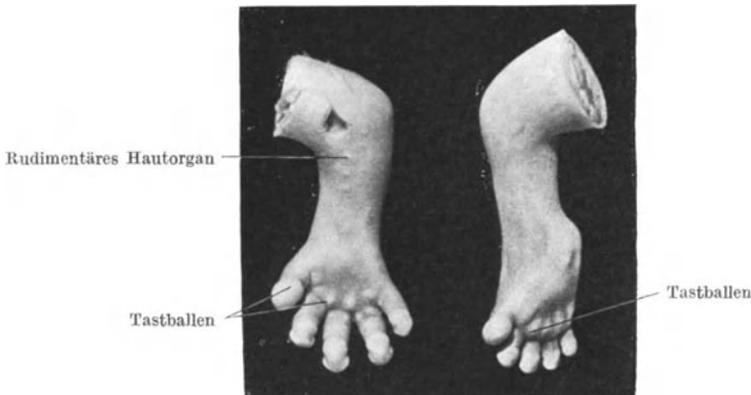


Abb. 643. Unterer Abschnitt der rechten oberen Gliedmaße eines 27,2 mm langen menschlichen Embryo. Ansicht der Beugefläche. 5fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

Abb. 644. Unterer Abschnitt der rechten unteren Gliedmaße des Embryo der Abb. 643. 5fache Vergrößerung. Nach HOCHSTETTER.

Die Verknöcherung aller Gliedmaßenknochen — mit Ausnahme der Clavicula — erfolgt nach demselben Typus: Die kleinen Knochen verknöchern enchondral; die großen in ihren Mittelstücken (Diaphysen) perichondral, in ihren Endstücken (Epiphysen) enchondral (Abb. 621, 622). Während die perichondrale Verknöcherung der Mittelstücke bei fast allen Knochen zu Ende des 2. oder am Anfange des 3. Fetalmonates beginnt, treten die meisten epiphysären Knochenkerne und die Kerne der meisten kleinen (enchondralen) Knochen erst nach der Geburt auf. Die Verwachsung der Epiphysen mit den Diaphysen erfolgt zumeist nach der Pubertät, zur Zeit des Abschlusses des Längenwachstums des Skelettes.

### Die Knochen der oberen Gliedmaßen.

Die Vorknorpelanlagen des Humerus, des Radius und der Ulna (Abb. 645 a, b, 659) erscheinen bei etwa 9 mm langen Embryonen, bald darauf (11 mm) jene der Scapula und der Carpalknochen. Bei etwa 15 mm langen Embryonen sind auch die Vorknorpel der Metacarpalia vorhanden und bei zwei Monate alten Embryonen (20 mm) sind bereits alle Gliedmaßenknochen — mit Ausnahme der Endphalangen — vorknorpelig oder knorpelig angelegt (Abb. 645 d). Erst zu Anfang des 3. Monates bilden sich auch die Vorknorpel der Endphalangen aus.

Die Verknorpelung der einzelnen Knochen erfolgt in distaler Richtung. Die Endphalangen verknorpeln daher zuletzt. Sie bestehen aus einem proximalen und distalen Abschnitte, sind also vielleicht aus zwei Phalangenanlagen entstanden. Das der Tuberositas unguicularis entsprechende Endstück der Endphalange verknorpelt nicht.

Die Zahl der knorpeligen Anlagen ist insoferne größer als jene der Knochen, als sich regelmäßig in der Mitte zwischen den Carpalknochenanlagen ein Knorpel vorfindet, welcher dem Os centrale niederer Wirbeltiere entspricht. Dieser Knorpel verschwindet im 3.—4. Fetalmonate, wobei er in mehrere Stücke zerfallen kann.

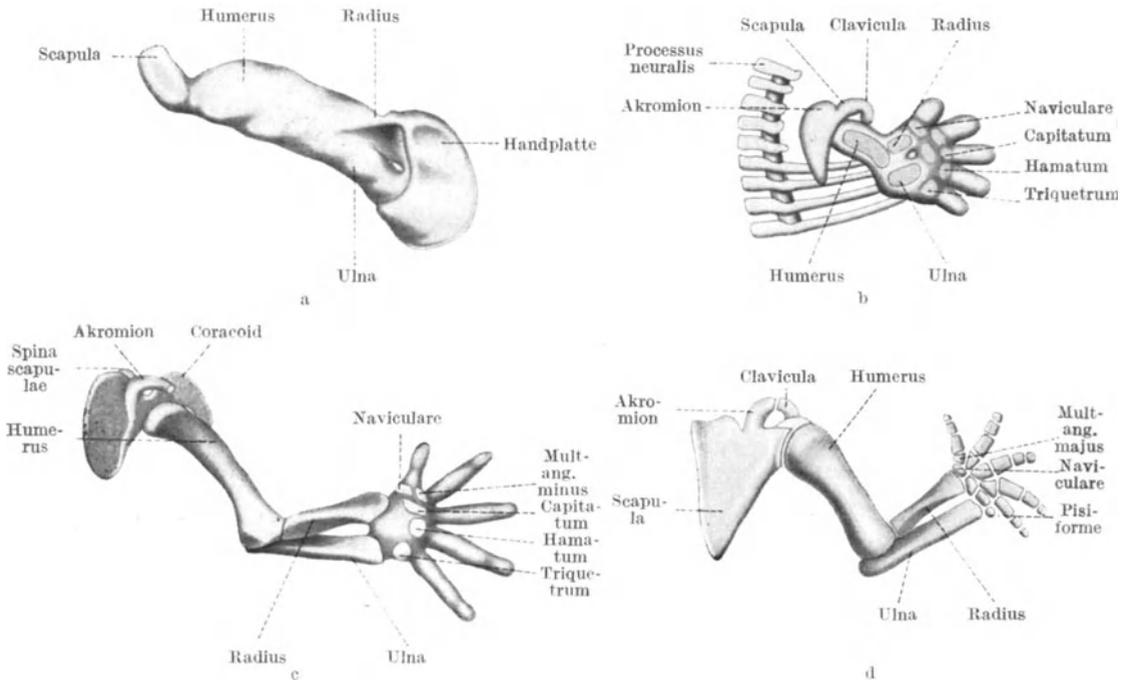


Abb. 645. Vorknorpel- und Knorpelskelett der oberen Gliedmaße. a 9 mm, b 11 mm, c 16 mm, d 20 mm langer menschlicher Embryo. a bei 26, b bei 7, c bei 12, d bei 7facher Vergrößerung. Nach LEWIS.

Die Clavicula (Abb. 646, 647, 663) ist der zuerst verknöchernde Knochen nicht bloß der Gliedmaße, sondern des ganzen Skelettes. Ihre embryonalbindegewebige Anlage (Abb. 645 b) hängt mit jener des Processus acromialis scapulae zusammen und verlängert sich bei 14 mm langen Embryonen bis zu dem später im Manubrium sterni aufgehenden Vorderende der ersten Rippe. Als bald (15 mm) kommt es im Mittelstücke der Clavicula zur Verknöcherung. Ohne sich — wie alle übrigen Gliedmaßenknochenanlagen — in Hyalinknorpel umzubilden, tritt in dem Bindegewebe in der 7. Schwangerschaftswoche (manchmal schon zu Ende der 6. Woche) ein dem Vorknorpel ähnlicher Knochenkern auf, von welchem aus der Hauptteil der Clavicula verknöchert. An den Gelenkenden wird ähnlich wie beim Unterkiefer „sekundärer“ Knorpel gebildet. In der sternalen Epiphyse tritt um das 20. Lebensjahr ein Knochenkern auf. Zwischen dem 20.—24. Jahre verwächst diese Epiphyse mit dem Hauptstücke der Clavicula.

Die Scapula (Abb. 645 a, b, 646—648) verknöchert von drei Stellen aus. Bei 30 mm langen Embryonen (10.—12. Woche) erscheint nahe dem seitlichen Winkel des Schulterblattes ein Knochenkern, von dem aus der Hauptteil des Knochens entsteht. In der Wurzel des Processus coracoideus tritt im 10. bis

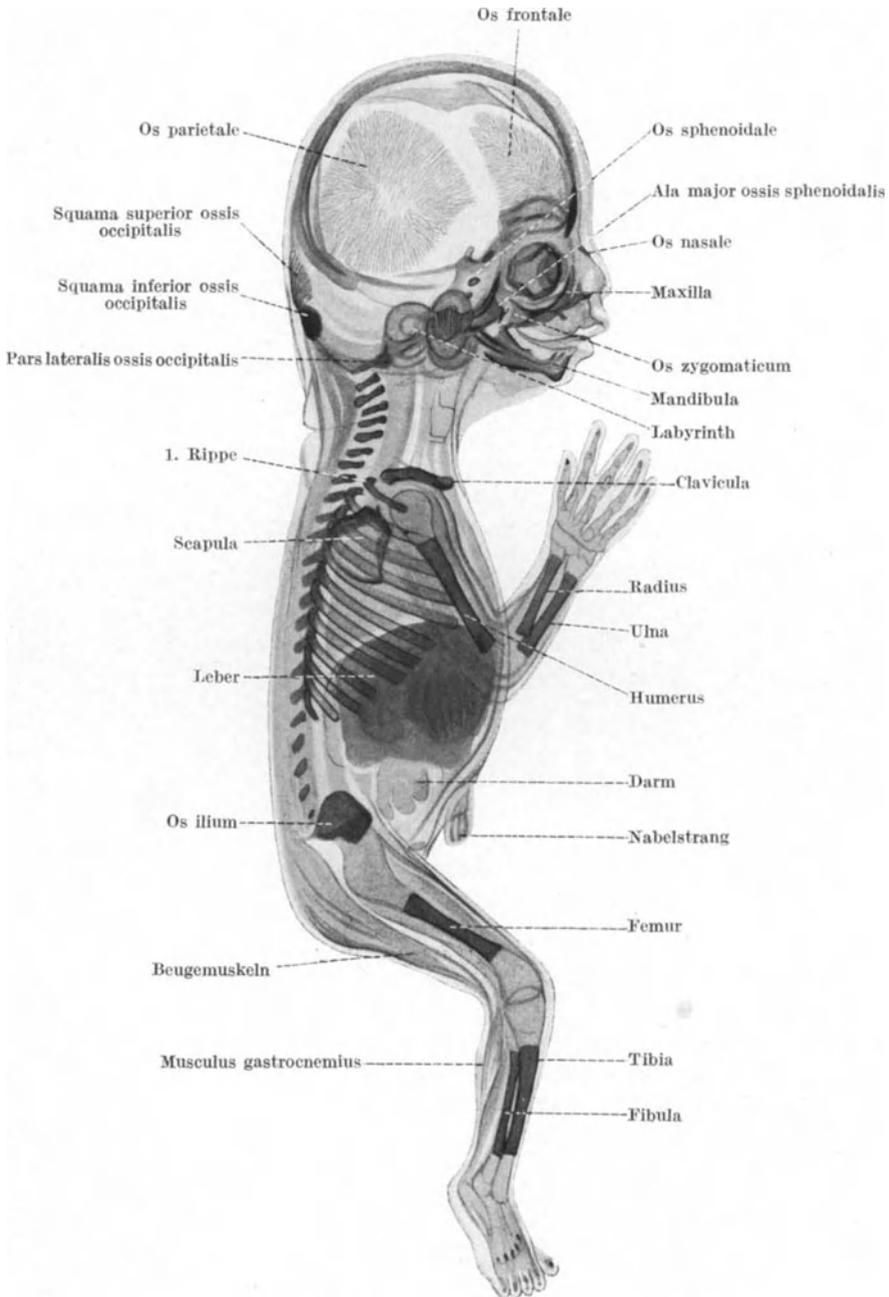


Abb. 646. Aufgehellter menschlicher Embryo des 4. Monats.

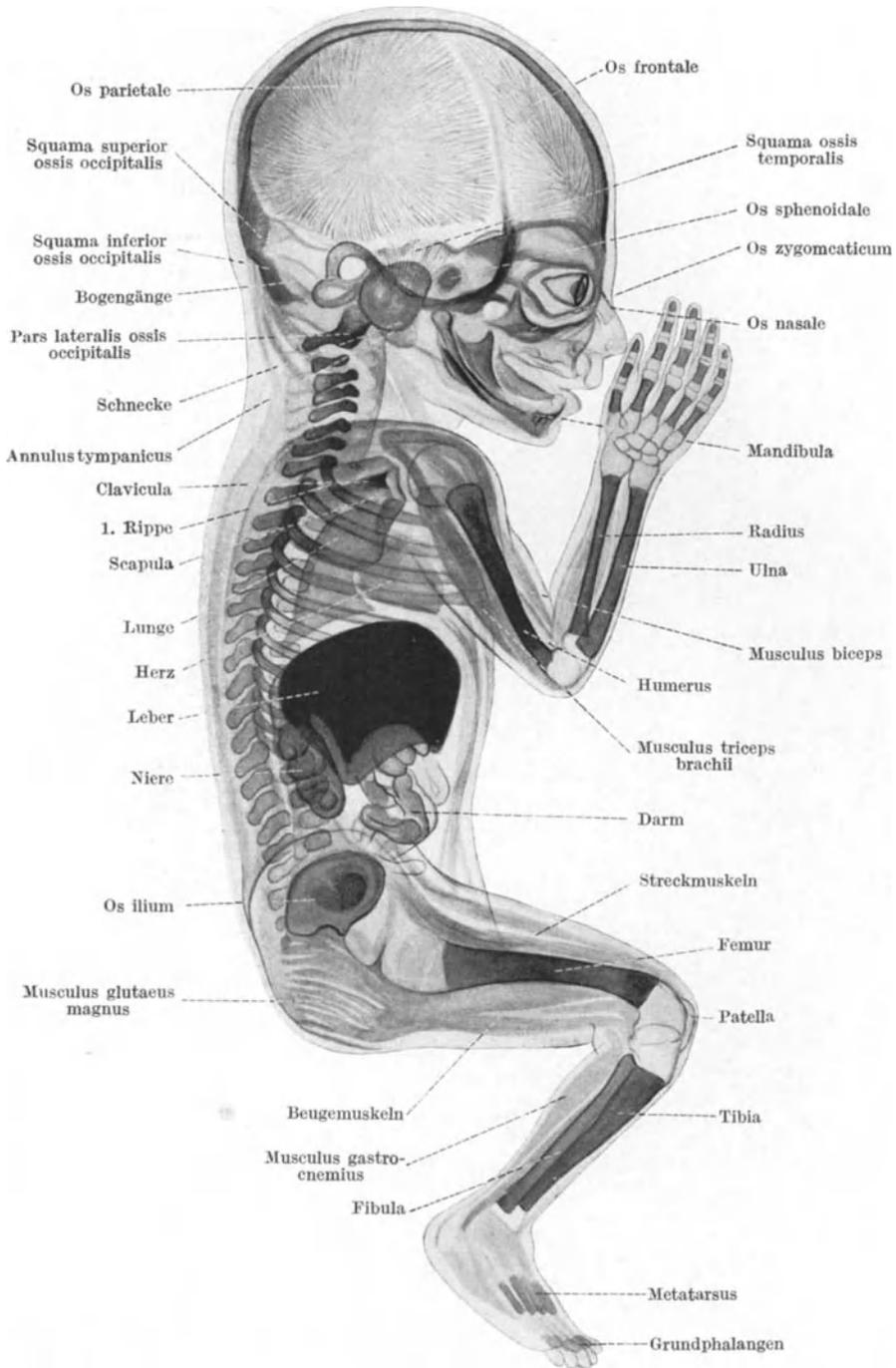


Abb. 647. Aufgehellter menschlicher Embryo des 5. Monats.

12. Jahre ein Kern auf, von dem auch der obere Abschnitt der Cavitas glenoidalis verknöchert. Der Processus coracoideus selbst erhält im 1. Jahre seinen Knochenkern. Seine Verbindung mit dem Körper der Scapula erfolgt zur Pubertätszeit. Epiphysen bilden sich im 14.—20. Lebensjahre am Akromion, am Angulus inferior und am Margo vertebralis aus. Ihre Verwachsung mit dem Hauptknochen erfolgt zwischen dem 18.—24. Jahre. — Die embryonal-bindegewebige Anlage der Scapula liegt höher als später, da sie bis zum 3. Halswirbel heranreicht. Die Scapula verschiebt sich später caudal- und auch etwas dorsalwärts.

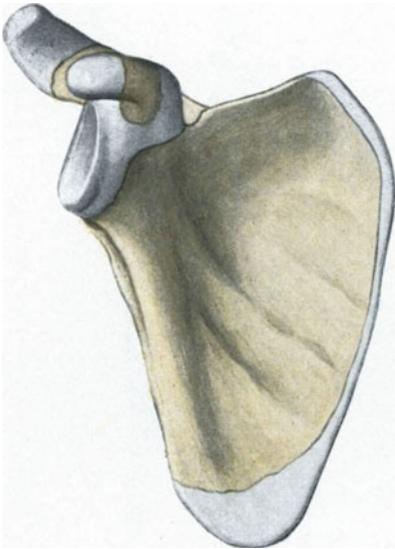


Abb. 648. Schulterblatt mit Epiphysen.

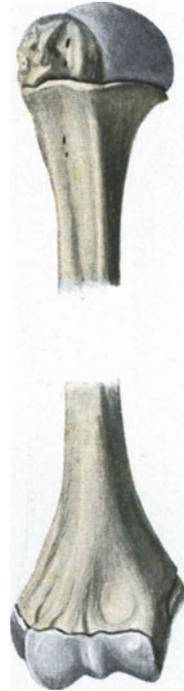


Abb. 649. Proximales und distales Endstück des Humerus mit den Epiphysen.

Im Humerus (Abb. 646, 647, 649) beginnt die Verknöcherung der Diaphyse in der 7.—8. Woche (18 mm). In der proximalen Epiphyse treten Knochenkerne auf, und zwar im Caput im 1. Jahre, im Tuberculum majus im 2.—3. Jahre, im Tuberculum minus im 3.—5. Jahre; in der distalen Epiphyse im Capitulum im 1. Jahre, im Margo lateralis trochleae im 10.—12. Jahre, im Epicondylus medialis im 4.—8. Jahre, im Epicondylus lateralis im 12. bis 14. Jahre. Die Knochen der proximalen Epiphyse verschmelzen im 4.—6. Jahre miteinander und im 20.—22. Jahre mit der Diaphyse; in der distalen Epiphyse verwachsen Capitulum, Trochlea und Epicondylus lateralis im 12.—14. Jahre miteinander und im 16.—17. Jahre mit der Diaphyse; im 18. Jahre verwächst der Epicondylus medialis mit der Diaphyse.

Der Radius (Abb. 646, 647, 650) beginnt bei 19 mm langen Embryonen seine Verknöcherung. Der Knochenkern der proximalen Epiphyse erscheint im 4.—7. Jahre, jener der distalen Epiphyse im 2. Jahre. Die Verwachsung mit der Diaphyse tritt proximal im 16.—18., distal um das 21. Jahr auf (nach einer Angabe bei Männern im 21.—25., bei Frauen im 21. Jahre).

Bei 24 mm langen Embryonen beginnt die Verknöcherung der Diaphyse der Ulna. Die distale Epiphyse beginnt im 4.—5., die proximale im 10. bis 12. Jahre zu verknöchern, die distale verwächst im 16.—17., die proximale im 18.—21. Jahre mit der Diaphyse (vgl. Abb. 646, 647, 650). Das Auftreten des distalen Epiphysenkernes und die Verwachsung der distalen Epiphyse mit der Diaphyse erfolgt bei Frauen früher als bei Männern.

Im Carpus treten erst nach der Geburt Knochenkerne auf, und zwar zuerst im Capitatum und im Hamatum im 1. Jahre, im Triquetrum im 2.—3., im Lunatum im 3.—4., im Naviculare im 4.—5., im Multangulum majus und minus im 4.—6.,

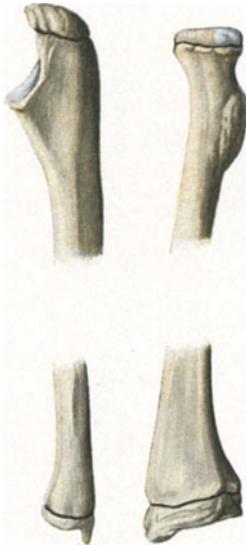


Abb. 650. Die Endstücke des Radius und der Ulna mit ihren Epiphysen.



Abb. 651. Die Metatarsen und Phalangen des Daumens und des Zeigefingers mit ihren Epiphysen.

im Pisiforme im 9.—13. Jahre. Das Pisiforme ist verhältnismäßig groß und wandert von der ulnaren zur volaren Seite, um dort erst ein Sesamknochen zu werden.

Die knorpeligen Metacarpalia (Abb. 645 d) sind verhältnismäßig groß und auseinandergespreizt; sie nähern sich zuerst mit ihren basalen Enden. Ihre Diaphysen beginnen in der 9. Woche zu verknöchern, wobei zumeist das 2. und 3. vorangeht. Sie besitzen nur eine Epiphyse, und zwar das Metacarpale des Daumens am proximalen (carpalen), alle übrigen am distalen Ende. Das Metacarpale des Daumens gleicht hierin den Grundphalangen der Finger (Abb. 651). Als eine vererbte, in etwa 6% vorkommende Varietät findet sich außer der proximalen auch eine distale Epiphyse am 1. Metacarpus vor. Das gleiche gilt von einer gelegentlich am 2. Metacarpus vorkommenden proximalen Epiphyse. Die Verknöcherung der distalen Epiphysen des 2.—5. Metacarpale beginnt im 2., jene der proximalen Epiphyse des 1. Metacarpus im 3. Jahre. Die Verwachsung mit den Diaphysen erfolgt im 15.—20. Jahre.

Die Phalangen (Abb. 487, 489, 622, 651) beginnen ihre Verknöcherung mit dem distalen, nicht verknorpelnden Ende der Endphalange des Daumens, worauf alsbald die übrigen Endphalangen folgen. Bei dem Embryo der Abb. 646 sind die Metacarpalia und Phalangen abnormerweise noch nicht in Verknöcherung begriffen, die Endphalange des Daumens aber ist bereits in die Verknöcherung eingetreten. Da das Endstück der Endphalangen nicht verknorpelt, erfolgt die Verknöcherung im Bindegewebe und setzt sich dann in den verknorpelten Teil der Endphalange fort. Die Tuberositas unguicularis (Abb. 486, 487, 489, 622, 651) entsteht demnach durch desmale, die übrigen Teile der Phalangen durch chondrale Verknöcherung. Diese Verknöcherung beginnt an den Diaphysen der Endphalangen in der 7.—8., an jener der Grundphalangen in der 9. und an jenen der Mittelphalangen in der 11.—12. Woche. Die Knochenkerne der proximalen Epiphysen treten bei den Grundphalangen im 1.—3., bei den Mittel- und Endphalangen im 2.—3. Jahre auf. Die Verwachsung der Epi- mit den Diaphysen erfolgt im 20.—24. Jahre.

Die Verknöcherung der Sesamknochen findet zumeist im 13.—14. Jahre statt, kann jedoch auch erst nach der Lebensmitte erfolgen. Die Gelenke der oberen Gliedmaße entwickeln sich in der früher angegebenen Weise. Die Spalte in der Zwischenscheibe der Gelenkanlagen entsteht zuerst außen am Rande der Gelenkkörper und dehnt sich dann zwischen die Gelenkkörper aus. In das Schultergelenk senkt sich die ursprünglich außerhalb des Gelenkes befindliche Sehne des Caput longum musculi bicipitis ein. Sie wird hierbei bis zum 3.—4. Monate von der Gelenkkapsel umhüllt. Das Ellbogengelenk entwickelt sich bei einer fast rechtwinkligen Beugstellung.

### Die Knochen der unteren Gliedmaßen.

Die bindegewebige Anlage dieser Knochen erscheint in der 5. Woche im Bereiche des proximalen Endes des Femur und dehnt sich hierauf rasch in proximaler und distaler Richtung aus. Die Anlagen des Femur, der Tibia und Fibula werden bald erkennbar (Abb. 652 a, b, 659); die beiden Knochen des Unterschenkels liegen in der gleichen Frontalebene und sind nicht scharf voneinander abgegrenzt. Proximalwärts bilden sich drei Gewebsverdichtungen aus, die den drei Teilstücken des Os coxae entsprechen, also eine Pars iliaca, ischiadica und pubica (Abb. 652 b, c). Die Pars ischiadica und die Pars pubica wachsen als Fortsätze aus und vereinigen sich ventral vom Nervus obturatorius zum Foramen obturatum. Die Pars iliaca wächst dorsalwärts gegen die Kreuzwirbel vor. Bei 13 mm langen Embryonen tritt die Verknorpelung dieser Hüftbeinanlagen ein, bei 15—20 mm langen Embryonen wachsen von ihnen plattenartige Fortsätze über den Femurkopf, wodurch das zunächst noch seichte Acetabulum entsteht (Abb. 629, 630). Die gegen Ende des 2. Monats bereits ausgebildete Symphyse zwischen den Hüftbeinanlagen der beiden Körperseiten besteht aus dichtem Bindegewebe (Abb. 557), in welchem sich später Knorpel und manchmal eine Spalte ausbildet. Zwischen der Anlage der Spina iliaca anterior superior und dem Tuberculum pubicum ist bereits in diesem Entwicklungsstadium das Ligamentum inguinale als ein Strang verdichteten Gewebes ausgebildet.

Die Verknorpelung der Ober- und Unterschenkelknochenanlagen beginnt in deren dem Knie näheren Abschnitten, weshalb diese frühzeitig viel dicker werden als die anderen Abschnitte. Die Anlage der Fibula ist bis zum 3. Monate ebenso lang wie die der Tibia. Sie reicht mit einem Fortsatze bis an den Femur heran. Dieser Fortsatz bildet sich im 3. Monate zurück. Im Fuße verknorpeln die Metatarsal- vor den Tarsalknochenanlagen. Diese Anlagen liegen fast in

derselben Ebene wie die Tibia und Fibula (Abb. 652 b, c). Der Fuß stellt sich dann dorsal konvex, plantar konkav ein, der Tarsus bildet das Fußgewölbe und die Metatarsen sind gespreizt. Während alle übrigen Knochenanlagen der unteren Gliedmaße bei 14 mm langen Embryonen bereits verknorpelt sind,

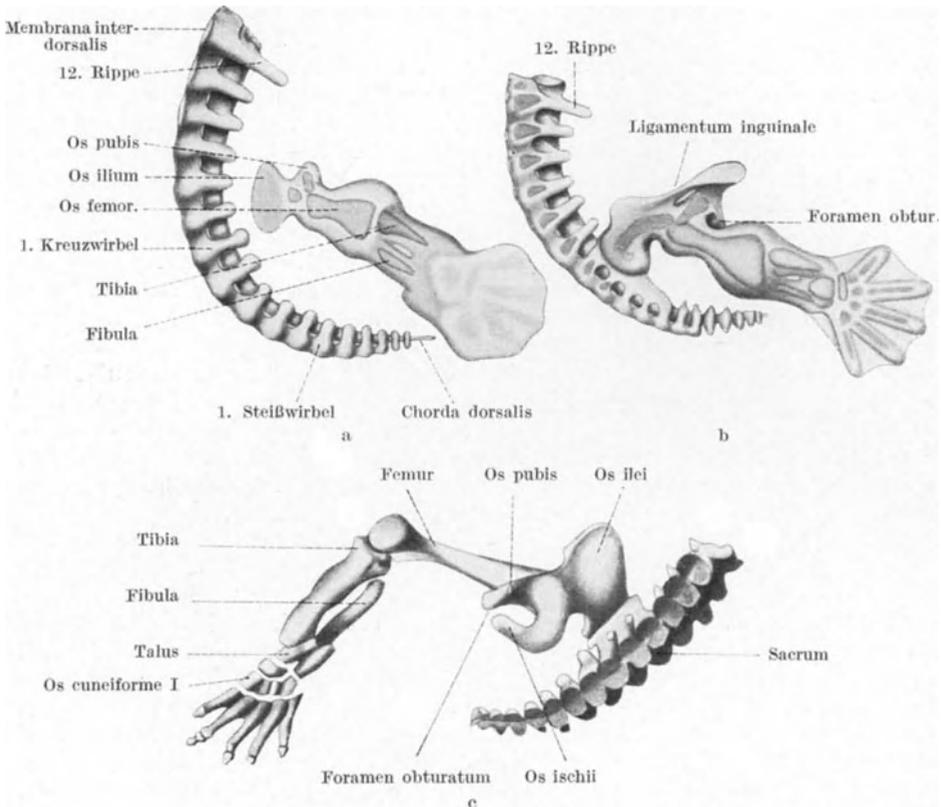


Abb. 652. Vorknorpel- und Knorpelskelett der unteren Gliedmaße. a 11 mm, b 14 mm, c 20 mm langer menschlicher Embryo. Nach BARDEEN.

tritt die Verknorpelung der Phalangen erst zu Ende des 2. oder zu Anfang des 3. Monates ein. Die Zehen sind leicht gebeugt und gespreizt (Abb. 644). Die bereits erörterte ursprüngliche Stellung des Fußes ändert sich, er ist später dorsalwärts flektiert und weniger stark nach außen gedreht.

Die Verknöcherung beginnt mit der Diaphyse des Femur.

**Os coxae.** Entsprechend seiner Zusammensetzung und seiner Anlage aus drei Teilstücken treten auch an drei Stellen Knochenkerne zur Bildung des Hüftbeines auf, und zwar für das Os ilium (Abb. 629) zu Ende des 2. oder zu Anfang des 3. Monates, für das Os ischii (Abb. 629) im 4. Monate, für das Os pubis im 4.—5. Monate. Im 7.—8. Jahre verwachsen das Os ischii und Os pubis miteinander. Im Acetabulum sind die drei Teile des Os coxae durch einen Y-förmigen Fugenknorpel (Abb. 653 b) voneinander getrennt. Indem er im 9.—12. Jahre fast ganz verknöchert entsteht zwischen dem Os ilium und dem Os pubis das Os acetabuli, das sich um die Zeit der Pubertät mit den genannten Knochen vereinigt. Epiphysäre Knochenkerne (Abb. 653) treten um das 16. Jahr an der Facies auricularis, an der Crista iliaca, am Tuber ischiadicum,

an der Spina ischiadica und an der Symphyse auf; diese Epiphysen verwachsen zwischen dem 20.—25. Jahre mit dem Knochen.

Größe, Form und Neigung des Beckens bilden sich erst nach der Geburt unter dem Einflusse des aufrechten Ganges und der Entwicklung der Muskeln aus. Infolge des geringen Innenraumes des Beckens steht die Harnblase sehr hoch und die Beckeneingeweide rücken erst allmählich, entsprechend der Vergrößerung des Beckeninnenraumes in das Becken hinab, bzw. in die ihnen zukommende Lage. Geschlechtliche Unterschiede sind beim Becken des Neugeborenen nicht ausgebildet und entwickeln sich erst zur Zeit der Pubertät.

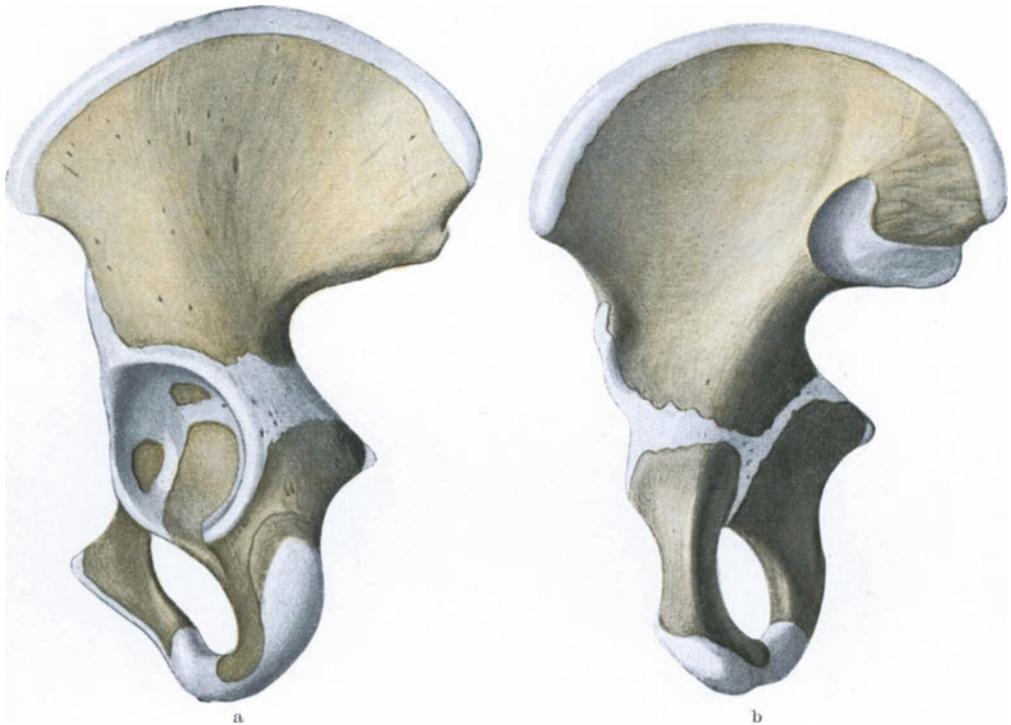


Abb. 653. Hüftbein mit Epiphysen. a Außen-, b Innenfläche.

**Femur** (Abb. 654, 646, 647). Die perichondrale Verknöcherung der Diaphyse beginnt am Ende der 7. Woche, bei etwa 18 mm langen Embryonen. In der Mitte der distalen Epiphyse (Abb. 621) tritt ein Knochenkern zumeist im letzten, manchmal ( $7\frac{0}{10}$ ) sogar schon im vorletzten Schwangerschaftsmonate, in etwa  $12\frac{0}{10}$  aber auch erst nach der Geburt auf. Proximal sind mehrere Epiphysen, daher auch mehrere Knochenkerne vorhanden: Im Caput femoris erscheint der Kern in der zweiten Hälfte des 1. Jahres, im Trochanter major im 3.—4. Jahre, im Trochanter minor im 11.—14. Jahre. Die distale Epiphyse verwächst im 19.—24. Jahre, die proximalen Epiphysen im 17. bis 19. Jahre mit der Diaphyse.

**Patella.** Der Knochenkern für die Patella erscheint im 3.—5. Jahre. Die Ausbildung der Form dieses Knochens wird erst zur Pubertätszeit beendet.

**Tibia** (Abb. 646, 647, 655). Die Verknöcherung der Diaphyse beginnt unmittelbar nach jener des Femur, bei etwa 19 mm langen Embryonen. Die proximale Epiphyse erhält ihren Knochenkern zur Zeit der Geburt, die distale

im 2. Jahre. Die Verwachsung der proximalen Epiphyse mit der Diaphyse erfolgt im 19.—24., jene der distalen Epiphyse im 16.—19. Jahre.

**Fibula** (Abb. 646, 647, 655). In der 8. Woche beginnt die Verknöcherung der Diaphyse. In der proximalen Epiphyse tritt der Knochenkern im 3.—5., in der distalen Epiphyse im 2. Jahre auf. Die Verwachsung mit der Diaphyse erfolgt proximal im 19.—24., distal im 19.—22. Jahre.

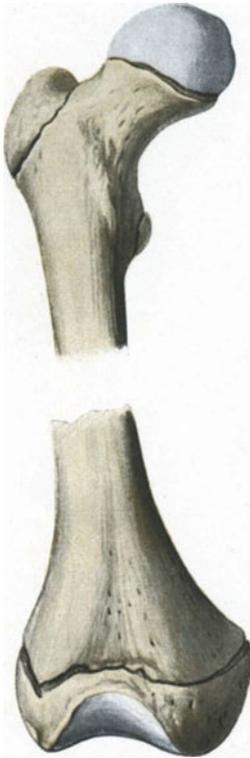


Abb. 654. Proximales und distales Endstück des Femur mit Epiphysen.

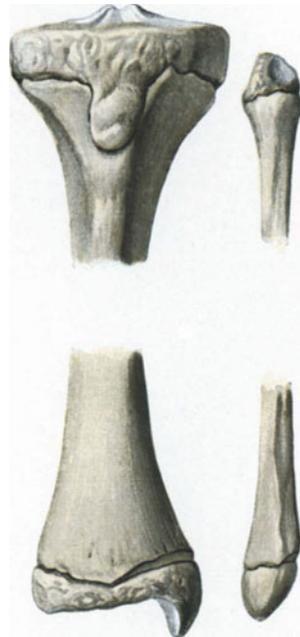


Abb. 655. Die Endstücke der Tibia und Fibula mit ihren Epiphysen.

Von den Knochen des Tarsus beginnen nur der Calcaneus und der Talus vor der Geburt (im 6.—7. Monate) zu verknöchern. Der Calcaneus verknöchert in etwas mehr als 50 v. H. aus einem enchondralen und aus einem an der lateralen Fläche des Knorpels im Bindegewebe auftretenden „parachondralen“ Knochenkern. Der epiphysäre Kern des Calcaneus tritt im 7.—10. Jahre auf und die Verwachsung der Epiphyse findet durchschnittlich bei Männern im 20., bei Frauen im 16. Jahre statt. Im Cuboideum erscheint der Knochenkern zur Zeit der Geburt, im Entocuneiforme im 2.—4., im Mesocuneiforme im 3.—4., im Ektocuneiforme im 1.—2. und im Naviculare im 3.—5. Jahre.

Die Metatarsalia und die Phalangen verhalten sich wie die entsprechenden Knochen der Hand (Abb. 651). Der Metatarsus der großen Zehe besitzt daher wie die Phalangen eine proximale, die übrigen Metatarsen eine distale Epiphyse. Die Verknöcherung der Diaphysen (Abb. 647) beginnt in der 8. bis 10. Woche, wobei gewöhnlich die Reihenfolge 2, 3, 4, 1, 5 eingehalten wird.

Die Epiphysen beginnen im 3.—8. Jahre zu verknöchern und verwachsen bei Männern im 17.—21., bei Frauen im 14.—19. Jahre mit den Diaphysen.

Von den Phalangen verknöchern zuerst die Endphalangen (9. Woche), wobei die große Zehe vorangeht. Bei dem in der Abb. 646 wiedergegebenen Embryo ist auch das Fußskelett — wie das Handskelett — mit der Verknöcherung im Rückstande, doch hat die Verknöcherung der Metatarsen und der Endphalange der großen Zehe bereits begonnen. Die Diaphysen der Mittelphalangen treten im 4.—10. Fetalmonate, jene der Grundphalangen im 3. Fetalmonate in den Verknöcherungsvorgang ein (Abb. 647). Die Knochenkerne der proximalen Epiphysen treten um das 3. Jahr auf und die Verwachsung der Epi mit den Diaphysen erfolgt zwischen dem 13.—23. Jahre.

Die **Sesamknochen** der großen Zehe können bereits im 8. Jahre verknöchern, doch erfolgt dies zumeist erst um das 12.—14. Jahr.

Die Höhlenbildung im **Hüftgelenke** beginnt bei 20—30 mm langen Embryonen. Von der bindegewebigen Zwischenscheibe bleibt ein Rest als Ligamentum teres erhalten.

Das **Kniegelenk** besteht bis zu 10—12 cm langen Embryonen aus zwei durch eine Scheidewand voneinander getrennten Hälften. Aus der Zwischenscheibe entstehen die Menisci und die Ligamenta cruciata. Wie man aus der Abb. 647 ersieht, ist die Stellung der die Gelenkkörper des Kniegelenkes liefernden Epiphysen beim Fetus eine andere als beim Erwachsenen: Sie sind nach hinten abgeknickt und ihre Gelenkflächen sind nach hinten geneigt (Retroversion). Der Fetus und auch das Neugeborene vermögen daher das Kniegelenk nicht gerade zu strecken.

Die Höhlen der Gelenke des Fußes beginnen sich bei 30—50 mm langen Embryonen auszubilden.

### Entwicklungsmechanik der Gliedmaßen.

Die Vergrößerung der stummelförmigen Anlagen der Gliedmaßen erfolgt teils durch Abgabe immer neuer Zellen von seiten der Somatopleura, teils — und hauptsächlich — durch die in dem embryonalen Bindegewebe der Anlage selbst stattfindende Zellvermehrung; ferner durch die Zellteilungen innerhalb des ektodermalen Überzuges der Anlage. Es ist bereits erwähnt worden, daß das Epithel an der inneren Fläche der Anlage höher und daß es im Randbezirke zwischen der inneren und der äußeren Fläche — und hier ganz besonders am distalen Ende der Anlage — verdickt ist. Diese distale Epithelverdickung bildet manchmal sogar eine Falte und es ist sehr wahrscheinlich, daß gerade diese Epithelverdickung (oder Epithelfalte) ein Wachstumszentrum für den ektodermalen Überzug der Gliedmaßenanlage darstellt, daß sie daher das Wachstum der ganzen Anlage beeinflußt und daß sie ferner auch einen formativen Reiz auf die Differenzierung des embryonalen Bindegewebes der Gliedmaßenanlage ausübt.

Für gewisse Amphibien konnte nachgewiesen werden, daß das Anlage-material für die vordere Gliedmaße schon bei Beginn der Gastrulation vorhanden und auf der Oberfläche des Keimes bestimmt lokalisiert ist (Abb. 67 b): Es liegt seitlich von der medianen Sagittalebene, außerhalb der späteren Urmundrinne, im Bildungsmaterial des 2.—5. präsumtiven Ursegmentes. Dieses Material wird bei der Gastrulation in das Keiminnere eingestülpt und gelangt dann erst wieder in das Gebiet der seitlichen Rumpfwand, aus welchem die Gliedmaßenanlage hervorsproßt. Ob allerdings nicht auch noch andere Bezirke der Gastrulaoberfläche die Potenz zur Bildung der Gliedmaße besitzen, ist nicht festgestellt, aber wahrscheinlich. Doch erfolgt die Determination des

Gliedmaßenmateriale rasch, es werden daher sehr bald bestimmte Keimes- und Körperbezirke — als „Gliedmaßen-“ oder „Extremitätenfelder“, als „Extremitätenorganisationsfelder“ — abgegrenzt, aus welchen allein sich die Gliedmaßen entwickeln können. Diese Körperbezirke sind größer als das der Gliedmaße allein zufallende Gebiet. Jedes von ihnen enthält wahrscheinlich der Anlage nach zwei zueinander spiegelbildliche Einzelextremitäten. Bei der normalen Entwicklung wird die Ausbildung einer von diesen beiden Anlagen durch die Einflüsse der Umgebung unterdrückt. Nach Entfernung dieser Bezirke kann sich keine Gliedmaße mehr bilden.

Zur Entwicklung einer ganzen Gliedmaße ist nun nicht der ganze Anlagebezirk notwendig: Es genügt hierfür auch ein Teil von ihm, falls er nicht zu klein ist und falls es sich um ein sehr frühes Entwicklungsstadium handelt. Bei der weiteren Entwicklung kommt es zu einer Determination des Anlage-materials zuerst in der Vorn-Hinten-, dann in der Querachse, und schließlich vielleicht auch noch der Polarität nach. Der Übergang von der einen zur anderen Determination erfolgt unter dem Einflusse der Umgebung der Anlage; die Ausbildung der Gliedmaßenanlage erfolgt daher zum Teile auch als abhängige Differenzierung. Vor Eintritt dieser Determination ist es z. B. möglich, durch entsprechende Verpflanzung eine linksseitige Gliedmaße in eine rechtsseitige und umgekehrt zu verwandeln.

Innerhalb der Anlage erfolgt die Differenzierung des embryonalen Bindegewebes in Skelett, Muskulatur und Bindegewebe im wesentlichen als Selbstdifferenzierung. Die Nerven und Gefäße wachsen in die Anlage ein und beeinflussen später die Ausgestaltung und das Wachstum der Gewebe.

Bei den urodelen Amphibien bleiben die Potenzen zur Bildung der Gliedmaßen bis in späte Entwicklungsstadien, ja sogar bei erwachsenen Tieren erhalten, so daß bei Anschnittversuchen aus dem „Regenerationsblastem“ eine völlige Neubildung — und sogar Mehrbildung — erfolgen kann.

## Die Entwicklung der Muskeln.

Die Muskelzellen entstehen aus zwei verschiedenen Keimblättern und aus zwei verschiedenen Zellarten: Die Muskeln der Iris und vielleicht auch die Muskelzellen der Schweißdrüsen entstammen dem äußeren, alle übrigen Muskeln dem mittleren Keimblatte; die aus dem äußeren Keimblatte entstehenden Muskelzellen, sowie die aus den Muskelplatten der Urwirbel entstehenden Muskeln gehen aus Epithelzellen, alle übrigen Muskelzellen aus Zellen des embryonalen Bindegewebes hervor. Diese verschiedene Entstehungsweise der Muskeln spricht mit anderen gleichartigen Tatsachen gegen die histogenetische Eigenart der Keimblätter und gegen die Annahme eines grundsätzlichen Unterschiedes zwischen den Epithel- und den Bindegewebszellen (S. 145).

Das mittlere Keimblatt liefert Muskelzellen sowohl aus seinem segmentierten Abschnitte — aus den Cutis- und aus den Muskelplatten der Urwirbel, als auch aus seinen nicht segmentierten Anteilen — aus dem embryonalen Bindegewebe der Seitenplatten der Ursegmente, sowie aus dem Mesoderm des Kopfes und der Kiemenbogen. Aus den Muskelplatten der Urwirbel entstehen die tiefen Rückenmuskeln und die Muskeln der Brust- und Bauchwand. Aus den Cutisplatten der Urwirbel entstehen — nachdem sich diese Platten in embryonales Bindegewebe aufgelöst haben — die *Mm. arrectores pilorum* jener Hautgebiete, deren Cutis von den Hautplatten der Urwirbel gebildet wird (S. 141). Aus nichtsegmentiertem Mesoderm, aus dem embryonalen Bindegewebe, entstehen alle glatten Muskeln — bis auf jene der Iris und der Schweißdrüsen; ferner die quergestreiften Muskeln des Kopfes, der Halseingeweide,

des Herzens, des Beckenausganges, der Gliedmaßen und der Haut. Bei den Selachiern, Ganoiden und Reptilien entstehen die Gliedmaßenmuskeln aus Verlängerungen der ventralen Urwirbelkanten, aus den sog. Muskelknospen (Abb. 107), also aus segmentalen epithelialen Anlagen. Ähnliche Verlängerungen der ventralen Urwirbelkanten kommen auch beim Menschen vor, ihre Bedeutung als „Muskelknospen“ ist jedoch nicht erwiesen.

Die Entwicklung der Muskelplatte des Urwirbels wurde bereits geschildert (S. 138).

Ob nun die Muskelfasern aus den Zellen der Muskelplatte des Urwirbels oder aus embryonalen Bindegewebszellen entstehen, stets bilden sich als ihre Vorstufen besondere Zellen, die Myoblasten (Abb. 102—107), aus. Die mit ihrer Längsachse senkrecht zur Längsachse des embryonalen Körpers stehenden Zellen der Muskelplatte des Urwirbels strecken sich, so daß ihre Längsachse nunmehr parallel zur Längsachse des Körpers verläuft; der Zellkern bleibt in der Mitte der spindelförmig gewordenen Zelle. In den auf diese Weise zu Myoblasten gewordenen Zellen treten Plastokonten auf, welche sich der Länge nach in Reihen anordnen. Aus diesen Reihen sollen die Muskelfibrillen entstehen. Nach ihrer Bildung bleiben Plastokonten und Plasmosomen an den beiden Polen der langgestreckten Kerne als Bildungsmaterial für neue Fibrillen zurück. Die zur Bildung von Muskeln bestimmten embryonalen Bindegewebszellen runden sich zunächst ab, legen sich dichter aneinander und bilden so die Vor-muskel-Anlage (Abb. 378, 663, 664). Ihre Zellen wandeln sich dann in Myoblasten um.

Die Fibrillen (Abb. 106, 107) entstehen in der Mitte der Myoblasten und rücken dann gegen die Oberfläche vor. Mit der Verlängerung der Myoblasten Schritt haltend, strecken sie sich in die Länge. Ursprünglich homogen erhalten sie später in gleichmäßigen Abständen Anschwellungen, deren Substanz verschieden lichtbrechend ist. Indem sich die gleichartigen Anschwellungen der benachbarten Fibrillen nebeneinander legen, entsteht das Bild der quergestreiften Muskelfaser. Durch immer neue Anbildung von Fibrillen wird das Plasma der Myoblasten bis auf einen Rest verbraucht, der als Sarkoplasma bezeichnet wird. An seiner Oberfläche tritt vom 8. Fetalmonate ab eine Umwandlung in das Sarkolemma ein.

Die Vermehrung der Fibrillen erfolgt durch Neubildung aus dem Reserve-materiale und durch Längsspaltung aus den Fibrillen (bzw. Muskelfasern) selbst. Diese Fähigkeit soll jedoch bereits im 4.—5. Fetalmonate verloren gehen. Die Dickenzunahme der Muskeln erfolgt dann lediglich durch Dickenzunahme der Fasern; sie ist sehr beträchtlich und kann das 20—35fache der ursprünglichen Dicke betragen. Die Faservermehrung beträgt nur das 1—5fache.

Neben dem Wachstum kommt auch eine Zerstörung von Muskelfasern vor, die physiologische Muskeldegeneration, die Sarkolyse. Die hierbei entstehenden Zellen sind die Sarkolyten. Besonders an den während der Entwicklung der Knochen sich verschiebenden Muskelansätzen tritt diese Sarkolyse ein.

Die bindegewebigen Bestandteile der Muskeln entstehen aus dem die Myoblasten umgebenden embryonalen Bindegewebe.

Die glatten Muskeln entstehen überall aus dem Mesoderm an jenen Stellen, an welchen sie später vorgefunden werden. Die glatten Muskelzellen der Eingeweide entstehen demnach aus den Zellen des visceralen, jene der Blutgefäße aus den Zellen des axialen, visceralen und parietalen Mesoderms, die *Mm. arrectores pilorum* aus dem teils von der Cutisplatte, teils von der Somatopleura aus entstandenen parietalen Mesoderm. Die betreffenden Zellen wandeln sich in spindelförmige Myoblasten um, in welchen sich dann Fibrillen ausbilden.

Die Differenzierung der glatten Muskulatur und deren Anordnung in besonderen Schichten wurde bereits bei den betreffenden Organen erörtert.

Die quergestreiften Muskelfasern gruppieren sich zu Muskelindividuen, also zu den einzelnen Muskeln, und diese wieder zu Muskelgruppen. Diese Muskelfasern entstehen teils aus den Muskellamellen der Urwirbel, teils aus besonderen Vormuskelanlagen im embryonalen Bindegewebe.

Bei der Entwicklung der Muskelindividuen kann es sowohl zur Vereinigung, wie auch zur Trennung, ferner zu Lageveränderungen infolge von Wanderung der Muskeln kommen.

#### a) Aus den Myotomen entstehende Muskeln.

Aus den Muskelplatten der Urwirbel entstehen die unter den *Musculi serrati posteriores (superiores et inferiores)* gelegenen Rückenmuskeln, die

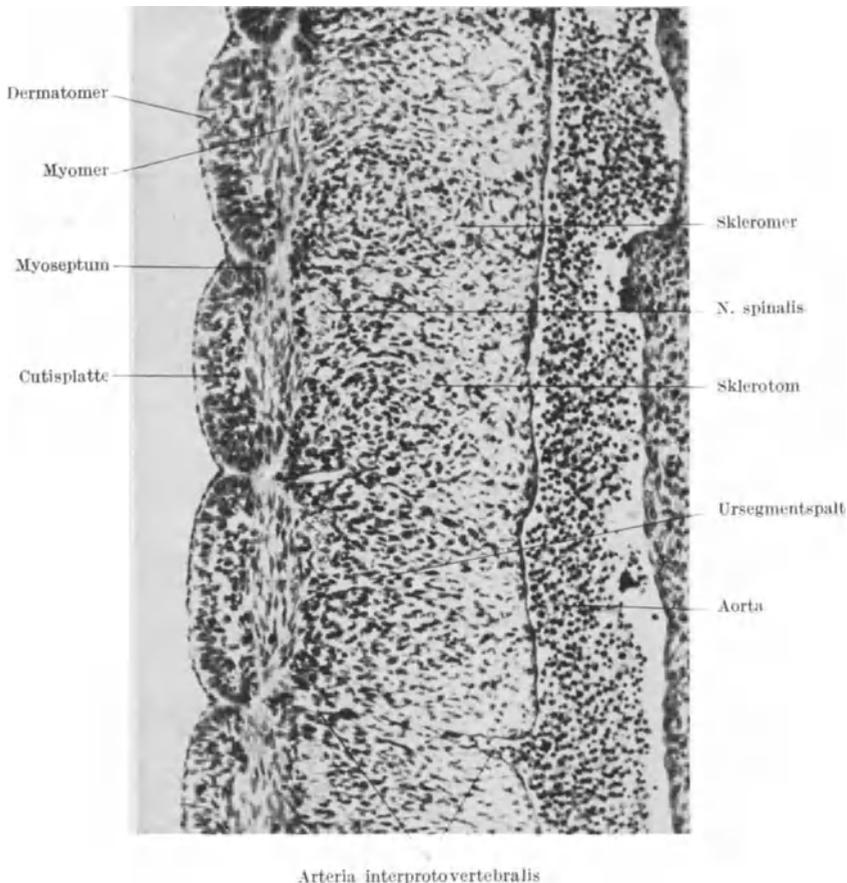


Abb. 656. Längsschnitt durch die Rumpfwand eines 6,5 mm langen menschlichen Embryo. 128fache Vergrößerung.

ventro-lateralen (oder thorako-abdominalen) Muskeln der Brust- und Bauchwand und die prävertebralen Halsmuskeln (*Musculus rectus capitis anterior, longus capitis et colli*).

Die zunächst epithelialen Muskelplatten der Urwirbel können nach Umwandlung ihrer Zellen in Myoblasten als Myotome oder Myomeren bezeichnet werden (Abb. 656, 663). Ihre Zahl und Lagerung entspricht jener der Urwirbel. Da sie die ersten Muskelanlagen darstellen, besitzen diese demnach eine segmentale Anordnung (Abb. 656—658). Es besteht also ursprünglich eine Myomerie, eine metamere Anordnung der ersten Muskelanlagen. Es ist dies die erste im embryonalen Körper sich ausbildende Metamerie eines der späteren Organsysteme. Erst nach ihr bilden sich die den Wirbeln entsprechenden Metameren — die Sklerotome — aus und diesen folgen dann die aus der Auflösung der Hautlamelle des Urwirbels entstehenden Dermatome. In der Abb. 656 sind die Myo- und Sklerotome bereits gebildet, während die Cutisplatten der Urwirbel sich eben erst in embryonales Bindegewebe aufzulösen beginnen. Man erkennt, daß das Ektoderm entsprechend jedem Urwirbel vorgewölbt ist und daß daher die Grenzen zwischen je zwei Urwirbeln außen als Furchen hervortreten. Das zwischen je zwei dieser Furchen befindliche Ektoderm bildet zusammen mit dem aus der unter ihm gelegenen Cutisplatte entstandenen embryonalen Bindegewebe ein Metamer der Haut, ein Dermatomer (Abb. 656, vgl. auch Abb. 493); unter diesem liegt das entsprechende Myomer und unter diesem das Sklerotom (oder Skleromer im weiteren Sinne). Die Sklerotome sind bereits durch die im vorigen Abschnitte erörterten Ursegmentspalten in je zwei Hälften geteilt, von denen die caudale im besonderen als Skleromer bezeichnet wird.

Die Myomeren werden — wie die Urwirbel — voneinander durch Spalten getrennt, in welche alsbald embryonales Bindegewebe einwandert. So entstehen die Myosepten (Myophragmen oder Myocommata, Abb. 656). Ihrer Lage nach entsprechen sie den Spalten zwischen je zwei Sklerotomen, in welchen die Zwischenwirbelerterien verlaufen (Abb. 656).

Wie man aus der Abb. 656 ersieht und wie es aus der Entwicklung dieser Gebilde folgt, stimmen die Grenzen zwischen je zwei Dermato-, Myo- und Skleromeren (im weiteren Sinne, d. h. also Sklerotomen) ursprünglich miteinander überein. Dieses Verhalten muß sich naturgemäß ändern, sobald die Neugliederung der Wirbelsäule erfolgt: die Spalten zwischen den Sklerotomen schwinden, die caudale Hälfte je eines Sklerotoms (das Skleromer) verbindet sich mit der kranialen Hälfte des folgenden Sklerotoms zur Bildung eines Wirbelkörpers. Das Myotom liegt nunmehr zwei Wirbeln an und die Ebene der Zwischenwirbelscheibe fällt in die Mitte des Myotoms (Abb. 657). Dem entsprechend liegen die dorsalen Abschnitte der Myotome zwischen je zwei Wirbelbögen (Abb. 658).

Dieses Entwicklungsstadium der Myotome erhält sich in jenen tiefen Rückenmuskeln, welche Bestandteile zweier Segmente miteinander verbinden, in den Musculi intertransversarii, interspinales, rotatores breves und levatores costarum.

Bei 11—12 mm langen Embryonen beginnen die dem Ektoderm näher gelegenen Abschnitte der Myosepten zu schwinden, was zur Folge hat, daß

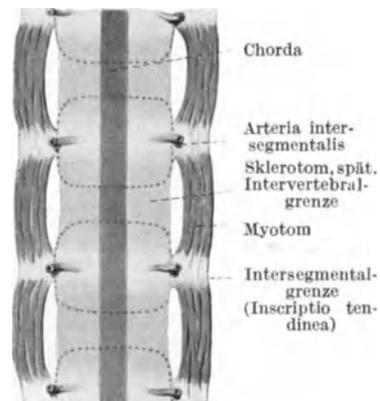


Abb. 657. Schematischer Horizontalschnitt durch die Wirbelanlagen und Myomeren. Die Sklerotome sind durch dunkle Tönung, die späteren Wirbelkörper durch gestrichelte Linien gekennzeichnet. Nach BRAUS.

sich die benachbarten Myotome miteinander verbinden. Der Schwund der Myosepten erfolgt derart, daß von der Tiefe, also von der Wirbelsäule, zur Haut zu immer mehr, gegen die Oberfläche zu sämtliche Myosepten verschwinden. Die oberflächlich gelegenen Abschnitte der Myotome jeder der beiden Körperseiten sind daher zu einer einheitlichen Muskelmasse, zu einer Myotomsäule (Abb. 659), miteinander verbunden; gegen die Wirbelsäule zu

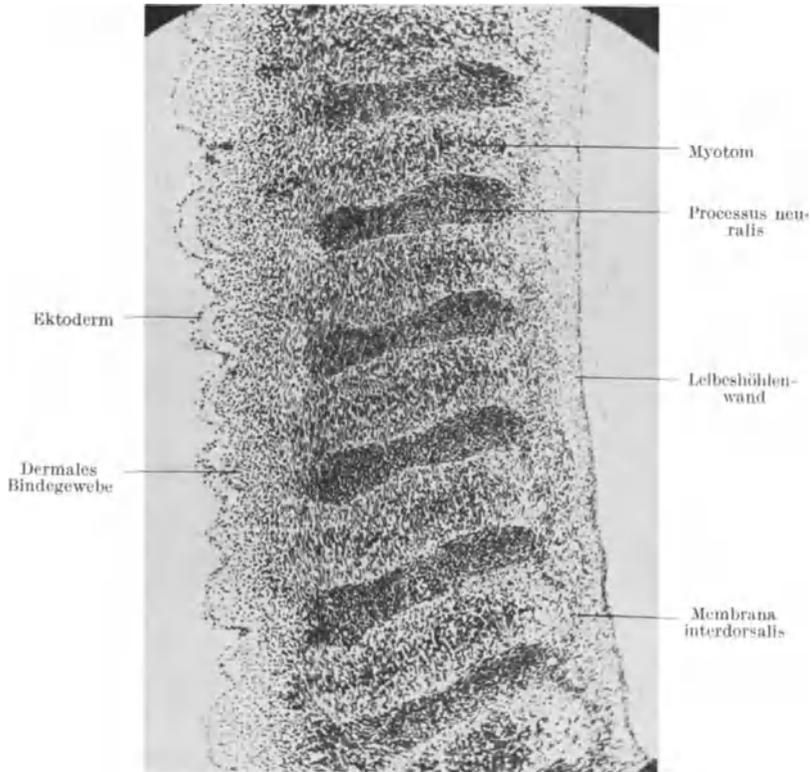


Abb. 658. Längsschnitt durch die Rumpfwand eines 9 mm langen menschlichen Embryo. 80fache Vergrößerung.

dagegen nimmt die Zahl der miteinander verwachsenen Myotome ab, die aus ihnen gebildeten Muskeln werden daher immer kürzer; die der Wirbelsäule unmittelbar anlagernden Myotome behalten alle ihre Myosepten, so daß aus ihnen die bereits genannten kürzesten segmentalen Rückenmuskeln entstehen. Die später über diesen kurzen Muskeln gelegenen längeren Muskeln entstehen durch longitudinale und tangential Abspaltung aus den beiden Myotomsäulen. Diese Abspaltung beginnt bei 11 mm langen Embryonen im kranialen Abschnitte der Myotomsäulen, von wo aus sie rasch in caudaler Richtung vorschreitet. Die so gebildeten Muskeln können nachträglich segmentiert werden.

Zu Anfang des 2. Monats beginnt sich von dem embryonalen Bindegewebe des unteren Hals- und des oberen Brustabschnittes aus die Fascia lumbodorsalis zu bilden. Sie grenzt die aus den Myotomen entstehenden Muskeln von jenen ab, welche aus anderen Anlagen stammen und welche sich später

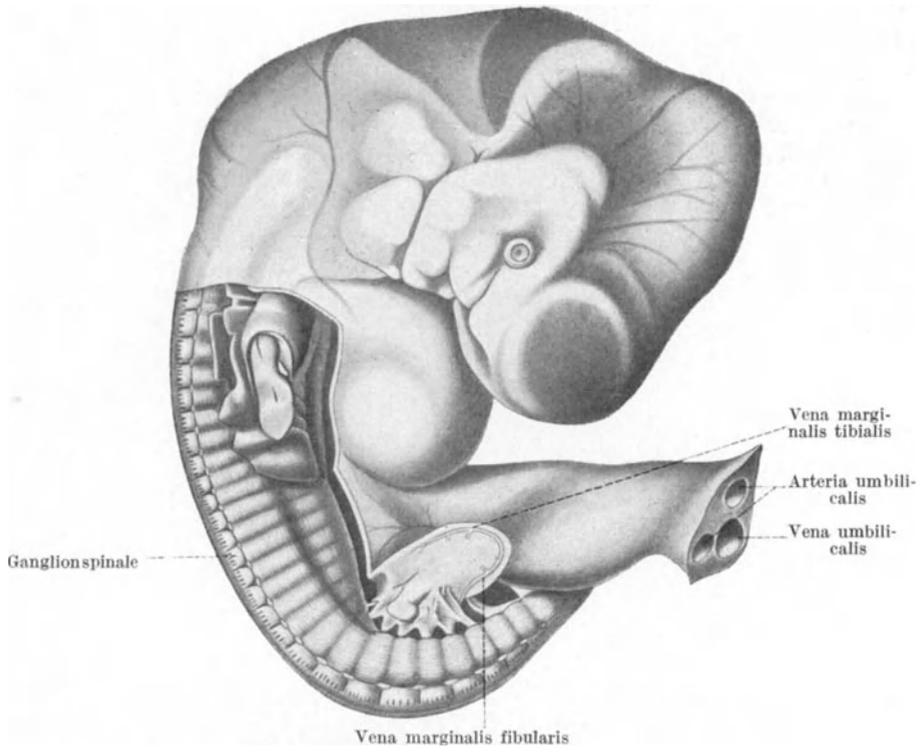


Abb. 659. Myotomsaule eines 9 mm langen menschlichen Embryo. Ausdehnung der Myotome in ventraler Richtung und Vormuskelanlagen in der Armgegend. Ein Teil des Arm- und Beinskelettes ist frei gelegt. Nach BARDEEN und LEWIS.

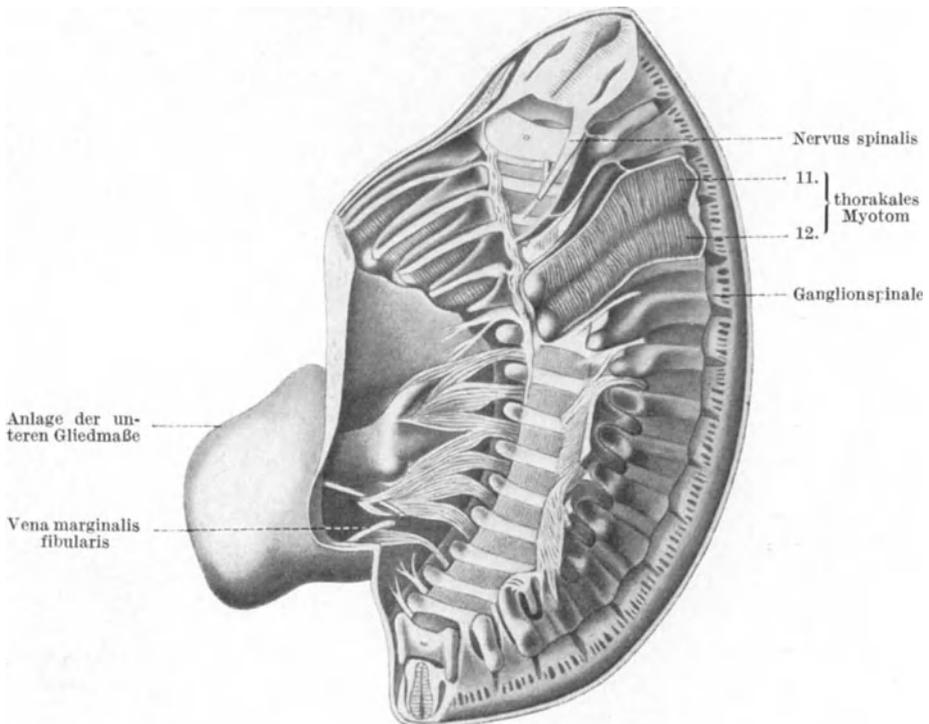


Abb. 660. Von einem 9 mm langen menschlichen Embryo. Auf der linken Seite ist das ventrale Vorwachsen des 11. und 12. thorakalen Myotoms dargestellt; auf der rechten Körperseite sieht man die Rippen, die Nn. intercostales, den Plexus lumbosacralis, in der Mitte die Wirbelkörper und die Zwischenscheiben. Nach BARDEEN und LEWIS.

über die von den Muskelplatten der Urwirbel aus entstandenen Rückenmuskeln legen: Der *Musculus trapezius* und *latissimus dorsi*, die *Musculi rhomboidei* und *serrati*.

Die thorako-abdominalen Muskeln entstehen dadurch, daß sich die Myotome ventralwärts in die Rumpfwand ausdehnen (Abb. 660). Dies erfolgt noch vor der Bildung der beiden Myotomsäulen. Die Myotome schieben sich teils zwischen, teils seitlich von den Rippen vor. Aus den zwischen den Rippen befindlichen Myotomabschnitten entwickeln sich am Anfange des 2. Monats die *Musculi intercostales*. Aus den seitlich von den Rippen sich vorschiebenden,

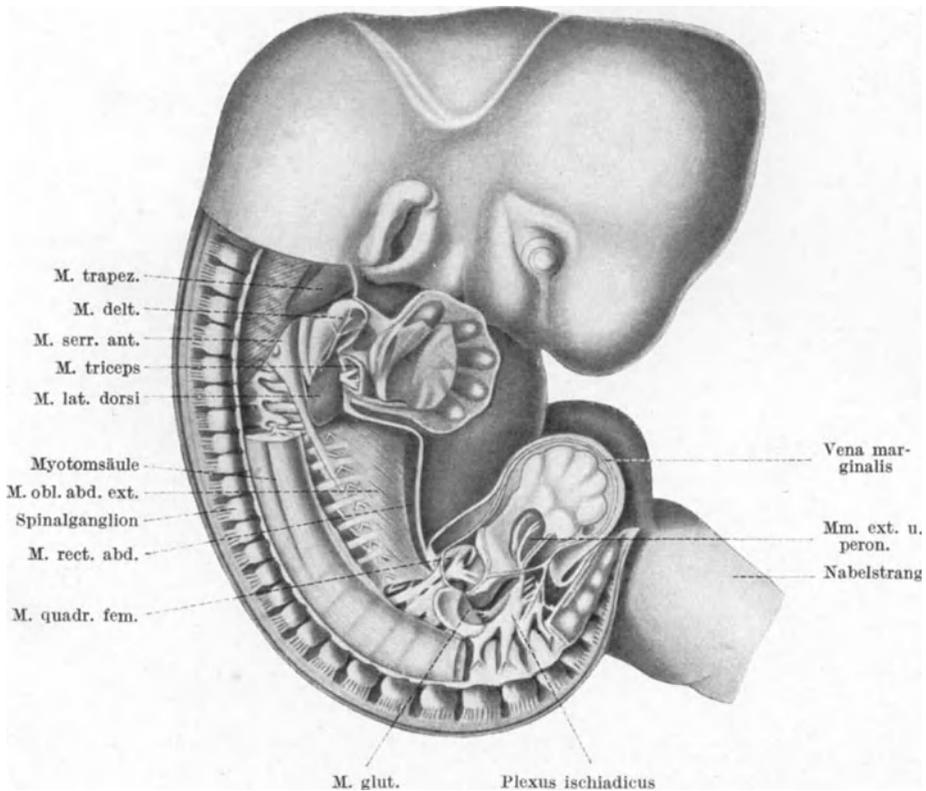


Abb. 661. Ein Teil der Muskeln der Rumpfwand und der Gliedmaßen, der Spinalganglien und der Nerven eines 11 mm langen menschlichen Embryo. Nach BARDEEN und LEWIS.

zu einer Einheit verbundenen Abschnitten entstehen durch tangentielle Abspaltung dorsal die *Musculi serrati posteriores*, ventral die *Musculi obliquus abdominis externus*, *obliquus abdominis internus* und der *Musculus transversus abdominis*; durch longitudinale Abspaltung des vorderen Randteiles dieser Muskelmasse entsteht der *Musculus rectus abdominis* (Abb. 661). Die Bauchmuskeln sind bereits bei 14–16 mm langen Embryonen gebildet, sie liegen jedoch noch lateral (Abb. 662, 616, 560) und rücken dann allmählich mit den vorderen Rippenenden gegen die ventrale Mittellinie vor. Ob die *Inscriptiones tendineae* im *Musculus rectus abdominis* Myosepten entsprechen, also auf die Entstehung dieses Muskels aus mehreren Myotomen hinweisen, ist fraglich.

Die prävertebralen Halsmuskeln entstehen dadurch, daß die oberen cervicalen Myotome zwischen den Querfortsätzen zur Vorderfläche der

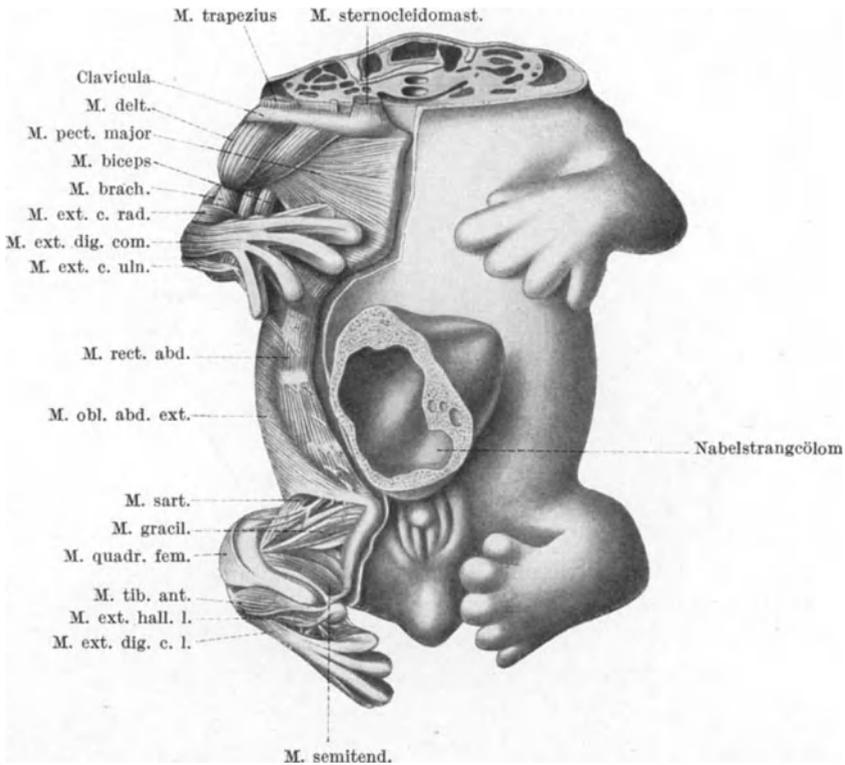


Abb. 662. Frontalansicht des Rumpfes und der Gliedmaßen eines 20 mm langen menschlichen Embryo; auf der rechten Seite sind die Muskeln und Nerven dargestellt; im quer durchschnittenen Nabelstrange das Nabelstrangcölium und die Nabelstranggefäße. Nach BARDEEN und LEWIS.

Halswirbelsäule vorwachsen und dort miteinander zu einem Längsmuskel verschmelzen. Dieser zerfällt hierauf in die bereits genannten Muskeln.

## b) Aus embryonalem Bindegewebe entstehende Muskeln.

### a) Die Muskeln des Kopfes und Rumpfes.

Die Kopfmuskeln entstehen aus mehreren Vormuskelmassen (Abb. 663, 664): Aus einer medial vom Augenbecher auftretenden Vormuskelanlage entwickeln sich die in der Augenhöhle befindlichen Muskeln. Aus der im Unterkieferfortsatze des 1. Kiemenbogens entstehenden Vormuskelmasse gehen die Kaumuskeln, der Musculus tensor tympani, tensor veli palatini und wahrscheinlich auch der Musculus mylo-hyoideus hervor; diese Muskeln bilden die Mandibularbogen- oder Trigeminiisgruppe. Aus der Vormuskelmasse des 2. Kiemenbogens gehen die vom Nervus facialis versorgten Muskeln hervor: Das Platysma, die mimische Gesichtsmuskulatur, der Musculus stapedius, stylohyoideus, der hintere Bauch des Musculus digastricus, vielleicht auch die Mm. levator veli palatini und uvulae — Hyoid- oder Facialisgruppe. Die Vormuskelmasse des 3. Kiemenbogens läßt die vom Nervus glossopharyngeus versorgten Pharynxconstrictoren, ferner den Musculus stylo-pharyngeus

und palatoglossus aus sich hervorgehen. Aus dem 4. Kiemenbogen entstehen die Kehlkopfmuskeln. Alle aus den Vormuskelmassen der Kiemenbogen entstehenden Muskeln werden zusammen als Kiemenbogenmuskeln bezeichnet. Aus

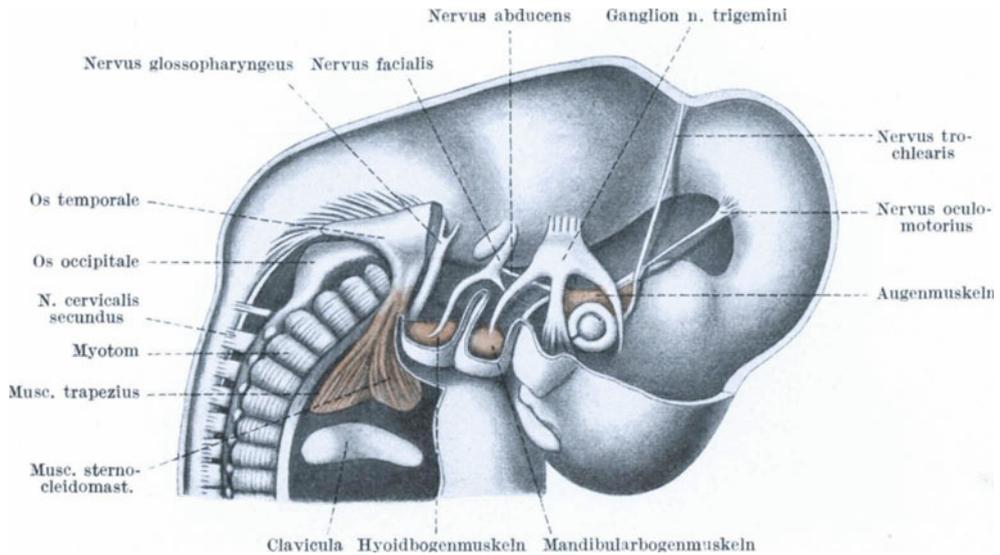


Abb. 663. Modell der Vormuskelanlagen des Kopfes, des Halses und der kranialen Myotome eines 9 mm langen menschlichen Embryo. Nach LEWIS.

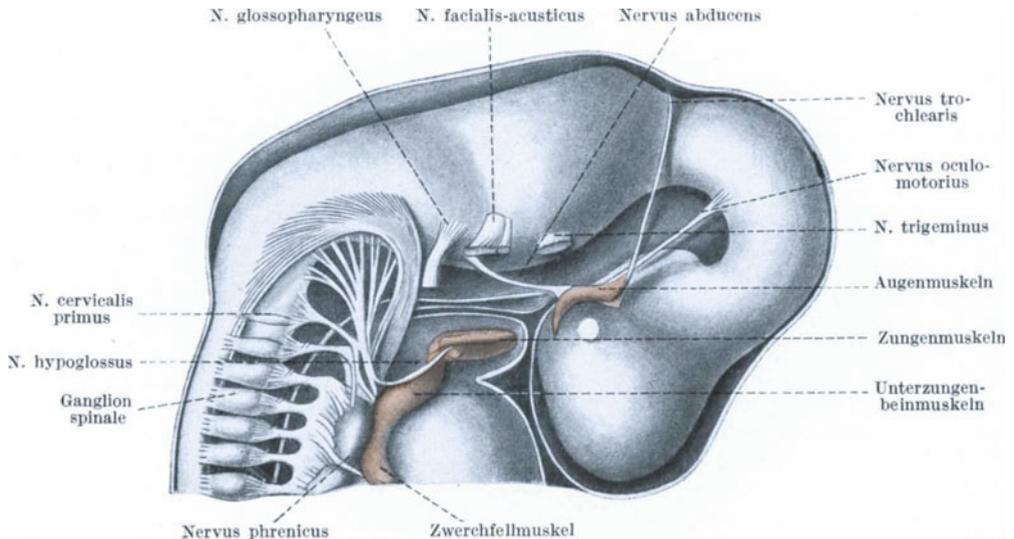


Abb. 664. Modell der Vormuskelanlagen des Auges, der Zunge, der Unterzungenbein- und Zwerchfellmuskeln eines 9 mm langen menschlichen Embryo. Nach LEWIS.

einer den occipitalen Segmenten entsprechenden Vormuskelmasse entstehen der Musculus sternocleidomastoideus und der Musculus trapezius, welche zum Schultergürtel abwandern. Ob aus dieser Muskelmasse auch die Zungenmuskeln hervorgehen, ist fraglich.

Die Vormuskelmasse für die Augenmuskeln tritt bei etwa 7 mm langen Embryonen als eine Verdichtung des embryonalen Bindegewebes medial vom Augenbecher, zwischen dem Augenbecherstiele und dem Ganglion n. trigemini auf. In das vordere Ende dieser Muskelanlage tritt zuerst der N. oculomotorius, dann der N. trochlearis, in das hintere Ende der N. abducens ein. Bei 9 mm langen Embryonen beginnt sich die Vormuskelmasse in die von den einzelnen Nerven versorgten Muskeln zu teilen. Diese wachsen nach vorne auf die Sklera, nach hinten auf die Umrandung des Foramen opticum zu. Bis auf den Musculus obliquus inferior, welcher sich etwas später vom Musculus rectus inferior trennt, sind bei 14 mm langen Embryonen alle Augenmuskeln ausgebildet.

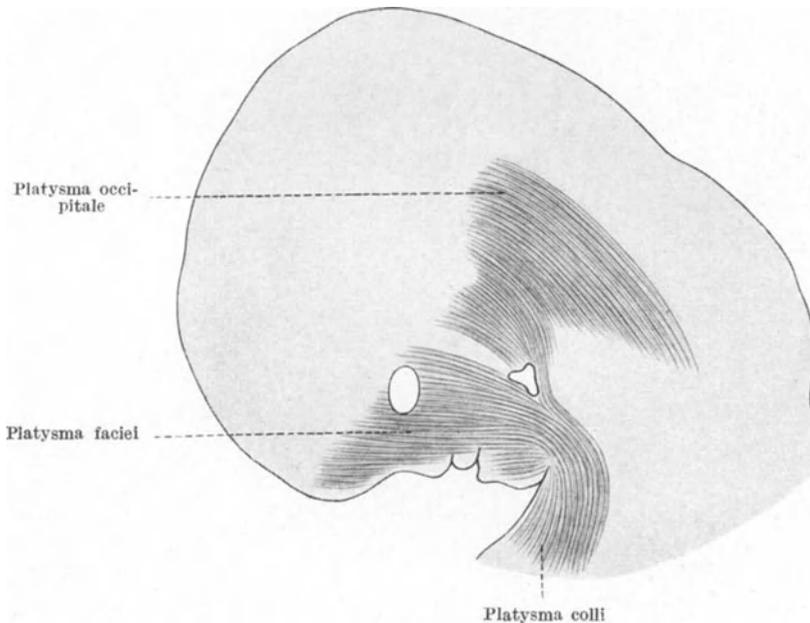


Abb. 665. Oberflächliche Schichte der Platysmamuskulatur eines menschlichen Embryo von 6 Wochen. 8fache Vergrößerung. Mit Benützung der Abbildung von FUTAMURA.

Die Entwicklung der Mandibularbogenmuskeln beginnt bei etwa 9 mm langen Embryonen mit einer Verdichtung des Gewebes in der Mitte des Unterkieferfortsatzes um das Ende des Ramus mandibularis n. trigemini. Bei 12 mm langen Embryonen teilt sich diese Vormuskelanlage in drei Schenkel. Aus dem oberen Schenkel entsteht der M. temporalis, aus dem unteren äußeren Schenkel der Musculus masseter, aus dem unteren inneren Schenkel entstehen die beiden Mm. pterygoidei. Aus diesem unteren inneren Schenkel gehen wahrscheinlich auch die Mm. tensor tympani, tensor veli palatini und der M. mylohyoideus hervor. Bei 20 mm langen Embryonen sind die Kaumuskeln bereits gebildet, wenn auch ihre Gestalt noch nicht ganz der späteren entspricht. Diese unvollkommene Ausbildung der Muskeln ist eine Folge des noch nicht genügend ausgebildeten Kieferskelettes und des noch nicht hergestellten Größenverhältnisses zwischen dem Hirn- und dem Gesichtsschädel. Im Vergleiche mit seiner späteren Ausbildung ist der M. temporalis noch sehr klein; er wächst in gleichem Maße wie die Seitenfläche des Schädels, auf welcher er — unter gleichzeitiger Verbreiterung — nach aufwärts vorrückt.

Die Hyoidbogenmuskeln entstehen aus einer im ventro-lateralen Abschnitte des 2. Kiemenbogens sich ausbildenden Vormuskelmasse, in welche der N. facialis eintritt, um sich in ihr pinselförmig auszubreiten. Die Vormuskelmasse selbst wächst nach vorne, dorsal-, ventralwärts und gegen die Schulter hin vor und breitet sich auf dem Kopfe und Halse als zunächst beiden gemeinsames, einheitliches Platysma aus. Dieses sondert sich hierauf in drei Abschnitte (Abb. 665): In das Platysma colli am Halse; hinter der Anlage des äußeren Ohres in das Platysma occipitale, aus welchem infolge von Rückbildung

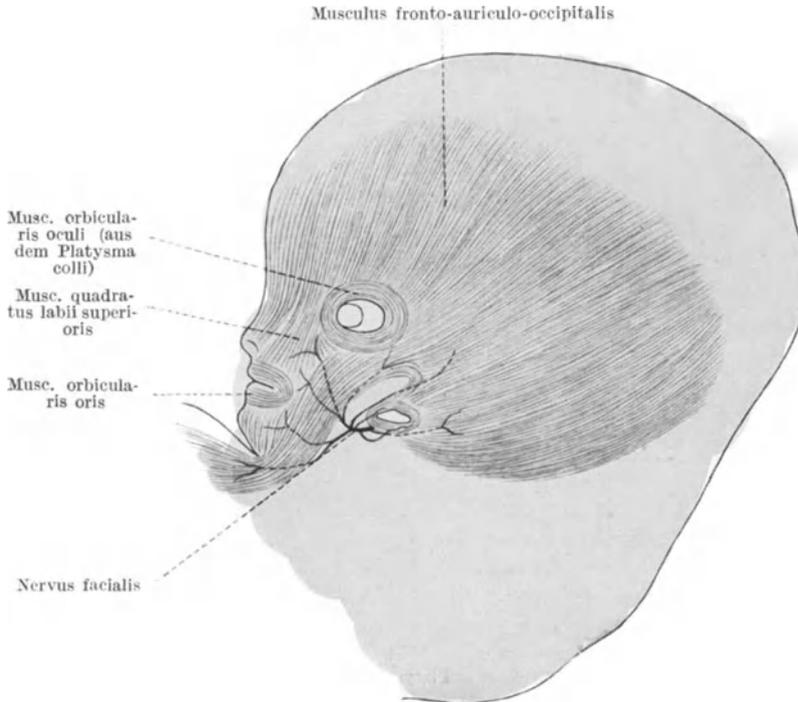


Abb. 666. Die oberflächliche Platysmamuskulatur eines 7 Wochen alten menschlichen Embryo. 8fache Vergrößerung. Mit Benützung einer Abbildung von FUTAMURA.

einzelner Abschnitte drei Muskeln herausgeschnitten werden, nämlich der M. auricularis posterior, der M. transversus nuchae und der M. occipitalis; vor dem äußeren Ohre in das Platysma faciei, das selbst wieder in eine oberflächliche und eine tiefe Schichte zerfällt. Die oberflächliche Schichte vereinigt sich bei 7 mm langen Embryonen über dem äußeren Ohre mit dem Platysma occipitale zu einem einheitlichen Muskel, dem Musculus fronto-auriculo-occipitalis (Abb. 666). Die Verbindung zwischen dem Platysma colli und dem Platysma occipitale schwindet, wodurch der M. occipitalis seine hintere Begrenzung erhält. Ebenso schwindet der mittlere über dem Scheitel befindliche Teil des M. fronto-auriculo-occipitalis, wodurch erst der frontale und der occipitale Abschnitt des M. epicranii voneinander gesondert werden, und zwar durch den Mittelteil der Galea aponeurotica. Aus dem erhalten bleibenden Abschnitte des M. fronto-auriculo-occipitalis sondern sich dann der M. frontalis, orbicularis oculi, auricularis superior und anterior, der mediale und laterale Randteil des M. quadratus labii superioris, der M. orbicularis oris, quadratus

labii inferioris und der *M. mentalis*. Die tiefe Schichte des *Platysma*, der *Sphincter colli*, wächst unter der oberflächlichen in das Gesicht ein und sondert sich dort, schon in der 7. Woche, noch vor der Differenzierung der oberflächlichen *Platysmaschichte*, in den *M. orbicularis oris*, ferner in Ringmuskeln um die Mund-, Nasen- und Ohröffnung (Abb. 667). Diese Ringmuskeln schwinden und werden durch neue, bleibende Muskeln ersetzt, welche, wie früher erörtert wurde, von der oberflächlichen *Platysmaschichte* entstehen. Von der tiefen Schichte entstehen der mittlere Abschnitt des *M. quadratus labii superioris*

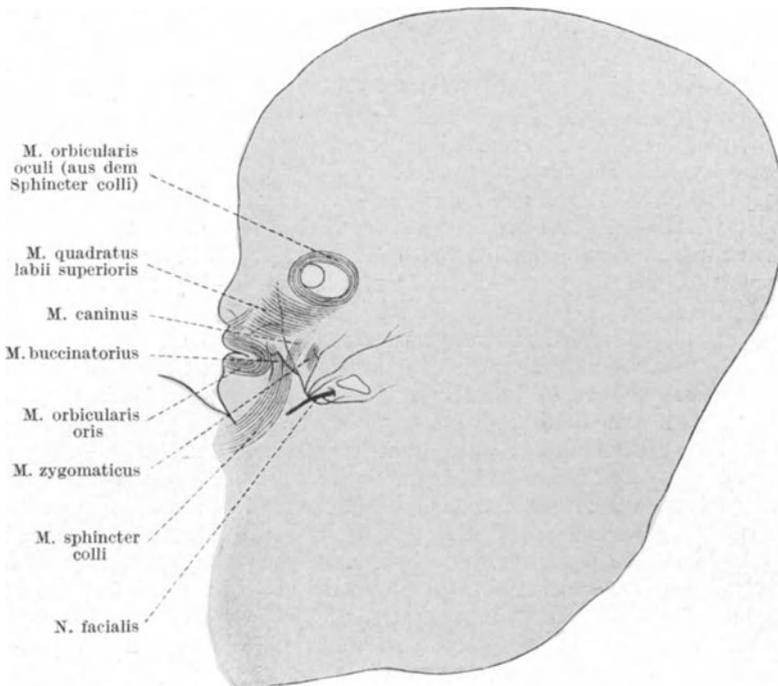


Abb. 667. Tiefe Schichte der *Platysmamuskulatur* des Embryo der Abb. 666.

der *M. zygomaticus*, *caninus*, *nasalis*, die *Mm. incisivi superiores* und *inferiores*, der *M. buccinator*, durch Abspaltung vom *M. caninus* der *M. triangularis* und durch Abspaltung von diesem der *M. risorius*. — Der mediale Randabschnitt des *Platysma* liegt dem seitlichen Rande des REICHERT'schen Knorpels an. Er verdickt sich, trennt sich vom *Platysma* ab und läßt den *M. stapedius*, *stylohyoideus* und *digastricus* aus sich hervorgehen. Der *M. digastricus* ist ursprünglich einfach, schnürt sich aber in der 8.—9. Woche in seiner Mitte ein, wodurch er zwei Bäuche erhält. Erst dann wächst in den vorderen Bauch der *Ramus mylohyoideus* des *N. trigeminus* ein, während der hintere Bauch den ursprünglichen Nerven des *M. digastricus*, den *N. facialis*, behält. — Ob der *M. levator veli palatini* und der *M. uvulae* aus dem 2. Kiemenbogen entstehen, ist nicht sichergestellt. — Entsprechend der paarigen Anlage der *Uvula* ist auch die Anlage des *M. uvulae* eine paarige. Erst nach völliger Vereinigung der beiden Gaumenplatten wird sie unpaar.

Im 3. Kiemenbogen bildet sich bei 9 mm langen Embryonen eine Vor-muskelmassse aus, zu welcher der *N. glossopharyngeus* zieht. Mit dem im *Sinus*

cervicalis versinkenden 3. und 4. Kiemenbogen sinkt sie in die Tiefe, wo sich die in den ventralen Abschnitten dieser beiden Kiemenbogen vorhandenen Vormuskelanlagen zu einer Masse vereinigen, aus welcher die Kehlkopfmuskeln hervorgehen. Die vom N. glossopharyngeus versorgten, aus dem 3. Kiemenbogen entstehenden Muskeln (*M. stylopharyngeus* und *Pharynxconstrictoren*) sind bereits bei 11 mm langen Embryonen ausgebildet; die übrigen, vom N. vagus versorgten Muskeln erscheinen bald danach.

Die Zungenmuskeln entstehen entweder von der occipitalen Vormuskelanlage oder im Mesoderm des Mundhöhlenbodens selbst. In späteren Stadien besteht ihre Anlage aus zwei bilateralen Massen, welche zwischen der Mandibula und dem Zungenbein liegen (Abb. 664) und in deren hintere Enden die Nn. hypoglossi eintreten. Bei 11 mm langen Embryonen sondern sich diese beiden Massen in je eine medio-ventrale und eine dorso-laterale Abteilung. Aus der ersten gehen die *Mm. genioglossi* und *geniohyoidei*, aus der zweiten die *Mm. hyo-*, *stylo-* und *chondroglossi* hervor. Bei 20 mm langen Embryonen sind diese Muskeln bereits ausgebildet.

Die Anlagemasse der Zungenmuskeln geht nach hinten in die Vormuskelanlage der Unterzungenbeinmuskeln und des Zwerchfelles über (Abb. 664). Diese Vormuskelanlage erscheint bei 7 mm langen Embryonen unterhalb der vier kranialen Cervicalmyotome. Bei 11 mm langen Embryonen ist ihre vordere Abteilung in Muskeln gesondert, welche kranialwärts konvergieren, caudal durch das Herz auseinandergedrängt werden; entsprechend dem caudalen Abstiege des Herzens nähern sich die Muskeln einander und sind als *Mm. sternohyoidei*, *sternothyreoidi* und *omohyoidei* bei 20 mm langen Embryonen bereits ihrer Form nach ausgebildet.

Die caudale Abteilung der genannten Vormuskelmasse (Abb. 664) gibt sich als Anlage des Zwerchfellmuskels dadurch zu erkennen, daß der N. phrenicus in sie eintritt. Sie verschiebt sich caudalwärts, ist bei 11 mm langen Embryonen in der Brust angelangt und befindet sich bei 15 mm langen Embryonen bereits an ihrer bleibenden Lagestätte. Die beiderseitigen Anlagen vereinigen sich auf dem Septum transversum miteinander zum Zwerchfellmuskel (Abb. 618). Der hauptsächlich vom 4. Cervicalnerven stammende N. phrenicus verlängert sich entsprechend der Wanderung der Zwerchfellanlage; sein Verlauf gibt daher den Weg an, welchen diese Anlage zurückgelegt hat.

Bei 7 mm langen Embryonen bildet sich ventral von den beiden letzten Occipital- und den beiden ersten Cervicalmyotomen eine vom N. accessorius versorgte Vormuskelanlage aus, welche gegen die Armanlage vorwächst. Bei 9 mm langen Embryonen beginnt sie sich an ihrem caudalen Abschnitte in zwei Muskeln zu teilen, die bei Embryonen von 16 mm Länge vollkommen voneinander getrennt sind. Es sind dies der *M. trapezius* und der *M. sternocleidomastoideus* (Abb. 663). Der Trapezius wächst zunächst auf die — in dieser Zeit weiter kranialwärts als später liegende — Clavicula zu, erst später (bei 16 mm langen Embryonen) erreicht er die Scapula, die Rippen, die Wirbel und das Hinterhauptbein. Der *M. sternocleidomastoideus* hat bereits bei 14 mm langen Embryonen seine Endpunkte erreicht. Die Sonderung dieser beiden Muskeln in ihre Teile und das Eindringen von Spinalnervenzweigen in sie erfolgt später.

In einer ventral von den vier caudalen Cervicalmyotomen liegenden Vormuskelmasse beginnen sich bei 9 mm langen Embryonen die *Mm. scaleni*, *rhomboidei* und der *M. serratus anterior* (Abb. 661) zu differenzieren. Die *Mm. rhomboidei* überdecken zuerst nur den kranialen Abschnitt des *M. serratus posterior superior*; sie rücken aber mit dem Schultergürtel nach abwärts und verdecken dabei einen immer größer werdenden Anteil des *M. serratus*.

Der *M. subclavius* entwickelt sich *in situ* und ist bei 14 mm langen Embryonen bereits abgrenzbar. Da die *Clavicula* ursprünglich mehr kranial liegt, also von der 1. Rippe weiter entfernt ist und da diese mit der Sternalleiste noch nicht weit ventralwärts vorgewachsen ist, verlaufen die Fasern des *M. subclavius* zunächst in kranio-caudaler Richtung; erst nach Annäherung der *Clavicula* an die erste Rippe und nach deren ventralem Vorwachsen nehmen sie eine mehr horizontale Verlaufsrichtung an.

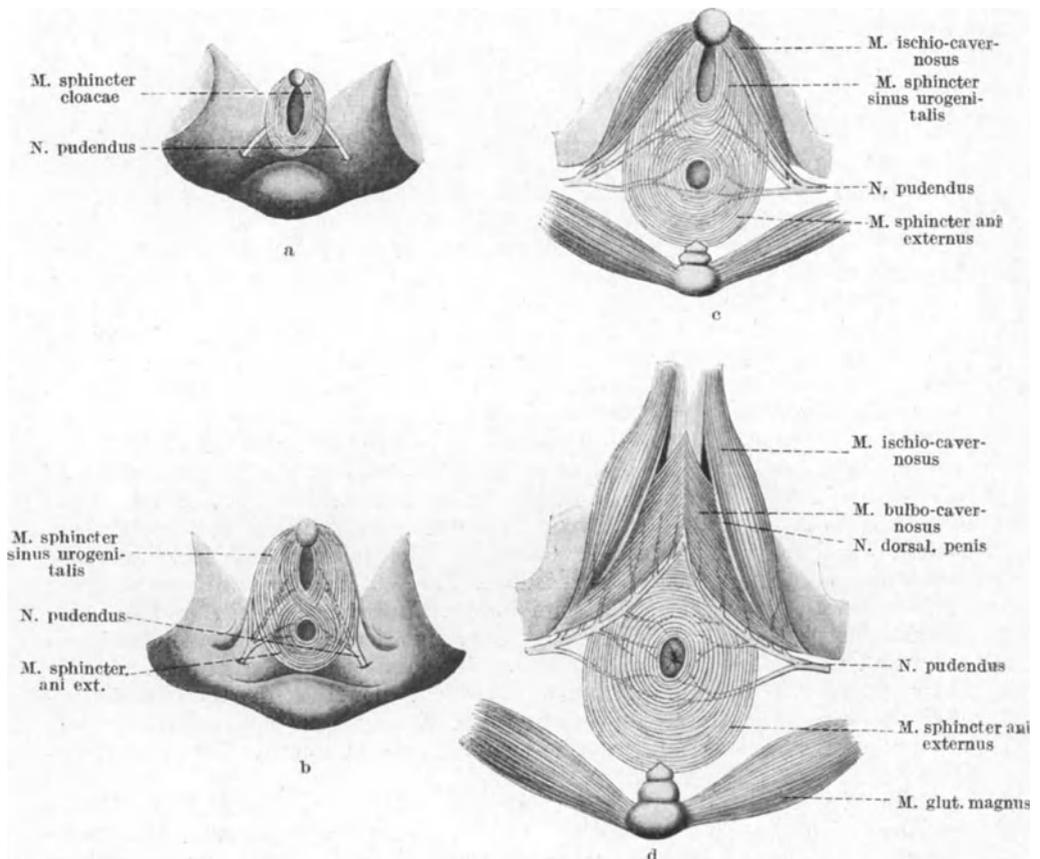


Abb. 668. Die Entwicklung der Dammuskeln. a 2 Monate, b 3 Monate, c 4–5 Monate, d 5 Monate alter Embryo. Nach POPOWSKI.

Die *Mm. pectoralis major* (Abb. 662) und *minor* entstehen aus einer bei 9 mm langen Embryonen auftretenden Vormuskelanlage an der medialen Seite der Armknospe, mit deren Muskelmasse sie auch in Verbindung stehen. Diese Anlage verbreitert sich auf der Brustwand und beginnt sich in ihrem kranialen Abschnitte bei 14 mm langen Embryonen in ihre beiden Muskeln zu sondern, welche Sonderung bei 16 mm langen Embryonen bereits vollzogen ist. Nachträglich trennen sich die beiden Muskeln in einzelne Bündel. Bei dem *M. pectoralis major* kommt es zur Überlagerung der Fasern, und zwar dadurch, daß die oberflächlichen Fasern jedes der Muskelbündel weiter caudalwärts als die tiefen Fasern vorrücken.

Die Dammuskeln (Abb. 668) werden im 2. Monate in Form eines *in situ* entstehenden Hautmuskels, des *M. sphincter cloacae*, angelegt. Dieser teilt

sich im 3. Monate entsprechend der Aufteilung der Kloake in den *M. sphincter ani externus* und in den *M. sphincter sinus urogenitalis*. Nach der Ausbildung der äußeren Geschlechtsorgane sondert sich der *M. sphincter sinus urogenitalis* im 4.—5. Monat in den *M. sphincter urethrae membranaceae* und in die *Mm. ischio- und bulbocavernosus*. Als letzter entsteht durch Abspaltung vom *M. bulbocavernosus* der *M. transversus perinei profundus*.

Der *M. levator ani* hat eine andere Herkunft und auch eine andere Nervenversorgung als die Dammuskeln. Er entsteht gemeinsam mit dem *M. coccygeus* und rückt dann erst in seine spätere Lage.

### β) Die Muskeln der Gliedmaßen.

Die Armmuskeln. Von den Muskeln des Schultergürtels und der freien oberen Gliedmaße entstammen einige — bereits genannte — den Vormuskelmassen des Hinterhauptes und der Cervicalregion, die übrigen entstehen in situ aus dem Mesoderm der Armanlage. Andererseits breiten sich einige aus dem Mesoderm der Armanlage entstandene Muskeln auch auf dem Rumpfe aus (Abb. 659).

Die Bildung der in situ in der Armanlage entstehenden Muskeln und Sehnen erfolgt auf der Streckseite um ein wenig früher als auf der Beugeseite. Bei 20 mm langen Embryonen besitzen die Armmuskeln bereits im wesentlichen dieselbe Form und Ausdehnung wie beim Erwachsenen. Ihre Entwicklung erfolgt von mehreren Vormuskelmassen (Abb. 378) aus:

Aus einer gemeinsamen Vormuskelmasse entstehen der *M. deltoideus*, *teres minor*, *supra- und infraspinatus*. Der *M. supraspinatus* liegt ursprünglich auf der Vorderfläche der Scapula und schiebt sich dann über den oberen Rand der Scapula nach oben-hinten vor. Die *Mm. subscapularis* und *triceps* entstehen aus besonderen Vormuskelanlagen, die *Mm. biceps*, *coracobrachialis* und *brachialis* aus einer gemeinsamen Anlage. Die Vormuskelanlage der Strecker des Unterarmes teilt sich bei 11 mm langen Embryonen in eine radiale, eine oberflächliche und eine tiefe Muskelgruppe, jene der Beuger in eine oberflächliche und eine tiefe Gruppe. Die *Mm. lumbricales* entstehen in situ. Aus je einer gemeinsamen Vormuskelanlage entstehen die Muskeln des Kleinfinger- und Daumenballens, diese jedoch ohne den *M. adductor pollicis*. Dieser entstammt den *Mm. interossei*, welche sich bei 16 mm langen Embryonen entwickeln.

Die Muskeln der unteren Gliedmaße. Die Muskeln des Beines beginnen sich bei Embryonen von 11 mm Länge im proximalen Abschnitte der um die axiale Skelettanlage befindlichen Vormuskelmasse zu entwickeln (Abb. 661).

Eine am distalen Beckenende auftretende Vormuskelmasse teilt sich in eine obere und eine untere Abteilung. Aus der oberen Abteilung entstehen der *M. gluteus minimus*, *gluteus medius*, *tensor fasciae latae* und *piriformis*. Die *Mm. glutei* breiten sich auf dem Hüftbeine aus, der *M. tensor fasciae latae* sondert sich vom *M. gluteus medius* ab und verschiebt sich vom Trochanter major zur Fascia lata. Aus der unteren Abteilung der Vormuskelmasse entsteht der *M. gluteus magnus*, ferner aus besonderen Bündeln der *M. quadratus femoris*, *obturator internus* und die *Mm. gemelli*: der *M. obturator internus* verschiebt sich auf das Foramen obturatum.

An der ventralen Seite des Oberschenkels entsteht eine Vormuskelmasse, welche sich bei 11 mm langen Embryonen in die *Mm. iliopsoas*, *iliopectineus*, *quadriceps femoris* und *sartorius* zu sondern beginnt. Die beiden ersterwähnten Muskeln breiten sich auf dem Hüftbeine bis zur Wirbelsäule und distalwärts

bis zum Trochanter minor aus. Der *M. quadriceps femoris* und *sartorius* entstehen aus einer gemeinsamen Masse. Nach ihrer Sonderung sind die beiden Muskeln fast gleich groß, doch übertrifft der *Quadriceps* bereits im 4. Monate den *Sartorius* an Masse, wenn auch das bleibende Massenverhältnis erst zur Zeit der Geburt erreicht wird. Die Sonderung des *Quadriceps* in seine Teile beginnt bereits bei Embryonen vom Ende des 2. Monates.

Aus einer im medialen Abschnitte des Oberschenkels auftretenden Vormuskelmasse beginnen sich bei 11 mm langen Embryonen der *M. adductor longus* und *brevis*, der *M. obturator externus* und der *M. adductor minimus* zu entwickeln (vgl. Abb. 662).

Die an der Hinterseite des Oberschenkels befindliche Vormuskelmasse ist bereits bei 14 mm langen Embryonen in die *Mm. semimembranosus*, *semitendinosus*, *biceps* und *adductor magnus* gesondert.

Am Unterschenkel entsteht eine für die Extensoren und für die *Mm. peronei* gemeinsame und eine für die Beugemuskeln bestimmte Vormuskelanlage. Die *Mm. peronei* trennen sich in der 6. Woche von den Streckern. Die Sonderung der Beugemuskeln in eine oberflächliche und eine tiefe Gruppe ist bei 14 mm langen Embryonen bereits vorhanden.

Die Muskeln des Fußes differenzieren sich *in situ*, verschieben sich aber später zum Teile. So entstehen sämtliche *Mm. interossei* auf der plantaren Seite, dann erst wandern die dorsalen *Mm. interossei* zum Fußrücken. Auch die *Mm. lumbricales*, welche aus einer gemeinsamen Anlage im distalen Abschnitte der Metatarsen entstehen, wandern auf die Sehnen des *M. flexor digitorum longus* zu.

### Beziehungen zwischen Muskel und Nerv.

Frühzeitig treten die Nerven in die Muskelanlagen ein. Gelangen — abnormer Weise oder im Experimente — von fremden Rückenmarksabschnitten stammende Nerven zu einem Muskel, so gehen auch sie mit dem Muskel eine funktionelle Verbindung ein.

Die Eintrittsstelle des Nerven entspricht dem geometrischen Mittelpunkte des Muskels oder sie liegt — bei den Gliedmaßenmuskeln — an der Grenze zwischen dem proximalen und mittleren Drittel. Die weitere Entwicklung des Muskels erfolgt entsprechend der Verteilung und Verzweigung des Nerven in der Muskelanlage.

Die Entstehung der Muskelanlagen und ihre Differenzierung in Muskeln und Muskelgruppen erfolgt jedoch unabhängig von den Nerven, also als Selbstdifferenzierung: Schneidet man ein Stück des Rückenmarkes, aus welchem noch keine motorischen Nervenfasern hervorgesproßt sind, aus dem Körper eines Amphibienembryo aus, so entwickeln sich dennoch auch jene Muskeln, die infolge der Entfernung des Rückenmarkes keine Nerven erhalten. Bei manchen Eiarten ist ein für die Selbstdifferenzierung der Muskeln bestimmtes Material — das *Myoplasma* (Abb. 46) — bereits im befruchteten Ei vorhanden.

Die den Muskel besonders kennzeichnende Eigenschaft der Contractilität macht sich schon vor dem Einwachsen der Nerven geltend, da Zusammenziehungen des Muskels schon in dieser Zeit möglich sind.

Erst nach der vollen Ausbildung des Muskels bildet sich eine Abhängigkeit des Muskels vom Nervensystem aus.

Werden mehrere Muskeln von einem einzigen Nerven versorgt, so deutet dies auf eine gemeinsame Muskelanlage hin. Dies gilt z. B. von den vom *N. oculomotorius* versorgten Augenmuskeln, von den vom *N. trigeminus* innervierten Kaumuskeln. Wird andererseits ein Muskel von zwei oder mehr Nerven

versorgt, wie z. B. die Bauchmuskeln, so kann dies davon herrühren, daß der betreffende Muskel aus mehr als einer Anlage entstanden ist; doch kann es sich auch um nachträgliches Eindringen von Nerven handeln, wie z. B. bei dem vorderen Bauche des *M. digastricus* oder beim *M. trapezius*. Im allgemeinen wird jeder der von den Rückenmarksnerven innervierten Muskeln von mehr als einem Spinalnerven versorgt. Die Art des Zustandekommens dieser Polyneurie wurde bereits bei der Besprechung der Entwicklung der Nerven erörtert. Die Muskeln entstehen ja auch — mit Ausnahme der tiefsten Rückenmuskeln — aus mehreren Myotomen, erhalten demnach, da jedem Myotom ein Spinalnerv entspricht, auch eine entsprechend große Zahl von Nerven. Die Nervenzellen im Rückenmarke, von welchen diese Nerven ausgehen, stellen den Muskelkern dar und dieser erstreckt sich der Polyneurie des Muskels gemäß über mehrere Segmente.

Da viele Muskeln ihre Lage ändern, müssen auch ihre bereits in die Anlage der betreffenden Muskeln eingetretenen Nerven diese Wanderung mitmachen, sie müssen sich daher verlängern. So wächst der *N. phrenicus* mit dem Zwerchfellmuskel von der Mitte der Cervicalregion bis zur endgültigen Lagestätte des Zwerchfelles herab und der *N. facialis* dringt mit dem *Platysma* aus dem 2. Kiemenbogen vor, um sich auf dem Kopfe entsprechend der Aufteilung des *Platysma faciei* in einzelne Muskeln zu verzweigen. Diese Wanderung der Nerven muß keine passive sein, d. h. die Nerven müssen nicht deshalb in die Länge wachsen, weil sie in der wandernden Muskelanlage fest verankert sind — es ist vielmehr auch möglich, daß die wandernde Muskelanlage die auf ihrem Wege befindlichen Plasmodesmen (S. 185, 465) derart beeinflußt, daß diese den Nerven zum Wachstum längs ihnen veranlassen. Der Nerv würde also in diesem Falle aus eigener Kraft der Muskelanlage folgen, wenn auch die Beeinflussung der Plasmodesmen durch die wandernde Muskelanlage für die Verlängerung des Nerven notwendig wäre.

# Sachverzeichnis.

- Abdominalschwangerschaft 65.  
Abortiveier 29.  
Abraxastypus 662.  
Abschnitt, inter-, prä-, postmenstrueller 223.  
Achsenfaden 43.  
Adamantoblasten 295.  
Adenohypophyse 315.  
Adenomere 185.  
Äquationsteilung 27.  
Äquipotenz 82.  
Affinität, sexuelle 60.  
Afterbucht 192, 346.  
Aftergrube 346, 661.  
Aftermembran 346, 639.  
Afteröffnung 347.  
Afterstrang 347.  
Ahnenplasma 54.  
Akrosom 41.  
Allantochorion 203.  
Allantois 200, 252.  
Allantoisblase 200.  
Allantoisbucht 199.  
Allantoisgang 200, 253.  
Allantoisgefäße 201.  
Allantoishöcker 200.  
Allantoiskreislauf 201, 702.  
Allantoisplacenta 217.  
Allantoisstiel 203.  
Allantoisstrang 253.  
Altersbestimmung der Embryonen 270.  
Alveolen 306.  
Amboß 769.  
Ameloblasten 295.  
Ammons wulst 432.  
Amnion 123, 198, 206, 245.  
Amnionepithel 109.  
Amnionfalte, SCHULTZESCHE 249.  
Amnionfalten 113, 197.  
Amniongang 208.  
Amnionhöhle 123, 246.  
Amnionnabel 208.  
Amnionnaht 197, 198.  
Amnionsack 123, 198.  
Amnionscheide 253.  
Amnionspitze 202.  
Amnionstrang 208.  
Amniontrichter 202.  
Amnionwasser 199, 246.  
Amnionzipf 202.  
Amnionzotten 246.  
Amnioten 196.  
Amöbocyten 676.  
Amphigastrula 97.  
Amphikaryon 49.  
Amphimixis 53, 54.  
Ampullen der Niere 597.  
Analbucht 346.  
Analhöcker 661.  
Analkanal 347.  
Analmembran 639.  
Analplatte 640.  
Analring 661.  
Anamnier 196.  
Anamnioten 196.  
Anastomosis intercardinalis 731.  
— intercava 728.  
Androgenese 63.  
Angioblast 671.  
Angioblasten 677.  
Angiothel 671.  
Anhangsorgane, embryonale 196.  
Animalkulisten 10.  
Anlage 81.  
Anlagenplasma 54.  
Annulus fibrosus 698.  
— tympanicus 548, 772.  
Antrum hyaloideum 471.  
Aorta 704.  
Aortenbogen 325, 704.  
Apertura medialis, lateralis 416.  
Aplacentalia 217.  
Apophyse 747.  
Apophysenkern 747.  
Appendices epididymidis, epophori 592.  
Arachnoidea 446.  
Arbeitszelle 172.  
Archenteron 92.  
Archigastrula 92.  
Archigonie 7.  
Area chorioidea 433.  
— embryonalis 111, 116.  
— germinativa 116.  
— infranasalis 506.  
— mesobranchialis 324.  
— nasalis 501.  
— opaca 109, 193.  
— pellucida 109.  
— polaris 28.  
— primitiva 104.  
— triangularis 506.  
— vasculosa 193, 672.  
— vitellina 109, 193.  
Arteria anonyma 707.  
— basalis 717.  
Arteria brachialis 718.  
— carotis 706, 716.  
— caudalis 705.  
— coeliaca 710.  
— hyaloidea 480.  
— iliaca communis 708, 719.  
— ischiadica 719.  
— lentis 480.  
— mesenterica 710, 712.  
— omphalo-mesenterica 192, 248, 712.  
— saphena 719.  
— stapedia 717.  
— subclavia 708, 718.  
— vertebralis 716, 717.  
— vitellina 192.  
Arteriae allantoideae 203.  
— intestinales 710.  
— mesonephridicae 714.  
— splanchnicae 710.  
— umbilicales 203, 712.  
Arterien, utero-placentare 239.  
Arterienbogen 325, 704.  
Arterwachsen 2.  
Arytänoidwulst 372.  
Arywulst 372.  
Ascensus medullae spinalis 409.  
Atavismus 169, 333, 573, 778.  
Atresie der Follikel 34.  
Atrioventrikularbündel 698.  
Atrioventrikularfurche 684.  
Atrioventrikularöffnung 684.  
Atrium bursae omentalis 387.  
— commune 684.  
— dextrum, sinistrum 687.  
Attraktionskegel 49.  
Augenbecher 467, 470.  
Augenbecherspalte 473.  
Augenbecherstiel 470.  
Augenblase 260, 468.  
Augenblasenstiel 468.  
Augenkammern 488, 489.  
Augenlider 490.  
Augenmuskeln 494.  
Augennasenfurche 264, 508.  
Augen-Ohr-Länge 270.  
Augenspalte 473.  
Aura seminalis 47.  
Auricula cordis 685.  
Auricularanhänge 550.  
Auricularhöcker 549.  
Auricularhügel 549.  
Ausbildung 178.  
— histologische 188.  
Ausführungsfaktor 176.

- Außenschichte 601.  
 Außenzone 607.  
 Autochromosom 662.  
 Autosit 164.  
 Autosom 662.  
 Auxocyten 21.  
  
**Balken** 435.  
**Bandhaft** 748.  
**Basalplatte des Chondrocranium** 766.  
 — der Placenta 239.  
**Bauchschwangerschaft** 65.  
**Bauchspeicheldrüse** 361.  
**Bauchstiel** 212, 251.  
**Becherlarve** 92.  
**Bedeutung, prospektive** 83.  
**Befruchtung** 47.  
 — aspermische, chemische 61.  
 — mono- und polysperme 57.  
**Befruchtungsbedürftigkeit** 60.  
**Befruchtungshindernisse** 67.  
**Befruchtungshügel** 47.  
**Befruchtungsmembran** 49.  
**Befruchtungsseite** 79.  
**Beischilddrüsen** 330.  
**Belegknochen** 744.  
**Bestimmung** 172.  
**Bestimmungsfaktor** 176.  
**Betrachtungsweisen** 4.  
**Bezirk, außerembryonaler, embryonaler** 195.  
**Bildungsdotter** 30.  
**Bildungsplasma** 30.  
**Bindearme** 418, 420.  
**Bindegewebe, axiales** 139.  
 — dermales 141.  
 — embryonales 139.  
 — epitheliales 187.  
 — viscerales 141.  
**Bindehaut** 490.  
**Biogenese** 1.  
**Bioplasma** 30.  
**Bläschen, GRAAFSches** 23.  
**Blasengekröse** 646.  
**Blastocöl** 70.  
**Blastocölspalten** 74.  
**Blastoderma** 70.  
**Blastogenese** 5.  
**Blastomeren** 69.  
**Blastophylogenese** 5.  
**Blastoporus** 92.  
**Blastula** 70.  
**Blutbildungsorgane** 674.  
**Blutgefäße** 702.  
**Blutinsel** 214, 251, 671, 674.  
**Blutkörperchen** 675.  
**Blutkreislauf, fetaler, placentaler** 203, 702, 733.  
**Blutnahrung** 222.  
**Blutraum, mütterlicher** 239.  
**Blutstammzellen** 672.  
**Blutzellen** 672.  
**Bodenplatte** 402.  
**Bogengänge** 532.  
  
**Brachia conjunctiva** 418, 420.  
**Branchialbogen** 261, 323.  
**Branchialtaschen** 323.  
**Brücke** 418.  
**Brückenbeuge** 401.  
**Brustwarze** 571.  
**Bündel, ovaläres** 404.  
**Bürstensaum** 237.  
**Bulboventricularspalt** 692.  
**Bulbusseptum** 695.  
**Bulbuswülste** 694.  
**Bulbuszapfen** 563.  
**Bulbus olfactorius** 440.  
**Bursa omentalis** 386.  
 — pharyngea 322.  
  
**Caecum** 347.  
**Cänogenese** 3.  
**Canalis auricularis** 684.  
 — centralis 397, 402.  
 — craniopharyngeus 771.  
 — hyaloideus 480.  
 — inguinalis 633.  
 — neurentericus 93, 121, 128, 396.  
 — opticus 470.  
 — pharyngotrachealis 372.  
 — urogenitalis 648, 655.  
**Capsula interna, externa, extrema** 431.  
 — vasculosa lentis 479.  
**Carotisbogen** 707.  
**Cartilago intersphenoidalis** 771.  
 — paraseptalis (JACOBSONI) 766.  
 — sphenoccipitalis 771.  
**Caruncula lacrimalis** 494.  
**Carunkel** 217.  
**Caudalknoten** 116.  
**Cavum hyaloideum** 471, 480.  
 — Monroi 426.  
 — pleuropericardiacoperitoneale 338, 736.  
 — pleuropericardiacum 737.  
 — pleuropericardiale 678.  
 — pleuroperitoneale 383.  
 — septi pellucidi 436.  
 — subarachnoideale 446.  
 — subdurale 446.  
 — tympani 542.  
**Centriol** 26, 39, 40.  
**Centrotheca** 26, 40.  
**Cephalothoracopagus** 161, 162.  
**Chiasmplatte** 422.  
**Chiasmawulst** 422.  
**Choanen, primäre** 512.  
 — sekundäre 518.  
**Chondrocranium** 762, 765, 770.  
**Chondromeren** 754.  
**Chorda dorsalis** 94, 127, 749.  
 — gubernaculi 633.  
**Chordablastoporus** 122.  
**Chordae tendineae** 698.  
**Chordakanal** 121, 124, 127, 206, 281.  
  
**Chordaplatte** 94, 99, 127, 281.  
**Chordarinne** 94, 99, 127.  
**Chordastab** 127.  
**Chordastrang** 115.  
**Choriocapillaris** 487.  
**Chorioidea** 487.  
**Chorioidealspalte** 487.  
**Chorion** 31, 201, 206, 245.  
 — allantoideum 203.  
 — amniogenes 199.  
 — avillosum 217.  
 — frondosum 217, 234.  
 — glattes 234.  
 — laeve 217, 234.  
 — omphaloideum 293.  
 — primitivum 32.  
 — villosum 217.  
**Chorionektoderm** 202.  
**Chorionepithel** 221, 237.  
**Chorionplatte** 237.  
**Chorionzotten** 231, 236.  
**Chreozygie** 60.  
**Chromaffinoblasten** 460.  
**Chromidialapparat** 58.  
**Chromosomen** 26.  
 — bivalente, univalente 28.  
 — Autonomie 56.  
 — Individualität 55.  
**Cisterna chyli** 734.  
**Cochlea** 541.  
**Cölonenteron** 92.  
**Cölon** 91.  
 — intra-, extraembryonales 199.  
 — primäres 94, 383.  
 — sekundäres 95.  
**Cölomation** 91, 128.  
**Cölobucht** 103.  
**Cölobtasche** 94.  
**Colliculi branchiales** 549.  
**Colliculus seminalis** 632.  
**Colobom** 475.  
**Coloboma chorioideae** 487.  
 — nervi optici 473.  
 — retinae 473, 488.  
**Colonflexur** 339.  
**Colonschleife** 339.  
**Columnae fornicis** 436.  
 — renales 602.  
 — renis 599.  
**Comedonen, fetale** 564.  
**Commissura anterior** 435, 436.  
 — hippocampi 436.  
**Commissuren** 408.  
**Commissurenplatte** 435.  
**Concrescenztheorie** 130.  
**Conjunctiva** 490.  
**Conus des Augenblasenstieles** 470.  
 — hyaloideus 480.  
 — medullae spinalis 409.  
 — medullaris 409.  
**Copula** 309, 319.  
**Corium** 556.  
**Cornea** 488.  
**Corona radiata** 34.

- Corpus adiposum orbitae 489.  
 — callosum 435.  
 — cavernosum 658.  
 — ciliare 488.  
 — fibrosum albicans 37.  
 — geniculatum 426.  
 — luteum 35—37.  
 — — atreticum 35.  
 — — graviditatis 37, 226.  
 — — menstruationis 37.  
 — mammillare 423.  
 — pineale 424.  
 — rubrum 36.  
 — striatum 431.  
 Craniopagus 162, 164.  
 Crista anococcygea 566.  
 — bulboauricularis 692.  
 — bulboventricularis 692.  
 — cutis 556.  
 — epidermalis 558.  
 — neuralis 447.  
 — supraventricularis 692.  
 — terminalis 690.  
 Cumulus oviger 23.  
 Cupula optica 470.  
 Cuticula dentis 298.  
 Cutis 555.  
 Cutislamelle 141.  
 Cutisplatte 141.  
 Cyclus, menstrueller 223.  
 — ovarialer 35.  
 — uteriner 35, 223.  
 Cystae sacrococcygeae 410.  
 Cysten, branchiogene 330.  
 — RATHKESCHE 319.  
 Cytarne 69.  
 Cytochorismus 69.  
 Cytolsthesis 69.  
 Cytolyse 60.  
 Cytoplasmahülle 43.  
 Cytotaxis 69.  
 Cytotrophoblast 230.  
 Damm, primärer 639, 661.  
 — sekundärer 661.  
 Darm, postanal 286.  
 — primitiver 92.  
 — sekundärer 94.  
 Darmblatt 123.  
 Darmbucht 277.  
 Darmdottersack 192.  
 Darmdrehung 342.  
 Darmdrüsenblatt 94.  
 Darmfaserplatte 95.  
 Darminhalt 349.  
 Darmlänge 348.  
 Darmlarve 92.  
 Darmleibeshöhle 92.  
 Darmnabel 192, 195, 248, 282, 339.  
 Darmpforte 212, 278.  
 Darmplatte 95.  
 Darmrinne 282.  
 Darmrohr 277.  
 Darmschleife, primäre 338.  
 — sekundäre 341.  
 Darmstiel 340.  
 Darmwand 349.  
 Darmzotten 350.  
 Dauerorgane 171.  
 Decidua 218.  
 — basalis 228.  
 — capsularis 228, 235.  
 — graviditatis 225.  
 — marginalis 229.  
 — menstruationis 225.  
 — parietalis 229, 236.  
 — reflexa 229.  
 — serotina 228.  
 — vera 229.  
 Deciduapfeiler 239.  
 Deciduasepten 239.  
 Deckknochen 744, 773.  
 Deckplatte 402.  
 Deckschicht 232.  
 — RAUBERSCHE 75.  
 Delamination 104.  
 Dentin 297.  
 Dentinkappe 297.  
 Dentinkeim 297.  
 Dentinscherbe 297.  
 Dentition 306.  
 Dermatomer 141, 451, 555, 793.  
 Dermomer 451.  
 Descendenztheorie 14.  
 Descensus testis 635.  
 Desmocranium 763.  
 Desmone 188.  
 Desquamationsphase 223.  
 Determinanten 81, 82.  
 Determination 81, 167, 172.  
 Determinationsfaktor 176.  
 Determinationsfeld 173.  
 Determinationsproblem 81.  
 Determinierung 172.  
 Deuteroentoderm 106.  
 Deuto-(Deutero-)plasma 30.  
 Deutoplasmolyse 51.  
 Diaphyse 745.  
 Diarthrose 748.  
 Dicephalie 157, 160.  
 Dickenwachstum 181.  
 Diembryonie 88.  
 Diencephalon 398, 420.  
 Differenzierung 81, 82, 133, 178.  
 — rückläufige 170.  
 Differenzierungsgefälle 133.  
 Differenzierungsrichtung 129.  
 Diphyodontie 306.  
 Diploid 54.  
 Diprosopie 157, 160.  
 Discogastrula 97, 101.  
 Discus articularis 748.  
 Diverticulum ilei (MECKELI) 341.  
 — Nucki 637.  
 — pineale 424.  
 Doppelbildung 88, 159.  
 Doppelchromosomen 28.  
 Dotter 21, 30.  
 Dotterarterie 192.  
 Dotterblatt 106.  
 Dottergang 195, 248, 252, 282, 339, 340.  
 Dottergefäße 192.  
 Dotterhaut 32.  
 Dotterhof 109, 193.  
 Dotterkern 28.  
 Dotterkreislauf 193.  
 Dotterkugeln 30.  
 Dottermembran 49.  
 Dotterpfropf 98.  
 Dotterplättchen 30.  
 Dotterrinde 33.  
 Dottersack 123, 192, 203, 206.  
 Dottersackplacenta 203, 217.  
 Dottersackstiel 195, 248, 340.  
 Dotterstrahlung 49.  
 Dottersyncytium 108.  
 Dottervene 193.  
 Dotterwall 108.  
 Dotterzellen 97.  
 Drosophilatypus 662.  
 Drüsen, ekkrine, apokrine 568.  
 — MEIBOMSche 569.  
 — MOLLSche, MONTGOMERYsche 568.  
 Drüsenabschnitt der Urniere 592.  
 Drüsenfeld 570.  
 Drüsenleisten 557.  
 Ductuli lacrimales 493.  
 Ductus arteriosus Botalli 707.  
 — branchialis 327.  
 — cervicalis 326.  
 — choledochus 354.  
 — cochlearis 534.  
 — Cuvieri 722.  
 — endolymphaticus 531, 540.  
 — hepatopancreaticus 365.  
 — omphaloentericus 195, 248, 252, 282, 399.  
 — pancreaticus 366.  
 — pharyngobranchialis 325.  
 — pleuropericardiacus 738.  
 — pleuroperitoneacalis 737.  
 — semicircularis 532.  
 — thoracicus 735.  
 — tymopharyngeus 331.  
 — thyreoglossus 320.  
 — venosus Arantii 725.  
 — vitellinus 195.  
 — vitellointestinalis 195, 248.  
 Duodenum 338.  
 Dura mater 445.  
 Durchdringungszone 232.  
 Dyade 28.  
 Ei 215.  
 Eiballen 617.  
 Eibett 218.  
 Eientwicklung 19.  
 Eier 30, 31.  
 Eierstock 617.  
 Eierstockschwangerschaft 65.  
 Eihügel 23.

- Eihüllen 31.  
 Eikammer 228.  
 Eikern 28, 31.  
 Eileiter 626.  
 Eileiterschwangerschaft 65.  
 Eimembran 32.  
 Einbettung 216.  
 Einling 150.  
 Einnistung 216.  
 Einpflanzung 216.  
 Einschachtelungstheorie 11.  
 Einsprossung 184.  
 Einstülpungspotenz 134.  
 Eischlauch 75.  
 Eiweißhülle 32.  
 Eizelle 19.  
 — befruchtete 49.  
 — fertige 33.  
 — menschliche 33.  
 — Rückbildung 34.  
 Ektoblast 92.  
 Ektoderm 91.  
 — basales 238.  
 Ektodermkappe 777.  
 Ektoplasmazone 556.  
 Elfenbeinzellen 297.  
 Embryo 1.  
 Embryoblast 74.  
 Embryologie 1.  
 Embryonahrung 222.  
 Embryonalanlage 111.  
 Embryonalentwicklung, primitive 5.  
 Embryonalfleck 116.  
 Embryonalknoten 174.  
 Embryonalschild 104, 116, 124, 206.  
 Embryotropie 222, 230.  
 Empfängnisfleck 49.  
 Empfängnishügel 43.  
 Encephalomeren 443.  
 Enddarm 285, 339, 344.  
 Enderwachsen 2.  
 Endhirn 398, 426.  
 Endhirnkiel 426.  
 Endknospe 377.  
 Endkonjugation 28.  
 Endocoelom 199.  
 Endokard 685.  
 Endokardkissen 685.  
 Endokardpolster 685.  
 Endokardsäckchen 677.  
 Endokardschlauch 678.  
 Endokardstrang 680.  
 Endscheibe 43.  
 Endspieß 43.  
 Endwulst 116.  
 Entdifferenzierung 170.  
 Entelechie 149.  
 Enteroderm 106.  
 Ento-Mesoderm 105.  
 Entoblast 92.  
 Entoderm primäres 92, 105, 115, 121, 127.  
 — sekundäres 94, 105, 109, 119, 127.  
 Entoderm cänogenetisches 106.  
 Entodermknoten 107.  
 Entodermsäckchen 105, 127.  
 Entoplasmazone 556.  
 Entwicklung 2.  
 — abnorme 170.  
 — mittel-, randständige 102.  
 — rücklaufige 170.  
 Entwicklungsregung, künstliche 61.  
 Entwicklungslehre (-geschichte), beschreibende 3.  
 — Geschichte der 6.  
 — individuelle 1.  
 — vergleichende 2.  
 Entwicklungsmechanik 4, 15.  
 Ependymkeil 406.  
 Ependymlage 403.  
 Ependymschichte 403.  
 Ependymzellen 404.  
 Ephebogenese 63.  
 Epiblast 92.  
 Epidermis 554.  
 Epidermisblatt 93, 394.  
 Epidermisleisten 558.  
 Epigastrula 97, 101, 104.  
 Epigenese 12.  
 Epigenitalis 591.  
 Epikard 685.  
 Epiphyse 424, 745.  
 Epiphysenfugenknorpel 746.  
 Epiphysenkern 745.  
 Epiphysenplatte 424, 746.  
 Epithalamus 426.  
 Epithelfalte (der Gliedmaßenanlage) 777.  
 Epithelhöcker 640, 652.  
 Epithelhörnchen 640.  
 Epithelkeim, primärer 561.  
 Epithelkern 614, 617.  
 Epithelkörperchen 330.  
 Epithelnester, MALLASSEZsche 299.  
 Epithelokklusion 350.  
 Epithelperlen 253, 303, 520.  
 Epithelfropf 268, 507, 526.  
 Epithelquaste 640, 652.  
 Epithelscheide 297.  
 Epithelstränge 612, 617.  
 Epitrichium 554.  
 Eponychium 577.  
 Epoophoron 592, 619.  
 Erbmasse 55.  
 Ergänzungskanälchen 582.  
 Ergänzungsplatte 107.  
 Ernährung, paraplacentare 223.  
 Ernährungsplasma 54.  
 Ersatzdentin 297.  
 Ersatzhaar 560.  
 Ersatzknochen 745.  
 Ersatzleiste 303.  
 Ersatzzähne 303.  
 Erythroblasten 675.  
 Erythrocyten 676.  
 Ethmoidalregion 766.  
 Ethmoturbinale 524.  
 Eutelie 171.  
 Evolution 11.  
 Exocoelom 199.  
 Exsudationskegel 48.  
 Extrauterin gravidität 65.  
 Extremitätenleiste 262.  
 Faltamnion 201.  
 Faltenbildung 182.  
 Falx cerebri 428.  
 Fascia bulbi 489.  
 Fehlbildungen 4, 9.  
 Feld, embryologisches, morphogenetisches 178.  
 Fettgewebe 560.  
 Fettgewebsorgane 560.  
 Fettorgane 560.  
 Fettprimivorgane 559.  
 Fettzellen 560.  
 Fibrae zonulares 482.  
 Fibrinoidstreif 233, 240.  
 Fibroblasten 676.  
 Fibrocyten 676.  
 Fingerstrahlen 264.  
 Fissura calcarina 438.  
 — cerebri lateralis 430, 438.  
 — cupulae opticae 473.  
 — genitovesicalis 629.  
 — interarytaenoidea 372.  
 — longitudinalis cerebri 428.  
 — parietooccipitalis 438.  
 — pediculi optici 473.  
 — transversa ani 661.  
 — urogenitalis 650.  
 Fistel, branchiogene 328.  
 Fistelgang 328.  
 Fistulae colli 328.  
 — sacrococcygeae 410.  
 Flächenwachstum 181.  
 Flaumhaar 560.  
 Flügelplatte 405.  
 Follikel 23.  
 — GRAAFscher 23, 618.  
 Follikelepithel 21, 618.  
 Follikeltrichter 564.  
 Fontanellen 776.  
 Foramen atrioventriculare commune 684.  
 — — dextrum, sinistrum 687.  
 — interventriculare 430, 692.  
 — Monroi primitivum 427.  
 — ovale primum 687.  
 — — secundum 688.  
 — subseptale 686.  
 Fornix cerebri 435, 436.  
 Forschungsrichtungen 1.  
 Fossa centralis rhombencephali 416.  
 — cerebri lateralis 430.  
 — praetonsillaris 322.  
 — rhomboidea 399.  
 — supratonsillaris 322.

- Fovea centralis 478.  
 — nasalis 501.  
 — praecaudalis 661.  
 — sacrococcygea 760.  
 Foveola coccygea 566.  
 Frucht 1.  
 Fruchthof 109, 116, 193.  
 Fruchthüllen 196, 198.  
 Fruchtkuchen 217, 236.  
 Fruchtsack 247.  
 Fruchtschmiere 269.  
 Fruchtwasser 199, 246.  
 Füllgewebe, embryonales 139.  
 Fugenknorpel 746.  
 Fundamentalorgane 90.  
 Funiculus umbilicalis 251.  
 Funktionswechsel 189.  
 Furche, stomatonasale 508.  
 Furchenbildung (im Uterus) 228.  
 Furchung 67.  
 — determinierte 92.  
 Furchungsebene 69.  
 — Bestimmung, Bedeutung 79.  
 Furchungshöhle 70.  
 Furchungskern 49.  
 Furchungskugel 69.  
 Furchungsregeln 75.  
 Furchungsursachen 75.  
 Furchungszellen 69.  
 — Potenz der 81.  
 Furcula 372.  
 Fußplatte 264.  
 Gänge, GARTNERSche 619.  
 — MÜLLERSche 619, 625, 632.  
 — SKENESche 648.  
 — WOLFFSche 585.  
 Galea capitis 42.  
 Gallenblase 358.  
 Gallengänge 361.  
 Gallengefäße 361.  
 Gallertgewebe, embryonales 139, 742.  
 — perilymphatisches 538.  
 — peritympanales 543.  
 Gallerthülle 32.  
 Gameten 19.  
 Ganglien Hügel 430.  
 Ganglienleiste 447.  
 Ganglienstreif 447.  
 Ganglion, FROBENIUS'Sches 454.  
 — interpedunculare 419.  
 Ganzfurchung 87.  
 Ganzheitsfaktor 149.  
 Ganzkern 28.  
 Gastrocöl 92.  
 Gastroporus 92.  
 Gastrula 92.  
 Gastrulhöhle 92.  
 Gastrulation 91.  
 — Ursache der 133.  
 Gastrulationspotenz 134.  
 Gaumen, primärer 512.  
 — sekundärer 517.  
 Gaumenfortsätze 513.  
 Gaumenleisten 513.  
 Gaumenmandel 321.  
 Gaumenplatten 513.  
 Gaumenrinne 508, 513.  
 Gaumensegel, primitives 290.  
 Gaumenspalte 514.  
 Gebärmutterknopf 217.  
 Gefälle, metabolisches 133.  
 Gefäßbildungszellen 673.  
 Gefäßendothelzellen 673.  
 Gefäßhof 193, 672.  
 Gefäßkapsel 479.  
 Gefäßknäuel 580, 582, 583.  
 Gefäßzellen 673, 677.  
 Gefäßzotten 231.  
 Gehirn 411.  
 Gehirnbläschen 397.  
 Gehörbläschen 261, 529.  
 Gehörgang 547.  
 Gehörgangsplatte 547.  
 Gehörgrube 261, 529.  
 Gehörknöchelchen 543, 769, 772.  
 Gehörplatte 529.  
 Gekröse 383.  
 Gelenke 748.  
 Generatio aequalis, aequivoca, spontanea 7.  
 Genese, formale 3.  
 — kausale 4.  
 Genitalfalte 649.  
 Genitalhöcker 649.  
 Genitoanahöcker 648.  
 Geschichte der Entwicklungslehre 6.  
 Geschlechtsabschnitt der Uterine 591.  
 Geschlechtsbestimmung 661.  
 Geschlechtschromosom 661.  
 Geschlechtshöcker 266, 649.  
 Geschlechtsgänge 619.  
 Geschlechtshöcker 266, 649.  
 Geschlechtsorgane 609.  
 Geschlechtsstrang 623.  
 Geschlechtswülste 650.  
 Geschlechtszellen 19.  
 — primäre 609.  
 — Lebensdauer 46.  
 Geschmacksknospen 311, 552.  
 Gesichtsspalten 511.  
 Gesichtsfortsätze 500, 507, 508.  
 Gestaltungsbewegung 133.  
 Gestaltungsperioden 5.  
 Gewebe, episklerales 489.  
 — metanephrogenes 581, 601.  
 — nephrogenes 580.  
 — perilymphatisches 538.  
 — peritympanales 543.  
 Gewebisdifferenzierung 174.  
 Gewebsspilz 228.  
 Gewebsstrang, nephrogener 580.  
 Gewölbe 436.  
 Gewölbesäulen 436.  
 Glabella coccygea 566, 759.  
 Glandarlamelle 656.  
 Glandula lacrimalis 492.  
 — parotis 312.  
 — sublingualis 315.  
 — submandibularis 315.  
 Glandulae bulbourethrales 659.  
 — dentales 303.  
 — oris 311.  
 — paraurethrales 648.  
 — tartaricae 303.  
 — thyreoideae accessoriae 321.  
 — urethrales 660.  
 — vestibulares 659.  
 Glaskörper 480.  
 Glaskörperraum 471, 480.  
 Gliazellen 404.  
 Gliedmaßen 776.  
 Gliedmaßenleiste 262, 776.  
 Glioblasten 403.  
 Glomerulus 580, 582, 583.  
 Glomeruluskapsel 580, 586, 603.  
 Gonochromosom 662.  
 Gononephrotom 136, 581.  
 Granulocyten 676.  
 Granulosae epithel 23.  
 Grenzblätter 94.  
 Grenze, neurosomatische 407.  
 Grenzfurchen 405, 423, 574, 577.  
 Grenzrinne 194.  
 Grenzsaum 577.  
 Grenzstrang 458.  
 Großhirnstiele 420.  
 Grundgesetz, biogenetisches 14.  
 Grundplatte 405.  
 Grundsichtige 232.  
 Gubernaculum Hunteri 633.  
 — testis 634.  
 Gynäkomastie 572.  
 Gynogenesis 63.  
 Gyrencephalon 427.  
 Gyrus fornicatus 432.  
 Haarbalg 564.  
 Haarbeet 564.  
 Haare 268, 560.  
 Haarkanal 563.  
 Haarkeim 561.  
 Haarkleid 561.  
 Haarkolben 566.  
 Haarkreuz 566.  
 Haarmatrix 563.  
 Haarmuskel 564.  
 Haarpapille 561, 564.  
 Haarschaft 563.  
 Haarstrom 566.  
 Haarvorkeim 560.  
 Haarwirbel 566.  
 Haarzapfen 562.  
 Haarzwiebel 563.  
 Hämatogonien 672.

- Hämatom, retroplacentares 243.  
 Hämocytoblasten 676.  
 Hämogonien 672, 675.  
 Hämotrophe 222.  
 Haftmesoderm 124, 201, 204.  
 Haftstiel 202, 206.  
 Haftwurzeln 238.  
 Haftzotten 238.  
 Halbkern 28.  
 Halbplacenta 217.  
 Halsbucht 261, 326.  
 Halsfistel, mediane 321.  
 — seitliche 328.  
 Halsfurche 326.  
 Halshöhle 678.  
 Halskiemenfistel 328.  
 Hammer 769.  
 Handplatte 263.  
 Haploid 54.  
 Harnblase 344, 641.  
 Harnblasen-Harnröhrenanlage 638.  
 Harngang 200.  
 Harnleiter 582, 585.  
 Harnorgane 578.  
 Harnröhre 639, 648, 653.  
 Harnsack 200.  
 Harnsamenröhre 648, 655.  
 Harnstrang 645.  
 Hasenscharte 511.  
 Hauptkanälchen 582, 585.  
 Hauptspermie 58.  
 Haut 554.  
 — hinfallige 218.  
 — seröse 199.  
 Hautblatt 394.  
 Hautdottersack 192.  
 Hautdrüsen 567.  
 Hautfaserplatte 95.  
 Hautlamelle 141.  
 Hautleisten 557.  
 Hautmuskelpatte 141.  
 Hautnabel 192, 195, 284.  
 Hautorgane, rudimentäre 573.  
 Hautplatte 141.  
 Hautsinnesblatt 91, 393.  
 Hemikaryon 28.  
 Hemisphärenbläschen 426.  
 Hemisphärenfurche 401, 426.  
 Hemisphärenstiel 427, 432.  
 Hermaphrodit 664.  
 Herz 677.  
 Herzbeutel 677.  
 Herzgekröse 678.  
 Herzleberwulst 264.  
 Herzhorn 685.  
 Herzplatte 677.  
 Herzpulsation 270.  
 Herzschnlauch 677.  
 Herzwulst 260, 262, 685.  
 Heterochromosom 662.  
 Heterodontie 306.  
 Heterogamie 663.  
 Heteromorphose 170.  
 Heteroplasie 170.  
 Heterosom 662.  
 Hinterdarm 277.  
 Hinterhirn 397, 400, 416.  
 Hippocampuswulst 432.  
 Hirnganglien 412.  
 Hirnhäute 444.  
 Hirnkammer 397, 440.  
 Hirnmantel 429.  
 Hirnnerven 452.  
 Hirnstamm 429.  
 Hirnwulst 395.  
 Histiocyten 676.  
 Histiotrophe 223.  
 Histogenese 5, 178.  
 Histomere 185.  
 Histophylogenie 5.  
 Hodenstränge 614.  
 Höcker, WOLFFScher 629.  
 Höhle, subgerminale 108.  
 Hörgrube 529.  
 Holoblastisch 30.  
 Homodontie 306.  
 Homogamie 663.  
 Hormone 37, 178, 188, 226, 241, 572.  
 Hornblatt 93, 394.  
 Hornhaut 488.  
 Hügel, MÜLLERScher 625.  
 Hüllen, primäre, sekundäre, tertiäre 31.  
 — embryonale, fetale 196.  
 — seröse 198.  
 Hüllmesoderm 124, 204.  
 Hydatis Morgagni 592.  
 Hydramnion 247.  
 Hymen 628.  
 Hymenalscheibe 628.  
 Hymenalspalt 628.  
 Hyoidbogen 261, 325.  
 Hyoidbogenmuskeln 800.  
 Hyperadenie 573.  
 Hypermastie 573.  
 Hyperthelie 573.  
 Hypoblast 92.  
 Hyponychium 577.  
 Hypophysenfurche 315.  
 Hypophysengang 316.  
 Hypophysenhöhle 318.  
 Hypophysenrinne 422.  
 Hypophysensack 316, 318.  
 Hypophysenstiel 316.  
 Hypophysentasche 287, 315.  
 Hypothalamus 422.  
 Idiometrisch 2.  
 Idioplasma 54, 81.  
 Idiozom 26, 40.  
 Ileum-Colonschenkel 339.  
 Implantation 215, 228.  
 Implantationsreife 216.  
 Imprägnation 49.  
 Imprägnationsbahn 49.  
 Imprägnationstermin 66.  
 Incisura interarytaenoidea 372.  
 Incisura interglobularis 506.  
 — marginalis 416.  
 Indifferenzzone 180.  
 Induktion 173.  
 Infarkte 240.  
 Infundibulartasche 287.  
 Infundibulum 422.  
 Innenplatte 403.  
 Innenschichte 601.  
 Innenzone 607.  
 Insel, Insula Reili 430.  
 Inseln, großzellige 240.  
 — LANGERHANSsche 368.  
 Insertion des Nabelstranges 256.  
 Interhyale 769.  
 Intermaxillare 774.  
 Intermenstrum 223.  
 Interprotovertebralarterien 710, 713.  
 Interrenalorgan 665.  
 Intersegmentalspalt 262, 751.  
 Intersexe 664.  
 Intervall 223.  
 Intervertebralscheibe 753.  
 Invagination 92.  
 Iris 489.  
 Ischiopagus 162.  
 Isthmus rhombencephali 399, 418.  
 Isthmusbucht 415, 419.  
 Isthmusgrube 419.  
 Isthmushöcker 419.  
 Jejunum-Peumschenkel 339.  
 Jungfernzeugung 54.  
 Käsefirnis 269.  
 Kainogenese 3.  
 Kammerabschnitt des Bulbus cordis 693.  
 Kammern 692.  
 — der Vor- und Urniere 580.  
 Kammerscheidewand 692.  
 Kammerschenkel 683.  
 Kanäle, GARTNERSche 619.  
 Kapsel, BOWMANSche 580, 587, 603.  
 Kapselzellen 448.  
 Karyogamie 50.  
 Karyoplasmogamie 53.  
 Kautasche 514.  
 Kehlkopf 371.  
 Keim, Keimling 1.  
 Keimbahn 609.  
 Keimbezirke, organbildende 81.  
 Keimbläschen 21, 54.  
 Keimblätter, Eigenart (Spezifität) 144.  
 — Leistungen 143.  
 — Potenzen 145.  
 Keimblase 70.  
 Keimblasenhöhle 70, 123.

- Keimblatt 13, 90.  
 Keimdrüsen 610.  
 — Lageänderungen 634.  
 — männliche 614.  
 — weibliche 617.  
 Keimdrüsenbänder 614, 632.  
 Keimdrüsenepithel 611.  
 Keimdrüsenfalte 612.  
 Keimdrüsenfeld 611.  
 Keimdrüsenfurche 612.  
 Keimdrüsengraben 612.  
 Keimdrüsenleiste 612.  
 Keimepithel 611.  
 Keimesentwicklung 5.  
 Keimfalte 612.  
 Keimfleck 34.  
 Keimhaut 70.  
 Keimhöhle 108.  
 Keimkern 49.  
 Keimlager des weißen Fettes 559.  
 Keimleiste 612.  
 Keimperiode 19, 37.  
 Keimplasma 54.  
 Keimplasmatheorie 81.  
 Keimscheibe 30, 70, 101, 116.  
 Keimschichte 554.  
 Keimstränge 611, 614.  
 Keimwulst 108.  
 Keimzellen 609.  
 Keratohyale 770.  
 Kernbogen 484.  
 Kerne, graue 412.  
 Kernplasmarelation, -spannung 78.  
 Kernspindel 26.  
 Kernzone 484.  
 Kieferbogen 261, 325.  
 Kiemenbogen 260, 323.  
 Kiemenbogenarterien 705.  
 Kiemenbogenknorpel 769.  
 Kiemenbogenmuskeln 798.  
 Kiemendarm 285, 324.  
 Kiemendeckel 326.  
 Kiemenfurchen 260, 323.  
 Kiemenspalte 214, 323.  
 Kinderhaar 561.  
 Kindspech 349.  
 Kleinhirnplatte 401, 416.  
 Kleinhirnstiele 418.  
 Kleinhirnwülste 416, 418.  
 Klimakterium 21.  
 Kloake 286, 344, 638.  
 Kloakenbucht 346.  
 Kloakengang 639.  
 Kloakenhöcker 640.  
 Kloakenhorn 641.  
 Kloakenmembran 206, 344, 638.  
 Kloakenplatte 346, 640.  
 Kloakenrest, ventraler 344, 638.  
 Knöchel 426.  
 Knochenbildung 743.  
 Knochenhaft 748.  
 Knochenkern 745.  
 Knochenmark 746.  
 Knorpel, JACOBSONScher 523.  
 — MECKELScher 325, 769.  
 — REICHERTScher 325, 769.  
 — sekundärer 775, 780.  
 Knorpelhaft 748.  
 Knorpelkern 745.  
 Knospung 185.  
 Knoten des Nabelstranges 256.  
 — des Primitivstreifs, HENSSENScher 109.  
 Körper, gelber 36.  
 — ŠERRESsche 303.  
 — ultimo-, telobranchialer 332.  
 — WOLFFScher 585.  
 Körperchen, MALPIGHISCHE 580, 587, 604.  
 Körpertemperatur 269.  
 Körperzellen 609.  
 Kolbenhaar 566.  
 Kolbenhals 295.  
 Kolbenlager 566.  
 Konjugation der Chromosomen 28.  
 Konzeptionsoptimum 66.  
 Konzeptionstermin 66.  
 Kopfdarm 277.  
 Kopffalte 195.  
 Kopffortsatz 111, 116, 124, 127, 206.  
 — freier 119.  
 Kopffortsatzkanal 121, 206.  
 Kopfganglien 448, 462.  
 Kopfhöcker 181.  
 Kopfhöhlen 763.  
 Kopfkappe 41.  
 Kopfmesoderm 137.  
 Kopfskelett 762.  
 Kopulation 50.  
 Kopulationsbahn 50.  
 Kotyledo 217, 238.  
 Kreislauf, fetaler 232, 702.  
 Labrum pupillare cupulae opticae 471.  
 Labyrinth, knöchernes 541.  
 Labyrinthanhang 531.  
 Labyrinthbläschen 529.  
 Labyrinthkapsel 538, 764, 768.  
 Länge, größte 270.  
 Längenwachstum 129.  
 Lamina chorioidea epithelialis 414.  
 — epithelialis meatus acustici ext. 547.  
 — externa, interna cupulae opticae 470.  
 — quadrigemina 419.  
 — terminalis 399, 422.  
 Lanugo 268, 560.  
 Laryngo-Trachealrinne 368.  
 Leberbucht 352.  
 Leberdivertikel 353.  
 Leberfeld 352.  
 Leberlappen 358.  
 Leberrinne 352.  
 Lebertrabekel 354.  
 Leberwulst 262, 353.  
 Leberzellbalken 354.  
 Leberzellstränge 354.  
 Lecith 30.  
 Lecithophor 106, 123.  
 Lederhaut 556.  
 Leibeshöhle 138, 199, 383.  
 — Gliederung 736.  
 — primäre 94.  
 — sekundäre 95.  
 Leiste, dento-, labiogingivale 291.  
 — WOLFFSche 262.  
 Leistenband der Urniere 633.  
 Leistenfalte 633.  
 Leistenkanal 633.  
 Lemmoblasten 448.  
 Lentoid 498.  
 Leptomeninx 446.  
 Leukoblasten 676.  
 Lidleiste 491.  
 Lidnaht 268, 491.  
 Ligamenta umbilicalia lateralia 646.  
 Ligamentum caudale 759.  
 — labiale 633.  
 — latum uteri 626.  
 — rotundum uteri 633.  
 — umbilicale medium 645.  
 Limbus foraminis ovalis 690.  
 Linea ano-coccygea 661.  
 Linsenbläschen 482.  
 Linsenepithel 484.  
 Linsenfasern 484.  
 Linsengrube 210, 482.  
 Linsenkapsel 483.  
 Linsenkern 484.  
 Linsenplatte 482.  
 Linsenpolster 484.  
 Linsenstern 485.  
 Linsenwulst 484.  
 Lipoblasten 560.  
 Lippenfurchen 291.  
 Lippenfurchenleiste 291.  
 Lippenleiste 291.  
 Lippensaum 511.  
 Lippenspalt 511.  
 Lippentorus 511.  
 Lippenwulst 511.  
 Lippenzotten 511.  
 Liquor amnii 199, 246.  
 — folliculi 23.  
 Lobi placentae 239, 243.  
 Lobuli testis 615.  
 Lobus frontalis, occipitalis, parietalis, temporalis 429.  
 — olfactorius 439.  
 — pyramidalis 321.  
 Luftröhre 374.  
 Lung 375.  
 Lungenanlage, mesodermale 375.  
 Lungenbläschen 368.

- Lungenfeld 368.  
 Lungengekröse 379.  
 Lungenrinne 368.  
 Lungensäckchen 368.  
 Lungenteile 378.  
 Luteinzellen 36.  
 Lygaeustypus 662.  
 Lymphdrüsen 734.  
 Lymphgefäße 734.  
 Lymphblasten 676.  
 Lymphocyten 676.  
 Lymphsäcke 734.  
  
 Macula germinativa 34.  
 Magen 336.  
 Magma reticulare 124.  
 Makro-, Mikromeren 69.  
 Mammalia aplacentalia, placentalia 217.  
 — adeciduata, deciduata 218.  
 Mamillarhöcker 399.  
 Mandibularbogen 325.  
 Mandibularbogenmuskeln 799.  
 Mandibularknorpel 769.  
 Mantel, myo-epikardialer 677, 678.  
 Mantelschichte 403.  
 Mantelzellen 448.  
 Mantelzone 403.  
 Mark-Amnionhöhle 123.  
 Mark der Niere 606.  
 Markhöhle 746.  
 Markraum 746.  
 Markreife 407, 411.  
 Markreifung 412.  
 Markscheide 466.  
 Markschläuche 617, 619.  
 Marksegel 418.  
 Markstränge 617.  
 Markstrahlen 606.  
 Markzone des Eierstockes 617.  
 Massa intermedia 41.  
 Matrix des Haares 564.  
 — des Nagels 577.  
 Maxilloturbinal 523.  
 Meatus acusticus externus 547.  
 Meconium 349.  
 Mediastinum testis 616.  
 Medullarfalte 111, 116, 395.  
 Medullarplatte 93, 111, 116, 394.  
 Medullarrinne 111, 116, 395.  
 Medullarrohr 93, 111, 116, 395.  
 Medullarwülste 93, 111, 116, 395.  
 Megaloblasten 675.  
 Mehrfachbildungen 88, 159, 256.  
 Mehrlinge 88, 150, 256.  
 Meiosis 27.  
 Membran, peridentelle 293.  
 Membrana adamantina 295.  
 — analis 346, 639.  
 — branchialis, obturans 323.  
 — bucco-nasalis 512.  
 — bucco-pharyngea 287.  
  
 Membrana chorii 237.  
 — decidua 218.  
 — eboris 297.  
 — granulosa 23.  
 — interdiscalis, dorsalis, ventralis 753.  
 — irido-pupillaris 488.  
 — pleuro-peritonaealis 740.  
 — pupillaris 488.  
 — reuniens dorsalis (posterior) 755.  
 — — ventralis (anterior) 685.  
 — tympani primaria 549.  
 — urogenitalis 346, 639.  
 — vitellina 32.  
 Menarche 21.  
 Meniscus 748.  
 Menopause 21.  
 Menses 35, 223.  
 Menstruation 35, 223.  
 Menstruationstermin 66.  
 Menstrum 223.  
 Meroblastisch 31.  
 Merocyten 58.  
 Merogonie 64.  
 Merospermie 63.  
 Mesencephalon 397, 419.  
 Mesenchym 139.  
 Mesenterium 383.  
 — commune 388.  
 Mesocardium 678.  
 Mesoderm 94.  
 — außer-, extraembryonales, primäres 124.  
 — axiales 139.  
 — embryonales, intraembryonales, sekundäres 124.  
 — gastrales, parachordales, peri-, prostomales 95, 100, 103, 116, 128.  
 — metastomales, unpaares 116, 128.  
 — parietales 141.  
 — ventrales 100.  
 — viscerales 101.  
 Mesodermbildungsrinne 97.  
 Mesodermfalten 94.  
 Mesodermflügel 113.  
 Mesodermhörner 113.  
 Mesodermnaht 198.  
 Mesodermstäckchen 108.  
 Mesodermsegment 94, 135.  
 Mesoduodenum 325, 390.  
 Mesogastrium 338, 384.  
 Mesogenitale 612.  
 Mesokatadidymus 160.  
 Mesomesonephros 621.  
 Mesonephros 585.  
 Mesoesophageum 384.  
 Mesopulmonum 379.  
 Mesorchium 612.  
 Mesovarium 612.  
 Messung der Embryonen 270.  
 Mesurachium 646.  
 Metanephros 594.  
 Metaplasie 170.  
  
 Metasyndese 28.  
 Metathalamus 426.  
 Metencephalon 400, 416.  
 Mikropyle 58.  
 Milchdrüse 569.  
 Milchleiste 562, 570.  
 Milchlinie 570.  
 Milchstreif 569.  
 Milchzähne 292.  
 Milz 669.  
 Mischknochen 775.  
 Mißbildungen 4, 9.  
 Mitochondrien 33.  
 Mitochondrienscheide 43.  
 Mitosen, ventrikuläre 402.  
 Mittelblatt 94.  
 — parietales, viscerales 95.  
 Mitteldarm 284.  
 Mittelhirn 397, 419.  
 Mittelhirnbeuge 398.  
 Mittelhirnpolster 763.  
 Mittelohr 541.  
 Mittelplatte 136, 580.  
 Mittelstück 42.  
 Mongolenfleck 558.  
 Monophyodontie 306.  
 Monospermie 57.  
 Morphogenese 5, 178.  
 Morphologie, kausale 4.  
 Morphophylogenese 5.  
 Morula 69.  
 Mosaikarbeit 81.  
 Mosaikier 84.  
 Mündungsleiste 641.  
 Multipotenz 168, 169.  
 Mundbucht 192, 287.  
 Mundhöhle, primäre 287, 290, 512.  
 — sekundäre 513, 517.  
 Mundlippe 510.  
 Mundöffnung 287.  
 Mundspalte 287.  
 Musculi papillares 698.  
 — pectinati 691.  
 Musculus arrector pili 564.  
 — dilatator pupillae 479.  
 — fronto-auriculo-occipitalis 800.  
 — sphincter cloacae 803.  
 — — pupillae 479.  
 Muskelbewegungen 269.  
 Muskelbildungszelle 138.  
 Muskeldegeneration 791.  
 Muskelfibrillen 791.  
 Muskelkerne 407, 446, 806.  
 Muskelknospe 140, 791.  
 Muskellamelle 138.  
 Muskelplatte 138.  
 Muskelsegment 138.  
 Mutter-Kind-Beziehungen 241.  
 Mutterkuchen 217, 236.  
 Myelencephalon 400, 413.  
 Myelinisation 412.  
 Myeloblasten 676.  
 Myelocyten 676.

- Myelomeren 443.  
 Myoblast 138, 791.  
 Myocöl 138.  
 Myocomma 793.  
 Myoepikard 678.  
 Myomer 138, 451, 793.  
 Myomerie 793.  
 Miaphragma 793.  
 Myoseptum 793.  
 Myotom 138, 451, 793.  
 Myotomsäule 794.
- Nabelbläschen 204, 248.  
 Nabelbläschenstiel 249.  
 Nabelblase 123, 204, 248.  
 Nabelblasenfaden 208.  
 Nabelblasenfeld 203.  
 Nabelblasenfortsatz 208.  
 Nabelblasenplacenta 203.  
 Nabelblasenstiel 340.  
 Nabelbruch 341.  
 Nabeldarmsack 123, 204.  
 Nabelgang 248.  
 Nabelgefäße 203, 232, 253.  
 Nabelrinne 194, 195.  
 Nabelschleife 338.  
 Nabelschnur 251.  
 Nabelschnurbruch 266, 341.  
 Nabelschnurbruchsack 342.  
 Nabelstrang 214, 251.  
 Nabelstrangcölom 252, 253.  
 Nachgeburt 243.  
 Nachhirn 400, 413.  
 Nachniere, Funktion der 608.  
 — Lage der 607.  
 Nachnierenbläschen 602.  
 Nachnierenglomerulus 603.  
 Nachnierenkörper 604.  
 Nachnierenkugel 602.  
 Nackenbeuge 261, 400.  
 Nackenrinne 263.  
 Nackenhöcker 261, 400.  
 Nackenkrümmung 400.  
 Nagel 574.  
 Nagelbett 577.  
 Nagelfalz 576.  
 Nagelfeld 574.  
 Nagelgrübchen 574.  
 Nagelmatrix 577.  
 Nagelrinne 574.  
 Nagelsaum 574.  
 Nageltasche 576.  
 Nahrungsplasma 21.  
 Nasenfeld 501.  
 Nasenfortsatz 502, 505, 506.  
 Nasenrinne 501.  
 Nasenhöhle, primäre 513.  
 — sekundäre 518.  
 Nasenkante 506.  
 Nasenkapsel 764, 766, 767.  
 Nasenloch 502.  
 Nasenmuscheln 523.  
 Nasenplatte 501.  
 Nasensack 502.  
 Nasenwall 502.
- Nasenwurzelfurche 503.  
 Nebeneileiter 621.  
 Nebenhöhlen der Nase 524.  
 Nebenmilzen 669.  
 Nebenniere 665.  
 — akzessorische 669.  
 Nebenorgane des Sympathicus 460.  
 Nebenplacenta 234.  
 Nebenschilddrüsen 321.  
 Nebenspermie 58.  
 Nebentrichter 621.  
 Neo-Epigenese 82.  
 Neo-Evolution 82.  
 Neotenie 2.  
 Neovitalismus 15, 149.  
 Nephron 594, 603.  
 Nephrostom 582.  
 Nephrostomkanälchen 582.  
 Nephrotom 580.  
 Nervenfallen 116, 395.  
 Nervenkeulen 310.  
 Nervenplatte 93, 111, 394.  
 Nervenrinne 116, 395.  
 Nervenrohr 93, 395.  
 Nervenwülste 93, 116, 208, 395.  
 Nervenzellen 403, 448.  
 Nervus abducens 453.  
 — accessorius 457.  
 — acusticus 453.  
 — facialis 456.  
 — glossopharyngeus 456.  
 — hypoglossus 452.  
 — oculomotorius 453.  
 — olfactorius 452.  
 — opticus 453, 489.  
 — phrenicus 742.  
 — spinalis 449.  
 — trigeminus 454.  
 — trochlearis 453.  
 — vago-accessorius 457.  
 Netzbeutel 387.  
 Netzhautblatt 470.  
 Neubildung 168.  
 Neugliederung der Wirbelsäule 753.  
 Neuralplatte 93, 111.  
 Neuralrinne 93, 111, 116, 208, 395.  
 Neuralrohr 93, 395.  
 Neuralwulst 93, 111, 116, 124, 208, 395.  
 Neuroblasten 403.  
 Neurohypophyse 423.  
 Neuromerie 442.  
 Neuron 404.  
 Neuroporus 93, 211, 395, 396.  
 Neurospongium 404.  
 Neurula 93, 190.  
 Nidation 216.  
 Nierenbecken, primäres 596.  
 Nierenkammer 580.  
 Nierenkapsel 606.  
 Nierenkelche 599.  
 Nierenknospe 595.
- Nierenkörper 580.  
 Nierenlappen 602.  
 Nierenpapillen 606.  
 Nierenpyramide 601, 606.  
 Noduli Albini 698.  
 Normoblasten 675.  
 Nucleus amygdalae 431.  
 — caudatus 431.  
 — lentiformis 431.  
 — parasympathicus 449.  
 — sympathicus 449.
- Oberkieferfortsatz 260.  
 Occipitalplatte 763.  
 Occipitalregion 768.  
 Occipitalsegmente 763.  
 Occipitalwirbel 763.  
 Odontoblasten 297.  
 Oesophagus 333.  
 Ohrbläschen 529.  
 Ohrgrube 529.  
 Ohrhöcker 264, 549.  
 Ohrhügel 549.  
 Ohrkanal 684.  
 Ohrkapsel 538, 764, 768.  
 Ohrmuschel 549.  
 Ohrplatte 529.  
 Oide 25.  
 Oligohydramnie 247.  
 Omentum majus 387.  
 — minus 389.  
 Omphalochorion 203.  
 Ontogenese 1.  
 Oocyten 21, 24.  
 Oogenese 19.  
 Oogonien 20, 617.  
 Oolemma 32.  
 Oon 25.  
 Ooplasma 29.  
 Ooplasmarinde 33.  
 Opercularfortsatz 262, 326.  
 Operculum 228, 262, 326.  
 Ophthalmencephalon 468.  
 Orbitotemporalregion 768.  
 Organ, CHEVITZSCHES 313.  
 — JACOBSONSCHES 522.  
 Organbildner 173.  
 Organbildungszone 168.  
 Organdeterminierung 166.  
 Organe, branchiogene 330.  
 — epithelogene, desmogene 175.  
 — mesenchymale 143, 577.  
 Organentwicklung 5, 275.  
 Organisationszentrum 134.  
 Organisator 134, 173.  
 Organkorrelationen, fetomaternale 241.  
 Organogenese 5, 275.  
 Organon spirale Cortii 537.  
 — vomero-nasale 522.  
 Organophylogenese 5.  
 Orificium urethrae externum 655.  
 Os centrale 780.

- Os incisivum 774.  
 — pupillare cupulae opticae 471.  
 Ossicula mentalia 775.  
 Ossification 745.  
 Osteoblasten 743.  
 Osteocranium 762, 770.  
 Ostium abdominale tubae 621.  
 — arteriosum dextrum, sinistrum 696.  
 — atrio-ventriculare commune 684.  
 — urogenitale 650.  
 — venosum 687.  
 Ovarialschwangerschaft 65.  
 Ovarium gyratum 619.  
 Ovisten 10.  
 Ovium 25.  
 Ovulation 23, 35.  
 — provozierte, violente 66.  
 Ovulationstermin 66.  
 Ovulum 25.  
 Ovum 25.  
  
 Pachymeninx 444.  
 Palingenese 3.  
 Pallium 429.  
 Pankreas 361.  
 Pankreaswulst 363.  
 Panspermatismus 12.  
 Papillae linguae 310.  
 Papillenhaar 565.  
 Parachordalia 766.  
 Paraderm 106.  
 Paradidymis 591, 592.  
 Paraganglien des Sympathicus 460.  
 Paragenitalis 591, 592.  
 Parallelkonjugation 28.  
 Paraphyse 424.  
 Parasit 164.  
 Parasymphicus 462.  
 Parasyndese 28.  
 Parietalalage 424.  
 Parietalhöhle 678.  
 Parietalorgan 424.  
 Parietalzone 137.  
 Paroophoron 592.  
 Parotis accessoria 312.  
 Pars caeca retinae 477.  
 — intermedia hypophyseos 319.  
 — mammillaris hypothalami 422.  
 — membranacea septi 693.  
 — optica hypothalami 422.  
 — — retinae 477.  
 — pelvina sinus urogenitalis 648.  
 — phallica sinus urogenitalis 650.  
 Parthenogenese 54.  
 — künstliche 61.  
 — männliche 63.  
 Paukenhöhle, primäre 541.  
 Pediculus cupulae opticae 470.  
 — opticus 468.  
 Pedunculi cerebri 420.  
 Pelvis renis 600.  
 Penetrationsbahn 49.  
 Perforatorium 41.  
 Periderm 554.  
 Perikard 699.  
 Perikardialcölon 736.  
 Perikardialhöhle, primäre 677, 736.  
 Periode 35.  
 Periodontium 299.  
 Peritonealcölon 736.  
 Pfortaderkreislauf, primärer 722.  
 — der Urniere 729.  
 Phallus 649.  
 Phylogenese 3.  
 Pia mater 446.  
 Pigmentblatt 470.  
 Placenta, Ablösung der 242.  
 — apposita 217.  
 — bei Mehrlingen und Mehrfachbildungen 256.  
 — capsularis 234.  
 — conjugata, vera 218.  
 — discoidalis 220.  
 — endothelio-, epithelio-chorialis 220.  
 — fetalis 234, 236.  
 — Funktion der 240.  
 — haemo-chorialis 220.  
 — lobulata 243.  
 — labyrinthica 221.  
 — materna, uterina 236, 239.  
 — Morphologie der 236.  
 — olliformis 221.  
 — partita 243.  
 — praevia 242.  
 — reife 243.  
 — Sitz der 242.  
 — succenturiata 234.  
 — syndesmo-chorialis 220.  
 — Wachstum der 242.  
 — zonaria 220.  
 Placentalia 217.  
 Placentarkreislauf 232, 702.  
 Placentalappen 239.  
 Placentarraum 239.  
 Placentation 216.  
 — allantoide 217.  
 — Formen der 216.  
 — beim Menschen 223.  
 — omphaloide 217.  
 — Physiologie der 221.  
 Placentom 217.  
 Plasmodesmen 185, 465, 806.  
 Plasmoditrophoblast 230.  
 Plasmodium 230.  
 Plastokonten 33.  
 Platte, kardiogene 677.  
 Platten, parachordale 766.  
 Pleuracölon 736.  
 Pleuramnion 201.  
 Pleuroperikardialhöhle 677.  
 Pleuroperitonealhöhle 383.  
 Plexus cavernosus 728.  
 — chorioideus 416, 425, 433.  
 — lateralis 727.  
 — medianus mesencephali 727.  
 — prosencephali 726.  
 — sagittalis superior 727.  
 Plica chorioidea 433.  
 — encephali ventralis 398.  
 — genitales 612, 649.  
 — inguinalis 633.  
 — intratonsillaris 321.  
 — mesonephridica 588.  
 — pleuro-pericardiaca 738.  
 — praetonsillaris 321.  
 — semilunaris 321, 492.  
 — supratonsillaris 321.  
 — triangularis 321.  
 — urogenitalis 612.  
 Plicae septi 527.  
 Pluripotenz 168, 169.  
 Pneumonomenen 185, 378.  
 Polkörper 23, 24, 25.  
 Polocyte 23, 24, 25.  
 Polster, pleuro-peritoneales 666.  
 Polstrahlung 26.  
 Polyembryonie 88, 166.  
 Polyneurie 452.  
 Polyphyodontie 306.  
 Polyspermie 57.  
 Polzelle 23, 24, 25.  
 Pons Varoli 418.  
 Postformation 12.  
 Postgeneration 160.  
 Postmenstrum 223.  
 Postreduktionstypus 28.  
 Potenz, latente 89, 168.  
 — prospektive 83.  
 Prädent 297.  
 Präformation 11.  
 Prämaxillare 513, 774.  
 Prämenstrum 223.  
 Präovulum 24.  
 Präovum 24.  
 Präputialfalte 656.  
 Präputialfeld 657.  
 Praeputium 656.  
 Präreduktionstypus 28.  
 Präspematiden 39.  
 Präspemien 39.  
 Primärfollikel 21, 618.  
 Primärlappen 379.  
 Primärorgane der Fettläppchen 559.  
 Primärurethra 639.  
 Primärzotten 231.  
 Primitivfalte 109.  
 Primitivgrube 105, 109, 116, 124, 128, 206.  
 Primitivknotten 104, 109, 116, 124, 128, 130.  
 Primitivorgane 93.  
 Primitivplatte 104.

- Primitivrinne 109, 116, 124, 128, 206.  
 Primitivstreif 109, 116, 124, 128, 129.  
 Primitivwulst 109.  
 Primordialcranium 765.  
 Primordialeier 617.  
 Primordialfollikel 21, 618.  
 Proamnion 113, 197.  
 Proatlas 758, 763.  
 Processus caudales der Leibes-  
   höhlen 736.  
   -- globularis 506.  
   -- infundibularis hypophy-  
   seos 318.  
   -- infundibuli 422.  
   -- neuroporicus 396.  
   -- palatini 513.  
   -- paranasalis 767.  
   -- perioticus 768.  
   -- vaginalis peritonaei 635.  
   -- vermiformis 348, 351.  
 Proctodaeum 347.  
 Progaster 92.  
 Progenese 2, 5.  
 Proliferationsinseln 239.  
 Proliferationsknospen 239.  
 Proliferationsknoten 237.  
 Proliferationsphase 223.  
 Proliferationszone 133.  
 Pronephros 582.  
 Pronucleus, männlicher 39.  
   -- weiblicher 28.  
 Proontogenese 5.  
 Prophylogenese 5.  
 Prosencephalon 397.  
 Prostata 647.  
 Prostoma 92.  
 Protenortypus 662.  
 Protochordalplatte 107.  
 Protovertebra 135.  
 Psalterium 436.  
 Pseudomembran 70.  
 Pulmonalisbogen 707.  
 Pulpa dentis 297.  
 Pupillarmembran 488.  
 Pygomelus 165.  
 Pyramide MALPIGHISCHE 601.  
  
 Querscheibe 43.  
  
 Rachendachhypophyse 316.  
 Rachenhaut 287.  
 Rachenhautrest 290.  
 Rachenmandel 322.  
 Rachenmembran 287.  
 Ramus communicans 459.  
   -- mandibularis ductus paro-  
   tidei 313.  
 Randbogen 436.  
 Randfalte der Gliedmaßenan-  
   lage 778.  
 Randkerbe 115.  
 Randmesoderm 124.  
 Randschichte 404.  
 Randschleier 404.  
 Randsinus 239.  
 Randwulst 108.  
 Randzone 97.  
   -- des primären Mesoderms  
   124.  
 Raphe penis 655.  
   -- perinei 654, 661.  
   -- scroti 654.  
 Raum, intervillöser 230, 239.  
   -- perivitelliner 34.  
   -- perionaler 235.  
 Rautengrube 399.  
 Rautenhirn 397.  
 Rautenhirnbreite 399.  
 Rautenhirnenge 399.  
 Rautenlippe 414.  
 Realisationsfaktor 176.  
 Recessus epiphyseos 424.  
   -- inframammillaris 422.  
   -- infundibuli 422.  
   -- isthmi 419.  
   -- labyrinthi 531.  
   -- mammillaris 422.  
   -- medianus pharyngis 322.  
   -- opticus 421.  
   -- pinealis 424.  
   -- praecaudalis 661.  
   -- suprapinealis 424.  
   -- supratonsillaris 322.  
 Rectum 344.  
 Reduktionsteilung 27.  
 Reflexplacenta 234.  
 Regel 35.  
 Regeneration 168, 170.  
 Regulationseier 86.  
 Reifei 25, 29.  
 Reifungsperiode 19, 23, 38.  
 Reifungsspindel 26.  
 Reifungsteilung 27.  
 Reizleitungssystem des Her-  
   zens 698.  
 Renculi 602.  
 Retardation 307.  
 Rete arteriosum urogenitale  
   715.  
   -- ovarii 617, 619.  
   -- periintestinale 710.  
   -- testis 614.  
 Reteleisten 557.  
 Retention 307.  
 Retinalblatt 470.  
 Retrobranchialleiste 261.  
 Retromandibularleiste 261.  
 Rhinencephalon 439.  
 Rhombencephalon 397.  
 Rhombomeren 443.  
 Richtungskörper 24.  
 Richtungsspindel 26.  
 Riechfeld 261, 501.  
 Riechgrube 261, 501.  
 Riechhirn 439.  
 Riechkammer 439.  
 Riechkolben 440.  
 Riechlappen 439.  
 Riechplatte 261, 501.  
 Riechsack 502.  
 Riechstreifen 440.  
 Riechventrikel 439.  
 Rinde der Niere 606.  
 Rindenzone des Eierstockes  
   617.  
 Ringsinus 239, 479.  
 Rinne, MÜLLERSCHE 620.  
   -- parachordale 97.  
 Riesenzellen der Placenta 240.  
 Rohr, tubo-tympanales 542.  
 Rückbildung 189.  
 Rückenbeuge 213.  
 Rückenknickung 213.  
 Rückenmark 402, 408.  
 Rückenmarkshäute 444.  
 Rückenmarksnerven 449.  
 Rückenmarksreste, caudale  
   410.  
 Rückenmarkwulst 212.  
 Rückenplatten 95, 135.  
 Rückenrinne 111.  
 Rückensaite 94.  
 Rückensegment 135.  
 Rückenwülste 111.  
 Rumpfesoderm 137.  
 Rumpfflatte 95.  
 Rumpfschwanzknospe 132,  
   191, 211.  
  
 Sacculus 532.  
   -- dentalis 293.  
 Saccus endolymphaticus 531.  
   -- lacrimalis 494.  
   -- lymphaticus 734.  
   -- nasalis 502.  
   -- omphalo-entericus 123,  
   204.  
   -- vitellinus 123.  
 Säugerblastocyste 75.  
 Säugerkeimblase 75.  
 Samen 43.  
 Samenfadens 41.  
 Samenkern 49.  
 Samenständler 40.  
 Samenzelle 40, 41.  
   -- atypische 44.  
   -- Beweglichkeit 45.  
   -- Lebensdauer 46.  
 Samenzellentwicklung 19,  
   37.  
 Sammelgang 582.  
 Sammelröhren 597.  
 Sammelrohrgebiet 598.  
 Sarkolemma 791.  
 Sarkolyse 791.  
 Sarkolyt 791.  
 Sarkoplasma 791.  
 Satyrspitze 550.  
 Scala tympani 539.  
   -- vestibuli 539.  
 Schädelbalken, mittlerer 763.  
 Scheide, perichordale 751.  
 Scheidengewölbe 628.

- Scheidenhaar 564.  
 Scheidenklappe 628.  
 Scheidenvorhof 653.  
 Scheidenzellen 448, 466.  
 Scheitel-Fersen-Länge 270.  
 — -Steiß-Länge 270.  
 Scheitelauge 424.  
 Scheitelbeuge 398.  
 Scheitelhöcker 260, 398.  
 Scheitelorgan 424.  
 Schichte, LANGHANSsche 232.  
 Schild 116.  
 Schilddrüse 319.  
 Schizamnion 201.  
 Schleimbeutel 749.  
 Schleimgewebe, perilymphatisches 538.  
 Schlundbogen 323.  
 Schlundbuchten 323.  
 Schlunddarm 285, 324.  
 Schlundfurchen 323.  
 Schlundspalten 323.  
 Schlundtaschen 323.  
 Schlundtaschenabkömmlinge 330.  
 Schlußkoagulum 228.  
 Schlußplatte 238.  
 Schlußring 43.  
 — hypo-, subchorialer 238.  
 Schlußscheibe 43.  
 Schmelz 297.  
 Schmelzbildner 295.  
 Schmelzepithel 295, 299.  
 Schmelzfissur 298.  
 Schmelzkeim 291.  
 Schmelzknospe 292.  
 Schmelzknoten 293.  
 Schmelzleiste 291.  
 Schmelzmembran 295.  
 Schmelzoberhäutchen 298.  
 Schmelzorgan 292.  
 Schmelzpulpa 295, 299.  
 Schmelzrinne 293.  
 Schmelzscherbe 298.  
 Schmelzstrang 296.  
 Schmelzzellen 295.  
 Schnecke, häutige 534.  
 — knöcherner 541.  
 Schwangerschaftsreaktionen 241.  
 Schwangerschaftswehen 240.  
 Schwanz des Samenfadens 43.  
 — weicher 759.  
 Schwanzbeuge 261.  
 Schwanzdarm 277, 286, 344.  
 Schwanzfaden 265, 759.  
 Schwanzfalte 195.  
 Schwanzhöcker 132, 191, 211.  
 Schwanzknöpfchen 265.  
 Schwanzknospe 132, 191.  
 Schwanzmesoderm 137.  
 Schweißdrüsen 564, 568.  
 Schwellkörper 658.  
 Schwimnhaut 264.  
 Scrotalwülste 654.  
 Scrotum 654.  
 Secundinae 243.  
 Segelklappen 698.  
 Segmentalarterien 710, 713.  
 Sehgrube 467.  
 Sehkammer 421, 442, 468.  
 Sehnerv 489.  
 Seitenfalten 195.  
 Seitenkammer 426, 441.  
 Seitenknospe 377.  
 Seitenplatten 95, 135, 141.  
 — des Rückenmarkes 402.  
 Sekretionsphase 223.  
 Sekundärfollikel 23.  
 Sekundärlappen 380.  
 Sekundärzotten 231.  
 Selbstdifferenzierung 81.  
 Seminucleus 28.  
 Semiplacenta 217, 220.  
 Semiplacentom 217.  
 Septa placentaе 239.  
 Septula testis 615.  
 Septum aortopulmonale 696.  
 — atrioventriculare 693.  
 — bulbi 695.  
 — interventriculare 692.  
 — oesophago-tracheale 371.  
 — pellucidum 435, 438.  
 — pleuro-pericardiacum 737.  
 — primum atriorum 686.  
 — scroti 654.  
 — secundum atriorum 687.  
 — sinus venosi 686.  
 — spurium atriorum 690.  
 — transversum 353, 738, 740.  
 — urorectale 344, 638.  
 — vaginae 627.  
 Serosa 199.  
 SERTOLISCHE Zellen 38.  
 Sichelrinne 109.  
 Sinnesepithel 466.  
 Sinnesorgane 466.  
 — epibranchiale, mesenchymale, mesodermale 553.  
 Sinus cavernosus 728.  
 — cervicalis 261, 326.  
 — circularis 239.  
 — rhomboidalis 395.  
 — terminalis 193.  
 — tonsillaris 321.  
 — transversus pericardii 685, 700.  
 — urogenitalis 344, 639, 648.  
 — venosi durae matris 727.  
 — venosus 681.  
 Sinushörner 685.  
 Sinusklappen 690.  
 Sinusknoten 698.  
 Sinusoide 361.  
 Sinusquerstück 685.  
 Sinusseptum 686, 691.  
 Sitzhöhe 270.  
 Sklera 489.  
 Skleroblastem 778.  
 Skleromer 139, 751.  
 Sklerotom 139, 751.  
 Sklerotomdivertikel 138.  
 Sohlenhorn 577.  
 Somatopleura 95.  
 Somazellen 609.  
 Somit 135.  
 Somiten 95.  
 Spaltamnion 201.  
 Spaltbarkeitsrichtungen 557.  
 Spatium interseptovalvulare 690.  
 Speiseröhre 333.  
 Sperma 43.  
 Spermakern 49.  
 Spermatischen 39.  
 Spermatoblast 40.  
 Spermatozoon 40.  
 Spermazentrum 49.  
 Spermien 39.  
 Spermie 40.  
 Spermienkern 49.  
 Spermioocyten 39.  
 Spermioocytenogenese 37.  
 Spermio-genese 19, 37.  
 Spermio-genien 37, 615.  
 Spermiohistogenese 40.  
 Spermiozentrum 49.  
 Spermiosom 40.  
 Spermiovium 49.  
 Spezialisierung 150.  
 Spina bifida 131.  
 Spinalganglien 448, 466.  
 Spinalnerven 449.  
 Spiralfaden 43.  
 Spiralhülle 43.  
 Spitze, DARWINsche 550.  
 Splanchnocöl 138.  
 Splanchnopleura 95.  
 Spongioblasten 403.  
 Spongiotrophoblast 230.  
 Sprossung 184.  
 Stammesgeschichte 3.  
 Stammganglien 430.  
 Stammknospe 375.  
 Stammlappen 430.  
 Stammzelle 75, 609.  
 Stammzone 137.  
 Standhöhe 270.  
 Steigbügel 769.  
 Steißhöcker 265, 759.  
 Sternalleiste 760.  
 Sternopagus 160.  
 Sternzellen 295.  
 Steuermembran 43.  
 Stielconus 470.  
 Stielrinne 473.  
 Stirnfortsatz 264, 503.  
 Stirnhöcker 260.  
 Stirnnasenfurche 503.  
 Stirnwulst 264, 500.  
 Strang, amniotischer 208, 247.  
 Stratum germinativum 554.  
 — granulosum 23.  
 — intermedium 295, 555.  
 Stützgewebe, embryonales 139.  
 Stützzellen 403.  
 Stylohyale 769.

- Subcutis 556.  
 Substantia ampullaris 225.  
   — compacta 225.  
   — intermedia 43.  
   — spongiosa 225.  
 Substanzen, organbildende 82, 86, 179.  
 Substanzinseln 672.  
 Sulci cutis 556.  
   — placentae 243.  
 Sulcus alveolo-labialis 291.  
   — atrio-ventricularis 684.  
   — buccalis 510.  
   — bulbo-auricularis 692.  
   — bulbo-ventricularis 684.  
   — centralis 438.  
   — cervicalis 326.  
   — cinguli 438.  
   — circularis Reili 438.  
   — dentalis 293.  
   — dien-mesencephalicus 410, 420.  
   — hemisphaericus 401, 426.  
   — hypothalamicus 421.  
   — interventricularis 692.  
   — labio-gingivalis 291.  
   — lateralis medullae spinalis 405.  
   — — rhombencephali 415.  
   — longitud. int. cerebelli 416.  
   — — — rhombencephali 416.  
   — naso-lacrimalis 264, 493, 508.  
   — parotideus 312.  
   — supranasalis 505.  
   — telo-diencephalicus 420.  
   — terminalis 405, 423, 685.  
   — transversus rhomencephali 414.  
   — urethralis 653.  
   — urogenitalis 648.  
   — vestibularis 291.  
 Sulze, WHARTONSche 253.  
 Superfecundation 88.  
 Superfetation 88.  
 Suprarenalorgan 665.  
 Sympathicoblasten 458.  
 Sympathicus 458.  
 Synapsis 28.  
 Synchronose 748.  
 Syncytiotrophoblast 230.  
 Syncytium 230.  
 Syncytiumsprossen 239.  
 Synkaryon 49.  
 Synostose 748.  
 System, äquipotentielles 166.  
  
 Talgdrüse 564, 568.  
 Tapetumblatt 470.  
 Tasche, RATHKESche 287, 315.  
   — SESSSche 287, 315.  
 Taschenklappen 697.  
 Tastballen 268, 778.  
 Teilfurchung 87.  
  
 Teilkörpersystem 185.  
 Teilung 185.  
   — erbgleiche 82.  
   — erbungleiche 82.  
 Teilungsebene 181.  
 Teilungsperiode 19, 37.  
 Teilungsspindel 26.  
 Teilungswachstum 179.  
 Teilungszelle 172.  
 Tela chorioidea 416, 425.  
 Telencephalon 398, 426.  
   — medium 427.  
 Telemetrisch 2.  
 Teratologie 4.  
 Terminalhaar 564.  
 Terminationsperiode, terato-genetische 165.  
 Tetrade 28.  
 Thalamus 421, 431.  
 Thalamencephalon 421.  
 Thalamusmulde 434.  
 Theca folliculi 23.  
 Thorakopagus 159.  
 Thymus 330.  
 Thymushorn 331.  
 Thymusläppchen 332.  
 Tokogonie 7.  
 Tonsilla lingualis 311, 321.  
   — palatina 321.  
   — pharyngea 322.  
 Tonsillarrecesse 321.  
 Tonsillenbucht 321, 330.  
 Tonsillenhöcker 321.  
 Torus clitoridis 657.  
   — genitalis 650.  
   — villosus 510.  
 Totipotenzen 87.  
 Trabeculae carnae 698.  
 Tractus genitalis 623.  
   — olfactorius 440.  
 Tränendrüsen 492.  
 Tränenfurche 264, 508.  
 Tränenröhrchen 493.  
 Tränensack 494.  
 Tränenwege 493.  
 Trephone 188.  
 Trichterfeld 621.  
 Trommelfell 548.  
 Trophoblast 74.  
 Trophoblasthülle 123, 229.  
 Trophoblastschale 123, 229.  
 Trophoblastzelle 75.  
 Trophoplasma 54.  
 Truncus arteriosus 320, 481.  
   — cerebri 429.  
   — sympathicus 458.  
   — vitello-umbilicalis 721.  
 Truncusabschnitt des Bulbus cordis 693.  
 Tuba auditiva 543.  
 Tubargravidität 65.  
 Tube, primäre 624.  
   — sekundäre 626, 629.  
 Tubeneckplacenta 242.  
 Tubenöffnungen 621.  
 Tubenwanderung 214.  
  
 Tuber cinereum 423.  
 Tuberculum genitale 649.  
   — impar 307.  
   — interpedunculare 419.  
   — isthmi 419.  
   — linguale 307.  
   — mammillare 399, 423.  
   — thyroideum 320.  
   — tonsillare 321.  
 Tubotympanaltasche 330, 541.  
 Tubuli seminiferi 615.  
 Tumoren, branchiogene 330.  
 Tunica albuginea testis 614.  
   — vasculosa lentis 479, 488.  
 Tympanohyale 769.  
  
 Überbefruchtung 59.  
 Überfruchtung 88.  
 Überschwängerung 88.  
 Umbildung 186.  
 Umbilicalkreislauf 232.  
 Umlagerungszone 232.  
 Umwachsungsrand 193.  
 Umwandlungsperiode 40.  
 Unipotenz 87, 170.  
 Unterkieferfortsatz 260.  
 Urachus 200, 645.  
 Urachuscysten 645.  
 Urdarm 91, 97, 102, 105, 108, 116, 121, 128.  
 Urdarmsäckchen 105.  
 Urdarmstrang 116, 121.  
 Ureir 617.  
 Ureizen 20.  
 Ureter 596.  
 Ureterbäumchen 598.  
 Ureterknospe 595.  
 Uretermembran 643.  
 Ureterpapille 643.  
 Uretersporen 642.  
 Urethralplatte 640.  
 Urethralrinne 653.  
 Urgeschlechtszellen 19, 37, 609, 614.  
 Urmagen 92.  
 Urmund 92, 97, 102, 105, 108, 116, 120, 128, 130, 131.  
 Urmundgrube 105.  
 Urmundknoten 116.  
 Urmundleiste 116, 121.  
 Urmundlippe 92, 97, 102, 105, 108, 116, 121, 128.  
 Urmundplatte 104.  
 Urmundring 98.  
 Urmundrinne 116.  
 Urmundschluß 129.  
 Urmundstreif 116.  
 Urmundtheorie 130.  
 Urnieren 585.  
   — Funktion der 593.  
 Urnierenarterien 714.  
 Urnierenband 593.  
 Urnierenbläschen 585.  
 Urnierenfalte 588.  
 Urnierengang 582, 585.

- Urnieren-Geschlechtsfalte 612.  
 Urnierenglomerulus 586.  
 Urnierenkammer 587.  
 Urnierenkörper 587.  
 Urogenitalfalte 612.  
 Urogenitallippe 649.  
 Urogenitalmembran 639.  
 Urogenitalplatte 136, 581.  
 Urogenitalrinne 648.  
 Urogenitalrohr 638.  
 Urogenitalspalte 650.  
 Urogenitalverbindung 616.  
 Ursamenzellen 37.  
 Ursegmente 94, 135.  
 — sekundäre 95.  
 Ursegmenthöhle 94.  
 Ursegmentspalt 262, 751.  
 Ursegmentstiel 136, 581.  
 Urzeugung 7.  
 Uterinmilch 223.  
 Uterinsegment, unteres 223.  
 Uterovaginalkanal 624.  
 Uterus 627, 629.  
 Utriculus 531.  
 — prostaticus 632.  
 Urwirbel 135.  
 Urwirbelhöhle 138.  
 Urwirbelkante 137, 139.  
 Urwirbelkern 142.  
 Urwirbelkommunikation 136, 581.
- Vagina 627, 629.  
 Valvula foraminis ovalis 690.  
 — ileo-caecalis 351.  
 — sinus coronarii 691.  
 — venae cavae 691.  
 — venosa dextra, sinistra 690.  
 Valvulae cuspidales 698.  
 — semilunares 697.  
 Varietäten 168, 170.  
 Vasa aberrantia 358.  
 — allantoidea 201, 232.  
 — lentis 479.  
 — omphalo-mesenterica 192, 195, 252.  
 — umbilicalia 201, 203, 232, 252.  
 — vitellina 192, 195.  
 Velum medullare superius 418,  
 — inferius 416.  
 Vena advehens hepatis 722.  
 — anonyma 729.  
 — azygos 731.  
 — cardinalis 721, 725, 729, 731.  
 — cava inferior 725.  
 — superior 729.  
 — gastrolinealis 724.  
 — hemiazygos 729, 731.  
 — iliaca communis 731.  
 — jugularis 727, 728.  
 — marginalis 727, 732.  
 — mesenterica 724.  
 — mesonephridica 729.
- Vena obliqua atrii sinistri 729.  
 — omphalomesenterica 192, 195, 252, 720, 722.  
 — ovarica 732.  
 — portae 724.  
 — prootica 727.  
 — renalis 731.  
 — revehens communis 724.  
 — — hepatis 722, 724.  
 — spermatica 732.  
 — subcardinalis 729.  
 — suprarenalis 732.  
 — terminalis 193.  
 — umbilicalis 721, 724.  
 — vitellina 193, 720.  
 Venae allantoideae 203.  
 — omphalo-mesentericae 193, 248, 722.  
 — umbilicales 203, 721, 724.  
 — vitellinae 193.  
 Venen 720.  
 — utero-placentare 239.  
 Ventriculi cerebri 397.  
 — laterales 426, 441.  
 Ventriculus communis 683.  
 — impar 426, 441.  
 — olfactorius 439, 442.  
 — opticus 421, 442, 468.  
 — pinealis 424.  
 — quartus 442.  
 — terminalis 409.  
 — tertius 441.  
 Ventrikelschenkel 683.  
 Verbindungsmembran 70.  
 Verbindungsstrang 580.  
 Verbindungsstück 42, 43.  
 Vererbungsmasse 55.  
 Verjüngung 170.  
 Verkalkungspunkt 745.  
 Verknöcherung 745.  
 Verknöcherungspunkte 743.  
 Vermehrungsperiode 19, 37.  
 Vermögen, entwicklungsmechanisches 83.  
 Vernix caseosa 269, 555.  
 Verschlussmembran 323.  
 Verschlusspfropf 228.  
 Verschmelzung 160, 165.  
 Verwachsung 160, 165.  
 Verwachsungsfurche 510.  
 Verwachsungsnaht 510.  
 Verwachsungsrinne 510.  
 Verwachsungstheorie 130.  
 Verwachsungswulst 510.  
 Verwachsungszwillinge 89, 150.  
 Vesica fellea occulta 359.  
 — umbilicalis 123, 204, 248.  
 Vesicula blastodermica 70.  
 — cervicalis 327.  
 — germinativa 34.  
 — optica 468.  
 — inversa 470.  
 — seminalis 646.  
 — umbilicalis 204, 248.
- Vestibularleiste 291.  
 Vestibulum vaginae 653.  
 Vierergruppe 28.  
 Vierhügelarme 420.  
 Vierhügelplatte 419.  
 Villi choriales 217, 231, 237.  
 Visceralbogen 323.  
 Visceralskelett 762.  
 Vitalismus 15.  
 Vitellus 30.  
 Vorkern 28.  
 Vollplacenta 218.  
 Vorderarm 277.  
 Vorderhirn 397, 398.  
 Vorderhirnbläschen 397.  
 Voreizelle 24.  
 Vorentwicklung 5.  
 Vorhof, primitiver 684.  
 Vorhofsfurche 291.  
 Vorhofsleiste 291.  
 Vorhofteil der Herzschleife 684.  
 Vorkern, weiblicher 28.  
 — männlicher 39.  
 Vorknorpel 745.  
 Vorleber 353.  
 Vormuskel 791.  
 Vornagel 574.  
 Vorniere 581.  
 Vornierengang 584.  
 Vornierenkammer 582, 583.  
 Vornierenkanälchen 582.  
 Vornierensegment 583.  
 Vornierentrichter 582.  
 Vornierenwulst 582.  
 Vorsamenzellen 39.  
 Vortex coccygeus 760.  
 Vorticines pilorum 566.  
 Vorwasser 247.
- Wachstum 181, 182.  
 — funktionelles 182.  
 Wachstumsanregung 181.  
 Wachstumsperiode 19, 38.  
 Wachstumszentrum 133, 179.  
 Wachstumszone 133.  
 Wanderung 184.  
 Wanderzellen 676.  
 Wangen 508.  
 Wangenlippe 510.  
 Wangennaht 510.  
 Warzenhof 571.  
 Wechselwirkungen, hormonale 178.  
 Wehen 247.  
 Wellenmembran 43.  
 Wirbelanlage 751.  
 Wirbelsäule 749.  
 Wirbelsaite 94, 749.  
 Wollhaar 560.  
 Wollhaarkleid 268.  
 Wulst der Haaranlage 564, 566.  
 — postanaler 661.  
 Wurzelblatt 575.

- Wurzelcylinder, epithelialer 566.  
 Wurzelscheide 297.  
 Zahnbeinbildner 297.  
 Zahnentwicklung 292.  
 Zahnfasern 297.  
 Zahnfurche 291.  
 Zahnknospe 292.  
 Zahnleiste 291, 292.  
 Zahnpapille 293, 296.  
 Zahnsäckchen 293, 299.  
 Zahnscherbe 298.  
 Zahnwall 291.  
 Zahnwurzel 299.  
 Zehenstrahlen 265.  
 Zellen, LEYDIGSche 616.  
 — myoide 333.  
 — SERTOLISche 616.  
 Zellhaufen, intertubuläre 368.  
 Zellinseln 240.  
 Zellknoten 240.  
 Zellkonstanz 171, 182, 403.  
 Zellmasse, interepitheliale 107.  
 — intermediäre 580.  
 Zellsäule 238.  
 Zellschichte 232.  
 Zellteilung, karyokinetische 25.  
 Zementbildner 299.  
 Zementhöhlen 300.  
 Zementkörperchen 300.  
 Zementoblasten 299.  
 Zentralkanal 397.  
 — des Glaskörpers 480.  
 Zentralröhren 597.  
 Zerstörung 185.  
 Zirbel 424.  
 Zirbelbucht 424.  
 Zirbelhöhle 424.  
 Zirbellappen 425.  
 Zirbellippe 424.  
 Zona ependymalis 403.  
 — intermedia 403.  
 — marginalis 404.  
 — nuclearis 403.  
 — pellucida, radiata 32, 34.  
 — ventricularis 403.  
 — ciliaris 482.  
 Zoospermie 40.  
 Zotte 217, 238.  
 — freie 238.  
 Zottenbüschel 217.  
 Zottendeportation 237.  
 Zottenhaut 217, 234.  
 Zungenbein 770, 776.  
 Zungenbeinbogen 261, 325.  
 Zungenpapillen 309.  
 Zungenwulst 307.  
 Zuwachszähne 304.  
 Zweiergruppe 28.  
 Zwerchfell, primäres 738.  
 Zwerchfellband der Urniere 593.  
 Zwerchfellpfeiler 740.  
 Zwillinge 88, 150.  
 Zwischenblastem 580.  
 Zwischenformen, geschlechtliche 664.  
 Zwischenhaarkleid 561.  
 Zwischenhirn 398, 420.  
 Zwischenkiefergaumen 513.  
 Zwischenniere 665.  
 Zwischenscheibe 748.  
 Zwischenstück 135, 580, 748.  
 Zwischenurwirbelarterien 710, 713.  
 Zwischenwirbelscheibe 753.  
 Zwischenzellen 616, 619.  
 Zwischenzottenraum 230, 239.  
 Zygote 53.

### Berichtigungen.

- Seite 32, Zeile 4 von oben: Statt 33 lies 32.  
 „ 34, „ 12 von unten: Statt 38 lies 39.  
 „ 51, „ 2 von unten: Statt 45 lies 44.  
 „ 52, „ 9 von unten: Statt 46 lies 44.  
 „ 58, „ 9 von oben: Mc hat zu entfallen.  
 „ 74, „ 9 von unten: Statt 43, 44 lies 42.  
 „ 123. Die Hinweislinie M bei Abb. 96c soll im Rot enden.  
 „ 128, Zeile 9 von oben: Statt 61 lies 60.  
 „ 128, „ 10 von oben: Statt 54 lies 57.  
 „ 191, Abb. 152: Statt Hyp lies Ro; statt Mdb lies Hyp; zu dem Pfeile — Mdb.  
 „ 197, Zeile 17 von unten: Mh hat zu entfallen.  
 „ 199, „ 6 von oben: Em hat zu entfallen.  
 „ 202, „ 7 von unten: H hat zu entfallen.  
 „ 205, Abb. 162: Statt ZE lies zE.  
 „ 230, Zeile 14 von unten: Statt 186, 187 lies 187, 188.  
 „ 231, „ 12 von unten: Rz hat zu entfallen.  
 „ 233, „ 1 von oben: Statt 186 lies 187; F entfällt.  
 „ 237, „ 4 und 5 von oben: Che und Chm entfallen.  
 „ 239, „ 7 und 9 von unten: Statt V, A lies u V, u A.  
 „ 281, Abb. 231: Statt Neuromen lies Neuromeren.  
 „ 286, Zeile 13 von oben: 281 hat zu entfallen.  
 „ 320, „ 17 von oben: Statt 270 lies 269.  
 „ 327, „ 15 von unten: Statt Db lies Dbr.  
 „ 338, „ 25 von oben: Zu 325 hinzufügen 326.  
 „ 338, „ 10 von unten: Statt 357 lies 379.  
 „ 339, „ 17 von oben: Vor 280 hinzufügen 278.  
 „ 339, „ 17 von oben: Statt 357 lies 379.  
 „ 344, „ 11 von oben: Zu 282 hinzufügen 330.  
 „ 344, „ 13 von oben: Zu 329 hinzufügen 330.  
 „ 344, „ 19 von oben: Statt 235, 236 lies 236, 237.

- Seite 344, Zeile 23 von oben: Statt 545 lies 546.  
 „ 344, „ 6 von unten: Vor 165 — Seite 207, Abb.  
 „ 348, „ 21 von unten: Statt 329 lies 330.  
 „ 352, „ 9 von unten: Lb hat zu entfallen.  
 „ 354, „ 6 von unten: Statt 601, 652 lies 600, 613.  
 „ 355, „ 6 von oben: Nach 280 einfügen: 295.  
 „ 361, „ 6 von unten: 591, 592 entfallen.  
 „ 365, „ 19 von oben: Statt 329 lies 330.  
 „ 371, „ 8 von unten: L entfällt.  
 „ 371, „ 14 von unten: O, L entfällt.  
 „ 391, „ 6 von unten: statt 304, 305 lies 305, 306.  
 „ 395, „ 5 von oben: Nach 166 einfügen 167.  
 „ 395, „ 14 von oben: Statt 167 lies 166.  
 „ 404, „ 20 von oben: Nach „zwar“ einfügen: nur.  
 „ 409, „ 2 von oben: Statt 662 lies 626.  
 „ 414, „ 7 von unten: Vor 348 einfügen 336; statt 375 lies 445.  
 „ 422, „ 14 von oben: Vor 363 einfügen 358.  
 „ 422, „ 2 von unten: Vor 365 einfügen 358.  
 „ 428, Abb. 357: Die Hinweislinie H ist zu verlängern.  
 „ 430, Zeile 21 von unten: Statt Reilii lies Reili.  
 „ 434, „ 2 von unten: Nach 353 einfügen 370.  
 „ 435, „ 6 von oben: Nach 365 einfügen 353, 358.  
 „ 445, „ 1 von oben: Statt 241 lies 240.  
 „ 546, Abb. 462: Statt Squam — Squama.  
 „ 575, Abb. 488: Statt Seitl. Nagel lies Seitl. Nagelfalz.  
 „ 594, Zeile 24 von oben: Statt 497 lies 527.  
 „ 687, „ 12 von unten: Statt 381 lies 581.  
 „ 704, Abb. 589: Statt Mesokard lies Myokard.

**Fortpflanzung, Entwicklung und Wachstum.** („Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie“, herausgegeben von A. Bethe, Frankfurt a. M., G. v. Bergmann, Berlin, G. Emden, Frankfurt a. M., A. Ellinger †, Frankfurt a. M., 14. Band.)

Erster Teil: **Fortpflanzung. Wachstum. Entwicklung. Regeneration und Wundheilung.** Mit 440 zum Teil farbigen Abbildungen. XVI, 1194 Seiten. 1926. RM 96.—; gebunden RM. 103.50

Aus dem Inhalt:

**Physiologie und Pathologie der Entwicklung, des Wachstums und der Regeneration.** Wachstum der Zellen und Organe, Hypertrophie und Atrophie. Von Professor Dr. Robert Rößle, Basel. — Gewebezüchtung. Von Professor Dr. Rhoda Erdmann, Berlin-Wilmersdorf. — Physiologie der embryonalen Entwicklung. Von Professor Dr. Günther Hertwig, Rostock i. M. — Allgemeine Mißbildungslehre. Von Professor Dr. Ivar Broman, Lund. — Regeneration und Transplantation bei Tieren. Von Professor Dr. Hans Przibram, Wien. — Regeneration bei Pflanzen. Von Dr. Leopold Porthelm, Wien. — Wundheilung, Transplantation, Regeneration und Parabiose bei höheren Säugern und beim Menschen. Von Professor Dr. Wilhelm von Gaza, Göttingen.

Zweiter Teil: **Metaplasie und Geschwulstbildung.** Mit 44 zum Teil farbigen Abbildungen. VIII, 617 Seiten. 1927. RM 51.—; gebunden RM 56.40

*Jeder Band des Handbuchs ist einzeln käuflich, jedoch verpflichtet die Abnahme eines Teiles eines Bandes zum Kauf des ganzen Bandes.*

---

ⓑ **Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.** Von Dr. H. K. Corning, o. ö. Professor der Anatomie und Vorsteher der Anatomischen Anstalt in Basel. Zweite Auflage. Mit 694 Abbildungen, davon 100 farbig. XI, 696 Seiten. 1925. Gebunden RM 36.—

ⓑ **Die Entwicklung des Menschen vor der Geburt.** Ein Leitfaden zum Selbststudium der menschlichen Embryologie. Von Professor Dr. med. Ivar Broman, Direktor des anatomischen Instituts der Universität Lund. Mit 259 Abbildungen im Text. XII, 351 Seiten. 1927. RM 24.—; gebunden RM 26.40

ⓑ **Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen.** Von Professor Dr. med. Ivar Broman, Direktor des anatomischen Instituts der Universität Lund. Erste und zweite Auflage. Mit 208 Abbildungen im Text und auf 3 Tafeln. XV, 354 Seiten. 1921. Gebunden RM 15.—

---

**Zeitschrift für die gesamte Anatomie.** Herausgegeben von E. Kallius, J. Tandler.

*Erscheint im gemeinsamen Verlag von J. F. Bergmann/München und Julius Springer/Berlin in folgenden Abteilungen:*

Erste Abteilung. **Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte.** Herausgegeben von Erich Kallius, Heidelberg.

*Jährlich erscheinen etwa 4 Bände zu je 6 einzeln berechneten Heften. Bis Januar 1929 erschienen 88 Bände. Preis des Bandes etwa RM 175.—*

Zweite Abteilung. **Zeitschrift für Konstitutionslehre.** Unter Mitwirkung von F. Chvostek, Wien und J. Bauer, Wien herausgegeben von Julius Tandler, Wien.

*Jährlich erscheint etwa 1 Band zu je 6 einzeln berechneten Heften. Bis Januar 1929 erschienen 14 Bände. Preis des Bandes etwa RM 110.— bis RM 120.—*

Dritte Abteilung. **Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte.** Unter Mitwirkung von F. Heiderich, Bonn herausgegeben von Erich Kallius, Heidelberg.

*Erscheint in vollständigen einzeln berechneten Bänden wechselnden Umfangs. Bis Januar 1929 erschienen 27 Bände. Preis des 27. Bandes RM 168.—*

*Jede der 3 Abteilungen ist einzeln zu beziehen.*

---

**Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.** Von Professor J. E. W. Ihle, Amsterdam, Professor P. N. van Kampen, Leiden, Professor H. F. Nierstrasz, Utrecht, Professor J. Versluys, Wien. Aus dem Holländischen übersetzt von G. Chr. Hirsch, Lektor in Utrecht. Mit 987 Abbildungen. VIII, 906 Seiten. 1927. RM 66.—; gebunden RM 68.40

Inhaltsübersicht:

Einleitung. Von P. N. van Kampen. — Das System. Von H. F. Nierstrasz und J. Versluys. — I. Die Haut. Von P. N. van Kampen. — II. Das Skelet. Von J. Versluys. — III. Das Muskelsystem. Von J. Versluys. — IV. Die elektrischen Organe. Von J. Versluys. — V. Das Nervensystem. Von P. N. van Kampen. — VI. Die Sinnesorgane. Von P. N. van Kampen. — VII. Die Leibeshöhle. Von J. E. W. Ihle. — VIII. Die Ernährungsorgane. Von J. E. W. Ihle. — IX. Die Atmungsorgane. Von H. F. Nierstrasz. — X. Das Blutgefäßsystem. Von H. F. Nierstrasz. — XI. Das Lymphgefäßsystem. Von H. F. Nierstrasz. — XII. Die Urogenitalorgane. Von J. E. W. Ihle. — XIII. Die Nebennieren. Von J. E. W. Ihle. — Namenverzeichnis. Sachverzeichnis.

---

**Anatomie des Menschen.** Ein Lehrbuch für Studierende und Ärzte. In drei Bänden. Von Hermann Braus, o. ö. Professor an der Universität, Direktor der Anatomie Würzburg.

Erster Band: **Bewegungsapparat.** Mit 400 zum großen Teil farbigen Abbildungen. Zur Zeit vergriffen.

Zweiter Band: **Eingeweide. (Einschließlich periphere Leitungsbahnen I. Teil.)** Mit 329 zum großen Teil farbigen Abbildungen. VII, 697 Seiten. 1924. Gebunden RM 24.—

Dritter (Schluß-)Band: **Periphere Leitungsbahnen. (II. Spezieller Teil.) Zentral- und Sinnesorgane.** Generalregister. *Erscheint 1929.*

---

**Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte.** Eine finale Erklärung embryonaler und verwandter Gebilde und Vorgänge. Von Karl Peter in Greifswald. Mit 55 Textfiguren. X, 323 Seiten. 1920. RM 10.—

---

**Körper und Keimzellen.** Von Jürgen W. Harms, Professor an der Universität Tübingen. Mit 309, darunter auch farbigen Abbildungen.

Erster Teil: X, 516 Seiten. 1926. Zweiter Teil: IV, 508 Seiten. 1926.

Jeder Teil RM 33.—; gebunden RM 34.50

*Die Teile werden nur zusammen abgegeben. — Bildet Band 9 der „Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere“.*

---

**Einführung in die allgemeine und spezielle Vererbungs-pathologie des Menschen.** Ein Lehrbuch für Studierende und Ärzte. Von Dr. Hermann Werner Siemens, Privatdozent für Dermatologie an der Universität München. Zweite, umgearbeitete und stark vermehrte Auflage. Mit 94 Abbildungen und Stammbäumen im Text. IX, 286 Seiten. 1923. RM 12.—