



# Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen

Herausgegeben von Wilhelm v. Möllendorff

Dritter Band  
Haut- und Sinnesorgane

Erster Teil  
Haut · Milchdrüse · Geruchsorgan  
Geschmacksorgan · Gehörorgan

Reprint

Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York 1978

ISBN-13:978-3-642-89084-0 e-ISBN-13:978-3-642-90940-5  
DOI: 10.1007/978-3-642-90940-5

Das Werk ist urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, der Entnahme von Abbildungen, der Funksendung, der Wiedergabe auf fotomechanischem oder ähnlichem Wege und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwendung, vorbehalten.  
Bei Vervielfältigungen für gewerbliche Zwecke ist gemäß § 54 UrhG eine Vergütung an den Verlag zu zahlen, deren Höhe mit dem Verlag zu vereinbaren ist.

Copyright 1927 by Julius Springer in Berlin.

Softcover reprint of the hardcover 1st edition 1927

Reprinted in India by Rekha Printers Private Limited, New Delhi.

2122/3014-54321

# HANDBUCH DER MIKROSKOPISCHEN ANATOMIE DES MENSCHEN

BEARBEITET VON

A. BENNINGHOFF · M. BIELSCHOWSKY · S. T. BOK · J. BRODERSEN · H. v. EGGELING  
R. GREVING · G. HAEGGQVIST · V. v. HÄLLER · A. HARTMANN · R. HEISS  
T. HELLMAN · G. HERTWIG · H. HOEPKE · A. JAKOB · W. KOLMER · J. LEHNER  
A. MAXIMOW · G. MINGAZZINI · W. v. MÖLLENDORFF · V. PATZELT · H. PETERSEN  
W. PFUHL · B. ROMEIS · J. SCHAFFER · R. SCHRÖDER · S. SCHUMACHER · E. SEIFERT  
H. SPATZ · H. STIEVE · PH. STÖHR · F. K. STUDNÍČKA · A. v. SZILY · E. TSCHOPP  
C. VOGT · O. VOGT · F. WASSERMANN · F. WEIDENREICH · K. W. ZIMMERMANN

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM v. MÖLLENDORFF  
KIEL

DRITTER BAND

HAUT UND SINNESORGANE

ERSTER TEIL

HAUT · MILCHDRÜSE · GERUCHSORGAN  
GESCHMACKSORGAN · GEHÖRORGAN

BERLIN  
VERLAG VON JULIUS SPRINGER  
1927

# HAUT UND SINNESORGANE

ERSTER TEIL

HAUT · MILCHDRÜSE · GERUCHSORGAN  
GESCHMACKSORGAN · GEHÖRORGAN

BEARBEITET VON

H. VON EGGELING-BRESLAU · H. HOEPKE-HEIDELBERG  
W. KOLMER-WIEN

MIT 321 ZUM TEIL FARBIGEN  
ABBILDUNGEN



BERLIN  
VERLAG VON JULIUS SPRINGER  
1927

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
<b>A. Die Haut.</b> Von Privatdozent Dr. H. HOEPKE, Heidelberg. (Mit 41 Abbildungen)	1
I. Epidermis . . . . .	1
1. Stratum germinativum . . . . .	4
2. Stratum granulosum . . . . .	9
3. Stratum lucidum . . . . .	13
4. Stratum corneum . . . . .	17
5. Das Endstück des Schweißdrüsen-Ausführungsganges in der Epidermis . . . . .	24
6. Die Bedeutung der Tonofibrillen . . . . .	30
7. Die Tonofibrillen im polarisierten Licht . . . . .	32
II. Das Corium . . . . .	33
1. Basalmembran . . . . .	33
2. Kollagene Fibrillen . . . . .	35
3. Elastische Fibrillen und Netze . . . . .	36
4. Die Gitterfasern . . . . .	38
5. Muskulatur . . . . .	39
a) Arrectores pilorum (EYLAND 1850) . . . . .	39
b) Muscularis sexualis . . . . .	41
c) Musculi cutis diagonales (UNNA 1883, QUAST 1922) . . . . .	41
6. Die Mastzellen . . . . .	42
III. Das subcutane Fettgewebe . . . . .	43
IV. Pigment . . . . .	44
V. Die Drüsen der Haut . . . . .	55
1. Aprokine und ekkrine Drüsen . . . . .	55
2. Die Talgdrüsen . . . . .	63
3. Freie Talgdrüsen . . . . .	63
4. Zyklische Schwankungen der apokrinen- und Talgdrüsen . . . . .	64
VI. Die Haare . . . . .	66
1. Die äußere Wurzelscheide und der bindegewebige Haarbalg . . . . .	67
2. Bulbus und Papille . . . . .	69
3. Der mittlere Teil der Haarwurzel . . . . .	76
4. Verschiedene Haarformen . . . . .	78
5. Der Haarwechsel . . . . .	79
6. Haarfarbe und Ergrauen . . . . .	84
7. Wachstumsgeschwindigkeit und Lebensdauer der Haare . . . . .	86
8. Haare im polarisierten Licht . . . . .	87
VII. Nägel . . . . .	88
VIII. Die Gefäße der Haut . . . . .	90
1. Die Blutgefäße . . . . .	90
a) Arterien . . . . .	90
b) Venen . . . . .	94
c) Die Capillaren . . . . .	94
d) Arterio-venöse Anastomosen . . . . .	96
2. Die Lymphgefäße . . . . .	97
Literatur . . . . .	100
<b>B. Die Milchdrüse.</b> Von Professor Dr. H. v. EGGELING, Breslau. (Mit 19 Abbildungen)	117
1. Stammesgeschichte . . . . .	117
2. Entwicklungsgeschichte . . . . .	118
3. Milchdrüse des Neugeborenen . . . . .	121
4. Hexenmilch . . . . .	124
5. Milchdrüse während der Kindheit . . . . .	127
6. Milchdrüse der reifen Jungfrau . . . . .	128

	Seite
7. Milchdrüse in der Schwangerschaft . . . . .	130
8. Absonderungserscheinungen . . . . .	135
9. Colostrum . . . . .	140
10. Rückbildung der Milchdrüse nach beendeter Lactation . . . . .	142
11. Ruhende Brüste von Frauen, die geboren haben . . . . .	143
12. Milchdrüse im Klimakterium und Senium . . . . .	143
13. Brustwarze und Warzenhof . . . . .	144
14. Die Milchdrüse des Mannes . . . . .	147
15. Gefäße der Milchdrüse . . . . .	147
16. Nerven der Milchdrüse . . . . .	147
17. Überzählige Milchdrüsen . . . . .	148
Literatur . . . . .	148
<b>C. Geschmacksorgan.</b> Von Professor Dr. W. KOLMER, Wien. (Mit 40 Abbildungen)	154
1. Allgemeines . . . . .	154
2. Die Geschmacksknospen . . . . .	158
3. Submucosa, Blut- und Lymphgefäße . . . . .	167
4. Die Papillae foliatae . . . . .	168
5. Innervation . . . . .	171
6. Vitalfärbung . . . . .	176
7. Physiologische Bemerkungen . . . . .	176
8. Beziehungen zu pathologischen Vorgängen, Degeneration und Regeneration . . . . .	178
9. Entwicklung der Geschmacksknospen . . . . .	181
10. Zur vergleichenden Histologie des Geschmacksorgans . . . . .	184
Literatur . . . . .	187
<b>D. Geruchsorgan.</b> Von Professor Dr. W. KOLMER, Wien. (Mit 55 Abbildungen)	192
1. Lage und Abgrenzung der Riechregion . . . . .	192
2. Die Sinneszellen . . . . .	194
3. Stützelemente und übrige Bestandteile . . . . .	199
4. Innervation . . . . .	208
5. Nervus terminalis (Nervus primus) . . . . .	211
6. Beziehungen der Blut- und der Lymphgefäße zur Riechschleimhaut . . . . .	216
7. Vitalfärbung . . . . .	217
8. Organon vomero-nasale. Das JAKOBSONSche Organ . . . . .	218
9. Entwicklung der Regio olfactoria . . . . .	223
10. Zur vergleichenden Histologie der Riechschleimhaut . . . . .	228
11. Physiologische Bemerkungen . . . . .	237
12. Bemerkungen zur Pathologie der Regio olfactoria . . . . .	239
13. Degeneration, Regeneration und Transplantation der Riechschleimhaut . . . . .	240
Literatur . . . . .	242
<b>E. Gehörorgan.</b> Von Professor Dr. W. KOLMER, Wien. (Mit 166 Abbildungen)	250
I. Das äußere Ohr . . . . .	250
1. Die Ohrmuschel . . . . .	250
2. Der äußere Gehörgang . . . . .	251
3. Das Trommelfell . . . . .	254
a) Der mikroskopische Aufbau . . . . .	254
b) Nerven und Blutgefäße des Trommelfells . . . . .	259
c) Blutgefäße . . . . .	260
II. Das Mittelohr . . . . .	261
1. Die Paukenhöhle . . . . .	261
a) Der Aufbau der Wandung der Paukenhöhle und ihrer Nebenräume . . . . .	261
b) Die Gehörknöchelchen . . . . .	265
c) Die Binnenmuskeln des Ohres . . . . .	268
d) Gefäße und Nerven der Paukenhöhle . . . . .	270
2. Die Tuba Eustachii . . . . .	272
III. Das innere Ohr . . . . .	274
1. Das häutige Labyrinth . . . . .	274
a) Die Säckchen . . . . .	277
α) Utriculus . . . . .	277
β) Sacculus . . . . .	286
b) Die Bogengänge . . . . .	287
α) Lage- und Größenverhältnisse . . . . .	287
β) Epithel der Bogengänge . . . . .	291

	Seite
1. Die allgemeine Epithelauskleidung . . . . .	291
2. Die Cristae ampullarum . . . . .	291
3. Macula neglecta oder Crista quarta . . . . .	297
c) Ductus und Sacculus endolymphaticus . . . . .	299
d) Das perilymphatische Gewebe . . . . .	303
e) Das Pigment . . . . .	305
f) Innervation des Vorhofabschnittes . . . . .	306
g) Die Schnecke . . . . .	312
α) Der Modiolus und die Skalen . . . . .	312
β) Der Ductus cochlearis . . . . .	315
1. Allgemeine Lage- und Größenverhältnisse . . . . .	315
2. Papilla basilaris oder CORTISches Organ . . . . .	320
a) Haarzellen 321. — b) Stützelemente 326. — c) Die Basilar-	
membran 337. — d) Die Membrana tectoria 342.	346
3. Die Stria vascularis . . . . .	349
4. Hörzahn und Limbus spiralis . . . . .	351
γ) Die Innervation der Schnecke . . . . .	362
2. Gefäße des Labyrinthes . . . . .	366
3. Verhalten des Gehörorganes bei Vitalfärbung . . . . .	367
4. Lymphräume . . . . .	367
IV. Entwicklung des Gehörorganes . . . . .	367
1. Entwicklung des äußeren Ohres . . . . .	369
2. Entwicklung des Mittelohres . . . . .	371
3. Entwicklung der Gehörknöchelchen . . . . .	377
4. Entwicklung des Labyrinthes . . . . .	383
5. Entwicklung des Vestibularapparates . . . . .	390
6. Entwicklung der Otolithen . . . . .	393
7. Entwicklung der Schnecke . . . . .	399
8. Entwicklung der Membrana tectoria (CORTI) . . . . .	401
9. Entwicklung der Innervation des Ohres . . . . .	404
10. Entwicklung der perilymphatischen Räume . . . . .	410
11. Entwicklung der Teile des Felsenbeins . . . . .	413
V. Vergleichend-histologische Bemerkungen . . . . .	439
VI. Physiologische Bemerkungen . . . . .	450
VII. Pathologisch-histologische Bemerkungen . . . . .	458
Literatur . . . . .	479
Namenverzeichnis . . . . .	489
Sachverzeichnis . . . . .	489



# A. Die Haut<sup>1)</sup>.

Von

**HERMANN HOEPKE**

Heidelberg.

Mit 41 Abbildungen.

Die Bedeutung der Haut liegt nicht nur darin, daß sie als mechanische Schutzdecke den Körper umhüllt. Sie ist ein wichtiges Organ des Wärmehaushaltes und Gaswechsels, der Schweiß- und Fettabsonderung. (UNNA 1921.) Sie vermittelt Schmerz-, Temperatur- und Raumpfindung. Nach neueren Untersuchungen ist sie auch ein immunisierendes Organ und hat wahrscheinlich incretorische Fähigkeiten. Sie scheint in engster Beziehung zu anderen Drüsen mit Incretion zu stehen. Die anaphylaktischen Erscheinungen zeigen deutlich den innigen Zusammenhang zwischen dem Gefäß- und Nervensystem der Haut und dem Stoffwechsel des ganzen Körpers (LUTHLEN 1923). Die Epidermis hat sich so weitgehend, wie wir es kaum von einem anderen Organ kennen, an alle diese Funktionen angepaßt. Ihre Zellen sind zu Muskelzellen geworden, sezernieren die verschiedenartigsten Stoffe auf mannigfaltige Art, bilden Tonofibrillen und verhornen, bilden Pigment und bergen Fermente.

Die Morphologie hat hier noch ein großes Betätigungsfeld.

## I. Die Epidermis.

Die Oberfläche der Haut läßt überall eine feine Felderung erkennen, die durch schmale, in bestimmter Richtung verlaufende und sich überkreuzende Furchen bedingt ist. Die Längsachsen dieser dadurch erzeugten, meist rhombischen Figuren fallen im allgemeinen mit der Spaltungsrichtung des Coriums zusammen (NIKOLSKI 1924). An Handteller und Fußsohle, den mechanisch am stärksten beanspruchten Stellen unserer Haut, sind deutliche Leisten und Furchen ausgebildet. Sie bilden Wirbel, Schleifen, Bögen und Kreuze in einer für jedes Lebewesen bezeichnenden Art. Selbst bei eineiigen Zwillingen besteht darin nur Ähnlichkeit, keine mathematische Übereinstimmung (LEVEN 1924, GANTHER und ROMINGER 1923). Schon in der 11. Embryonalwoche ist ihre endgültige Zahl festgelegt, so daß nur noch ein Breitenwachstum jeder Furche und Leiste stattfinden kann (HECHT 1924). CRISTA und SULCUS zusammen messen beim Neugeborenen 0,18 mm, bei 10jährigen Kindern 0,30—35 mm, bei Erwachsenen 0,40—0,50 mm. Es hat sich eine konstante Beziehung zwischen Leistenbreite und Sitzhöhe ergeben (HECHT 1924).

An mikroskopischen Schnitten durch eine Fingerbeere des Menschen (Abb. 1) tritt die wellige Begrenzung der Hautoberfläche deutlich hervor. Je 2 Furchen (BLASCHKOSCHE Falten, Sulci superficiales HEIDENHAIN 1906 pars implicita

<sup>1)</sup> Abgeschlossen am 1. Juli 1926.

WEIDENREICH 1901) begrenzen eine Leiste (Drüsenleiste BLASCHKO, Tastleiste, *Crista superficialis seu epidermidis HEIDENHAIN*), *pars arcuata* (WEIDENREICH 1901). Sowohl den Leisten wie den Furchen entsprechen auf der dem Corium anliegenden Seite der Epidermis wiederum Leisten (Rete-Zapfen oder Epithelzapfen der Autoren), die gegen das Stratum subepitheliale vorwachsen und in der Tat der Ausdruck einer stärkeren Aktivität der Epidermis sind (UNNA 1883, KROMAYER 1899, HEIDENHAIN 1906, KRIEG 1924 u. a.). Von diesen *Cristae profundae* sind die der Drüsenleiste gegenüberstehenden die größeren, sie reichen tiefer ins Corium hinab und enthalten die Ausführungsgänge der Schweißdrüsen: *Cristae intermediae*. Den Sulci entsprechen kleinere Leisten. In sie hinein senken sich alle Schichten der Epidermis: *Cristae limitantes*. Von den *Cristae intermediae* gehen ab und zu Querleisten ab, die teilweise sehr kräftig sind. Löst man durch ganz schwache Essigsäure die Epidermis vom Corium ab, so bekommt man ein deutliches Bild des so entstehenden Netzwerkes (*Rete Malpighii*). Die Abb. 2 zeigt recht deutlich, daß man sich auch nach einem guten Querschnitt durch die Haut nicht im entferntesten ein Bild von dem verwickelten Bau der Grenzschicht gegen das Corium machen kann. Einigermaßen regelmäßig

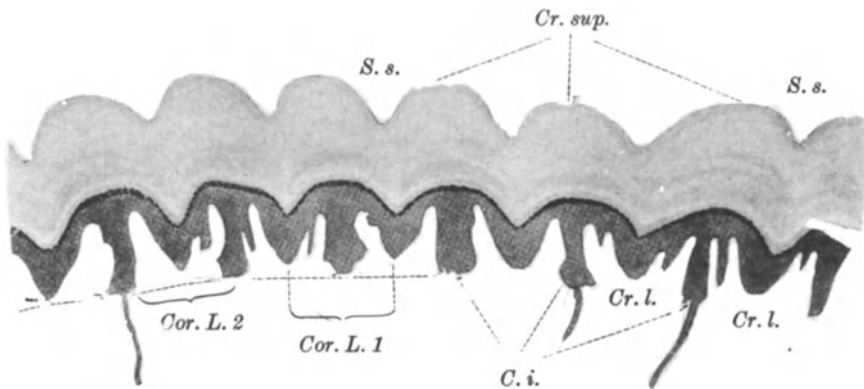


Abb. 1. *C. i.* *Crista intermedia*. *Cr. l.* *Crista limitans*. *Cr. sup.* *Crista superior*. *S. s.* *Sulcus superior*. *Cor. L. 1* linienförmiger Papillenstock der Autoren, falsche Corium-Leiste nach HEIDENHAIN. *Cor. L. 2* wahre Corium-Leiste. (Nach HEIDENHAIN.)

gebaut sind nur die *Cristae limitantes* (*C. l. 1* und *2*), deren Oberfläche von verhältnismäßig wenigen und breiten Papillen des Coriums eingedellt wird. Die an den abgerissenen Schweißdrüsenausführungsgängen leicht kenntlichen *Cristae intermediae* (*C. i. 1* und *2*) ragen ein wenig tiefer in das Corium hinein und sind unglaublich zerklüftet. Der Grat der Leiste verläuft nicht annähernd so gestreckt wie der der *Cristae limitantes*, sondern biegt ununterbrochen hin und her. Häufig gehen Querleisten (*Q*) nach rechts und links ab. Zwischen *C. i. 2* und *C. l. 2* liegt ein großer, einen Ausführungsgang tragender Zapfen sogar durch eine tiefe Kluft von seiner Leiste getrennt. Die sonst von den Coriumpapillen erfüllten Hohlräume sind hier tiefer, schlanker und zahlreicher als an den Nachbarleisten. Man erkennt gut, daß auf vielen Papillen sekundäre Papillen gestanden hatten. Seit KÖLLIKER (1850) war man der Ansicht, daß einer Drüsenleiste eine Coriumleiste entsprach (*Corium L. 1*). Es wurde nach dieser Auffassung jeder „linienförmige Papillenstock“ durch eine *Crista intermedia* tief eingefurcht. (*Sulcus interpapillaris*.) HEIDENHAIN (1906) hat darauf hingewiesen, daß durchaus nicht dem Scheitel einer Drüsenleiste der Scheitel einer Coriumleiste entspricht. Er stützt sich auf die Ergebnisse der vergleichenden Histo-

logie, wenn er eine Coriumleiste von 2 Cristae intermediae begrenzt sein läßt (Corium L. 2). Ihr würde an der Oberfläche je eine Hälfte einer Tastleiste entsprechen.

Starke Ausbildung der Leisten und starke Verhornung der Epidermis gehen meist Hand in Hand, beide sind ursprünglich durch mechanische Beanspruchung bedingt gewesen. An menschlichen Embryonen treten beide schon frühzeitig auf, müssen also erblich bedingt sein. An dem Beispiel des Klumpfußes hat SEMON (1913) gezeigt, daß sich unter veränderter Belastung und Beanspruchung Coriumleisten und Epidermisschwielen bilden können, während bei Fortfall eines Druckes eine Rückbildung eintritt, eine Annäherung an den Typus der mechanisch nicht stark beeinflussten Körperteile.

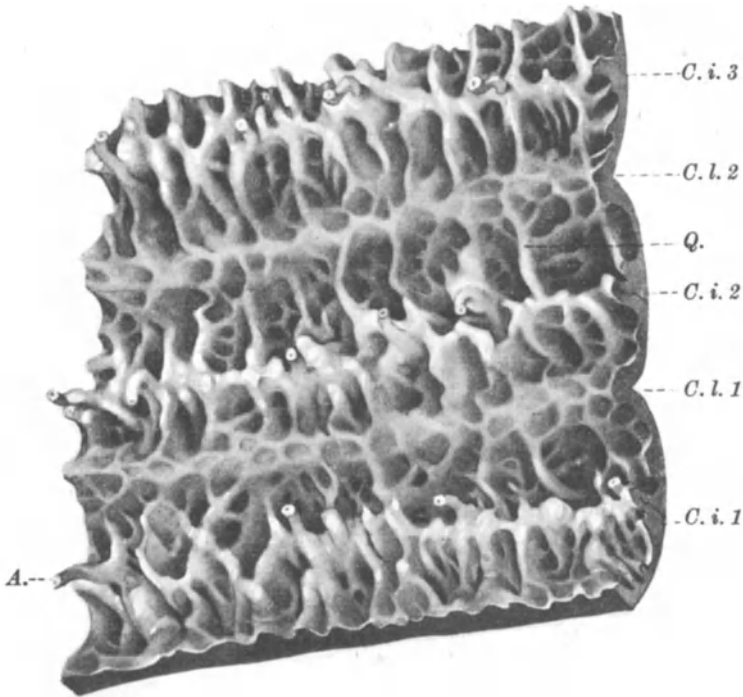


Abb. 2. Stratum germinativum der Epidermis, durch  $\frac{1}{4}$ proz. Essigsäure vom Corium abgelöst und von unten her betrachtet. C. i. (1, 2, 3) Cristae intermediae. C. l. (1, 2) Cristae limitantes. Q. Querleiste. A. Ausführungsgang einer Schweißdrüse. (Gez. VIERLING.)

Die Höhe der Papillen an der Fußsohle schwankt zwischen 0,05 und 0,2 mm (UNNA 1883). Kleinere Papillen liegen manchmal zwischen ihnen. In noch größerer Anzahl als an Handteller und Fußsohle findet man sie an Clitoris und Penis, den kleinen Labien und der Brustwarze. An wenig beanspruchten Körperstellen, z. B. am Gesicht, am Kinn und am Bauch fehlen sie ganz oder bilden höchstens kleine Hügel. Im Greisenalter bilden sie sich überall mehr oder weniger zurück, weil nach RETTERER (1904) die Aktivität der Epidermis schwindet.

Die Zahl der Schichten der Epidermis wird verschieden angegeben. MALPIGHI (1628—94) unterschied Epidermis und Derma. Was wir heute Str. corneum nennen, nannte er Cuticula. Das Str. mucosum hielt er für eine netzartige (Rete), durchlöchernte Membran. In heutiger Zeit unterscheidet MERTSCHING (1889) drei Schichten. Das Str. granulosum erkennt er, als nicht regelmäßig vorkommend, nicht an. UNNA wieder bestreitet das regelmäßige Vorkommen des Str. lucidum.

NAJOCHI schließlich (1894), KROMAYER (1898), BRANCA (1904), EHRMANN und FICK (1905), MARTINOTTI (1914) u. a. teilen die Epidermis in vier Schichten ein: Str. germinativum, granulosum, lucidum, corneum.

### 1. Stratum germinativum.

(Str. spinosum UNNA, Str. filamentosum MARTINOTTI, Str. mucosum.)

Bei der Beschreibung der einzelnen Schichten der Epidermis sind stets die Befunde an Handteller und Fußsohle zugrunde gelegt, weil sich alle Einzelheiten dieses außerordentlich vielgestalteten Gewebes nur an besonders dicken, schwielartigen Stellen beobachten lassen. Den Namen Str. germinativum (MALPIGHI) wende ich für alle Schichten zwischen Basalmembran und Str. granulosum an, weil sich in letzter Zeit, vor allem durch die Untersuchungen THURINGERS (1925) gezeigt hat, daß alle Schichten, nicht nur die Lage der Basalzellen, Teilungsfiguren erkennen lassen. Die Sonderstellung der Basalzellen als einziger Keimzellen läßt sich damit nicht mehr aufrecht halten. Nur durch ihre zylindrische Form unterscheiden sie sich auffallend von den übrigen Zellen dieser Schicht, vom Fibrillensystem sind sie in gleicher Weise, nur in etwas geringerem Maße als die Zellen der übrigen Epidermis durchzogen. Diese eine Lage von Zellen als Str. basale oder cylindricum zu bezeichnen, ist daher durchaus berechtigt (Synonyma: Str. germinativum RANVIER 1899, Zona germinativa RÉMY 1878, Assise basilaire BRANCA 1904).

Die Zellen des Str. basale stehen senkrecht auf der Basalmembran. Meist sind sie zylindrisch, manchmal kubisch. An Isolationspräparaten sieht man, daß sie mit zahlreichen Wurzelfüßchen gegen das Corium hin ausstrahlen. Oft ist, was man an fixierten und gefärbten Präparaten nicht zu sehen bekommt, die Basis der Zellen, an der die basalen Zähne (LANGERHANS, Virch. Arch. Bd. 58) sitzen, erheblich verbreitert. Es ist der seitliche Druck, der die Zellen gegeneinander zur Zylinderform preßt. Werden sie, z. B. in der Umgebung einer Wunde, von ihm befreit, so kippen sie gegen die Wunde hin um (TAUBE 1923, KRIEG 1924). Ihr Kern ist oval, auch rund und chromatinreich. Daß man so selten Mitosen sieht, ist vielen Autoren aufgefallen. Am nächsten liegt es wohl, dem langsamen Eindringen der Fixierungsflüssigkeiten durch die verhornten Schichten der Epidermis die Schuld beizumessen. Indessen konnte PATZELT (1926) in einem 12 Stunden nach dem Tode fixierten Stück Sohlenhaut noch viele Mitosen feststellen, was um so merkwürdiger ist, als gewöhnlich die Dauer einer Mitose beim Warmblüter mit  $\frac{1}{2}$  Stunde angegeben wird (PETER 1924). FLEMMING (1895) hat es andererseits wahrscheinlich gemacht, daß Mitosen schubweise, rhythmisch auftreten.

UNNA (1876), ZANDER (1888), RENAUT (1897), SIGMUND (1913) nahmen noch an, daß nur die basale Zellage Mitosen bilden könne. Demgegenüber stehen Befunde von HANSEMANN (1891), GARTEN (1895), RABL (1901), SCHAFFER (1922), PRENANT (1911), BÖHM und DAVIDOFF (1903), BAILEY (1920), JORDAN (1921), KÖLLIKER (1889), KRAUSE (1911), MARDEN (1916), HILL (1917), die auch in den höheren Schichten Mitosen fanden. An Serienschnitten durch die normale Kopfhaut sah THURINGER (1925) das gesamte Str. germinativum von Mitosen durchsetzt, und zwar waren im Str. basale nur 12 v. H., im unteren Drittel der übrigen Schicht 30 v. H., im mittleren Drittel 46 v. H. und im oberen Drittel 12 v. H. zu finden. PATZELT (1926) glaubt, nach seinen Beobachtungen annehmen zu müssen, daß an der Grenze gegen das Str. granulosum hin eine „für den Zellersatz in der Epidermis vielleicht nicht unbedeutende amitotische Zellvermehrung stattfindet“. Die Ursache soll in den schlechten Ernährungsbedingungen liegen. Am spitzen Condylom habe ich in den höheren Zellagen so

viele Amitosen gesehen, daß mir PATZELTS Angaben durchaus annehmbar erscheinen.

Alle diese Aussagen über eine viel stärkere Zellvermehrung als man sie bisher wahrgenommen hatte, sind deshalb nicht ohne Bedeutung, weil der innere Gewebsdruck und die von ihm hervorgerufenen Spannungen natürlich unter Berücksichtigung dieser Tatsachen etwas anders gedeutet werden müssen als bisher.

Die Basalzellen sind membranlos, wenn man unter einer Membran eine beiderseits scharf abgesetzte, doppelt konturierte Zellschicht verstehen will. Sie haben aber ein verdichtetes Exoplasma und sind mit relativ wenig Epithelfibrillen untereinander verbunden. THURINGER (l. c.) schreibt ihnen eine Membran zu, äußert sich aber gar nicht über ihr Aussehen und färberisches Verhalten. RENAUT (1897) spricht auch von einer Membran als einem physikalisch veränderten, verdichteten Protoplasma. An anderer Stelle sagt er, daß dickere Fasern der Zellperipherie identisch mit Zellmembranen sind.

Auch den höheren Zellagen des Str. germinativum fehlt noch durchaus eine Membran. Die Anschauungen von IDE (1888), UNNA (1903, 1921), K. UNNA (1910), KROMAYER (1890), KREIBICH (1922), die zum Teil in den Zellzwischenräumen die Membran der „Stachelzellen“ (UNNA) zu erkennen glaubten, können durch den Nachweis der Intercellularspalten als widerlegt gelten. WEIDENREICH (1900) hat von Exoplasma gesprochen, STUDNICKA (1902), der erst kürzlich (1925) seine Ansicht über die Grenzschichten tierischer Zellen zusammenfassend behandelt hat, gleichfalls, HEIDENHAIN (1911), HOEPKE (1924) und PATZELT (1926) von einer feinen Grenzschicht an der Oberfläche der Zellen. Was das Cytoplasma betrifft, so ist es fraglos am zweckmäßigsten, mit WEIDENREICH (1900) Fibrillen und Interfibrillarsubstanz zu unterscheiden. Wenn UNNA (1894) ein „Spongioplasma“ von einem „Granoplasma“ trennte, HERXHEIMER (1899) ein wabiges oder wabig-netziges, SCHRIDDE (1906) ein homogenes Cytoplasma annahm, so müssen wir hierin die Wirkung verschiedenartiger Fixierungsmittel erkennen. Im hängenden Tropfen (CHAMBRES und RÉNYI 1925) erschienen die Zellen vieleckig mit abgerundeten Ecken und weicher als die Hornzellen. Mit Nadeln konnte die Oberfläche eingedrückt werden, doch verstrichen die Falten beim Nachlassen des Druckes wieder. Im Dunkelfeld zeigten sich in der zähen, gelatinösen Gallerte des Cytoplasmas nur wenige Körnchen. Der Kerninhalt war flüssig.

Das auffallendste Merkmal der ganzen Schicht sind die „Epithelfasern“ (Plasmafasern oder Epithelfibrillen, Tonofibrillen). Sie sind in der letzten Zeit besonders häufig untersucht worden, nachdem FRIEBOES (1920/21) sie als artfremde Gebilde, nämlich mesenchymalen Ursprungs, in der ektodermalen Epidermis hingestellt hatte. Das Deckepithel soll nach seiner Anschauung aus zwei Keimblättern zusammengesetzt sein, einem nicht durch Zellzwischenräume getrennten Protoplasten mit Kernen, und einem bindegewebigen Epithelfasergüst, das ohne Unterbrechung mit dem subepithelialen Bindegewebe zusammenhängt. Trotz zahlreicher Untersuchungen gerade auch in den letzten Jahren werden ihr Verlauf und ihr Verhalten noch sehr verschieden beurteilt. Ein Teil der Unstimmigkeiten ist ganz sicher durch schlechte oder ungeeignete Fixierung bedingt. An Gewebsschnitten, die erst 24—28 Std. post mortem fixiert wurden, sind Fibrillen nicht mehr zu sehen. Alle Osmiumsäure enthaltenden Fixierungsmittel sind ungeeignet, weil sie die Zahl der Fibrillen verringern (MARTINOTTI 1921). Das gleiche gilt von der Essigsäure. Viele Farben stellen nur einen Teil der Fibrillen dar. Unter Berücksichtigung aller dieser Fehlerquellen kann man sagen, daß seit BIZZOZERO (1870) und RANVIER (1879) die fibrilläre Struktur des Stratum germinativum nicht mehr bestritten worden ist. Der Streit, ob die Fi-

brillen nur am Rande, im Exoplasma, auftreten (BENECKE 1894, SCHÜTZ 1896, RENAULT 1897), kann dahin entschieden werden, daß die Fibrillen bei Anwendung geeigneter Färbungen überall im Cytoplasma zu finden sind. Dabei kann man erhebliche Unterschiede ihrer Dicke feststellen, kann Fibrillenbündel sehen und Abspaltungen feiner Fibrillen aus stärkeren. (HOEPKE 1925, vgl. auch Bild 3.) Merkwürdigerweise haben CHAMBRES und RÉNYI (1925) bei Beobachtung im hängenden Tropfen keine Epithelfasern gesehen, auch DE MOULIN (1923) übrigens nicht, wohl aber Brücken zwischen den einzelnen Zellen.



Abb. 3. Tonofibrillen im spitzen Kondyloom. Fixierung Susa. Färbung: Wasserblau-Orzein, Glycerin, Säurefuchsin, Orange. 2  $\mu$ . Zeiß Oel-Immersion  $\frac{1}{12}$ . Ok. 4. Vergr. 1300fach. (Aus HOEPKE 1925, gez. VIERLING.)

An geeigneten Präparaten kann man sehen, wie die Fibrillen in leicht gewelltem Verlauf viele Zellen durchziehen (Abb. 3), wobei etwa 10 Fibrillen einander parallel verlaufen. Sie treten auf diesem Wege mehrfach in Zellen ein, verlaufen ein kurzes Stück an der Zelloberfläche, treten in den Zellzwischenraum und wieder in eine Zelle ein und so fort. Dadurch, daß von allen Seiten solche Fibrillenbündel in die Zellen hineingelangen und eine kurze Strecke an ihrer Oberfläche verlaufen, wird der Kern von einem Faserkorb umgeben (FRIEBOES 1921, HOEPKE 1924), dessen Fibrillenbündel vielfach gekreuzt sind. Es muß als durchaus merkwürdig erscheinen, daß die Fibrillen immer wieder in die Zellen eintreten und niemals an den Zellen vorbei auf dem kürzesten Wege ihr Ziel zu erreichen suchen, daß sie mit anderen Worten immer senkrecht auf der Oberfläche beider Zellen stehen. Das kann m. E. nicht anders erklärt werden, als durch

den Druck des Lymphstromes, der, wie wir aus den Beobachtungen bei Hautabschürfungen und an sich bildenden Blasen schließen müssen, ziemlich beträchtlich sein muß. „Daß die Zellbrücken in der Regel senkrecht zur Oberfläche stehen, . . . ist einfach die Folge des Austretens paralleler Fibrillen durch nahezu ebene Grenzflächen“ sagt BIEDERMANN (1926). Ganz abgesehen davon, daß jedes Isolationspräparat recht gebogene und unregelmäßige Grenzflächen zeigt, sodaß man geradezu von Flügelzellen gesprochen hat, wäre durch zwei ebene Grenzflächen noch nicht erklärt, daß die Fibrillen senkrecht auf ihr stehen müssen. Die Interzellularräume lassen sich schwer zusammendrücken, eben weil der Druck der Lymphe nicht unbedeutend ist. Das betont auch PATZELT (1926).

Die Epithelfibrillen sind in so ungeheurer Anzahl vorhanden, daß man auf Schnitten, die in den verschiedensten Richtungen durch die Epidermis geführt sind, immer wieder dieselben Bilder bekommt. Neben diesen kräftigen, am Rande der Zellen liegenden und mehrere Zellen verbindenden Fibrillenbündeln, die durchaus nicht immer gegen die Oberfläche der Epidermis zu aufsteigen, sondern in großer Kurve auch wieder umbiegen können, gibt es kleinere im Cytoplasma bis unmittelbar an den Kern heran. Sie verlaufen überwiegend zirkulär (WEIDENREICH 1900, SHAPIRO 1924) zum Teil auch radiär (KREIBICH 1922). Nach SHAPIROS Ansicht (1924) sind die zwischen den Zellen sichtbaren Brücken größtenteils frei von Fasern. Sie bestehen aus Exoplasma (Deinoporen). Die intercellulär liegenden Fasern nennt er Ereidesmen. Diese Auffassung nähert sich wieder derjenigen von RANVIER (1879) und BIZZOZERO, die zuerst die fibrilläre Struktur der ganzen Schicht erkannten. Der erste sah in den Brücken Dornen der Zellen, der andere Gänge der Zellmembran. Gegen diese Anschauung hat HOEPKE (1924) in Übereinstimmung mit fast allen früheren Autoren betont, daß die Epithelfasern die Zellbrücken bilden (KÖLLIKER 1889, UNNA 1883, CAJAL 1886, PIANESE 1896). Ob sie dabei von einer Cytoplasmahülle umgeben sind (PETERSEN 1922, RANVIER 1899, RABL 1902), oder von einer Fortsetzung der Membran (STUDNICKA 1902, KROMAYER 1899, KREIBICH 1923) oder ganz nackt sind (WEIDENREICH 1900, HOEPKE 1924), ist unentschieden.

In den Basalzellen, und zwar in der Richtung ihrer Längsachse und am Rande, kommen besonders starke Fasern vor, die nach ihrem Entdecker „HERXHEIMERsche Spiralen“ genannt werden (HERXHEIMER 1889). Es sind lange, spiralförmig gewundene Fäden, die von der Basis der Zellen an manchmal zwei bis drei Zellreihen weit in das Stratum germinativum hinein zu verfolgen sind. Nachdem SCHÜTZ (1896) sie zunächst für Kunstprodukte erklärt hatte, gelang ihre Darstellung WEIDENREICH (1900) mit allen üblichen Fixierungsmitteln. Seitdem werden sie von allen Autoren für intracelluläre, besonders kräftige Epithelfasern gehalten (KROMAYER 1890, RABL 1897, HOEPKE 1924), nur ARGAUD (1912) hält sie für intercellulär. HERXHEIMER selbst (1899) und HERXHEIMER und MÜLLER (1896) sahen in ihnen zunächst angeschnittene Zellmembranen oder verdichtetes Cytoplasma (Exoplasma). Ganz in gleicher Weise als Epithelfasern zu deuten sind die „büschelförmigen Fasern“ HERXHEIMERS, die zwischen Kern und Zellbasis liegen.

Noch gar nicht entschieden ist die Herkunft und Bedeutung der Brückenknötchen. Auch hier ist jede nur denkbare Möglichkeit erwogen worden. Sicher ist nur, daß sie in der Schicht der Basalzellen weniger oft vorhanden sind als in den Schichten darüber. Sie sind bald rund, bald spindelförmig, liegen in der Mitte oder mehr am Rande. Sie sind ebenso oft für starr, wie für elastisch gehalten und ebenso oft als optische Täuschung wie als Kunstprodukt angesehen worden (vgl. HOEPKE 1924). PATZELT (1926) hat sie für Verdickungen der Kittsubstanz zwischen den beiden Brückenhälften gehalten. So wenig im all-

gemeinen bestritten wird, daß die Fibrillen in ununterbrochenem Zuge über viele Zellen hinwegziehen können, so sicher ist es, daß bei Maceration die Zellen an den Knötchen als „Stachelzellen“ auseinanderfallen. Auf dieser nicht wegzuleugnenden Tatsache beruht die stets wiederkehrende Ansicht von der Lötstelle. Ich halte diese Vorstellung für ganz unmöglich. Wo kommt die Kittsubstanz her? Wie ist es möglich, daß diese auch nicht annähernd zählbare Menge von Fibrillen immer so schön genau in der Mitte zusammentrifft? Nirgends im ganzen Körper sehen wir sonst, daß aufeinanderzuwachsene Fibrillen ein Knötchen bilden, immer wird ein glatter Übergang hergestellt (z. B. an den Myotomen). Entwicklungsgeschichtlich ist diese Vorstellung auch nicht haltbar, denn die Zellbrücken entstehen gar nicht durch das Aufeinanderzuwachsen von Fibrillen. Das System bildet die Fibrillen, nicht die Zellen (HEIDENHAIN 1925). Über die Bildung des Fibrillensystems beim Erwachsenen wissen wir aber noch gar nichts, lediglich die Tatsache ist gegenüber der früheren Ansicht von der Einschmelzung gesichert, daß die sich teilende Zelle die Fibrillen nicht einschmilzt (HOEPKE 1925) (Abb. 4).

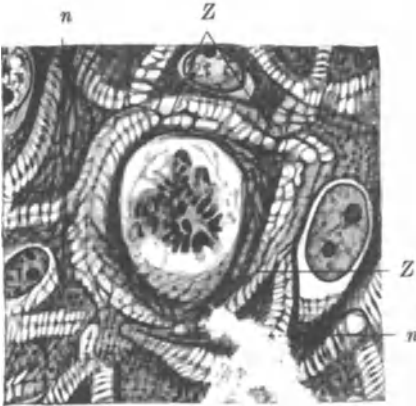


Abb. 4. Teilungsfigur im Str. germinativum des spitzen Kondylens. Fixierung wie bei Abb. 3. Zeiß-Immersion 2 mm. Komp. Ok. 8. Vergr. 1500fach. (Aus HOEPKE 1924.)  
Z Zwischenbrücken-Faser, n zusammengepreßte Zellen.

FRIEBOES' Annahme, daß im Verbande der Epidermis liegende „Epithelfasermutterzellen“ die Epithelfasern bilden, konnte von keinem Autor bestätigt werden.

HOEPKE (1925), HENLE (1887), ROSENSTADT (1910 bis 1912), v. SCHUMACHER (1918) und HOEPKE (1925) sehen in den Knötchen die Kreuzungspunkte von Fibrillen, den „Ausdruck schief oder quer sich kreuzender Stachelreihen“ (HENLE l. c.). Bei dem unendlichen Fibrillengewirr müssen Kreuzungspunkte da sein, von denen die meisten Autoren auch sprechen, ohne zu sagen, wo sie liegen. Daß die Zellen im Isolationspräparat gerade an den Kreuzungsstellen

auseinanderfallen, würde besagen, daß hier der schwächste Punkt des Systems liegt, hervorgerufen durch die Reibung der sich hier dicht berührenden Fibrillen.

Mehrfach sind Fasern beschrieben worden, die, annähernd der Zelloberfläche parallel verlaufend, die Knötchen eines Zellzwischenraumes miteinander verbinden. Dieser gebogene Verlauf (Abb. 4 Z) spricht ganz dagegen, daß man hier auf die Kante einer tiefer liegenden Zelle sehen soll (RABL 1902). KREIBICH (1923) sah in dieser Verbindungsfaser die eigentliche Membran der Zelle, die durch Radiärfasern gespannt wird. FRIEBOES (1923) und HOEPKE (1924) konnten dieser Auffassung nicht beipflichten, da die Zahl der Radiärfasern doch eine recht geringe ist. HOEPKE (1925) nahm zwei Möglichkeiten an. Entweder täuschen übereinanderliegende, aus Epithelfasern herausgeschnittene Stäbchen bei genauer Aufsicht eine zusammenhängende Faser vor, oder aber es handelt sich um Fasern, die aus dem Faserkorb der Zelle durch irgendeinen Druck oder Zug in den Zwischenraum abgedrängt sind. Auf Abb. 4 Z sieht man deutlich den Übergang von Verbindungsfasern in Epithelfasern.

Man hat bisher alle Lücken im Zellbrückensystem als „Fährten von Leucocyten“ angesehen (REINKE 1894). Es ist überaus wahrscheinlich, daß die Brücken auch infolge Abnutzung oder infolge starker äußerer oder innerer Beanspruchung (Oedem) reißen können.



Die „Membran der Stachelzelle“ (UNNA) wird von den meisten Autoren abgelehnt. UNNA hat noch bis in die Arbeiten der letzten Zeit hinein (1921) den Standpunkt vertreten, daß zwischen den Zellen des Str. germinativum nur haardünne Lymphräume liegen. Jede Zelle hat eine Membran, die von den Epithelfibrillen durchbohrt wird, die demnach nur an der Stelle der Knötchen frei zutage treten. Diese Anschauung ist am treffendsten von PATZELT (1926) widerlegt worden, der die breiten Lymphwege mit Thionin-Pikrinsäure nach SCHMORL sehr gut darstellen konnte.

Schließlich seien noch die sogenannten „Stabzellen“ KROMAYERS erwähnt, schlanke, sehr stark Farbe annehmende Zellen im Str. basale stark beanspruchter Hautstellen. Da sie sehr lange Fortsätze haben, dienen sie vielleicht der festeren Verbindung zwischen Epidermis und Corium.

## 2. Stratum granulosum.

Das Stratum granulosum besteht etwa aus 1—5 Zellagen. von denen nur die beiden dem Stratum corneum zunächst liegenden ganz dicht mit Granulis angefüllt sind. In einer Stärke von 5 Zellreihen kommt die Schicht allerdings nur an den am stärksten verhornten Stellen vor, also an Handteller und Fußsohle. Gegenüber den Zellen des Stratum germinativum zeigen die des Stratum granulosum zunehmend starke Formveränderungen, indem schließlich deutlich ein Längsdurchmesser parallel zur Oberfläche und ein stark verkürzter Dicken-durchmesser zu erkennen ist. Die Zellen werden plattenförmig

Die Ursache dieser Formveränderung muß in dem auf die Haut wirkenden Druck und Zug gesucht werden. Die Kerne verlieren, der Streckung der Zelle nachgebend, ihre runde Form und werden länglich. An ihnen treten hier die ersten Zeichen von Zerfall auf. Dieser Prozeß geht aber ganz verschieden schnell vor sich, denn man findet oft genug noch in der untersten Lage des Stratum lucidum gut erhaltene Kerne. Wie an anderer Stelle ausgeführt wird, dürfte der Kern von dem Augenblick an achromatisch werden, in dem die Membran der Hornzelle so weit ausgebildet ist, daß der Stoffwechsel zwischen Interzellularflüssigkeit und Zelle erschwert ist.

Ihren Namen hat die ganze Schicht von UNNA wegen der sie kennzeichnenden Granula erhalten. Sie treten in den tiefsten Schichten als kleine Tröpfchen im Cytoplasma zwischen den Tonofibrillen auf, teils in der Nähe des Kerns, teils weiter von ihm entfernt<sup>1)</sup>. AUFHAMMER (1869) hat sie als erster gesehen, LANGERHANS zuerst eingehend untersucht.

Der Name Keratohyalin wurde von WALDEYER (1882) auf Grund bestimmter chemischer Reaktionen eingeführt<sup>2)</sup>. Färberisch bieten sie ein ungemein mannigfaches Bild. Nicht nur mit basischen Farbstoffen (Methylenblau, Fuchsin, Safranin, Gentianaviolett), sondern auch mit sauren (Hämatein, Pikrocarmin, Wasserblau, Eosin, Kongorot, Säurefuchsin, um nur diese wenigen zu nennen), sind sie ausgezeichnet darzustellen. Durch Osmiumsäure sind sie nach UNNA nicht dar-

<sup>1)</sup> Niemals am äußersten Rand. Im allgemeinen sieht man sie im intrapapillären Teil früher als im interpapillären.

<sup>2)</sup> Es quellen nämlich die Granula in Eisessig auf, blassen bei längerer Einwirkung ab. In Wasser, Alkohol, Äther sind sie nicht löslich, nach KÖLLIKER auch nicht in Terpentinöl, Kreosot und Chloroform, wohl aber in starker Kali- und Natronlauge, besonders in der Wärme, und in starken Säuren (Salzsäure, Salpetersäure). Eine stark lichtbrechende Gelbfärbung tritt mit Salpetersäure nicht ein. In Pepsin werden die Körner verdaut. Glykogenfärbungen fallen negativ aus. So hat BLASCHKO die Körner für eine eiweißähnliche Vorstufe des Keratins, RABL für einen Eiweißkörper gehalten. Die ganze Schicht erscheint am ungefärbten Schnitt wie ein weißer lichtbrechender Streifen mit annähernd paralleler leicht gewellter Begrenzung.

stellbar, während RABL (1902) eine dunkle Färbung wahrnahm. Ihrer Konsistenz nach können sie nicht flüssig sein, da sie durchaus nicht immer rund, sondern sehr häufig dreieckig und bröckelig sind. In dünnen Doppelmesserschnitten von frischer Haut fließen sie auch bei stärkerem Druck auf das Deckglas nicht zusammen. Über die Herkunft der Keratohyalingranula ist bis auf den heutigen Tag noch keine Einigung erzielt worden. Die drei denkbaren Möglichkeiten, ihre Entstehung aus Kern, Cytoplasma oder aus beiden gemeinsam sind immer wieder von verschiedenen Autoren vertreten worden. Der Name Keratohyalin kann heute als gesichert gelten, wengleich manche Einwände, die früher gegen ihn erhoben wurden, nicht unberechtigt sind. UNNA (1883) und seine Schüler haben die Verwandtschaft des Keratohyalins zum Hyalin betont und seine Bedeutung im Prozeß der Verhornung klargelegt. Ihre Gründe sind für die meisten Autoren auch des Auslandes (MARTINOTTI 1915) maßgebend gewesen.

Wenn für die Herkunft aus dem Kern (MERTSCHING 1889, ROSNER 1889, SELHORST 1890, LAFFONT 1909) oder aus dem Chromatin im besonderen (ERNST 1892, D'URSO und TETTENHAMMER 1893) färberische Übereinstimmung zwischen Kernbestandteilen und Granulis angeführt wurde, so ist der Schluß auf gemeinsame Herkunft aus dieser nicht zu leugnenden Tatsache nicht berechtigt. Allein die oben erwähnte Beziehung des Keratohyalins zu den allerverschiedensten Farbstoffen spricht dagegen. Sie hat KROMAYER (1897) veranlaßt, die Herkunft aus den gleichgefärbten Tonofibrillen abzuleiten. UNNA und RABL (1902) haben umgekehrt nachgewiesen, daß Kernchromatin nicht Keratohyalin ist. Die Granula füllen in den obersten Schichten das Cytoplasma so dicht aus, daß sie unzweifelhaft den Kern an Masse übertreffen. Unter diesen Umständen müßte es gelingen, das Auswandern von Kernbestandteilen durch die Membran immer wieder zu beobachten, was aber tatsächlich nur äußerst selten beobachtet worden ist. Im allgemeinen zwar schrumpfen im Stratum granulosum die Kerne, man kann aber nicht sagen, daß Granula-Bildung und Kernzerfall sich die Wage halten. Unversehrter Kern und ein von Granulis übersätes Cytoplasma sind so häufige Befunde, daß keinesfalls die Granula ausschließlich dem Kern entstammen können. Die Behauptung (MIGLIORINI 1902 u. a.), daß die ersten sich bildenden Körnchen immer in der Nähe des Kernes liegen, ist von WEIDENREICH (1900) auch durch Abbildungen widerlegt worden, die mit Eisenhämatoxylin dargestellte Granula in der Umgebung der Zellpole zeigen. Er hat auch darauf hingewiesen, wie schwer die Größenzunahme der einzelnen Granula durch Nachschub aus dem Kern zu erklären ist. ERNST (1892) glaubt allerdings, daß auch der untergehende Kern noch imstande ist, sein Chromatin zu ergänzen, daß somit alle Granula doch aus Kernsubstanz stammen. Löcher in der Kernmembran, durch die das Chromatin aus dem Kern auswandert, glaubt POSNER (1889) gesehen zu haben. Am spitzen Condylom beobachtete KREIBICH (1915) den Austritt von Kernkörperchen aus dem Kern, eine Beobachtung, die ich vollauf bestätigen kann. Nach seiner Auffassung secerniert sozusagen der Kern das Keratohyalin in das Cytoplasma und so betrachtet er denn auch die Granula als ein Produkt aus Chromatin und Nucleolin. Auch HERXHEIMER und NATHAN (1916) halten ihre Herkunft aus Kernmasse für erwiesen. Die aus dem Kern in die umgebende Höhle austretenden Schollen sollen noch eine Zeitlang mit dem Kern in Zusammenhang stehen<sup>1</sup>). Schon im Stratum germinativum kommen sogar Kerne vor, deren chromatische Substanz in viele Kugeln zerfällt, die sich innerhalb der Kernmembran halbmondförmig anordnen können. Sie treten dann in das Cytoplasma

<sup>1</sup>) MERTSCHING (1889) hat die Produktion von Keratohyalin durch den Kern mit der von Pigment verglichen, die, wie wir seit MEIROWSKIS Untersuchungen wissen, in morphologisch überraschend ähnlicher Weise vor sich gehen kann.

über, ordnen sich dort wie Keratohyalingranula an (MARTINOTTI 1915). Was schon einmal betont wurde, gilt auch hier für das Stratum granulosum: Kernhöhlen sind wohl immer Kunstprodukte, sie kommen auch an gut fixierten Präparaten vor, aber doch in geringer Zahl. Einem Teile der hier mitgeteilten Befunde liegen denn auch sicher durch ungünstige Fixierung hervorgerufene Pseudostrukturen zugrunde. Selbst wenn man das aber in Rechnung stellt, ist immer zu erkennen, daß im Stratum granulosum stets intakte Kerne neben degenerierenden liegen. Das Bild des zugrunde gehenden Kernes ist nicht immer das gleiche. Es gibt Formen, bei denen lediglich die Kernmembran und ein dünnes zerknittertes chromatisches Gerüst erhalten bleibt, ohne Nucleolen, und andere, die unter dem Bilde der Pyknose absterben. In dieser letzten Form glaubt MARTINOTTI solche Kerne zu erkennen, die zur Keratohyalinisierung nicht beigetragen haben; denn sie verwandeln sich in kugelförmige Körperchen, die die Farbe des Eleidins annehmen. Der Zelleib aber läßt das gesamte Fasersystem und keine Spur von Keratohyalinkörnern erkennen. Diese Zellen gehen unverändert durch das Stratum lucidum und auch im Stratum corneum ist der Faserapparat gut zu erkennen. Dieser Befund läßt sich nur so erklären, daß die Veränderungen der Epidermiszellen, die zur Verhornung führen, an derselben Stelle quantitativ sehr verschieden sein können, wie ja denn manchmal auch die ganze Schicht nur eine Zelle dick ist oder überhaupt zu fehlen scheint. Im allgemeinen jedoch ist der Schluß berechtigt, daß die Zahl der Tonofibrillen in keratohyalinreichen Zellen stets geringer ist als in solchen mit wenig Keratohyalin.

Eine Entstehung lediglich aus dem Cytoplasma wurde gleichfalls von sehr vielen Autoren angenommen. Hier konnte einmal die Masse der Tonofibrillen durch ihren Zerfall die Granula liefern oder das zwischen ihnen liegende, nicht differenzierte Cytoplasma. Beide Ansichten sind denn auch vertreten worden. Entscheidend für den eingenommenen Standpunkt waren auch hier die färberischen Feststellungen, so daß schließlich die Frage zu entscheiden war: sind in dieser Schicht die Tonofibrillen vorhanden oder nicht? Sie sind vorhanden, das kann als ganz sicher feststehend gelten (WEIDENREICH, UNNA, ANITSCHKOFF 1909, BRANCA 1904, MIGLIORINI 1902, TISCHUTKIN 1907, RABL 1901, MARTINOTTI 1915). Nur das eine muß zugegeben werden: ein Teil der Fasern liefert unter bestimmten Umständen durch Zerfall auch Granula (RENAUT 1897). Insofern sind KROMAYERS Beobachtungen in seinen älteren Arbeiten (1890, 1892) richtig, wenn er die Fibrillen in Bruchstücke zerfallen sah. Das gleiche gilt von PATZELTS Befunden (1926). Er sieht im Stratum granulosum die Keratohyalinkörner aus den Epithelfasern entstehen, die hier vollständig aufgelöst werden. Die Präparate sind nach GRAM gefärbt, ohne Differenzierung in Salzsäurealkohol. Es treten dabei an den Kreuzungspunkten der Fasern zuerst knotige Verdickungen auf (doch auch ein Hinweis darauf, daß diese Kreuzungsstellen eben empfindliche Punkte sind), die schließlich in Stäbchen und Körner zerfallen. UNNA (l. c.) hat auch nach Färbung mit Gentianaviolett, Anilin und Jod einen scheinbaren Zusammenhang zwischen Fasern und Granulis gesehen, betont aber ausdrücklich, daß die Fasern bestehen bleiben. Eine Entscheidung auf Grund gefärbter Präparate kann irrig sein, wenn man nicht sehr stark berücksichtigt, ob quellende Fixierungs- oder Beizmittel angewendet wurden. Sicherheit gewährt die Beobachtung im polarisierten Licht, bei der eine Abnahme doppelbrechender Fasern in dieser Schicht deutlich zu erkennen ist (PATZELT 1926). Zuerst zerfallen, wiederum nach PATZELT (l. c.), die dickeren Fasern in Granula, während die feineren hauptsächlich am Rande erhalten bleiben und hier parallel zur Oberfläche angeordnet liegen. Löst man in 10proz. Kochsalzlösung die Körnchen auf, so tritt die Faserung deutlich hervor, die der des Stratum luci-

dum und corneum „ähnlich erscheint“ (PATZELT l. c.). Noch ausführlicher hat MARTINOTTI (1915) den Vorgang beschrieben. Er sieht die Fasern zarter und ungleichartiger werden. Dann treten Bruchstücke von verschiedener Form, oft kurz und dick, fast „bazillenartig“, auf. Auch Klumpen kommen vor, in denen noch dünne kurze Faserstücke hängen. Schließlich sieht man nur noch Granula. Der Kern nahm, wie die Färbung mit Indaminblau zeigte, an diesem ganzen Prozeß gar keinen Anteil.

So sind denn sicher die Autoren im Recht, die für die Bildung der Keratohyalingranula die ganze Zelle verantwortlich machen. Die Verhornung ist nicht einfach ein Degenerationsprozeß, sondern ist zum mindesten in ihrem Beginn im Stratum granulosum ohne aktive Zelltätigkeit nicht denkbar, die sich in einer Zusammenarbeit von Kern und Cytoplasma äußert, auch unter den erschwerten Ernährungsbedingungen, die hier sicher schon herrschen. Kern, Cytoplasma und Tonofibrillen sind alle an der Bildung des Keratohyalins beteiligt, die Fibrillen aber am wenigsten (MARTINOTTI 1915). Unter diesem Gesichtspunkt haben alle Autoren recht, aber eben nur teilweise recht, wenn sie nur im Kern, nur im Cytoplasma, nur in den Fasern die Quelle des Keratohyalins sehen. In welcher Weise Kern und Cytoplasma chemisch zusammenarbeiten, ist zur Zeit noch nicht bekannt. RABL meinte schon 1897, daß das Keratohyalin ein Stoffwechselprodukt von Zellkern und Zelleib ist. Hin und wieder kann es vielleicht schon als Keratohyalin im Kern auftreten (nach RABL 1897 im Präputium), zumeist aber geht es, färberisch nicht darstellbar, aus dem Kern ins Cytoplasma über, wo es dann sichtbar wird.

Die Ansicht, das Keratohyalin entstamme lediglich dem Cytoplasma, gründet sich immer auf die färberisch ermittelte Tatsache des Fortbestehens der Tonofibrillen. Es müßte sich das vor allem um den Kern herum dichter liegende, nicht oder wenig differenzierte Cytoplasma umwandeln. Die Beobachtung, daß die ersten Granula zwischen den Fasern, parallel zu ihnen auftreten, sprach für diese Meinung (ANITSCHKOFF 1909, TISCHUTKIN 1907, RABL 1897). Würden gleichzeitig Veränderungen am Kern wahrgenommen, so würde auf eine gemeinsame Herkunft des Keratohyalins aus Kern und Cytoplasma geschlossen (RABL 1897, ROSENSTADT 1893, UNNA l. c.). Wo schließlich die Fibrillen in den Präparaten nicht sichtbar waren [DARIER<sup>1</sup>], KROMAYER 1898, RENAUT 1897] konnte naturgemäß von ihrer Teilnahme keine Rede sein. Es ist unter allen Umständen auffallend, daß die Ansichten der Autoren, die in der Morphologie der Zellen des Stratum germinativum doch im wesentlichen übereinstimmen, über das Stratum granulosum so erheblich auseinandergehen. Es liegt das ganz sicher nicht an schlechten Methoden oder ungenauer Beobachtung, ganz im Gegenteil. Es ist vielmehr gerade oft so, daß von Beobachtern der letzten Zeit frühere Feststellungen, die schon fast vergessen waren, wieder bestätigt wurden. Der Grund für diese merkwürdige Tatsache kann zum Teil in der Eigenart des Materials liegen. Worin diese besteht, ist nicht leicht zu sagen, man hat mehrfach an eine mehr oder weniger starke Durchtränkung mit Schweiß gedacht, die den Chemismus der einzelnen Zellen verschieden stark verändern soll (vgl. S. 24).

Es kann zusammenfassend dem zugestimmt werden, was MARTINOTTI (1915) auf Grund sehr umfangreicher eigener Untersuchungen, besonders an Gefrierschnitten, gesagt hat (dem Sinne nach): Die Keratohyalingranula können aus dem Kern, Cytoplasma und den Tonofibrillen entstehen. Die verschiedenen Arten der Entstehung kommen nicht nur an verschiedenen, sondern auch an der gleichen Körperstelle nebeneinander vor. Es kann aber gar kein Zweifel bestehen — und

<sup>1</sup>) zit. nach MARTINOTTI 1914.

darauf hat WEIDENREICH (1900) am nachdrücklichsten hingewiesen —, daß den wesentlichsten Anteil an der Keratohyalinbildung die Interfibrillarsubstanz hat.

An den Zellen des Stratum granulosum tritt zuerst eine feine Membran auf (BEHN 1892, KROMAYER 1890, WEIDENREICH 1900). Sie wird in dieser Schicht von Verdauungsflüssigkeiten noch ziemlich stark angegriffen und nimmt bis zum Stratum corneum immer mehr an Stärke zu. Die Tonofibrillen gehen durch sie hindurch und überbrücken die hier bereits verengten Zellzwischenräume, die RABL (1897) für Kittsubstanz gehalten hat. Die Knötchen sind überall gut zu sehen. Nach WEIDENREICH (l. c.) entsteht die Membran dadurch, daß sich die im Exoplasma gelegenen Fibrillen eng aneinander legen und verschmelzen. Dadurch erklärt sich dann auch die Tatsache, daß Keratohyalin granula in der Randschicht nie auftreten.

Zwischen dem Bau der Epidermis an Handteller und Fußsohle und dem an allen übrigen Körperstellen bestehen erhebliche Unterschiede (ZANDER 1888). In ganz feinen Andeutungen ist das Stratum granulosum wohl immer da (MARTINOTTI 1915). Nur an den Schleimhäuten fehlt es stets. Während es UNNA (1883) am Lippenrot nicht feststellen konnte, fanden es LAZANSKI (1889, 1891) und DREYSEL und OPPLER (1895) auch an dieser Stelle<sup>1)</sup>. UNNA (l. c.) hat es weiterhin in den Ausführungsgängen der Knäueldrüsen (HEYNOLD 1864) in der Umgebung des Nagels nachgewiesen. An der Brusthaut gelang es WEIDENREICH (1901) nur eine einzige Lage nachzuweisen, an Rückenhaut nur einzelne keratohyalinhaltige Zellen, etwas mehr Zellen an der Schenkelhaut. An diesen Stellen sind sie viel stärker abgeplattet, als an Handteller und Fußsohle (ZANDER 1888).

Die Bedeutung des Keratohyalins dürfte darin zu sehen sein, daß es wässrige Substanzen nicht in die Haut einläßt. AgNO<sub>3</sub> kann nach MERKS Untersuchungen (1902) nur da eindringen, wo Keratohyalin granula fehlen. Bei oberflächlichen Ätzungen der Haut vermehren sich die Lagen der Keratohyalin produzierenden Zellen. Welche Rolle es bei der Verhornung spielt, wird später im Zusammenhang (S. 29) betrachtet. Hier sei nur erwähnt, daß APOLANT (1898), CAJAL (1886), KÖLLIKER (1896), KROMAYER (1898), PAWLOFF (1889) und UNNA und SCHUMACHER (1925) ihm nur eine mittelbare Bedeutung dabei zugeschrieben haben. Andere sehen aber in ihm eine Vorstufe des Keratins (Prokeratin REINKE 1894, BLASCHKO 1889).

### 3. Stratum lucidum.

Das Stratum lucidum kann nicht in jedem Falle ganz scharf gegen die über und unter ihm liegende Schicht abgegrenzt werden. Es schließen sich vielmehr nach beiden Seiten Übergangsformen an. Hier werden aber zunächst nur die Eigentümlichkeiten der mittleren, am frischen Präparat wirklich leuchtenden Schicht besprochen werden, während die Übergangszonen im nächsten Kapitel (Stratum corneum) erörtert werden sollen.

Der Name Stratum lucidum stammt von OEHL (1857), nachdem schon vorher GAUTHIER (zit. nach MARTINOTTI) eine Membrana lucida superficialis oberhalb des Stratum granulosum beschrieben hatte. Das Wort Eleidin ist von RANVIER (1879) eingeführt worden. Jüngst (1926) hat PATZELT versucht, aus sprachlich richtigen Gründen das Wort Elaidin (von Ἐλαϊον Öl) einzuführen. So richtig seine Begründung ist, so erscheint es doch aussichtslos, daß der seit Jahrzehnten eingebürgerte Name Eleidin dadurch verdrängt wird. Ich behalte ihn aus diesem Grunde bei.

Die Schicht kommt in nennenswerter Stärke nur in besonders dicken Hautstellen, beim Menschen also im allgemeinen an Fußsohle und Handteller vor. Sie besteht hier aus 3—5 Lagen spindelförmiger Zellen, deren größte Achse parallel

<sup>1)</sup> was ich bestätigen kann.

zur Oberfläche der Haut liegt. Ihre Begrenzung ist nicht immer glatt, sondern oft recht unregelmäßig, wellig und gezähnt. Die Zellen erscheinen stark gegeneinander gedrückt. In den interpapillären Teilen der Epidermis sind sie plumper und vieleckiger (MARTINOTTI 1915). Am Zellkörper läßt sich deutlich eine Membran von anscheinend homogenem Inhalt unterscheiden. Sie ist mit denselben Farbstoffen darstellbar, wie die Membran der Zellen im Str. granulosum. Wo die Zellen nicht sehr flach gedrückt sind, ist statt des Kerns die Kernhöhle sichtbar. Tonofibrillen sind bei geeigneter Färbung in wechselnder Menge nachzuweisen. Im einzelnen weichen die Ergebnisse der Autoren stark voneinander ab. Die Kerne fanden SCHRÖN und OEHL (1857) mehr oder weniger geschwollen. Bisweilen konnten sie einen Nucleolus erkennen. EHRMANN und FICK (1905) und DARIER (1902) bestritten das Vorkommen eines Kerns, außer in pathologischen Fällen, MIBELLI (1904) hielt ihn für reduziert. BRANCA (1904) hält die Kerne nicht für verschwunden, sondern nur für atrophiert. Ob ein Kern im Stratum lucidum sichtbar ist oder nicht, hängt davon ab, ob und in welchem Grade er an der Bildung des Keratohyalins beteiligt gewesen ist. In jedem Falle gehen die Kerne im Stratum lucidum zugrunde. In der weitaus größten Mehrzahl der Fälle verlieren sie unter Größenzunahme langsam ihr Chromatin, bis schließlich statt ihrer eine ovale Vacuole auftritt. Manchmal schrumpft auch sie pyknotisch, der Inhalt kann die Kernmembran verlassen, die dann in sich zusammenfällt. Noch wieder in anderen Fällen schrumpft sie in eine sternförmige Form zusammen. In dem Augenblick, in dem der Kern abzusterben beginnt, ändert er seine Färbbarkeit gegen bestimmte Farbstoffe (Lithioncarmin-Indazin). Dieser Zeitpunkt tritt spätestens ein, wenn das Cytoplasma mit Keratohyalingranulis angefüllt ist. Nur hin und wieder kommt es vor, daß die Eleidinzellen ihren Kern behalten, selbst wenn er pyknotisch ist (MARTINOTTI 1915).

MARTINOTTI (l. c.) hat weiter durch Farbreaktionen festgestellt, daß in der Schicht zwischen Stratum granulosum und lucidum kugelförmige, homogen gefärbte Kerne plötzlich den Farbton des Eleidins annehmen. Er spricht deshalb geradezu von Kerneleidin und eleidinischer Verwandlung des Chromatins und glaubt, daß Kern- und Zellinhalt sich durch Osmose oder Einreißen der Kernmembran vereinigen. Nach der Vereinigung ändert die ganze Masse ihre Farffinität, indem sie nun besondere Vorliebe für saure Farben hat. Diese lediglich auf Farbreaktionen beruhende Annahme kann nicht als beweisend angesehen werden. Fest steht also nur, daß der Kernzerfall, der schon im Stratum granulosum beginnen kann, innerhalb des Stratum lucidum zum Abschluß kommt. Im Cytoplasma vereinigen sich die Keratohyalinkörner zu Ballen verschiedener Größe, die sich manchmal eng der Membran des zugrundegehenden Kerns anlegen, was WEIDENREICHS Abb. 26 gut zeigt, und so im Innern der Zelle einen festen Ring bilden. Ziemlich plötzlich fließt der gesamte Zellinhalt zu einer formlosen halbflüssigen Masse zusammen, die die Membran dicht ausfüllt. Der cytoplasmatische Zellinhalt ist basophil, die Membran amphophil (MARTINOTTI l. c.). Rings um das Cytoplasma liegt eine aus Keratin bestehende Membran, Fasern sind nicht mehr zu sehen, sie sind vom Zellinhalt vollständig an den Rand gedrückt worden. Nach UNNA (1883) und RABL (1901) sind die Fibrillen hier vorhanden, auch MARTINOTTI (1915) hat sie gesehen. An frischem Material treten, wenn man mit dem Messer parallel zur Oberfläche schneidet, leuchtende zähflüssige Tropfen aus den Zellen aus. CILIANO (1908) glaubte in ihnen Vacuolen zu sehen. Nach Zusatz von Glycerin und Essigsäure treten im Cytoplasma unregelmäßig Streifen auf, die für hornartige Fasern gehalten wurden (SCHRÖN und OEHL 1852).

Eleidin ist in kochendem Wasser löslich, es kann also kein genuines Eiweiß sein, wie dies CILIANO (1908) angenommen hat. Ein Vergleich von Gefrierschnitten mit solchen,

die in Alkohol fixiert waren, läßt vermuten, daß das Eleidin ein Gemisch aus Albumosen und fettartigen Körpern ist (UNNA u. SCHUMACHER 1925). Diese Annahme erscheint gesichert durch die Tatsache, daß es im Wasser wie im Chloroformäther, Aceton, Benzin, Benzol, Schwefelkohlenstoff, nur teilweise löslich ist. Durch bestimmte Salze und Säuren wird es nicht so schnell gelöst, wie es bei reinen Albumosen der Fall ist.

In Alkohol wird das Eleidin fest und homogen, so daß es nicht mehr möglich ist, noch Tonfibrillen zu erkennen. BUZZI (1896) hat es an so fixierten Gewebstücken noch nach Jahren nachweisen können. Die schon von RANVIER (1879) ausgesprochene Vermutung, daß Alkohol nach langer Einwirkung das Eleidin löse, wird von CILIANO (1908) dahin abgeändert, daß das im Alkohol erhaltene Wasser die Lösung herbeiführe. Färbereich darstellbar ist das Eleidin mit Kongorot, Indophenol, Orzein, Alkannatinktur, Orseilleextrakt (BUZZI [1896]), Pikrocarmin (RANVIER [l. c.]), Wasserblau, Alkaliblau (FRICKENHAUS [1896]), Heliantin, Chrysoidin, Vesuvibraun, Ponceau 2C und 3R, Cristall-Ponceau, Alizarincyanin, Rosindulin, Schwefelalizarin-Natrium und viele andere (MARTINOTTI [1915]), Eisenhämatoxylin (WEIDENREICH [1900]). Die metachromatischen Färbungen (z. B. Blauschwarz B, Echtneutralviolett, Purpurin u. a.) sind unbeständig und veränderlich (MARTINOTTI [l. c.]). WILE (1909) hat zur Färbung besonders die Azoderivate empfohlen: Resorcinblau, reines Benzoscharlach, Diamingrün, Nigrosin u. a.

Es kann nach MARTINOTTIS (1915) Angaben als gesichert gelten, daß sehr viele Autoren gar nicht das eigentliche Eleidin gefärbt haben, sondern die beiden Grenzschichten.

Auch hier ist es, wie beim Keratohyalin, wichtig, die Wirkung der Fixierungsmittel zu kennen. MÜLLERSche Flüssigkeit, Sublimat und das gewöhnliche Formalin sind ungünstig (GROSSE 1892). MARTINOTTI, der über sehr viele Erfahrungen verfügt, empfiehlt in erster Linie SCHERINGSches Formalin, sodann ORTHSche, BOUINSche und MAXIMOWSche Flüssigkeit, und rät von ZENKERScher, HELLYscher Flüssigkeit, dem VAN GEHUCHTENSchen und dem MINGAZZISchen Gemisch ab, überhaupt von allen Sublimat enthaltenden Flüssigkeiten. Das Stratum lucidum ist die empfindlichste Hautschicht und erleidet durch Einbettung und Härtung in erster Linie Schäden, die zu groben Täuschungen führen können.

Daß das Eleidin aus den Keratohyalingranulis dadurch entsteht, daß diese flüssiger werden und zu größeren Tropfen zusammenfließen (RABL 1901), wird heute allgemein angenommen. Bei dieser chemischen Umänderung wird es leuchtend. RANVIER (1879) konnte mit einer 10proz. Kochsalzlösung Keratohyalingranula in Eleidin umwandeln. JARISCH (1900) glaubt an diese Abstammung des Eleidins nicht.

Was wird aus dem Eleidin? Oberhalb des Stratum lucidum ist es noch in mehreren Zellagen um die Kernhöhle herum zu sehen (WILE 1896). In den höheren Schichten des Stratum corneum kommt es auch in geringer Menge vor. Eine Abbildung WEIDENREICHS (1900) zeigt es noch in ziemlich erheblicher Masse bis dicht an die äußerste letzte Schicht der Hornhaut heran. Hier scheint es sich um einen nicht gerade häufigen Fall zu handeln; denn WEIDENREICH (l. c.) selbst erwähnt, daß das Eleidin manchmal in großer, manchmal in recht geringer Menge an denselben Hautstellen vorkommt. Die verschiedenen Angaben der Autoren beruhen sicher darauf, daß nicht alle lebenswarm fixierte Haut benutzt haben. An ihr ist nach WEIDENREICH (l. c.) der Eleidingehalt stets größer. Es wäre, gleich gute Fixierung vorausgesetzt, auch folgendes denkbar: UNNA und SCHUMACHER (1925) weisen nach, daß das Eleidin nicht ein chemisch reiner Körper ist, sondern ein Gemisch aus Albumosen mit fettartigen Körpern. Je nach dem prozentualen Anteil dieser beiden Bestandteile mag die Färbung — bei WEIDENREICH (1900) Kongorot — verschieden ausfallen, und so das Eleidin mehr oder weniger stark färbbar und in den Schichten der Hornhaut verschieden lange nachweisbar sein. Im allgemeinen wird es in den höheren Lagen der Hornhaut „von den Keratinhüllen aufgesogen“ (UNNA und SCHUMACHER 1925). Außer im Stratum lucidum an Handteller und Fußsohle kommt Eleidin um die Ausführungsgänge der Schweißdrüsen herum vor (BUZZI 1889, DREYSEL und OPLER 1895).

Sonst wird es, worauf MARTINOTTI (1915) ganz besonders hinweist, fast überall in der Haut gefunden. Sein gänzlicher Mangel ist eine große Seltenheit. Freilich ist es dann meist nur in einer, kaum einmal in zwei Zellagen vorhanden und mit den gewöhnlichen Farbstoffen schwer darstellbar. Spuren von Kernen sieht man hin und wieder. Die beiden Übergangsschichten sind nur in seltenen Fällen nachweisbar.

An dieser Stelle mögen die Ansichten DE MOULINS (1917, 1924, 1925) erwähnt werden. Ausgehend von der ja nicht unberechtigten Ansicht, daß durch alle unsere Fixierungsmittel und auch durch den natürlichen Tod grobe Veränderungen an den Zellen hervorgerufen werden, hat er nach einem Wege gesucht, der die Beobachtung der lebenden Zelle zuließ. Von dem Medium, in das die Zellen zur Untersuchung unter dem Mikroskop gebracht werden sollten, war zu fordern, daß es klar und durchsichtig, chemisch indifferent und isotonisch für die Eiweißstoffe war. Es mußte gleichen osmotischen Druck, gleiche Oberflächenspannung und gleiche Viskosität und Temperatur haben. Durch Auflösen reiner Gelatine im Glaskörper des Auges glaubt er ein solches Mittel gefunden zu haben, das keine Veränderungen des Dispersitätsgrades und keine Phasentrennung der Kolloide zuläßt. Auf diese Weise hat er die „Mikrohomogenität der tierischen Zelle“ festgestellt. So ist nach seinen Angaben das Stratum granulosum in Wirklichkeit homogen. Hier sind zwei verschiedene Eiweiße, das des Cytoplasmas und Kerneiweiß, zu einem Gel vermengt, das homogen ist und „durch äußere Einflüsse keine Strukturveränderungen mehr erleidet“. Daß aus der bisher angenommenen groben Struktur des Str. granulosum das homogene Gel der verhornten Zellen entstehe, sei kolloid-chemisch unmöglich. Auch die Interzellularspalten und die Epithelfasern entstehen erst postmortal als „Reaktionsprodukte einer Milieuänderung“ durch „Phasenscheidung“. „In der Hautzelle . . . werden beim Übergang in den Gelzustand die Kräfte nach allen Seiten gleichmäßig wirken und ein Fadennetz bilden, das die Zelle nach allen Seiten durchkreuzt. Ein Teil dieser Fibrillen wird, wenn die Zellen bei der Schrumpfung an den Kittlinien sich lösen, intakt bleiben, die interzellulären Ritzen überbrücken und die Verbindung mit den angrenzenden Zellen behalten. Andere reißen ab und geben, in den Ritzen stachelartig prominierend, den Zellen ein riffelartiges Aussehen.“ Bisher hat VAN HERWERDEN (1924) diese Untersuchungsart bekämpft, weil er meint, daß in dem von DE MOULIN gewählten Medium ursprünglich vorhandene Lichtbrechungsunterschiede aufgehoben würden. PATZELT hat sich dieser Ansicht angeschlossen. Sowenig sich heute ganz übersehen läßt, was diese Methode leistet, so halte ich gerade diesen Einwand der beiden Autoren für nicht berechtigt. Es gibt immerhin zu denken, wenn ein so erfahrener Kenner der Mikroskopie wie TELLYESNICKY (1926) sagt, „es möge sich niemand ohne schwerwiegende Gründe bei den mikroskopischen Untersuchungen der lebenden Zellen darauf berufen, daß die Gleichheit der Lichtbrechung die angenommene Struktur des Plasmas unsichtbar machen . . . , weil diese Berufung . . . immer die bequemste Art war, eine ganz willkürliche und beliebige Struktur in das Plasma hineinzudenken“. Und an anderer Stelle: „All das, was wir in allen Zellen und bei allen Zellfunktionen, sowie bei allen Zellteilungen oder in allen differenzierten Zellen mit unserem Mikroskope sehen, ist ohne Ausnahme nicht Struktur im Sinne der Autoren, sondern das Resultat ultramikroskopischer Vorgänge.“

Daß in der Epidermis vital keine Zellzwischenräume vorhanden sein sollen, halte ich z. B. für widerlegt durch die jüngsten Untersuchungen MERTZERS (1926), der intravenös eingespritztes Carbamid darin fand. Sind sie vorhanden, dann ist gar nicht vorzustellen, wie das so ungeheuer verwirrte Netzwerk der Epithel-



fasern sich postmortal entwickeln soll. Im Str. corneum sind die Tonofibrillen fast verhornt, sie leisten der Verdauung einigen Widerstand. Wir haben allen Grund, anzunehmen, daß die in unseren gefärbten Präparaten im Str. germinativum sichtbaren Fasern die Vorstufen der verhornenden Fasern sind. Es ist aber immerhin möglich, daß die Beobachtung der lebenden Zelle mit noch verfeinerten Hilfsmitteln uns zwingt, bisherige Vorstellungen abzuändern.

#### 4. Stratum corneum.

Das Stratum corneum ist an verschiedenen Körperstellen von sehr wechselnder Stärke. Alle Einzelheiten der Schicht lassen sich nur an den Stellen größter Mächtigkeit erkennen: an Handteller und Fußsohle. Wo deshalb nichts anderes ausdrücklich hervorgehoben ist, bezieht sich die Schilderung lediglich auf die Haut der Fußsohle.

Die Zellen der Hornschicht sind flache, abgeplattete Schuppen mit einer aus Keratin bestehenden Membran, in der bei bestimmter Fixierung manchmal noch Kernreste zu sehen sind (UNNA 1883, KÖLLIKER 1889). Während der Inhalt sich in Verdauungssäften löst, ist die Membran unverdaulich. Ihre Dicke beträgt 1  $\mu$  (UNNA 1883). Daß sie aus einzelnen Fasern zusammengeschweißt ist, beweisen feine Streifen auf der Oberfläche der isolierten Zellen (WEIDENREICH 1900). Kerne sind in dieser Schicht nicht mehr zu sehen, wohl aber lassen sich ziemlich regelmäßig Kernhöhlen erkennen (WEIDENREICH l. c.), MERCK (1901) hat geglaubt, daß der Kern hier doch noch vorhanden ist, daß er sich nur in einem achromatischen Zustand befindet. Das dürfte insofern richtig sein, als die Kernhöhle in Wirklichkeit nicht hohl, sondern von einer schwer färbbaren Substanz erfüllt ist.

MERCK (1901) hat als erster Bedenken geäußert, die Hornzellen einfach als tot anzusehen und seine Ansicht mit klinischen Erfahrungen begründet. Die morphologische Begründung seiner Anschauung wird bestritten. Er glaubte, daß die Hornzellen durch Poren in ihrer Membran fähig wären, Flüssigkeit aus den Zellzwischenräumen aufzunehmen und durch Verdunstung an ihre Oberfläche abzugeben. Der Streit um die Perspiratio insensibilis zeigt aber, daß diese Frage auch heute noch nicht entschieden ist (vgl. S. 29). BROCK (1898) hat ebenfalls klinische Tatsachen beigebracht, die zugunsten von MERCK'S Ansicht sprechen. Die Grenze zwischen Tod und Leben in der Hornschicht ist sehr schwer zu ziehen. Daß die abgestoßenen Zellen leblos sind, bedarf keiner Erörterung. Die einfache Tatsache des Kernschwundes genügt nach BIEDERMANN (1926), der Hornhautzelle das Leben abzusprechen. Wenn dem so wäre, hätten die Zellen vom Stratum granulosum, spätestens vom Stratum lucidum an kein Leben mehr, und alle Veränderungen, die wir an ihnen sehen, wären „einfach physikalisch“.

Wenn BIEDERMANN zugibt, daß die einfache Tatsache des Kernschwundes auch das rote Blutkörperchen zu einem toten Plättchen macht (das genau wie die Epidermiszelle in Lymphe schwimmt, d. h. allseitig von ihr umgeben ist), dann stimme ich ganz mit ihm überein. Andererseits sind in der durch Häutung abgeworfenen Hornhaut eines Molches alle Kerne gut zu sehen, und doch spricht BIEDERMANN (1926) hier von „völlig abgestorbenen Elementen“ (für das abgestoßene Epithel der Zunge oder des spitzen Condyloms gilt das gleiche). Ich schließe mich der Ansicht von ADLER (1909) an, daß die Hornzellen „nicht mehr mit allen (von mir gesperrt) Lebensäußerungen ausgestattet, aber auch nicht gänzlich abgestorben“ sind. Es ist daher „nicht gerechtfertigt, in schroffer Weise von toten Zellen zu reden“. Meine Ansicht (1924), daß man den Verhornungsprozeß nicht einfach als Degenerationsvorgang (WALDEYER 1882, WEIDENREICH

1900) deuten kann, wird von PATZELT (1926) unterstützt, und auch MELCZER (1926) hält die Zellen der Hornschicht nicht einfach für Wasserdampffilter, sondern läßt sie aktiv an der Verdunstung von Wasserdampf teilnehmen. Im übrigen verhornt auch die Epidermis im Wasser lebender Tiere, was ja am stärksten gegen die Vertrocknungstheorie spricht. Wir wissen heute von klinischen Erfahrungen her, daß sich in der Haut komplizierte, feinste physikalische Vorgänge abspielen, die von ungeheurer Bedeutung für den ganzen Organismus sind. Die Epidermis hat mehr zu leisten, als bloß zu degenerieren und Keratin zu bilden. Wo innerhalb der Epidermis die Grenze zwischen lebenden und toten Zellen liegt, ist eigentlich eine müßige Frage, solange man den Begriff des Lebens nicht eindeutig definieren kann. Das Vorhandensein oder Fehlen eines Kerns ist jedenfalls kein sicheres Symptom. Versucht man, sich aus den Untersuchungen am frischen Präparat und den morphologischen Eigentümlichkeiten gefärbter Schnitte ein Bild zu machen über die Vorgänge an der lebenden Haut, so haben wir bis zu der zwischen Stratum granulosum und lucidum gelegenen Übergangsschicht Zellen vor uns mit allen Merkmalen des Lebens. Damit soll keineswegs gesagt sein, daß in den darüber folgenden Schichten die Zellen tot sind. Im Bereich des Stratum lucidum werden die Zellen in einen halbflüssigen (kolloidalen?) Zustand übergeführt, der unter Umständen das gesamte Cytoplasma homogen erscheinen läßt. PATZELT (1926) nimmt sogar an, daß die Tonofibrillen hier ganz verschwinden. Im Stratum corneum werden die Zellen wieder größer und fester, die Kernhöhle ist wieder da, und auch Fibrillen treten wieder auf, werden nach PATZELT (1926) sogar neu gebildet. Es ist aber immerhin merkwürdig, daß hier eine leidlich scharf begrenzte Kernhöhle wieder vorkommt, nachdem im Stratum lucidum nur in Ausnahmefällen etwas davon zu sehen war. Wenn diese Höhlen mit Luft erfüllt wären, müßte es sich durch Lichtbrechung bemerkbar machen, was nicht der Fall ist. WEIDENREICH (1900) hat die Kernhöhle durch schwächere Färbung angedeutet gefunden. Das homogene Cytoplasma dieser Zellen zeigt außer den Fibrillen, die man nur bei ganz bestimmten Färbungen erkennen kann, keine Besonderheiten. (Abb. 5.) Bei Verdauungs-



Abb. 5. Zellen aus dem mittleren Teil der Hornschicht eines in toto verdauten Stückes Sohlenhaut. Alkohol. Eisenhämatoxylin. Zeiß Ap. 2 mm. Ok. 6. (Aus WEIDENREICH 1900.)

versuchen schwindet es vollständig. Zwischen den einzelnen Zellen liegen bis über die Mitte der Hornhaut hinaus Zellzwischenräume, in denen schließlich nur noch die Brückenknötchen, nichts mehr von der Brückenfaser zu erkennen ist. Eine Kittsubstanz zwischen den Zellen, die RABL (1901) annehmen zu müssen glaubte, ist nicht vorhanden. Innerhalb der Hornschicht sind aber nicht alle Zellen gleich gebaut. Im Bereich der BLASCHKOSchen Falten liegen sie dicht beieinander, sind kleiner und durch größeren Faserreichtum ausgezeichnet, als die Zellen in den

suprapapillaren Leisten. Gefrierschnitte, die PATZELT (1926) mit 5proz. Natronlauge behandelte, ließen erkennen, daß die unter den BLASCHKOSchen Falten liegenden Zellen langsamer aufquellen.

Die Frage nach dem Zusammenhang der Hornhautzellen untereinander ist durchaus nicht ganz einfach. Da, wo eine wirkliche Verzahnung und Verkeilung vorliegt — und das ist ja nur in den oberen Schichten der Fall — bildet die Hornschicht tatsächlich ein absolut vollständiges Kontinuum. (Abb. 6.) Das gilt auch für die Körpergeden, an denen die Hornzellen zu Lamellen angeordnet sind. Die Membranen sind miteinander verschmolzen, und da sie völlig homogen erscheinen und somit keine Poren in ihnen sein können, kommt hier ein Übertritt

von Fasern von einer Zelle zur anderen nicht in Frage, oder aber, Fasern sind hier überhaupt nicht ausgebildet. (Abb. 7.) Wo sie vorhanden sind, liegen sie auch ziemlich wirr durcheinander und auf keinem der WEIDENREICH'schen Bilder z. B. ist ein sicherer Übergang von Zelle zu Zelle zu erkennen. In den mittleren und in den tieferen Schichten der Hornhaut dagegen durchqueren die Fasern, wie im Stratum germinativum viele Zellen, mitten im Zellzwischenraum durch Knötchen gekennzeichnet. Auch hier müssen die Fasern durch die Membranen hindurchtreten. Kanäle sind nicht zu erkennen, es erscheint also nicht ausgeschlossen, daß Faser und Membran an dieser Stelle zu einer Einheit verschmelzen.

Tonofibrillen sind in der Hornschicht erhalten (KÖLLIKER 1889, UNNA 1883, RABL 1897, PATZELT 1926), nur wieder nicht mit jeder Färbung leicht darzustellen. An den meisten Hautstellen fehlen sie. KROMAYER (1892) hat in den Fibrillen der Hornzellen Kunstprodukte gesehen. Das hat WEIDENREICH (1901) überzeugend widerlegt. Er konnte in allen Schichten der Epidermis Fibrillen

nachweisen und schloß sich auf Grund dieser seiner Befunde der Meinung RABLS an (1892), daß die Tonofibrillen sich durch die ganze Dicke der Epidermis erstrecken. Es muß allerdings zugegeben werden, daß ihre Zahl sich gegen die Oberfläche hin vermindert und ihr Durchmesser nachläßt. Das liegt in erster Linie wohl daran, daß gerade die stärksten Fasern zur Bildung der Membran verbraucht werden. (Abb. 5.)

Die Untersuchung frischer und gefärbter Präparate hat mannigfache, zum Teil schwer miteinander vereinbare Ergebnisse gezeigt. Die Isolation gelingt leicht und läßt die eigenartige Form der Schuppen, eine feine Streifung und unter Umständen die Eindrücke der Nachbarzellen gut erkennen. (Abb. 6.) Es ist sehr bezeichnend, daß diese Maceration an der Epidermis von Handteller und Fußsohle schneller vor sich geht als an den anderen Hautstellen. Der Zusammenhang ist demnach dort loser, hier fester. Die Hornschicht eines Stückchens Haut von der Hüftgegend war nach einem Aufenthalt von 14 Tagen bei 42° noch nicht in einzelne Zellen zerfallen. Die Quellung erstreckte sich auch nicht auf die ganze Zelle, sondern nur auf die Kernhöhle. Von Fasern und Streifen war nichts zu beobachten, nur die Druckstellen der Nachbarzellen hoben sich ab. Die einzelnen Zellen sind fest zu Lamellen verklebt, die in 5—6 Lagen übereinander geschichtet sind. Infolge dieser festen

Vereinigung fehlen Zellzwischenräume (WEIDENREICH (1900). (Abb. 7.) Innerhalb der festen Membran, die nach UNNA (l. c.) aus Keratin A besteht, liegt ein Keratin B, das in verdünnten Alkalien schon in der Hülle löslich ist, ebenso in stark konzentrierten Säuren. Im Centrum der Zellen liegen dann noch Hornalbumosen. Die zur Verhornung führenden chemischen Prozesse sind in jahrzehntelanger Arbeit von der UNNASchen Schule untersucht worden. Die Ergebnisse sind in UNNAS Biochemie der Haut 1913 und in UNNA und SCHUMACHER: Lebensvorgänge in der Haut des Menschen und der Tiere (1925) niedergelegt worden. Auf den Inhalt kann hier nur verwiesen werden.

Bei Färbungen der Hornschicht hat man immer wieder feststellen können, daß sie niemals gleichmäßig den Farbstoff annahm. Schon bei der einfachen Färbung mit Eosin



Abb. 6. Hornzelle aus dem Str. disjunctum. Fixation, Färbung. Vergr. wie in Abb. 5. (Aus WEIDENREICH 1900.)



Abb. 7. Schnitt durch in toto verdaute Epidermis der Hüfte. Alkohol. Hämalaun. Vergr. wie in Abb. 5. (Aus WEIDENREICH 1900.)

fallen an Quer- und Flachschnitten Unterschiede auf. Vor allen Dingen haben die Versuche von RAUSCH (1897) die Autoren stets beschäftigt und immer neue Nachprüfungen veranlaßt.

RAUSCH hat isolierte Hornhautzellen mit polychromem Methylblau und rotem Blutlaugensalz behandelt und dadurch blau und rot gefärbte Zellen, Farbtöne in allen Schattierungen dazwischen und auch an den Zellen ein vielgestaltiges Relief, Leisten und Punkte, gefunden. Man nahm an, daß Zellen mit saurer Reaktion sich blau, solche mit alkalischer Reaktion sich rot färben (WEIDENREICH (1901), daß es sich um Zellen handelt, die entweder mehr oder weniger stark oder verschieden lange Zeit mit Schweiß durchtränkt sind, oder sich in verschieden weiter Entfernung vom Schweißdrüsenausführungsgang befinden. Der Schweiß reagiert gewöhnlich sauer, nach längerer oder bei profuser Secretion und nach bacterieller Zersetzung reagiert er alkalisch (UNNA 1913). Reine, von allen physiologischen Produkten freie Epidermis, reagiert in allen ihren Schichten sauer (HEUSS 1892), wenn der Papillarkörper angeschnitten wird, tritt eine alkalische Reaktion ein. Stellt man diese chemischen Befunde vergleichend neben die morphologischen, so scheint das bunte Spiel der Farbenreaktionen nicht überraschend zu sein. Abgesehen von den besonders auffallenden Farbunterschieden im inter- und im intrapapillären Teil treten innerhalb dieser Streifen wieder noch feinere Farbunterschiede zwischen einzelnen Zellen auf, die wohl darin ihre Erklärung finden, daß einmal Zellen als Ganzes erhalten, zum anderen Male angeschnitten sein können. Ein großer Teil der von RAUSCH (1897) festgestellten Granula und ähnlicher Bildungen sind als Kunstprodukte anzusehen.

Man hat, wie mir scheinen will, bei schwer zu deutenden Befunden in der Hornschicht, dem Schweiß nur zu schnell die Verantwortung zugeschoben. Wie wenig diese Ansicht morphologisch gestützt ist, wird auf S. 25 erörtert werden. Hier sei aber schon erwähnt, daß nach Untersuchungen von GANS (1924) und DÄHN (1926) Kalium und Calcium in eigenartiger Weise in der Haut verteilt sind. Während Ca eine größere Affinität zum Corium hat und K zur Epidermis, bevorzugt innerhalb der Epidermis das Ca die Drüsenleisten (Wellenberge), das K die Sulci (Wellentäler). Eine Deutung dieser eigenartigen Befunde ist zur Zeit noch nicht zu geben.

Mit Osmiumsäure haben fast alle Autoren eine Schwärzung des Stratum corneum in verschiedenen Schichten erhalten und es hat im Anschluß daran Jahre lang der Kampf getobt, ob die Schwarzfärbung der Hornhautzellen auf einem Fettgehalt beruht (UNNA 1898). WEIDENREICH (1901) hat diese ganze Frage sehr ausführlich und gründlich behandelt und ist zu dem Ergebnis gekommen, daß nur an behaarten Hautstellen eine Imprägnation der Hornschicht mit Fett möglich ist. An Handteller und Fußsohle kommt eine Durchtränkung mit dem fettigen Secret der Talg- und Knäueldrüsen nicht in Frage. Das von ihm so benannte „Pareleidin“ reduziert zwar nach langer Einwirkung Osmiumsäure, selbst wenn die Haut 24 Stunden lang mit kochendem Äther behandelt wurde. Fett entsteht aber nirgends in den Hornzellen und es kann der ganze Vorgang der Verhornung nicht eben als Verfettung bezeichnet werden<sup>1)</sup>.

WEIDENREICH (1901) hatte bei einer Färbung mit Kongorot bemerkt, daß sich etwa 10 Zellreihen in der Mitte der Hornschicht zahlreiche flüssige Tröpfchen befinden, die dem Eleidin sehr nahe stehen. Im allgemeinen sind sie kleiner und geneigt, sich zu Ketten zu vereinigen. Zwischen dieser Schicht und dem Stratum lucidum liegen etwa 5—6 Zellreihen fast ohne Tropfen. Die oberflächlichste Lage der Hornschicht schließlich läßt sie ganz vermissen.

Im Anschluß an die Untersuchungen dieser Substanz wurde WEIDENREICH dazu geführt, den Spannungsverhältnissen der Hornschicht einen maßgebenden Einfluß auf die Verteilung des Pareleidins zuzuschreiben. Es wird nämlich im Gebiet der BLASCHKOSCHEN Falte die Hornschicht stark gegen das Corium gezogen, während die zwischen je 2 Falten liegende Drüsenleiste nach außen vorgewölbt wird. Die so entstehende Spannung läßt Streifen von verschieden festem Gefüge entstehen. Das Stratum lucidum und die mit Eleidintropfen stark erfüllte Zone von etwa 10 Zellreihen erweisen sich als besonders fest, die

<sup>1)</sup> Wenngleich in UNNA's Str. basale Ölsäure nachgewiesen werden konnte.

zwischen ihnen liegenden Streifen und die oberflächliche Schicht als locker. Diese Vorstellung von den Spannungsverhältnissen erklärt in der Tat manche Eigentümlichkeiten histologischer Bilder. In den lockeren Schichten sind die Zellen größer und können sich bei Anwendung quellender Fixierungsmittel noch stärker ausdehnen. Im Stratum lucidum und in den BLASCHKOSCHEN Falten liegen die Zellen dicht gedrängt, sind faserreicher, was auch im polarisierten Licht zum Ausdruck kommt. Am frischen Präparat tritt das Eleidin und Pareleidin in Tropfenform überall da aus, wo es unter dem starken Druck der Zellmembran stand. Das ist gerade immer in den beiden Zonen der Fall, die WEIDENREICH als unter starkem Druck stehend annahm. Auf Grund dieser verschiedenen Spannungszustände hat er zwei Strata tensa, ein Stratum relaxatum und ein Stratum disjunctum unterschieden.

Diese eben erwähnten Untersuchungen und auch schon frühere von UNNA und anderen Autoren haben ein recht vielgestaltiges Bild der Hornschicht ergeben. Die hier zunächst vorgenommene und in den Lehrbüchern meist durchgeführte Trennung zwischen den Strata granulosa, lucida und cornea ist naturgemäß gewaltsam. Das Verständnis des Verhornungsprozesses aber, dessen morphologische Grundlage die mikroskopische Anatomie beizubringen hat, erfordert auch eine Betrachtung, die alle Schichten in ihrem Zusammenhang überblickt. Im weitesten Sinne gefaßt, beginnt die Verhornung an der Basalschicht, die das Material liefert. Durchaus mit Recht hat man denn auch auf die Ähnlichkeit des Verhornungsprozesses mit der holokrinen Secretion hingewiesen (SCHAFFNER, 1902, PATZELT 1926). In engerem Sinne umfaßt sie die Zellschichten, in denen histologisch sichtbare Zeichen der Verhornung auftreten. Sehen wir von den Tonofibrillen ab, die möglicherweise neben ihrer Bedeutung als Zugspannungsfasern auch bei der Verhornung eine wichtige Rolle zu spielen haben, so müssen wir in den ersten Keratohyalingranulis und in den ersten Anfängen der Membranbildung den Anfang der Verhornung erblicken. Aus diesem Grunde ist seit UNNA (1883) von vielen Autoren die Grenze des Stratum corneum viel näher an das Corium herangelegt worden, als es hier geschehen ist. Das ist durchaus berechtigt. Die Folge davon war eine sehr feine Gliederung der ganzen Schicht, wenigstens an den Stellen, an denen sie besonders mächtig entwickelt war. Diese beim Menschen nur für Handteller und Fußsohle gültige Gliederung muß hier besprochen werden. Entscheidend war die von UNNA (1882, 1897) gemachte Entdeckung, daß sich verdauenden Flüssigkeiten gegenüber die Epidermis vom Stratum granulosum an bis zur Oberfläche gleich verhält. Auf einzelne Übergangszonen innerhalb der Hornschicht war schon immer hingewiesen worden. SCHRÖN (1857) erkannte zwischen dem Stratum corneum und lucidum ein Stratum inferius, RANVIER (1888) zwischen Stratum granulosum und lucidum ein Stratum intermedium. BRANCA (1904) und DARIER (1902) bestätigten seine Beobachtung. UNNA (1883) konnte nach Osmierung der Hautstücke das Stratum lucidum in zwei Unterabteilungen gliedern, das Stratum basale, das dem Stratum lucidum der Autoren entspricht, und das Stratum infrabasale darunter, das aus 1—2 Zellagen besteht, in denen Granula noch nicht zu sehen sind. Durch die Pikrocarminfärbung gliederte er über dem Stratum basale die suprabasale Schicht ab.

Durch Untersuchung formolfixierter Gefrierschnitte mit einer ungeheuer großen Anzahl von Farben hat auch MARTINOTTI (1915) eine größere Anzahl an Schichten unterscheiden können. Er hat Farbstoffe angegeben, die bei einer Affinität zum Stratum lucidum überhaupt eine besondere Vorliebe für eine seiner Schichten hatten, die niemals aus mehr als zwei Zellagen bestand. Er hat sie, da sie entweder zwischen Stratum lucidum und corneum einerseits und granulosum andererseits lagen, Grenzschichten des Stratum lucidum genannt, oder genauer „prae-

eleidine“ (eleidogene) Schicht und post-eleidine (prae-keratine) keratinogene Schicht. Die letztere ist stets dicker als die erstgenannte. (Abb. 8.)

Wegen der technischen Einzelheiten muß auf MARTINOTTI (l. c.) Arbeiten verwiesen werden. Nur ein Beispiel sei erwähnt: In wäßriger Lösung färbt Rhodamin das ganze Str. lucidum einschließlich der beiden Grenzschichten, in alkoholischer Lösung stellt es nur diese letzteren dar. Wieder andere Farbstoffe färben das Str. granulosum scharf, das Str. lucidum gar nicht, wohl aber die post-eleidine Schicht wie das Keratohyalin. (Diamin-Reinblau, Thiazinrot, Trypanrot, Wollschwarz in alkoholischer Lösung u. a.) Im allgemeinen nehmen die Grenzschichten des Str. lucidum saure Farbstoffe an. Eine wie ausschlaggebende Rolle die Vorbehandlung der Schnitte spielt, mag noch ein Beispiel zeigen. An Gefrierschnitten färbt das Säure-Alizarinschwarz S.E. das Keratohyalin grün, Eleidin rötlich, die beiden Grenzschichten violett. An eingebetteten und aufgeklebten Schnitten ist Keratohyalin rötlich, Eleidin violett, die Grenzschichten himmelblau dargestellt. Die Beispiele zeigen nur zu deutlich, wie vorsichtig Farbwirkungen beurteilt werden müssen.

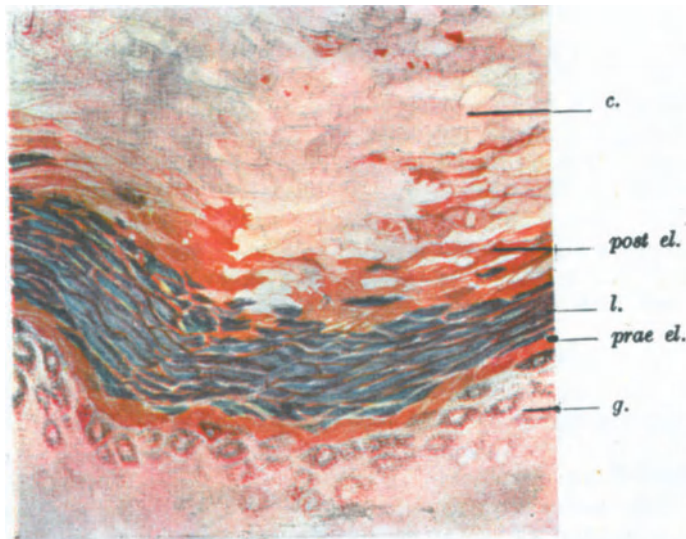


Abb. 8. Nach einem Präparat von MARTINOTTI. Gefrierschnitt von Sohlenhaut. Färbung: Viktoriaviolett-Safrosin. Darstellung der Grenzschichten des Str. lucidum (l.) eleidinicum Martinotti. g. Str. granulosum. prae el., post el. Str. prae- post eleidicums. c. Str. corneum. Zeiß Apochr. 8 mm. Ok. K. 6. Vergr. 270fach.

Das Gemeinsame aller dieser Untersuchungen über den Umfang und die Einteilung des Stratum corneum war eine Gliederung dieser Schicht in eine ganze Anzahl von Unterabteilungen. Es ist zwecklos, die verschiedenen, von den Autoren eingeführten Namen auf ihre Berechtigung und Brauchbarkeit hin zu prüfen. Eine einheitliche allgemein anerkannte Benennung gibt es nicht. So habe ich der Einfachheit halber in einer Tabelle (siehe S. 23) die verschiedenen Bezeichnungen einander gegenüber gestellt.

Zusammenfassend kann man sagen, daß an Stellen stärkster Beanspruchung der Haut der Übergang vom Stratum germinativum zu den verhornten Schichten sich ganz allmählich vollzieht, während er an allen übrigen Hautstellen ziemlich plötzlich eintritt. Man kann diese Tatsache nicht einfach feststellen, ohne nach ihrem Grund zu fragen. Vergleicht man ein Stück beliebiger Körperhaut mit einem Stück von der Fußsohle, so stimmen beide darin überein, daß die morphologisch gleich gebauten Zellen des Stratum germinativum ein Produkt, die Keratinhülle der Hornzelle liefern. Verschieden ist die Zeit, die für die Herstellung der Keratinhülle gebraucht wird und die Art, wie die Hornzellen sich untereinander verbinden. Ist das Str. granulosum schmal, so ist das Str. corneum auch nicht

UNNA	OEHL	RANVIER	MARTINOTTI	WEIDENREICH
Str. corneum superf. (fest)	—	disjunctum	—	disjunctum
Str. corneum medium (locker)	—	—	—	tensum sup.
Str. superbasale (fest)	inferius	—	Präkeratin Posteleidin	relaxatum <sup>1)</sup>
Str. basale (fest)	lucidum	diffuses Eleidin	Eleidinicum	Tensum profundum
Str. infrabasale	diffuses	intermedium Eleidinum	Präeleidin	—
Str. granulosum	—	granulosum	—	granulosum

breit, ist es mehrere Zellagen dick, so ist auch das Str. corneum mächtig entwickelt. WEIDENREICH hat 1901 darauf hingewiesen, daß schmale Zellstreifen unter relativ viel höherem Druck stehen als breite. Das soll für unseren Fall heißen, daß der auf ein dünnes Str. granulosum verhältnismäßig stark wirkende Druck die Verhornung schneller zustande kommen läßt. Man könnte sich denken, daß unter einem solchen Druck die Zellzwischenräume verschwinden und dadurch die Membranbildung beschleunigt wird. Mir will scheinen, als läge die Sache umgekehrt: wo starker Druck herrscht, entwickelt sich das Str. granulosum nur schwach. Aber das ist nicht erwiesen. Unter allen Umständen ist aber die Durchtränkung der Epidermis mit Lymphe von ausschlaggebender Wichtigkeit. Breitere Interzellularräume, ein mehrschichtiges Stratum granulosum, ein Stratum lucidum mit Übergangszonen und eine mächtige Hornschicht treten immer zusammen auf. Je besser die Ernährung der Epidermis mit Lymphe ist, desto langsamer geht der Verhornungsprozeß vor sich, und desto dicker ist die Hornschicht. GARTEN hat uns durch einen lehrreichen, an sich selbst unternommenen Versuch (1895) gezeigt, daß sich die im Durchschnitt  $1,8\mu$  breiten Zellzwischenräume im Granulationsgewebe auf  $3-6\mu$  verbreitern. Nur dadurch wird es „möglich, daß die Zellen zu ihrer intensiven Tätigkeit das nötige Quantum Nährflüssigkeit erhalten“. Wer anders als die Nährflüssigkeit hat hier die Zwischenräume gedehnt, und zwar gegen den Widerstand der auch hier schon reichlich vorhandenen Epithelfasern? „Wenn HOEPKE (1924) die Ansicht vertritt, daß ‚der Saftstrom die Zellen auseinanderdrängt‘, so kann aus physiologischen Gründen von einer derartigen Bildungsweise der Interzellularlücken gar nicht die Rede sein. Dies beweist schon die schwere Zusammendrückbarkeit derselben, die GARTEN beobachtete“, schreibt BIEDERMANN (1926). Wenige Zeilen vorher aber gibt er bei Beschreibung des GARTENSCHEN Versuches zu, daß „die durch das Massieren der Epidermis bedingte Strombeschleunigung der Lymphe in den Interzellularräumen günstige Ernährungsbedingungen“ veranlaßt hat. Auch unsere Fußsohle wird beim Gehen ständig „massiert“, und infolgedessen besonders gut mit Lymphe versorgt. Nur unter dieser Voraussetzung kann sie eine so starke Hornschicht bilden. Daß trotz des starken Druckes, z. B. beim Stehen, die Zwischenräume nicht zusammengedrückt werden, liegt an der Kraft des eintretenden Lymphstromes und daran, daß durch die Epithelfasern jeder Druck in Zug umgewandelt wird (KROMAYER 1898).

Die Verhornung ist also nicht ein Degenerationsprozeß (WALDEYER 1882, WEIDENREICH 1900, bedingt durch das Austrocknen der Haut, sondern eine Zelleistung von außerordentlich komplizierter Natur.

UNNA und seine Schule haben uns drei chemisch verschiedene Keratine

<sup>1)</sup> Nur in der Crista superficialis.

(A, B, C) kennen gelehrt. MARTINOTTI (1921) hat morphologisch drei verschiedene Formen der Verhornung beschrieben: parenchymatöse (an der Fingerbeere), filamentöse (fibrilläre) überall da, wo sich dicke Hornhaut findet und lamellöse (membranöse) am größten Teil der Körperoberfläche. (Abb. 7.) Diesen drei Arten der Verhornung entsprechen nicht etwa die drei verschiedenen Keratine. Hier klaffen noch große Lücken.

Die Rolle, die der Schweiß etwa bei der Verhornung spielt, kann richtig nur gewürdigt werden, wenn die morphologischen Grundlagen geklärt sind. Deshalb soll

### 5. Das Endstück des Schweißdrüsen-Ausführungsganges in der Epidermis

noch besonders berücksichtigt werden.

Seit es KEY und RETZIUS gelungen war (1881), durch Injektion von Asphalt-Chloroform in die Epidermis von der Oberfläche der Papillen her die Schweißdrüsen-Ausführungsgänge zu erreichen, wurde fast allgemein angenommen, daß eine dauernde Verbindung zwischen ihnen und den Zellzwischenräumen besteht. Mit Silbernitrat gelang MERCK (1899) dieselbe Feststellung. Seit dieser Zeit wird nun immer wieder die Ansicht vertreten, daß auf diesem, durch die Injektion festgestellten Wege, Gewebssaft durch den Schweißporus nach außen oder umgekehrt Schweiß durch den Ausführungsgang in die Gewebsspalten gelangen muß. Unter allen Umständen liegt hier ein sehr interessantes physiologisches Problem vor, dessen morphologische Grundlagen noch keineswegs geklärt sind, so daß es wohl nützlich erscheinen mag, unsere histologischen Kenntnisse darüber einmal zusammenzustellen.

ERNST (1892) hat dem Schweiß eine Rolle nur insofern zugeschrieben, als er ihn für eine bestimmte Färbbarkeit einzelner Hornhautzellen in der Nähe der Schweißdrüsen-Ausführungsgänge verantwortlich machte. Vom übrigen Stratum corneum heben sich bei Anwendung der GRAMschen Färbung diese Ausführungsgänge ganz deutlich ab, und schon im Stratum germinativum waren sie von anders gefärbten Zellen umgeben und von Keratohyalin granulis begleitet. WEIDENREICH (1900) fußt auf der KÖLLIKERSchen Ansicht (1889), daß innerhalb des Stratum corneum der Ausführungsgang der Schweißdrüsen keine eigene Wand besitzt. Die Zellen sind hier lediglich auseinandergewichen. Die auf diese Weise angeschnittenen Zellzwischenräume wirken wie Capillaren und saugen den Schweiß an, der so die Zellen umspült. Ein zweites Einfallstor für den Schweiß ist der Mündungstrichter der Ausführungsgänge, in denen der Schweiß stagniert. — Die Ausführungsgänge aber liegen stets im intrapapillären Teil der Epidermis, der sich in der Tat, wie alle Autoren übereinstimmend berichten, färberisch vom interpapillären Teil unterscheidet. Die verschiedene „Imprägnation“ mit Schweiß könnte also die verschiedene Färbbarkeit der Hornhaut bedingen.

Nach PATZELT (1926) könnte man die Volumenzunahme der Zellen des Stratum corneum durch Schweiß erklären. Er hat diese Anschauung dadurch zu stützen versucht, daß er formolfixierte Gefrierschnitte 5proz. Salpetersäure und 10proz. Essigsäure aussetzte. In beiden Fällen erfolgte eine — im ersten Fall schwächere — Quellung der Hornzellen. Er geht so weit, daß er nicht nur eine Durchtränkung des Stratum corneum mit Schweiß für erwiesen, sondern dessen Einfluß vielleicht bis zum Stratum granulosum herab für möglich hält. Damit käme dann dem Schweiß eine nicht unerhebliche Rolle für die Hornbildung überhaupt zu. Auch UNNA (1883) tritt dafür ein, daß sich die Zellzwischenräume der Epidermis in die Ausführungsgänge der Knäueldrüsen öffnen. Während aber die bisher genannten Autoren ein Einsickern des Schweißes in die Zellzwischenräume an-



nahmen, vertrat UNNA umgekehrt schon 1883 den Standpunkt, daß durch den „Abzugskanal“ der Schweißdrüsen der Gewebssaft der Oberhaut auf die Körperoberfläche gebracht wird.

SCHIEFFERDECKER (1922) folgt ihm, wenn er sagt, daß die Schweißdrüsen „Drüsen für Schweiß und Körperflüssigkeit“ sind. Die zahlreichen Angaben, die die so wechselnde Färbung der Hornhautzellen auf eine mehr oder weniger starke Einwirkung von Schweiß zurückführen, kann ich hier füglich übergehen. Es kommt zunächst darauf an, zu zeigen, wie verschieden die Rolle des Schweißes beurteilt wird.

Um sich diesen Ansichten gegenüber einstellen zu können, sei zunächst einmal eine Beschreibung des Ausführungsganges gegeben (Abb. 6).

In die Epidermisleiste tritt der Gang verhältnismäßig gerade gestreckt ein, um sich in den höheren Schichten immer mehr zu schlängeln. An dieser Schlingelung erkennen wir den kurvenreichen, gekrümmten Weg, den die Zellen der Epidermis von der Basalschicht bis zur Oberfläche zurückzulegen haben (KRIEG 1924). Stratum granulosum und lucidum senken sich dem Gang entgegen, so daß er bereits im Stratum germinativum von Zellen umgeben ist, die alle Merkmale höherer Schichten zeigen. Es wäre verfehlt anzunehmen, daß an dieser Stelle ein starker Zug vom Corium her auf die Oberfläche der Epidermis ausgeübt wird, der die höheren Zellagen abwärts ziehen müßte. Gerade das Gegenteil ist der Fall. Die Sulci superficialis werden durch Zugwirkung dem Corium genähert und nach der von WEIDENREICH (1901) gut begründeten Ansicht über Zugspannungen in der Epidermis wird zwischen je zwei Sulci die Epidermis gegen die Oberfläche vorgewölbt. Senken sich also in den Sulci superficialis die Schichten des Epithels durch Zugwirkung dem Corium zu, so müßten sie sich in der Drüsenleiste der Oberfläche zu heben. Das trifft nicht zu. Entweder ist also die bisherige Ansicht über die Spannungen in der Epidermis verkehrt, was allen Beobachtungen, besonders denen im polarisierten Licht, widerspräche oder aber das Auftreten von Keratohyalin in der Umgebung des Schweißdrüsenanges muß anders erklärt werden.

Es liegt nun sehr nahe anzunehmen, daß die Keratohyalingranula durch die Einwirkung des Schweißes auf die den Gang begleitenden Zellen entstehen. Das zöge natürlich sofort nach sich, daß man die Entstehung aller Keratohyalinkörner mit der gleichen Ursache in Verbindung bringen müßte. Um darüber ein Urteil zu gewinnen, ist es notwendig, den Gang während seines Durchtrittes durch die Epidermis genau zu untersuchen. (Die beigefügte Abbildung 9 zeigt zunächst nur die Verhältnisse an der Kopfhaut.) Innerhalb der Drüsenleiste ist sein Lumen von Zellen begrenzt, die gegenüber den Zellen des Stratum germinativum deutlich vergrößert sind. Ihr Kern ist meist rund bis oval und läßt einen ziemlich großen Nucleolus erkennen. Die Vergrößerung der Zellen beruht nicht etwa darauf, daß sie hier in anderer Aufsicht getroffen sind. Das Cytoplasma erscheint homogen und nimmt Farbstoffe schwerer an, und enthält, worauf RABL (1901) schon hingewiesen hat, weniger Fasern. Das System der Saftspalten verengert sich in der nächsten Umgebung dieser Zellagen deutlich. Mit Sicherheit ein Einmünden der Gewebsspalten in den Ausführungsgang festzustellen, ist mir nicht gelungen, weder an Längs- noch an Querschnitten<sup>1)</sup>. Sehr bald oberhalb der Basalzellenlage treten die ersten Granula in den Zellen auf und immer mehr ordnen sich die Zellen des Stratum germinativum ringförmig um den Ausführungsgang an, was an Querschnitten natürlich noch viel besser hervortritt. Die anfangs vereinzelt Granula nehmen rasch an Zahl zu und sind hin und wieder von einem hellen Hof umgeben. Degenerierende, pyknotische Kerne (D) liegen manchmal am äußeren

<sup>1)</sup> Auch PATZELT (1926) lehnt eine Verbindung ab.

Umfang der das Lumen begrenzenden Zellen, wohl ein Zeichen hier bestehender Druckwirkungen. In den höheren Schichten treten lumenwärts von den granulierten Zellen solche mit einer deutlich eleidinartigen Umwandlung auf (E),

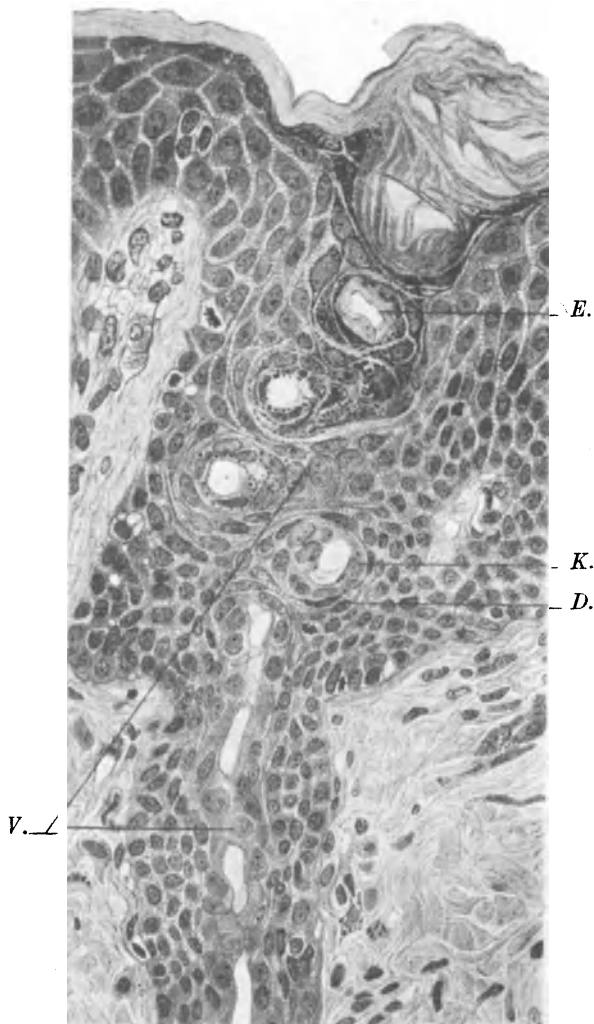


Abb. 9. Kopfhaut eines 22jähr. Mannes. Fixierung neutral. Formol. 8 vH Celloidin. Häm. Eosin. Endstück des Schweißdrüsen-Ausführungsganges. Zeiß Obj. D. Ok. 4. Vergr. 600fach. E. Eleidin. K. Keratohyalin. D. Degenerierende Zellen. V. Vergrößerte Zellen. (Gez. VIERLING.)

was zur Folge hat, daß der Gang nunmehr gar nicht mehr von Zellen, sondern von einer homogenen, glasigen Masse begrenzt ist, in die zugrunde gehende Kerne mit einbezogen werden.

Sehr viel deutlicher, als an der eben beschriebenen Kopfhaut sind die Verhältnisse an der Fußsohle zu sehen. Es zeigt sich besonders an Querschnitten, daß dieser sich mit Eosin stark rot färbende homogene Ring fast in der ganzen Tiefenausdehnung der Epidermis zu finden ist; die Kerne der dem Lumen zunächst liegenden Zellen gehen unter Pyknose in die eleidinähnliche Masse mit ein. Nur im oberflächlichsten Teil der Hornhaut wird sie aufgelockert und rissig.

Daß Eleidin nicht nur im Stratum lucidum, sondern auch im Ausführungsgang der Knäueldrüsen vorkommt, hat BUZZI schon 1889 und 1896 festgestellt<sup>1)</sup>. Keratohyalin und Eleidin lassen aber fettige und wäßrige Substanzen nicht eindringen (MERCCK 1902), und verhindern nach UNNA (1913) eine Durchfeuchtung der Haut. So spricht auch dieser Befund schon gegen die landläufige Ansicht vom Eindringen des Schweißes in die Hornhaut, ausgenommen am Trichter, dessen Wand nicht mehr fest ist. Färberisch stellen sich die den Ausführungsgang unmittelbar begrenzenden Zellen immer gesondert dar, was PATZELTS Abb. 13 auch sehr schön zeigt. Außerdem besteht noch ein färberischer Unterschied zwischen Drüsenleiste und BLASCHKOSCHER Falte (Wellenberg und Wellental). Ihre, d. h. diesen letzteren auf eine verschieden starke Durchtränkung mit Schweiß zurückzuführen, liegt gar kein Grund vor. Er ist zum Teil durch die von WEIDENREICH erklärten Spannungszustände und durch die in den beiden Gegenden verschieden starken Fasermassen verständlich. Auch die unterschiedliche Größe und Blähung der Zellen in Furchen und Leisten (PATZELT 1926) kann so erklärt werden. Aber auch der Gehalt an K und Ca sind sicher nicht ohne Bedeutung. (DÄHN 1926, GANS 1924.)

Es erscheint mir daher als sicher, daß weder Schweiß aus dem Ausführungsgang der Knäueldrüsen in die Interzellularlücken der Epidermis, noch umgekehrt Gewebssaft durch den Schweißdrüsenporus in nennenswerter, physiologisch überhaupt bedeutsamer Menge ausgeschieden werden kann. Nur vom Trichter und auch von der Oberfläche her ist ein Eindringen denkbar. Hier sind die Hornhautzellen, wahrscheinlich doch durch den Schweiß, voneinander getrennt worden. Die Einwirkung kann dann naturgemäß nur so gedacht werden, daß der Schweiß von der Oberfläche gegen das Stratum basale einsickert. Denn nur so wäre zu verstehen, daß Stratum lucidum und granulosum der Oberfläche parallel verlaufen, genau wie sie den Schweißdrüsen-Ausführungsgang in seinem senkrechten Aufsteigen begleiten. In diesem Sinne fasse ich PATZELTS (1926) Äußerung auf, daß sich die Durchtränkung des Stratum corneum „vielleicht bis zum Stratum granulosum erstreckt“ und daß die Eleidinbildung durch den Schweiß beschleunigt werden dürfte. Für diese Ansicht spricht, daß in dem Lumen des Ganges und der Oberfläche zunächst das Eleidin auftritt und in weiterem Abstände das Keratohyalin folgt. Gegen einen so weit, d. h. bis zum Stratum granulosum herabreichenden Einfluß des Schweißes spricht aber das oben erwähnte Verhalten des Eleidins, das ja gerade eine Schutzwehr gegen das Eindringen wäßriger und fettiger Substanzen ist. Nur bis an die obere Grenze des Stratum lucidum heran könnte sich also die Einwirkung des Schweißes bemerkbar machen. Dies Verhalten des Eleidins beruht auf klinischer Beobachtung. UNNAS Mitteilungen 1893, daß alle wasserlöslichen und indifferenten Stoffe z. B. Neutralsalze nicht in die Haut eindringen, gehören auch hierher. Gegen die Ansicht spricht weiter die Tatsache, daß an Stellen, die durch Schweißdrüsenreichtum ausgezeichnet sind, wie Achselhöhle, und Stirn, das Stratum granulosum und lucidum keineswegs stärker, sondern im Gegenteil schwächer entwickelt ist.

Ob der Schweiß von der Oberfläche her durch das feste Continuum der verzahnten Hornhautzellen so weit vordringen kann, daß er im mittleren Drittel (MELCZER 1926) der Hornschicht die Zellzwischenräume erreicht, ist außerordentlich fraglich und morphologisch gar nicht zu entscheiden. UNNAS Ausführungen 1913 über das Eindringen von Medikamenten in die Haut lassen das nicht als übermäßig wahrscheinlich erscheinen. Die ganze Epidermis reagiert zwar sauer und je dicker die Hornschicht ist, desto saurer ist die Reaktion,

<sup>1)</sup> Außerdem begleiten Ölsäure und Glykogen die Ausführungsgänge (UNNA. UNNA und SCHUMACHER 1925.)

die erst am Papillarkörper alkalisch wird (UNNA 1913). Ob aber diese saure Reaktion ausschließlich oder überhaupt auf den im Schweiß erhaltenen Säuren beruht, ist zu bezweifeln. (Wo stammen Ameisensäure, Essigsäure, Propionsäure, Buttersäure her?) Nach PATZELTS (1926) und auch anderer Autoren Untersuchungen sind aber schon im Stratum granulosum keine Zellzwischenräume vorhanden. Um so unwahrscheinlicher wäre es, daß die Durchtränkung des Stratum corneum bis hierher herabreicht. Im übrigen haben die Untersuchungen MELCZERS (1926) einwandfrei gezeigt, daß die Lymphspalten weit in das Stratum corneum hinein vordringen, was auch aus meinen Präparaten hervorgeht.

Die immer wieder unwidersprochen hingenommene Ansicht von der mehr oder weniger weitgehenden Mitwirkung des Schweißes beim Verhornungsprozeß ist also morphologisch nicht zu begründen.

Wohl aber ergibt sich aus der Entwicklungsgeschichte, deren Ergebnisse in den meisten Arbeiten überhaupt nicht berücksichtigt wurden, daß Keratohyalin vom Ende des 3. Monats an auftritt, während die Entwicklung der Schweißdrüsen frühestens im 4. Monat, nach KÖLLIKER (1889) erst im 5. Monat beginnt (zit. nach PINKUS 1910). Ihr Lumen aber legt sich überhaupt erst im 7. Monat an. Dabei tritt sogar Keratohyalin (dessen mit den Granulis des Erwachsenen übereinstimmendes Verhalten ausdrücklich von POLLITZER (1889) nachgewiesen wurde) an Stellen auf, an denen niemals später Schweißdrüsen liegen, z. B. in der Oberhaut des Nagelbettes und an den Haarkanälen. Am Lippenrot ist denn auch beim Erwachsenen Keratohyalin nachgewiesen worden. Einen ganz wichtigen Hinweis erhalten wir schließlich durch die Pathologie, durch die Erscheinung der Parakeratose. Sie ist nach KYRLE (1925) dadurch gekennzeichnet, daß 1. das Stratum granulosum nur schwach oder gar nicht entwickelt ist, 2. das Stratum lucidum kernhaltig ist und gar kein oder nur wenig Eleidin enthält, 3. das Stratum corneum vollständig erhaltene Kerne hat und 4. Keratin meist nur in den obersten Schichten vorhanden ist. Trotz des genau so vorhandenen Einflusses des Schweißes bleibt hier die Verhornung mit allen ihren Merkmalen aus. Sie ist eben nicht abhängig von der Einwirkung des Schweißes, sondern von bestimmten Anlagen der Zelle, die hier gestört sind.

Kehren wir zum Ausgangspunkt der Untersuchung zurück, den die Injektionsversuche von KEY und RETZIUS (1881) bildeten, so ist zu bemerken, daß ihre Ergebnisse insofern nicht maßgebend sind, als der bei den Injektionen angewandte Druck den normalen Druck der Gewebsflüssigkeit erheblich überschreitet. Daß unter solchen Umständen gelegentlich eine Verbindung der Gewebsspalten mit dem Schweißdrüsengang geschaffen werden kann, ist nicht zu verwundern. Für die Selbständigkeit des Ausführungsganges gegenüber dem Epithel des Stratum germinativum spricht im Gegenteil die Beobachtung, die ich mehrmals machen konnte, daß nämlich der Ausführungsgang nach der Macerierung sich als geschlossenes Rohr vom übrigen Epithel isolieren läßt. Fügt man hier noch die Tatsache an, daß der Gang sich im polarisierten Licht von zirkulären Fasern umgeben zeigt (W. J. SCHMIDT 1924), so kann man der üblichen Meinung, der Ausführungsgang habe kein eigenes Epithel, kaum beipflichten. Zum mindesten muß man diesen Satz dahin abändern, daß er von einem stark veränderten Oberflächenepithel begleitet wird, was auch RABL (1901) schon betont hat. Eine Basalmembran kommt seinem Epithel freilich nicht zu, wenn man nicht in den Ringfasern eine Andeutung einer solchen sehen will. Erforderlich für die Selbständigkeit des Ausführungsgangsepithels wäre sie hier übrigens ebensowenig wie beim Ependym. Noch deutlicher aber als durch Maceration, im polarisierten Licht und im mikroskopischen Bild, erscheint der Ausführungsgang

bei der Betrachtung durch das Capillarmikroskop: als leuchtend weißer Strang hebt er sich von seiner Umgebung ab.

Das Endergebnis dieser morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Beobachtung scheint mir ganz eindeutig:

Die Hornmembran, Keratohyalin und Eleidin entstehen in der Epidermis ohne Mitwirkung des Schweißes. Die Basalzelle der Epidermis hat die Potenz, Keratin zu bilden, wobei, wie UNNA seit Jahrzehnten immer wieder mit Recht betont hat, Keratohyalin, Eleidin u. a. als Nebenprodukte entstehen. Die Zelle muß, um ihren Zweck erfüllen zu können, „chemisch richtig eingestellt“ sein (KYRLE 1925). „Abnorme Veranlagung auf der einen Seite, Zufallserscheinungen auf der anderen können Störungen in diesem geregelten Ablauf bedingen und so die Bildung des Endproduktes beeinflussen“. Der Schweiß kann nur von der Oberfläche der Haut her in die Epidermis eindringen, gelangt auf diesem Wege nicht über den Bereich des Stratum disjunctum hinaus.

Worin die richtige chemische Einstellung besteht, braucht, wie KYRLE (I. c.) sagt, morphologisch nicht nachweisbar zu sein. Daß Fermente eine Rolle spielen, wird heute vielfach angenommen. Es ist ja auch die Dopareaktion in allen Zellen des Stratum germinativum sehr oft positiv. Die klinischen Erfahrungen weisen mit aller Sicherheit darauf hin, daß in der Haut sich biologische Vorgänge abspielen müssen, die wir nur erst ahnen.

Wie das Vorkommen von Keratohyalingranulis am Ausführungsgang der Schweiß- und Talgdrüsen zu verstehen ist, bedarf noch der Erklärung. Denn die Tatsache, daß diese Granula nicht sogleich beim Eintreten in die Epidermis auftreten, sondern erst oberhalb der Keimschicht (Bild 19 K) und zwar vielleicht nicht ohne Bedeutung an der Stelle, an der in der Epidermisleiste die Schlangelung des Ganges beginnt, ist auffallend.

Die das Lumen begrenzenden Zellen sind, vielleicht infolge einer durch Schweiß bedingten sauren Quellung, größer als die übrigen Zellen des Str. germinativum. Schon dieser Größenunterschied, noch mehr das Fehlen der Tonofibrillen und die Trübung des Cytoplasmas, zwingen dazu, ihnen eine andere Tätigkeit zuzuweisen, als ihren Nachbarzellen. Morphologische Kennzeichen einer Resorption oder Sekretion sind allerdings nicht vorhanden. Daß Zellzwischenräume hier nicht mehr oder höchstens nur in ganz seltenen Fällen bestehen, ist wahrscheinlich eben durch diese Größenzunahme bedingt. Der in den Gewebsspalten kreisenden Lymphe ist aber dadurch der Zutritt zu den das Lumen begrenzenden Zellen versperrt: sie werden schlechter ernährt als das übrige Str. germinativum. Genau wie im Stratum granulosum das erste Keratohyalin da auftritt, wo die sich bildende Membran den Zellstoffwechsel erschwert, genau so tritt das Keratohyalin hier an der Stelle auf, wo die den Ausführungsgang umgebenden Zellen infolge ihrer Größenzunahme der Gewebslymphe den Zutritt erschweren.

Wenn so nach dieser Auffassung der Schweiß lediglich aus dem Sekret der Knäueldrüsen — und höchstens in untergeordnetem Maße aus Gewebslymphe — besteht, so erhebt sich die Frage, ob dann die manchmal recht beträchtlichen Schweißmengen überhaupt allein von den Drüsen geliefert werden können. Da ist zunächst auf die ungeheure Dichte der Drüsengänge hinzuweisen: An Handteller und Fußsohle münden auf 1 cm<sup>2</sup> 438 Drüsen (RABL 1901). Wenn man dazu die überaus reichliche Blutversorgung der Mittelstücke berücksichtigt (UNNA 1883), deren Epithel möglicherweise secernieren kann, so braucht man nach weiteren Quellen eigentlich nicht zu suchen. Mit Hilfe des Capillarmikroskops kann man heute das Austreten des Sekrets sehr gut beobachten, kann auch erkennen, daß ein Teil der Drüsen immer ruht (JÜRGENSEN 1924). Der

Streit, ob es eine Perspiratio insensibilis gibt oder nicht, ist heute wieder entbrannt (JÜRGENSEN, SCHWENKENBECHER 1925, LOEWY 1925), und wird sich wohl ohne genaue chemische und morphologische Untersuchungen der Haut nicht entscheiden lassen. SCHWENKENBECHER und JÜRGENSEN halten sie für so gut wie ausgeschlossen. MELCZER hat sich in seiner letzten Arbeit (1926) auf den Standpunkt gestellt, daß das Saftlückensystem der Epidermis nicht unmittelbar in den Ductus sudorifer einmündet. Nur durch Diffusion kann die Lymphe in ihn gelangen. Auch das Str. corneum kann seiner Ansicht nach in seinem obersten Drittel Wasser in gasförmigem Zustande durchlassen. Sprechen seine Versuche für eine Art Sekretion des Ausführungsgangsepithels, so muß man aus einer Beobachtung JÜRGENSENS (1924) schließen, daß beim Stillstand der Sekretion eine Rücksaugung des Sekrets möglich ist. Bei der Beobachtung der „Sekretbecher“ mit dem Capillarmikroskop konnte er einige Male eine Volumenverminderung der Sekretperlen beobachten. Das sind alles untrügliche Zeichen dafür, daß der Ausführungsgang doch von Zellen besonderer Art umgeben ist. Ob diese Zellen allerdings imstande sind, Wasser diffundieren zu lassen, scheint nach UNNAS (1913) und BROCKS (1898) Untersuchungen über das Resorptionsvermögen der normalen Haut nicht gerade wahrscheinlich.

## 6. Die Bedeutung der Tonofibrillen.

Die Epidermis ist in allen ihren Schichten, wie die vorangehenden Beschreibungen gezeigt haben, von Tonofibrillen durchzogen. Ihr Verlauf ist ein so mannigfaltiger, daß kaum zwei Autoren die gleiche Ansicht über ihre Richtung und ihr Verhalten geäußert haben. Es ist nur zu erklärlich, daß auch die Meinungen über die Ursache ihrer Entstehung erheblich voneinander abweichen. Schon aus diesem Grunde ist es völlig unberechtigt, in den Tonofibrillen einfach eine trajektorielle Struktur zu sehen. „Die Lehre von den trajektorialen Strukturen beruht auf der Kenntnis des Baues der Organe und der in ihnen vorkommenden Spannungen“, sagt TRIEPEL (1908). Über beide Punkte ist noch nicht annähernd eine Einigkeit erzielt worden. Nur KROMAYER (1899), WEIDENREICH (1900) und KRIEG (1924) haben bisher versucht, in die Spannungsverhältnisse der Epidermis und ihrer Zellen einiges Licht zu bringen. Aber das war nur erst ein Anfang. Wir wissen heute noch nicht, wie sich durch Teilung neu entstandene Zellen in das System der Tonofibrillen einfügen, wir wissen nicht, wie sich die neu gebildeten Fasern mit dem vorhandenen Netz verknüpfen. Von einer „typischen Beanspruchung durch äußere Kräfte“ kann außerdem nur an Handteller, Fußsohle und an denjenigen Gelenken die Rede sein, in denen eine Bewegung um eine Achse allein möglich oder bevorzugt ist (TRIEPEL 1908).

Wenn BIEDERMANN (1926) gegen mich den Vorwurf erhoben hat, ich stellte das Vorhandensein eines Trajektoriensystems in der Epidermis „überhaupt in Abrede“, so entspricht dies nicht den Tatsachen. Ich habe (1924) gesagt, daß das „Fasersystem kaum in dem bisher angenommenen Umfange ein trajektorielles System“ sein kann. Es ist mehr als ein trajektorielles System. Es sind viel mehr Fibrillen vorhanden, als sich nach der gewöhnlichen äußeren Beanspruchung erwarten ließen. Ich habe mich genau wie BIEDERMANN (1926) mit KROMAYERS (1911) und HEIDENHAINS (1911) Ansichten auseinandergesetzt und diese Autoren zitiert und anerkannt. Auf Schnitten durch die Fußsohle wird man immer dasselbe Bild einer fast unentwirrbaren Fibrillenmenge erkennen, ganz gleichgültig, in welcher Richtung man schneidet. Wohl gelingt es, Fibrillen über viele Zellen hinweg zu verfolgen, aber auch in diesem Falle liegen sie nicht derartig „gestreckt“, daß sie nicht im Bogen um jeden Kern herum an dessen Membran vorbei (HEIDENHAIN 1911) zögen. Sie bilden auf diese Weise Faserkörbe, d. h.

Bündel unter sich paralleler Fibrillen überkreuzen sich in der Zelle nach allen Richtungen hin und schließen so Kern und Cytoplasma in sich ein.

Die Ansicht PATZELTS (1926), daß das Fasersystem im Stratum granulosum aufgelöst wird, um dann in den oberen Schichten neu gebildet zu werden, erscheint mir sehr unwahrscheinlich. Wenn ich auch keineswegs glaube, daß die Hornzellen, zumal in ihren unteren Schichten, tot sind, so wäre es doch mehr als merkwürdig, wenn kernlose Zellen, mit einer Membran, noch Fasern zu bilden imstande wären, die außerdem noch die Zellenzwischenräume überbrücken sollten. Ich schließe mich der Ansicht RABLS (1901) und WEIDENREICHS (1900) an. Schon vom Stratum lucidum an erscheinen die Fasern nicht mehr so straff gespannt wie in den tiefen Schichten, sondern leicht gewellt. Sie bilden ein lockeres Maschennetz, in dem eine herrschende Richtung nicht sicher zu erkennen ist. Konzentrisch angeordnete Fasern scheinen die hauptsächlichsten zu sein. Diese Tatsachen sprechen dafür, daß hier streng genommen von Tonofibrillen eigentlich keine Rede sein kann. In der Tat haben die Fasern auch ihre Elastizität verloren, sie sind bis zu einem gewissen Grade verhornt. Nach nicht allzulanger Verdauung konnte WEIDENREICH (1901) die Membranen und die Fasern deutlich erkennen, erst bei längerer Verdauung lösten auch sie sich. Daraus geht hervor, daß die Tonofibrillen nicht so vollständig verhornt sind, wie die Membran, aber eben doch verhornt.

Die Körperoberfläche befindet sich in einem Zustand positiver Spannung (TRIEPEL 1908), denn Schnittwunden klaffen bei gewöhnlicher Gliederstellung auseinander, Zugtrajektorien müßten daher parallel oder annähernd parallel zur Oberfläche verlaufen. Das tut aber nur ein sehr kleiner Teil der Fibrillen und die rhombischen Maschen des kollagenen Coriumnetzes tun es überhaupt nicht (TRIEPEL l. c.). Es ist, von diesem Standpunkt aus betrachtet, überaus merkwürdig, daß trotz gleicher Beanspruchung Epidermis und Corium im Aufbau ihrer Fibrillen sich ganz verschieden verhalten. HEIDENHAIN (1911) hat gesagt, daß die Faserung in manchen Fällen lediglich durch „normale innere Gewebsspannung, welche durch das Wachstum selbst erzeugt wird“, bedingt sein kann neben ihrer Bedeutung als funktionelle Struktur. Man könnte drittens daran denken, daß die Tonofibrillen für die Membranbildung der Hornzellen und für die Verhornung überhaupt von Bedeutung sind, und weder durch innere Gewebsspannung oder äußere Beanspruchung hervorgerufen sind, wenn sie in ihrer Richtung auch durch sie beeinflußt werden. Immer ist da der Fibrillenapparat am stärksten, wo das Stratum corneum am dicksten ist. An behaarten Stellen ist er nur schwach ausgebildet und kann ganz fehlen. „Die maßgeblichen Spannungen entstehen zunächst durch den internen Wachstumsdruck“ (HEIDENHAIN 1911). Deshalb sind die Fibrillen vorhanden, ehe eine äußere mechanische Beanspruchung vorhanden ist. Durch deren Einwirkung können Fibrillenzüge verstärkt werden. HOEPKE (1924) hat darauf hingewiesen, daß durch äußere Einwirkung aber nicht erklärt wird, daß alle Fibrillen senkrecht oder nahezu senkrecht auf der Zelloberfläche stehen. Das kann nur auf den Umstand zurückgeführt werden, daß zwischen den Zellen Lymphe fließt, die sich gegen den Widerstand der Zellen ihren Weg bahnt. Es ist überaus auffallend, daß das Bild der Tonofibrillen an menschlicher Haut, am spitzen Kondylom (Abb. 3), an der äußeren Wurzelscheide des Haares, im Hornzahn am Schnabel des Hühnchens und in der Hufanlage des Rindes — die Beispiele ließen sich leicht vermehren — fast vollständig das gleiche ist. Druck- und Zugverhältnisse sind überall verschieden, also müssen Faktoren wirksam sein, die allen diesen Organen gemeinsam sind. Alles in allem: Wir sind noch weit davon entfernt, das Tonofibrillensystem der Epidermis schlechtweg als trajektorielle Struktur deuten zu können, der innere Gewebssdruck und der Druck der Lymphe

spielen daneben eine entscheidende Rolle. Ganz eigenartige Beobachtungen haben CHAMPRES und RÉNYI (1925) am hängenden Tropfen gemacht. Wenn sie eine Zelle des Stratum germinativum durch einen Nadelstich schädigten, und der Kern dabei koagulierte, dann koagulierte nach 20 Sekunden auch der Kern der Nachbarzelle, und wiederum etwas später der der anschließenden Zelle. Das würde, sollten sich diese Untersuchungen bestätigen, darauf hindeuten, daß die Brücken Reize übertragen können. Nach der Ansicht der beiden Verfasser sind die Brücken auch organische Fortsätze des Cytoplasmas. Schon PAPPENHEIM (1903) hat an eine gewisse Verwandtschaft mit Nervenfasern geglaubt.

### 7. Die Tonofibrillen im polarisierten Licht.

An gefärbten Schnitten erscheint die Fülle der Fasern so groß, daß es schlechterdings unmöglich ist, sich ein genaues Bild von ihrem Verlauf zu machen. Das gelingt nur im polarisierten Licht, dem man tunlichst ungefärbte Gefrierschnitte aussetzt. Vergleicht man Schnitte, die in den drei senkrecht aufeinanderstehenden Ebenen durch Fußsohlenhaut gelegt sind, so kann man einigermaßen zu einem einheitlichen Bild gelangen. Denn die Tonofibrillen sind doppelbrechend (W. J. SCHMIDT 1924), und zwar behalten sie diesen ihren optischen Charakter in allen Schichten der Epidermis. Die Fibrillen sind besonders gut bei jüngeren Zellen in der Keimschicht zu sehen (PANEBIANCO 1897). An der einfach gebauten Epidermis niederer Tiere verhalten sich Keimschicht und Hornschicht gegensätzlich, weil die vorherrschende Richtung der Tonofibrillen in beiden verschieden ist: sie sind um  $90^\circ$  gegeneinander gekreuzt. In der Keimschicht verläuft der größte Teil senkrecht zur Oberfläche. In der Hornschicht dagegen sind die meisten Fasern parallel zur Oberfläche angeordnet. Die Keimschicht erscheint niemals dunkel in Orthogonalstellung, weil infolge der mannigfachen Überkreuzungen der Fibrillen ein Teil immer aufleuchten muß. An der dicken Epidermis menschlicher Fußsohle beispielsweise ist das Gewirr der Fasern so groß, daß man derartig übersichtliche Bilder nicht erhalten kann. Die Verzahnung des Coriums gegen die Epidermis bedingt eine so vielseitige Anordnung der Fibrillen, daß sich die starken Züge, die aus den Epidermisleisten senkrecht gegen die Oberfläche ziehen, nicht allzuscharf von denen abheben, die auf der Basalmembran senkrecht stehen. Von ihnen zweigen überall Fasern nach den Seiten parallel zu der Oberfläche ab. PATZELT (1926) hat meist in den von Eleidin durchtränkten Zellen des Stratum lucidum überhaupt keine Faserung mehr gesehen. Trotzdem erschien die ganze Schicht besonders stark positiv doppelbrechend. Er glaubt, fußend auf Anschauungen v. EBNERS (1882), daß diese Anisotropie durch den auf den Zellen senkrecht zu ihrer Oberfläche lastenden Druck hervorgerufen ist. In der Tat werden diese Zellen, wie WEIDENREICH (1901) nachgewiesen hat, außerordentlich stark durch Zug gedehnt. PATZELT (1926) hält es an anderer Stelle übrigens für möglich, daß die vorhandenen Fasern hier stark zusammengedrückt werden.

Das Stratum corneum bietet besonders an Horizontalschnitten im polarisierten Licht ungemein wechselnde Bilder. Im großen und ganzen sind weniger Richtungen unter den Fasern vertreten, als in den tieferen Schichten. Um die Ausführungsgänge der Schweißdrüsen herum liegen kreisförmige Faserzüge, die als negatives Kreuz hervortreten (SCHMIDT 1924 und PATZELT 1926). Entscheidend ist die Tatsache, daß man im polarisierten Licht Faserzüge erkennen kann, die, nicht unterbrochen vom Stratum lucidum, die ganze Epidermis durchziehen.



## II. Das Corium.

Die Lederhaut des Menschen ist eine derbe mächtige Schicht, in der sich Fibrillen und Fibrillenbündel der verschiedensten Art nach allen Seiten hin durchflechten. Dazu treten an vielen Stellen noch Muskelfasern, überwiegend glatte, in der Haut des Gesichtes aber auch quergestreifte. Die zellulären Bestandteile treten demgegenüber stark in den Hintergrund. Die Dicke der ganzen Schicht schwankt zwischen 0,3 und 4 mm. Man kann an ihr verhältnismäßig leicht, trotzdem eine scharfe Abgrenzung nie vorhanden ist, zwei Abteilungen unterscheiden, die aus den gleichen Bestandteilen, die nur in ihrer Größe und Anordnung verschieden sind, aufgebaut sind. Das schmale Stratum subepitheliale gleicht gewissermaßen die durch die Papillen geschaffene Unebenheit der Epidermis-Coriumgrenze aus. Man hat es meist Stratum subpapillare, Papillarkörper, genannt, weil es an dem papillenreichen Teil der Haut besonders deutlich zu sehen ist. Mir scheint der von SCHIEFFERDECKER (1921) vorgeschlagene Name Stratum subepitheliale besser zu sein, weil er für alle Teile der Haut Geltung hat. Dieser Schicht ist die Basalmembran zuzurechnen, die eine stark verfilzte Schicht des Coriums ist (FRIEBOES 1921). Das Stratum reticulare ist die eigentliche Tunica propria des Coriums. SCHIEFFERDECKER (1921) hat auch das subcutane Fettgewebe als „Stratum adiposum“ der Lederhaut angegliedert, was mir durchaus berechtigt erscheint, da trotz des auffallenden Gegensatzes sehr viele übereinstimmende Merkmale da sind. Das gesamte fettfreie oder wenigstens fettarme Corium hat er als „Corium coactum“ (festverfilztes Corium) dem Corium adiposum gegenübergestellt. Entwicklungsgeschichtlich gehören Corium und subcutanes Fettgewebe unter allen Umständen zusammen (BONNET 1887). Auch das rechtfertigt SCHIEFFERDECKERS (l. c.) Einteilung. Für weniger zwingend halte ich dagegen seinen Vorschlag, das Stratum reticulare der Autoren in drei Unterabteilungen zu gliedern: Stratum superius, medium, inferius. Er stützt sich dabei auf färberische Eigentümlichkeiten des Bindegewebes, die unten zu erörtern sein werden. Von BONNETS Einteilung (1887) wird gewöhnlich der Name „Papillarkörper“ für die oberste Schicht übernommen. Dagegen hat sich seine Zwischen- oder intermediäre Schicht nicht eingebürgert, die auch nur an haar- und drüsenreichen Stellen hervortritt. Die pars reticularis von BONNET (l. c.) entspricht annähernd dem Stratum medium SCHIEFFERDECKERS (l. c.).

### 1. Basalmembran.

Trotz der allgemeinen Ablehnung, die die FRIEBOESSche Lehre erfahren hat (SCHMIDT 1922, KOGOJ 1923, UNNA 1921, HOEPKE 1924, PATZELT 1926), hat sich seine Ansicht über den Bau der Basalmembran immer mehr durchgesetzt, zumal diese Ansicht bestätigt wurde durch die ausgezeichneten Arbeiten über die Haut verschiedener Reptilien von W. J. SCHMIDT (1921). FRIEBOES (1920-22) sieht in der Basalmembran eine „Verfilzungszone“ der Fibrillen in der obersten Lage des Coriums. Gerade die Autoren, die ihn am meisten bekämpft haben, erkennen seine Darstellungen in diesem Punkte an. Es wäre wünschenswert, wenn mit der neuen Auffassung dieser Schicht der alte Name fiel. Denn es handelt sich bei der Basalmembran nicht um eine beiderseits scharf abgegrenzte Zwischenschicht. Nach dem Corium zu findet vielmehr ein ganz allmählicher Übergang statt und zwischen die Epithelzellen der Epidermis dringen allenthalben kollagene Fibrillen und Gitterfasern (S. 38), auch elastische Fibrillen vor (PATZELT 1926). Aus diesem Grunde hat HOEPKE (1924) den Namen Bindeschicht, WELTI (1924) Grenzbindeschicht vorgeschlagen. Seit wir wissen, wie stark diese Schicht

durch Fixierungsmittel verändert werden kann (BORN 1921), kann es keinem Zweifel unterliegen, daß diese verschiedene Beurteilung, die die Basalmembran erfahren hat, zum Teil der Beschreibung verschieden fixierter Hautstücke zuzuschreiben ist.

Es darf als sicher angesehen werden, daß die Basalmembran ein wirres Geflecht von kollagenen und elastischen Fibrillen und Gitterfasern ist. Es ist hier nicht möglich, auf die große Zahl von Autoren hinzuweisen, die sich mit der Basalmembran verschiedener Tiere befaßt haben. Vor allem durch die Arbeiten von W. J. SCHMIDT (l. c.) wird die Auffassung der Basalmembran als eines Faserfilzes bestätigt. Der Streit geht aber darum, ob neben diesem Geflecht noch eine homogene Masse vorkommt, die als Kittsubstanz betrachtet werden muß. Ein doppelt konturierter Streifen zwischen Corium und Epidermis ist oft beobachtet worden (intermediäre Membran [HENLE], Membrana prima [BONNET, HENSEN], Cytoblastem [KRAUSE], basement membran [TOOD-BOWMANN], membran basale [RANVIER], pellucida profunda [DUTROCHET, zit. nach MARTINOTTI 1914]). WELTI (1924) lehnt sie ab. Seine Dicke wurde ganz verschieden angegeben, an gleichen wie an verschiedenen Stellen. Die stark voneinander abweichenden Meinungen über diesen Gegenstand sind sicherlich auf zwei Erscheinungen zurückzuführen: Einmal auf die Anwendung verschiedener Fixierungsmittel und zweitens auf die Schwierigkeit, wirkliche Querschnitte zu bekommen. Am Haar liegt ja stets zwischen bindegewebigem Haarbalg und äußerer Wurzelscheide eine doppelt konturierte Glashaut, und es handelt sich in beiden Fällen um das Grenzgebiet zwischen Ektoderm und Mesoderm. Ich halte es aber nicht für richtig, von der am Haar in der Tat immer sichtbaren Glashaut per analogiam auf eine solche in der Epidermis zu schließen. Ich habe den Eindruck, daß die Befestigung der Basalzellen an Epidermis und äußerer Wurzelscheide nicht immer die gleiche ist. Während dort immer Wurzelfüßchen vorhanden sind, die sich in das Maschenwerk der „Basalmembran“ hineinsenken, ist das am Haar durchaus nicht immer der Fall. Hier enden die Zellen oft mit einer glatten, der Glashaut zugewölbten Rundung. Entsprechend den an beiden Stellen ganz verschiedenen Druckverhältnissen ist anscheinend die Art der Befestigung eine unter Umständen abweichende. Für die Beurteilung der Grenzschicht zwischen Epidermis und Corium ist es notwendig, darauf hinzuweisen, daß die chemische Zusammensetzung der durch diese Grenze getrennten Keimblätter eine außerordentlich verschiedene ist (UNNA und SCHUMACHER 1925). Das färberische Verhalten der Basalzellschicht der Epidermis weicht oft von dem des übrigen Stratum germinativum ab, und die Lymphe in den Intercellularlücken reagiert auf Silber anders als die des Bindegewebes. Es könnte also die „Kittsubstanz“ der Ausdruck einer bei bestimmten Fixierungen auftretenden Berührungszone zweier chemisch verschieden reagierender Gewebe sein. Daß die Basalzellen der äußeren Wurzelscheide sich anders verhalten als die der Epidermis, ist sicher: sie liefern keine verhornenden Zellen, ihnen fehlen oft die LANGERHANSschen Zellen und vielleicht auch inkretorische Fähigkeiten. So verhalten sich hier auch die Grenzschichten anders: Niemals hat man in der Epidermis eine zweite innere Schicht auftreten sehen. MARTINOTTI (1921) hält diese Membran für ganz zweifelhaft. Er hat sie nie sicher feststellen können. Wenn sie vorhanden zu sein schien, ließ sich die Möglichkeit, daß es sich um ein Kunstprodukt handelt, nicht ausschließen.

Das Vorhandensein einer Kittsubstanz hat man immer wieder damit begründet, daß es leicht gelingt, schon mit  $\frac{1}{4}$  proz. Essigsäure Corium und Epidermis zu trennen. Das ist richtig, aber ob damit die Notwendigkeit einer Kittsubstanz bewiesen wird, ist zum mindesten zweifelhaft. MERCK (1904) hat vielleicht ganz richtig von einer Paralysisierung der chemischen Eigenschaften durch das

„lösende“ Mittel gesprochen. Sein Vergleich scheint mir sehr treffend: die Epidermis klebt am Corium wie Sputum an einer Glasscheibe. Aber selbst, wenn von der Essigsäure eine Kittsubstanz gelöst würde, so wäre doch zu bedenken, daß die Verbindung zwischen Epidermis und Corium sicher nicht durch eine Kittsubstanz allein bewirkt wird. Auch die Drüsenausführungsgänge, die Haare und Nerven verbinden beide miteinander, ganz abgesehen von der Verzahnung der Papillen und der Wurzelfüßchen. Die Bildung der Kittsubstanz wird verschieden angegeben, teils soll sie ein Produkt der Epithelzellen, teils der Bindegewebszellen oder von beiden abgeschieden sein (SCHAFFER 1922). In letzter Zeit haben BUSSACCA (1922) und PATZELT (1926) eine Kittsubstanz für notwendig angesehen.

Ob ein direkter cytoplasmatischer Übergang zwischen Epidermis und Corium vorhanden ist, wird sich bei der Dichte des Gewebes am menschlichen Körper kaum beweisen lassen. Bei Amphibien hat ihn SCHUBERG (1903, 1907, 1909) einwandfrei nachgewiesen und er ist beim Menschen durchaus möglich. MASSON (1921) beschreibt jedenfalls einen ununterbrochenen Zusammenhang zwischen LANGERHANSschen- und Coriumzellen, ebenso CIVATTE (1922). Sehr viel schwerer zu entscheiden ist die Frage, ob auch Fibrillen der Epidermis in Fibrillen des Coriums übergehen, schwer insofern, als sich die Fibrillen färberisch ganz verschieden verhalten. SCHÜTZ (1896) und BENECKE (1894) haben die Frage bejaht, ebenso BALZER (1882) und SECHI (zit. nach MARTINOTTI). In einem Falle wurde Übergang in elastische, im anderen in kollagene Fibrillen angegeben. Die meisten Autoren lehnen solchen Übergang ab und damit auch die Ansicht von FRIEBOES (l. c.), der ihn forderte. Über die Verbindung von Epidermis und Corium bei Tieren sind wir sehr viel genauer unterrichtet. Es sprechen vor allen Dingen die Arbeiten von W. J. SCHMIDT (l. c.) deutlich gegen einen Faserübergang aus einer Schicht in die andere.

## 2. Kollagene Fibrillen.

Im Stratum subepitheliale sind die kollagenen Fibrillen sehr zart und verlaufen netzförmig durcheinander, in den papillenreichen Teilen des Coriums stets der Spitze der Papillen zustrebend. Im Stratum reticulare treten kollagene Bündel von 5—10  $\mu$  Dicke auf, die sich wieder zu sekundären Bündeln bis zu 100  $\mu$  Dicke zusammenschließen können (SCHAFFER 1922). Fast am ganzen Körper verlaufen die dicken kollagenen Bündel parallel zur Oberfläche des Körpers oder höchstens in einem ganz spitzen Winkel gegen sie gerichtet, wobei sie in rhombischen Maschen angeordnet sind. Die Verlaufsrichtung dieser Maschen ist durch die bekannten Einstichversuche v. LANGERS (1862) bekannt geworden. An den Extremitäten z. B. stimmt die Richtung der Längsachse der Rauten mit der Richtung der oberflächlichen Muskelschicht überein. An allen Gelenken aber steht die Längsachse der Rauten parallel zur Gelenkachse, d. h. die Bindegewebsbündel verlaufen rings um die Gelenke herum, stehen also senkrecht zur Achse der Extremität und der in derselben Richtung verlaufenden Muskeln. Am Ellbogengelenk z. B. (RABL 1902) wird bei der Streckung der lange Durchmesser verkürzt und der kurze verlängert. Durch diese Anordnung wird eine Zerrung der kollagenen Bündel auf ein außerordentliches geringes Maß herabgedrückt. Wenn nicht neben diesen parallel zur Oberfläche verlaufenden Bündeln solche vorhanden sind, die annähernd senkrecht dazu das Corium in das subcutane Fettgewebe verankern, so ist die Haut über ihre Unterlage verschieblich. Aufsteigende kollagene Bündel dieser Art finden wir am ausgesprochensten in der Fußsohle (siehe auch S. 43) und am Handteller.

Im Greisenalter ändert sich häufig, besonders im Gesicht, die Struktur und

Färbbarkeit der kollagenen Fibrillen. Die einzelnen Bündel wandeln sich in eine homogene Substanz um, die sich mit Resorzin-Fuchsin nach WEIGERT und Orcein fast ebenso färben läßt, wie elastische Fibrillen. UNNA (1913) hat diese Masse „Collastin“ genannt, ein „von Elastin“ durchwirktes Collagen (1926).

### 3. Elastische Fibrillen und Netze.

Zwischen die kollagenen Bündel überall eingestreut liegen elastische Fibrillen. Sie sind in außerordentlicher Feinheit reichlich im Stratum subepitheliale vorhanden. In der Hauptmasse des Coriums liegen die elastischen Fibrillen in der gleichen Richtung wie die kollagenen Bündel. Sie bilden einen Stützapparat für diese, der sie „vor Überdehnung bewahrt“ (KYRLE 1925). Die elastischen Fibrillen haben, wie TRIEPEL z. B. am Nackenband nachgewiesen hat (1898) die Fähigkeit, nach einer Dehnung wieder in ihren Ausgangszustand zurückzukehren, ja sich sogar noch stärker zu verkürzen. Daß sie gerade an den verschieblichen und leicht abhebbaren Stellen der Haut vorkommen, ist besonders wichtig. Wenn gewöhnlich nur eine einzelne Gewebsart als elastisch bezeichnet wird, so ist das sicher — darin hat TRIEPEL (1898) recht — nicht begründet. Der Name ist indessen so eingebürgert, daß es vergeblich wäre, ihn abzuschaffen. Man faßt heute die elastischen Fibrillen als „Stützgerüst für die weicheren Gewebe“ auf (STERNBERG 1925). An den Ausführungsgängen der Knäuldrüsen treten die elastischen Fibrillen in hoher Zahl parallel zum Gang gerichtet auf (UNNA 1887, ZENTHOEFER 1892). Die Drüsenknäuel selbst werden durch einen reichlich weitmäschigen Fibrillenkorb gegen die Nachbarorgane abgegrenzt. Einzelne spärliche Fibrillen liegen auch den Drüsengängen unmittelbar auf, um sich den die Ausführungsgänge begleitenden Zügen beizugesellen. Dies Verhalten des elastischen Gewebes ist am deutlichsten ausgeprägt an den Knäueldrüsen von Handteller und Fußsohle. An den behaarten Körperstellen werden die Knäueldrüsen meist mit einer Haargruppe zusammen von lockeren Fibrillenzügen umspannen.

Ganz eng umspannen sind regelmäßig die Talgdrüsen. (Abb. 10.) Zwischen den Fasern des Musc. arrector pili sind elastische Fibrillen in geringer Menge zu finden. Sein der Oberfläche der Haut zugewendetes Ende zeigt sich aber immer stärker von ihnen durchsetzt, bis schließlich der Muskel in eine elastische Endsehne übergeht, die im Stratum subepitheliale noch lange sichtbar ist. PINKUS (1926) hat darauf aufmerksam gemacht, daß an der Stelle dieses Sehnenansatzes meist ein kleines Grübchen in der Haut zu sehen ist. Die glatte Muskulatur der Tunica dartos ist viel stärker als der Arrector pili von elastischen Fibrillen durchsetzt, die, aus seinem Verbinde ausgetreten, senkrecht gegen die Epidermis emporsteigen. Auch die quergestreiften mimischen Gesichtsmuskeln setzen sich mit elastischen Fibrillen gegen die Epidermis hin fort, nachdem schon vorher jede Muskelfaser von ihnen umgeben und das Perimysium von ihnen durchsetzt war (ZENTHOEFER 1892). Man kann nach früheren Untersuchungen SCHIEFFERDECKERS (1921) annehmen, daß die ersten Fibrillen im Perimysium entstehen und von hier aus zwischen die Muskelfasern einwachsen.

An Stellen, in denen die äußere Haut in Schleimhaut übergeht, verlieren beide Teile des Coriums den größten Teil ihrer elastischen Fibrillen, so daß sie z. B. in der Lippe nur spärlich zu finden sind (v. SCHUMACHER 1924).

Neben einzelnen Fibrillen kommen aber große Fasernetze dadurch zustande, daß die Fibrillen reichlich Anastomosen bilden, die unter Umständen nur kleine Lücken zwischen sich frei lassen. Von einem solchen Netz ist das ganze Corium durchsetzt, weil die horizontal verlaufenden Fibrillen auch durch senkrecht

aufsteigende Fibrillen verbunden werden. Auf diese Weise ist das ganze kollagene Bündelsystem von elastischen Gurten umspannt.

Ein subepitheliales Netz (SCHULZ 1893, ZENTHOEFER 1892) und ein tiefes Netz lassen sich nicht immer feststellen. Reichlich sind die elastischen Fibrillen immer an den Gelenken entwickelt, wo sie auf der Beugeseite der Gelenkfalte parallel ziehen, auf der Streckseite aber ungeordnet durchflochten sind. Im Präputium und an Handteller und Fußsohle liegen starke subepitheliale Netze, an der Kopfhaut ist nichts davon, am Rücken nur wenig zu bemerken.

Es wäre aber verfehlt, das elastische Gewebe der Haut allein zu betrachten. PETERSEN (1925) betont mit Recht, daß das ganze elastische Gewebe des Körpers im engsten Zusammenhang steht.

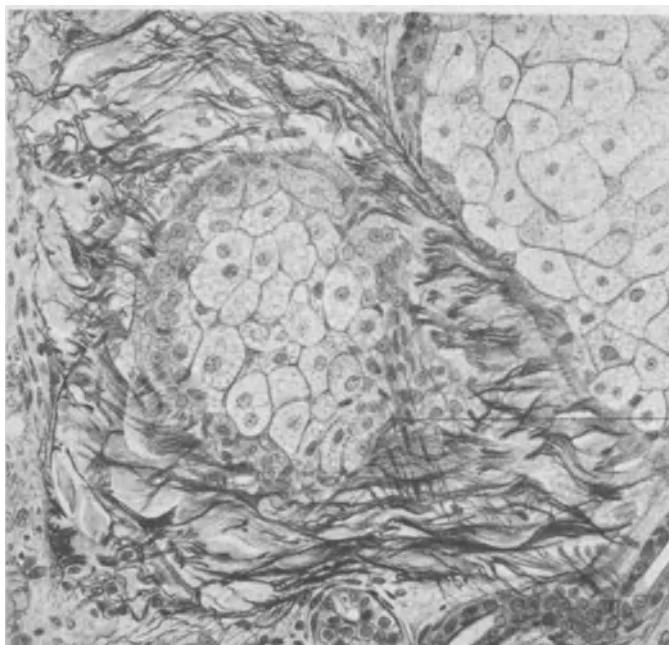


Abb. 10. Kuppe einer Talgdrüse. Starkes Geflecht elastischer Fibrillen. A. Musculus arrector pili. Kopfhaut eines 22jähr. Mannes. Formol. Resorcin Fuchsin.

Eine besondere Form des elastischen Gewebes hat SCHIEFFERDECKER (1913) in der Gesichtshaut des Menschen gefunden, das „geknäuelte elastische Gewebe“. Vor ihm hat es schon 1891 UNNA gesehen, es aber für eine pathologische Bildung gehalten, während aus SCHIEFFERDECKERS Untersuchungen einwandfrei hervorgeht, daß es sich um ein normales Vorkommen handelt. Das Gewebe liegt in der von ihm Stratum corii superius genannten Schicht und strahlt von hier — individuell verschieden — durch die Schläfenhaut bis in die Stirnhaut hinein und nach abwärts in die Oberlippe. Es besteht aus breiten, mehr bandförmigen Fasern, die ähnlich „zusammengeknäuelte sind wie die Krollhaare eines Kissens“. Beim Übergang in das Stratum subepitheliale verdünnen sich die Fasern ganz rasch, während sie nach unten mit den elastischen Netzen des Coriums zusammenhängen. Haare und Drüsen durchbrechen die Schicht und die Blutgefäße winden sich durch die Lücken. Diese Ansammlung von Fibrillen wirkt wie ein sehr dichtes und starkes elastisches Netz, das nach allen Seiten gleichmäßig entwickelt ist

und daher „eine sehr gleichmäßige Spannung der Haut nach allen Richtungen hin bewirkt“. Die ersten Spuren findet man beim Neugeborenen, woraus SCHIEFFERDECKER (l. c.) schließt, daß diese „Kissenschicht“ phylogenetisch spät erworben ist. Wie er ja überhaupt der Ansicht ist — was hier nicht näher auszuführen ist —, daß die Entstehung elastischen Gewebes einen gewissen Reifezustand des Bindegewebes voraussetzt. Die Knäuelschicht ist eine „spezifische Schicht“, eine „Elastica mimica“, weil sie sicher von wesentlicher Bedeutung für die Mimik ist. Nach v. SCHUMACHER (1924) sind auch die tangentialen Lagen elastischer Fibrillen in der Wangenhaut stärker als in der übrigen Haut.

Die Knäuelschicht hat SCHIEFFERDECKER (1913) festgestellt bei Deutschen, bei Russen, einem Rumänen, Serben, Esten, Finnen, Berber. Bei Sudan- einschließlich Senegalnegern liegt an dieser Stelle eine starke Schicht von parallelfaserigem elastischem Gewebe, dessen Bündel sich unter rechtem Winkel kreuzen. Bei Chinesen verlaufen hier parallele, gewellte Fasern, die viele Fibrillen in das Str. subepitheliale entsenden. Die *Elastica mimica* fehlte bei Javanen, Ovambo, je einem Melanesier und Australier.

Das die Knäuelschicht umgebende Bindegewebe verhält sich nun wieder bei Völkern mit gleicher Knäuelschicht verschieden. Es kann bei der Färbung nach CALLEJA (1897) „chromophob“ oder „chromophil“ (SCHIEFFERDECKER (1913) sein, oder beide Bestandteile gemischt enthalten. Gerade bei den am höchsten stehenden Völkernschaften ist es chromophob. Dies Verhalten ist ein wichtiger Hinweis darauf, wie verschieden sich das Bindegewebe bei verschiedenen Völkern verhält.

Das elastische Gewebe kann sich unter pathologischen Reizen stark verändern, es kann zu Kollacin (UNNA 1913) werden, das die Form des Kollagens mit der Färbbarkeit des Elacins vereinigt. Elacin nennt derselbe Autor ein Umbauprodukt des Elastins, das sich mit polychromem Methylenblau färbt (basophiles Elastin). Es tritt in den unbedeckt getragenen Teilen der Haut, so an Wangen und Schläfen, in höherem Alter auf. Aus den elastischen Fibrillen entsteht es durch Quellung, wobei die Biegungen geringer werden und die Verästelungen verloren gehen. Im elastischen Polster der Wangenhaut nimmt das Elacin das ganze obere Drittel des Coriums ein, ist aber von der Epidermis durch das unveränderte Stratum subepitheliale getrennt (UNNA 1926).

DE HAAN und BAST (1923) haben eingehend darauf hingewiesen, daß sich das elastische Gewebe im lebenden Organismus und auch an Schnitten mit Trypanblau färben läßt, und auch mit anderen sauren Farbstoffen, sofern sie kolloidale Eigenschaften haben.

#### 4. Die Gitterfasern.

Erst in den letzten Jahren ist es geglückt, auch in der Haut jene feinsten Fibrillen zu entdecken, die KUPFFER (1899) zuerst zwischen den Leberzellbalken gesehen hat: die Gitterfasern. Sie kommen nach HOMMAS Untersuchungen (1922) in allen Lebensaltern und auch bei den verschiedensten Ernährungszuständen vor. Am besten gelingt ihre Darstellung mit der Silber-Imprägnation nach BIELSCHOWSKY-MARESCH oder RIO HORTEGA. Zu den elastischen Fibrillen stehen sie in gewissen Beziehungen (LÖWENSTÄDT 1924), da sie ihnen in der Gestalt sehr ähneln und oft mitversilbert werden. Sie sind sicher nicht kollagen und verhalten sich infolgedessen färberisch anders als kollagene Fibrillen, wenn es auch Übergänge gibt (LÖWENSTÄDT l. c.). Sie stehen ihnen aber nahe, denn man kann sie ja hin und wieder im Corium in kollagene Fibrillen übergehen sehen (HOMMA 1922). SCHIEFFERDECKER (1921) rechnet sie dem „nicht färbaren“ oder „chromophoben“ Bindegewebe zu, das er früher als „nutritives“ oder „argentophiles“ bezeichnet hatte. Sehr viel mehr läßt sich einstweilen nicht sagen, als daß die Gitterfasern außerordentlich feine Bindegewebsfibrillen sind, die sich mit Silber imprägnieren lassen.

Im Bereich der Haut kommen sie in großer Menge im Stratum subepitheliale vor, wo sie in dichter Anordnung senkrecht gegen die Epidermis gerichtet sind, stumpf endigen oder schleifenförmig umbiegen (HOMMA 1922). Sie sind 7—10  $\mu$  lang. In oder zwischen die Basalzellen der Epidermis dringen sie nicht ein. Dicht unter den Basalzellen beschreibt WELTI (1924) netzartig angeordnete Gitterfasern und kleine stäbchenförmige Bildungen, die gleichfalls nicht in das Epithel eindringen.

Dem Epithel der Knäueldrüsen liegen sie einzeln oder zu mehreren dicht an. Sie splintern sich in das umgebende Bindegewebe hinein auf. Einen Übergang in kollagene Bündel hat HOMMA (l. c.) nicht gesehen. Schließlich findet man sie noch in der Wand der kleinen Arterien, aus der sie radiär nach allen Seiten hin ausstrahlen.

## 5. Muskulatur.

### a) Arrectores pilorum (EYLANDT 1850).

Den Begriff: Arrector pili zu definieren und gegen andere glatte Muskeln in der Haut abzugrenzen, ist nicht ganz leicht. KANAIZUKA hat jüngst (1926) jeden Muskel dafür angesehen, der vom Stratum subepitheliale entspringt und zum Bindegewebe zieht, auch wenn er den Haarbalg nicht erreicht. Das scheint mir nicht vollständig genug, da in dieser Definition nicht berücksichtigt ist, daß Haare vergängliche und sich immer wieder neu bildende Organe sind. Ich möchte sagen: Unter einem Arrector pili ist ein im Stratum subepitheliale des Coriums entspringender glatter Muskel zu verstehen, der das Haar oder eines seiner Anhangsgebilde (Talgdrüse, Wulst, ekkrine oder apokrine Drüse) erreicht oder vor dem Ausfall des Haares erreicht hat. HÄGGQUIST (1915) ist der Ansicht, daß Arrectoren, die den Zusammenhang mit den Haaren verloren haben, nicht atrophieren, sondern zu den Kältepunkten der Haut in Beziehung treten (*M. frigidus*). Denn an Stellen ohne Kältepunkte fand er die Muskeln nie. Der von HESSE befürwortete Name „Pressor sebi“ besagt zuwenig. UNNA (1883) hatte als *Membranae seu tunicae musculares* Muskelzüge beschrieben — und QUAST (1922) hat sich ihm angeschlossen —, die von SCHIEFFERDECKER (1922) als *Muscularis sexualis* sehr glücklich zusammengefaßt wurden. Unter *M. tensores obliqui* hatte UNNA (l. c.) nicht nur die *Arrectores pilorum*, sondern auch *M. cutis diagonales* verstanden. Ich behandle beide getrennt, da die Muskeln der Achselhöhle mit zur *Muscularis sexualis* gehören, und die oben gegebene Definition der Arrectoren viele „freie“ Muskeln mit umschließt.

Zu den meisten Haaren — die Ausnahmen sind unten angeführt — ziehen schräg, vom Stratum subepitheliale kommend, glatte Muskelfasern, die sich zu einer breiten Platte oder platten Bündeln vereinigen. Die Muskeln setzen am bindegewebigen Haarbalg an, den sie mitsamt der äußeren Wurzelscheide zu einem Zapfen oder Wulst ausziehen können (ESOFF 1869, UNNA 1876) (Abb. 11). Die Epithelfibrillen der äußeren Wurzelscheide stellen sich zum Teil deutlich in die Richtung des Muskelzuges ein. Da gerade in dieser Gegend des Haarbalges häufig Ausbuchtungen vorkommen und man darin auch fettige Degeneration gesehen hat (DIESING 1883), haben einige Autoren diesen Wulst nicht durch Muskelbezug bedingt angesehen, sondern für eine rudimentäre Talgdrüse (DIESING l. c.) oder Haaranlage gehalten (TORRI, FUSARI 1899). Der Arrector entspringt gewöhnlich mit 2—5 Zipfeln, deren jeder in eine elastische Sehne, „Arrectorsehne“, auslaufen kann, die sich bis an die Basis der Papillen verfolgen läßt. Eine kleine Einziehung der Epidermis an dieser Stelle kann durch Muskelzug verursacht sein (PINKUS 1925). In der Mitte zwischen Ursprung und Ansatz vereinigen sich die verschiedenen Zipfel zu einheitlichen Muskelplatten,

um sich bald wieder aufzusplittern und an die Haare einer Haargruppe heranzutreten. Kleine, kurze Haare erhalten gewöhnlich ein schwaches Wurzelbündel. Hin und wieder verlaufen kurze Muskelzüge auch in die Gegend der Knäueldrüsen. Je nach der Dichtigkeit der Haare verläuft der Muskel mehr oder weniger steil, oft S-förmig gebogen. Er tritt immer an die stumpfe (STIEDA 1908), untere (SCHIEFFERDECKER 1922), hintere (PINKUS 1910) Seite des Haares, heran. Auf seinem Wege vom Stratum subepitheliale zum Haarbalg umfaßt der Muskel von unten her bogenförmig die Talgdrüse, die den Winkel zwischen ihm und dem Muskel ausfüllt. Besonders große Talgdrüsen durchbrechen aber auch den Muskel, der damit bei seiner Kontraktion die Acini auspressen kann. Er kreuzt weiterhin (am Kopf) den Ausführungsgang der Schweißdrüsen und kann ihn wahrscheinlich

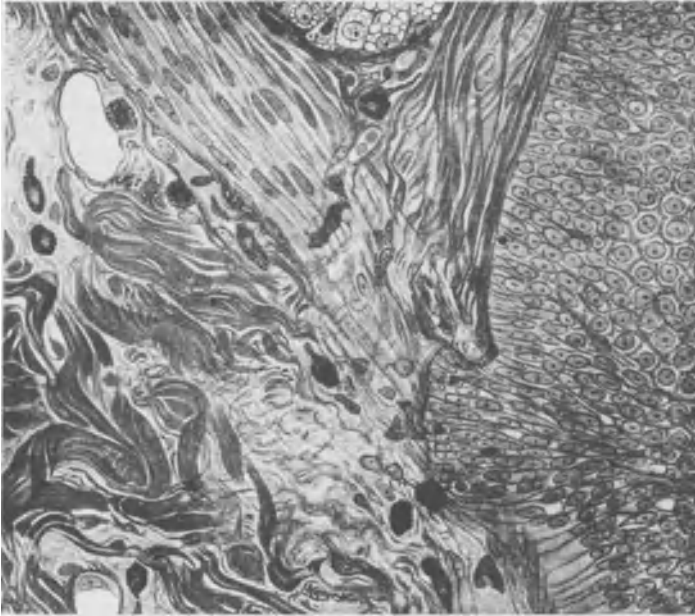


Abb. 11. Ansatz des *M. arrector pili* am Haar. Verschiedene Formen von Mastzellen. Fixierung neutrales 8proz. Formol, Ribbertsches Phosphorwolfram. Hämatoxylin. Zeiß Obj. A. Ok. 4. Vergr. 330 fach. (Gez. VIERLING.)

zusammendrücken. Zwischen den Muskelfasern liegen feine elastische Fibrillen. Mit Recht hat UNNA darauf hingewiesen, daß der „eigentliche Ursprung wie das Ende“ (1883) der Arrectoren das elastische Gewebe und durch seine Vermittlung das ganze Corium ist. Dadurch gewinnen die Muskeln Einfluß auf die Durchblutung und Durchrieselung der ganzen Haut. Die Aufrichtung der Haare spielt demgegenüber nur eine kleine Rolle.

An den Haaren der Achselhöhle und an den Barthaaren (DIESING 1883) sind die Arrectores nur schwach entwickelt. Sie fehlen ganz den immer allein, nicht in Gruppen stehenden Haaren des Kinns, trotzdem diese Talgdrüsen haben. Hier wie an den Haaren der Lippe und der Stirn übernehmen einstrahlende Fasern der mimischen Gesichtsmuskulatur anscheinend die Funktion der Arrectoren. Auch an Augenwimpern, Augenbrauen, Augenlidern, an der Nase und den Vibrissen kommt kein Arrector vor.

Die Breite eines Arrectors beträgt 45—220  $\mu$  (KÖLLIKER 1889).

Durch Anfertigung von Modellen hat KANAIZUKA (1926) gezeigt, daß Form



und Lage der Arrectoren einem viel größeren Wechsel unterworfen sind, als gemeinhin angenommen wird. Es kommt recht häufig vor, daß die Muskeln weder Haarbalg noch das Stratum subepitheliale erreichen, oder an einer Talgdrüse ansetzen und zwischen ihre Alveolen eindringen. Daß alle diese unvollständigen Muskeln ausgefallenen Lanugohaaren angehört haben sollen (HÄGGQUIST 1915), ist nicht anzunehmen, wenngleich es an Arbeiten darüber fehlt, wie sich die Muskeln ausfallender und neu bildender Haare verhalten (vgl. auch Abb. 31, S. 83). Nur HÄGGQUIST (C. i.) gibt an, daß sie am Scheitel „fast unverändert“ bleiben, auch wenn kein Haar mehr zu sehen ist.

Der Ansatz der Muskeln am Haar liegt nach UNNA (1883) im mittleren Balgabschnitt, nach BONNET (1885) im unteren Drittel, nach HÄGGQUIST (1915) und KANAIZUKA (1926) oberhalb der Mitte. Der Ansicht der letztgenannten Autoren stimme ich bei. Sehr eigentümlich ist die Anordnung der Kerne in den Muskeln. Man findet sie manchmal ganz dicht beieinander gelagert in einem scheibenförmigen Bezirk quer zur Längsachse des Muskels. Das soll nur in stärkeren Muskeln der Fall sein (KANAIZUKA l. c.) oder in denen, die zu den Kältepunkten der Haut ziehen (HÄGGQUIST l. c.). In anderen liegen die Kerne regellos verstreut (vgl. Abb. 11, S. 40).

#### b) Muscularis sexualis.

Unabhängig von Haaren und Drüsen fand SCHIEFFERDECKER (1917, 1922) im Corium und subcutanen Fettgewebe oder nur in einer der beiden Schichten glatte Muskelfasern, die meist in mehreren Schichten übereinander parallel zur Hautoberfläche verlaufen. Sehr häufig sind aber auch diese Schichten untereinander geflechtartig verbunden.

In der Gegend der Geschlechtsorgane breitet sich vom Scrotum (Tunica dartos) oder von den Labia majora aus die „Muskelplatte“ bis auf den Damm, den Mons pubis und auf den Penis, besonders dessen untere Seite, aus („Muscularis sexualis“).

Eine ganz ähnliche „Muskelausbreitung“ liegt in der Brustwarze und im Warzenhof (SCHIEFFERDECKER 1922, SEITZ 1925) „Muscularis mamillae et areolae“.

Schließlich findet sich eine solche Muskelplatte auch im Corium der Achselhöhle. SCHIEFFERDECKER (l. c.) hat erwogen, ob diese an den Stellen der Milchlinien vorkommenden Muskelplatten nicht früher die ganze Bauchseite zusammenhängend als Muscularis sexualis überzogen haben könnten. Manche vergleichend anatomische Beobachtungen sprechen durchaus dafür. Auffallend ist es immerhin, daß gerade in diesem ganzen Bezirk — Achselhöhle, Areola, Mons pubis, Labia majora, Circumanalgegend — auch apokrine Schweißdrüsen vorkommen, ganz abgesehen von überzähligen Milchdrüsen und Haaren (KAJAVA 1922, v. EGGELING 1905).

Eine Funktion dieser Muskulatur ist nur an der Mamilla, dem Scrotum und vielleicht an den Labia majora bekannt. Die SCHIEFFERDECKERSche Annahme muß noch durch weitgehende Untersuchungen gestützt werden.

#### c) Musculi cutis diagonales (UNNA 1883, QUAST 1922).

Ihr Vorkommen ist ganz unregelmäßig und individuell verschieden. Sie scheinen überall da, wo elastisches Gewebe kräftiger entwickelt ist, häufiger vorzukommen (Streckseite der Extremitäten [LANDOIS 1913, NEUMANN 1868, QUAST 1922, VIGNOLO-LUTATI 1901]). Sie sind außerdem beschrieben an Wange, Kopfhaut, Stirn, also auch hier im Zusammenhang mit der *Elastica mimica* (SCHIEFFERDECKER, vgl. S. 38; BABES 1883, DARIER 1904, HULDSCHINSKY 1901, JAMIN 1901, JARISCH 1900, KRYSZTALOWICZ 1907, PASINI 1907).

## 6. Die Mastzellen.

In der Haut gehören die Mastzellen zu den regelmäßigen Befunden. Die Beschreibung ihrer Form und ihrer Eigenschaften gehört nicht hierher. Wohl aber muß hervorgehoben werden, daß sie im Corium in den allerverschiedensten Formen vorkommen (Abb. 12 und 11 S. 40). Am häufigsten findet man sie in der Umgebung von Gefäßen, um die Sehne der Musculi arrectores, zwischen den kollagenen Bündeln und im subcutanen Fettgewebe. Sie können auch in das Stratum germinativum eindringen und in die Knäueldrüsen und deren Gänge (UNNA und SCHUMACHER 1925). Es läßt sich eine ausgesprochene Vorliebe für das kollagene Gewebe erkennen, das sie unter starker Formveränderung durchwandern. Von STAEMLER (1921) und LEHNER (1925) ist ihnen die Fähigkeit der Secretion zugeschrieben worden, da sich manchmal die Granula lösen und binnenzellige Secretkanälchen ausbilden können. UNNA und SCHUMACHER (1925) nehmen an, daß die Mastzellengranula Sauerstoff in noch aktivem Zustande abspalten und direkt der Lymphe zuführen. Sie sind die hauptsächlichsten Sauerstofflieferanten des Bindegewebes. STAEMLER (1921) sieht in ihnen einzellige drüsige Organe, die das zur Bildung der interfibrillären Kittsubstanzen nötige Material liefern (Mucin). Nach SCHUMACHER (1926)

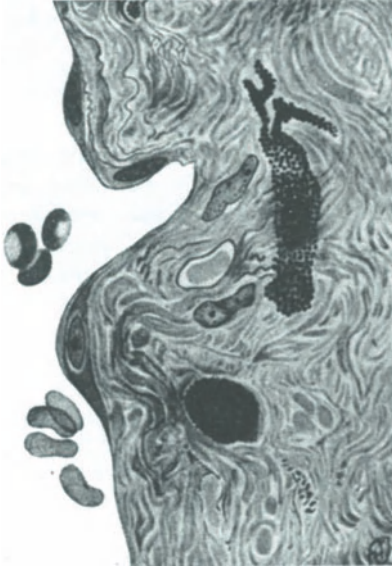


Abb. 12. Mastzellen zwischen kollagenen Fasern des Coriums der Kopfhaut. Fixierung neutrales 8proz. Formol. Ribbertsches Phosphorwolframbämatoxylin. Zeiß homog. Imm. 20 mm. Vergr. 950 fach. (Gez. VIERLING.)

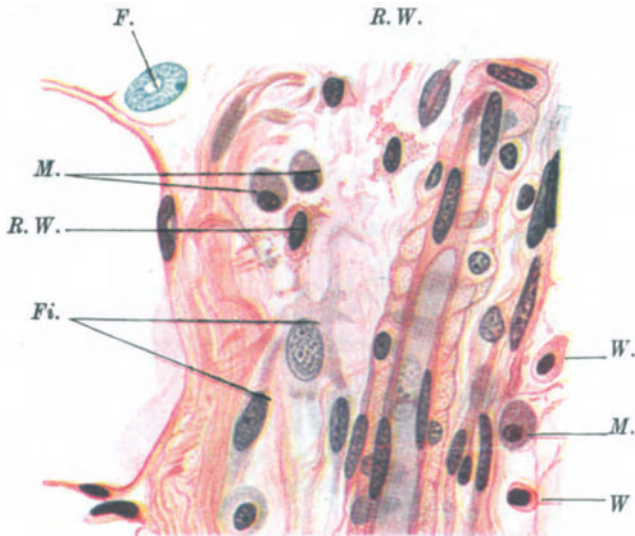


Abb. 13. Zellformen des Bindegewebes. Kopfhaut vom Hingerichteten. Zeiß homog. Imm. 2 mm. Ok. K. 6. Vergr. 1000fach. F. Fettzelle. Fi. Fibroblasten. W. Wanderzelle. R. W. Ruhende Wanderzelle. M. Mastzelle. (Aus KALLIUS-MERKEL.)

enthalten die Granula u. a. Lipoideiweißverbindungen. Die Herkunft der Mastzellen ist noch ungeklärt. Ihre Ähnlichkeit in Größe und Kernform mit ganz abgerundeten Histiocyten hat jüngst v. MOELLENDORFF (1926) betont.

Die Fibrocyten, Klastocyten und Wanderzellen werden im 2. Band besprochen, ihr Vorkommen in der Haut mag Abb. 13 zeigen.

### III. Das subcutane Fettgewebe.

Die Grenze des Coriums gegen das subcutane Fettgewebe ist unscharf. Der Zusammenhang ist gegeben durch Bindegewebszüge, die zwischen den einzelnen Fettläppchen gegen das Corium zu aufsteigen, wo sie oft bis gegen die Epidermis ausstrahlend zu finden sind. Die eigentliche Ausprägung erfährt das Fettgewebe in den am stärksten belasteten Stellen unseres Körpers, also z. B. an der Fußsohle. Es muß die Anhäufung von Fettgewebe, das gerade hier von faserigen Bindegewebsmassen besonders reichlich durchsetzt ist, mechanisch gedeutet werden. Zwischen Corium und Fascia plantaris erstreckt sich, kappenartig um den Calcaneus herumgelagert bis zu den Zehenballen ein sandalenartiger Fettkörper. Im Gewölbe ist er viel schwächer entwickelt als an den beim Stehen und Gehen den Boden berührenden Stellen. Parallel zur Oberfläche der Haut ziehende Bindegewebssepten teilen das Fettlager in mehrere Stockwerke ein (TIETZE 1920). Dadurch daß die Septen unter sich wieder durch Bindegewebszüge senkrecht zu ihnen verbunden sind, werden einzelne Fettläppchen förmlich in Bindegewebskammern eingeschlossen, aus denen sie auch bei stärkster Belastung nicht entweichen können. Man hat diese Einrichtung treffend mit einer gesteppten Decke verglichen. Die Bindegewebszüge enthalten viele elastische Fibrillen, die vor allen Dingen um die Gefäße herum stark spiralig aufgerollt sind und geradezu wie Sprungfedern wirken müssen, die eine Stauchung der Gefäße zu verhindern haben (TIETZE 1920).

Die Fettzellen sind bis  $120 \mu$  groß und sind zu Fettläppchen zusammengeschlossen. Ihre Kerne sind sogenannte Lochkerne, weil sie central oder am Rande oder auch an beiden Stellen gleichzeitig Lücken enthalten, die sich im frischen Präparat als osmierbare Fettröpfchen erweisen (RABL 1092). Die einzelnen Fettzellen sind durch gegenseitigen Druck gegeneinander abgeflacht. Man nimmt im allgemeinen an, daß der flüssige Inhalt der Zelle von einer festen Oberflächenmembran zusammengehalten wird. Diese Auffassung, die auf FLEMMING (1870) zurückgeht, ist neuerdings von WASSERMANN (1926) bestritten worden, der auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien in den Fettläppchen „reticulo-endotheliale Organe“ sieht, die im Dienst des Fettstoffwechsels und der Fettspeicherung stehen. FLEMMING (l. c.) hatte angenommen, daß Fettzellen aus fixen Bindegewebszellen entstehen, KÖLLIKER (1856) und TOLDT (1870) nahmen aber eine eigene embryonale Anlage, eine besondere Form des mesodermalen Gewebes als Matrix des Fettgewebes an. WASSERMANN (l. c.) leitet sie dagegen von der reticularen Mesenchymscheide embryonaler Gefäße ab. Die Fettspeicherung erfolgt im Reticulum, das in dauernder ununterbrochener Verbindung mit den Capillarendothelien bleibt. Besondere Fettbildungszellen treten dabei niemals auf. Das Reticulum erhält sich, nur wird seine ursprüngliche Form durch die großen Fetttropfen verdeckt. Daß innerhalb der Fettläppchen kollagene Fibrillen vorkommen, ist allgemein anerkannt. WASSERMANN (l. c.) sieht in ihnen die ursprünglichen exoplasmatischen Membranen des Reticulums, die nun als „Binnenstützgerüst“ die einzelnen „Fettplasmakugeln“ umschließen. Von dieser Auffassung aus bestreitet er das Vorhandensein einer Membran, die sonst als „Oberflächendifferenzierung“ des Cytoplasmas aufgefaßt wurde (SCHAFER

1922). Wir haben — ohne an dieser Stelle zu den hier nur angedeuteten entwicklungsgeschichtlichen Fragen Stellung zu nehmen — in der Tat Grund, von Fettorganen zu sprechen. Denn jedes Läppchen wird kapselartig von fibrillärem Bindegewebe umspinnen, das mehr oder weniger deutlich zwischen die einzelnen Fettzellen eindringt. Ganz besonders spricht aber für diese Auffassung die typische Ausbildung eines Gefäßsystems, die so stark ist, daß jede einzelne Zelle von Capillaren umspinnen wird.

Im Alter oder bei Krankheiten kann das Fett schwinden. Bei atrophischen jugendlichen Individuen konnte WASSERMANN (l. c.) eine vollständige Wiederherstellung des ursprünglichen Primitivorgans erkennen, wobei unter Umständen sogar die Blutzellenbildung von neuem einsetze. Bei Erwachsenen aber ist die Wiederherstellung des Reticulums noch nicht bewiesen. Hier tritt im Gegenteil eine ganz andere Zellform auf, die „seröse Fettzelle“ (SCHAFER 1922), eine Zelle, in deren Membran sich ein eiweiß- und schleimhaltiger, flüssiger Inhalt ansammelt, der das Cytoplasma auf feine, sternförmige Fäden zusammenpreßt. In den Fettläppchen findet man stets Mastzellen (s. im übrigen über Fettgewebe Bd. II dieses Handbuches.)

#### IV. Pigment.

In der Haut und ihren Anhangsgebilden kommt Pigment, wechselnd nach Individualität und Rassenzugehörigkeit und abhängig von klimatischen Ein-

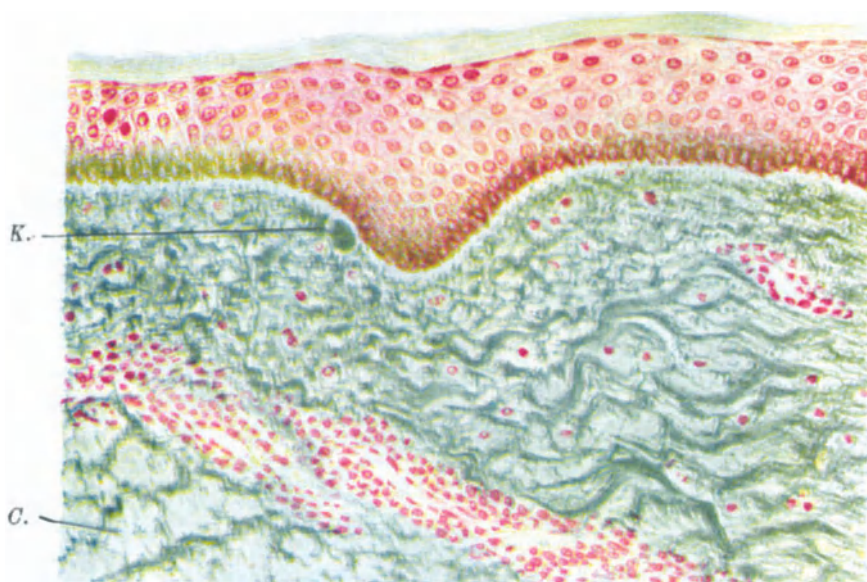


Abb. 14. Chloasma gravidarum. Schnitt durch einen Pigmentfleck aus der Gesichtshaut einer 20jährigen Gravida. Lithion-Carmin-Weigerts Elastica-Färbung. Vergr. 210fach. Hyperpigmentation der Basalschicht. Weitgehende Veränderungen am elastischen Gewebe und am Collagen, besonders im Bereiche der obersten Cutisschichten. Die Fasern sind stellenweise grob verdickt und zu umfänglichen Bündeln formiert. Das feine subepitheliale Geflecht der elastischen Fasern ist zerstört, dafür finden sich abschnittsweise unförmliche Haufen und Klumpen von elastinähnlicher Masse (bei *K.*). Im Bereiche der Gefäße mäßige perivascularäre Zellansammlung. In den tieferen Cutisschichten (bei *C.*) kollagenes Gewebe, dazwischen reichlich Elastica. (Nach KYRLE.)

flüssen und gewissen physiologischen Zuständen vor. Körperstellen, die dem Licht ausgesetzt werden, sind immer stärker pigmentiert, als vor Lichtwirkung geschützte Stellen. Durch besonders starke Pigmentierung sind ausgezeichnet die

Haut der Brustwarze und des Warzenhofes, der Achselhöhle, des Penis und Scrotums, der großen Labien und die Umgebung des Anus. Im allgemeinen scheinen der Rücken und die Streckseiten der Extremitäten etwas stärker pigmentiert zu sein, als der Bauch und die Beugeseiten der Gliedmaßen. Handteller und Fußsohle sind fast ganz frei von Pigment. Beim weiblichen Geschlecht sind während der Schwangerschaft nicht nur die physiologischerweise schon immer pigmentierten Stellen noch stärker pigmentiert, sondern es treten außerdem noch gelb-graubraune Flecken im Gesicht, so z. B. um die Augen herum, an Nase, Stirn und Kinn auf. Ferner ist die Umgebung des Nabels und die Linea alba von der Nabelgegend an bis zu den Pubes herab meist stark durch Pigment hervor gehoben (Abb.14). Auch Hautstellen, die mechanisch gereizt werden, antworten mit



Abb. 15. Schnitt durch einen Epheliden-Fleck des Gesichtes (daneben normal pigmentierte Haut). Lithion-Carmin-Färbung. Starke Pigmentvermehrung der Epidermis, im Papillarkörper Chromatophoren (C.). Auffälliger Kontrast gegenüber der angrenzenden, normal verfärbten Haut (rechte Seite des Präparates). (Nach KYRLE.)

vermehrter Pigmentbildung (KYRLE 1925). Durch relativ starken Pigmentgehalt sind immer die Haare ausgezeichnet. Hier können an ein und demselben Individuum erhebliche Unterschiede vorkommen, insofern als Kopf- und Barthaare oder Schamhaare in ihrer Farbe nicht unerheblich voneinander abweichen können. In lokaler, stärkerer Anhäufung kommt Pigment in Form der Sommersprossen (Epheliden) bei vielen Menschen vor (Abb. 15).

Bei der Beurteilung des Farbtons der Epidermis des lebenden Menschen darf nicht vergessen werden, daß je nach Dicke der Epidermis und Stärke des Pigmentgehaltes die Farbe des Blutes eine Rolle spielt. Besonders deutlich ist das beim Embryo zu sehen, dessen Haut vor der Bildung der Keratohyalin-Körner überall die Farbe des Blutes durchscheinen läßt. Die von der Dicke der Epidermis, vom Kaliber und der Füllung der Gefäße und schließlich vom vegetativen Nervensystem abhängige Komponente der Hautfarbe faßt BARCROFT (1825) unter dem Namen „Complexion“ zusammen.

Daneben besitzt das Stratum corneum nach UNNA (1883) eine Eigenfarbe, „Hornfarbe“,

die auf der Anwesenheit eines bei der Verhornung der Zellen entstandenen Stoffes beruhen soll. Er hat mit dem Pigment der Basalzellen nicht das geringste zu tun, und ist auch bei dunkeln Rassen hellgelb. Doch kann seine Farbe durch äußere Einflüsse verändert werden und an stark belichteter Haut fast braun werden, an Handteller und Fußsohle ganz verblassen. Nur selten ist er in so großer Menge vorhanden, daß er bei der weißen Rasse das Erröten verhindern kann.

Auch beim Menschen kann, wie bei Tieren, Pigment ganz fehlen (Kakerlaken). Bei Tieren muß man zwischen Albinismus und weißer Färbung unterscheiden. Ersterer beruht wahrscheinlich darauf, daß den Basalzellen das zur Oxydation nötige Ferment fehlt. Im zweiten Falle ist es vorhanden, wird aber durch ein stärkeres und bei der Vererbung dominant wirkendes Antiferment unterdrückt (BARCROFT 1925). Kreuzt man albinotische Kaninchen mit schwarzen, so sind alle Tiere der ersten Generation schwarz. Kreuzt man ein weißes Kaninchen (mit dem Antiferment) mit einem schwarzen, so sind alle Tiere der ersten Generation weiß.

Das der menschlichen Haut und ihren Anhangszellen eigentümliche Pigment ist das Melanin, eine Substanz, deren chemische Zusammensetzung wir heute noch nicht kennen. Es ist sogar anzunehmen, daß unter diesem Sammelnamen eine ganze Reihe von ähnlichen Substanzen zusammengefaßt werden, da sich das Melanin an verschiedenen Körperstellen durchaus nicht gleichartig gegenüber bestimmten Einwirkungen erwies (GANS und LUTZ 1925). Es tritt in Form feiner Granula oder feiner Stäbchen auf, die hellbraun bis dunkelbraun gefärbt sein können. Es ist nicht sicher, ob die Melaningranula homogen sind, wie es LIGNAC (1923) annimmt, oder ob sie nicht, wenigstens in einem Stadium der Bildung, central einen Kern enthalten, der ungefärbt erscheint (REINCKE 1894, v. SCILY 1916). HUECK (1920) hält ein Gerüst aus organischer Substanz für wahrscheinlich. Auch in Leucocyten, die im Kanalsystem der Epidermis wandern, und in solchen des Coriums kommt es vor.

Frei, nicht an Zellen gebunden, kommen Pigmentbröckel in den Lymphbahnen der Haut vor, und zwar ebenso in den Gewebsspalten der Epidermis, wie in den Lymphgefäßen des Coriums und der Haarpapille (MEYER 1921, KEYE 1923, LIGNAC 1923). In Blutkapillaren von Addisonkranken fand es PHÖRRINGER (1900).

Von den Farbreaktionen des Melanins sei an erster Stelle das Silber erwähnt, das die Granula — und manchmal auch die unpigmentierten Vorstufen — färbt (SCHREIBER und SCHNEIDER 1908). Die Imprägnationsverfahren von BIELSCHOWSKY, LEVANDITI und BIZZOZERO liefern die gleichen Ergebnisse. Wasserstoffsuperoxyd bleicht die Granula, ohne ihre Form zu verändern. Nach der Bleichung gelingt aber die Reduktion mit Silber nicht mehr. Eisen ist bisher im Melanin noch nicht nachgewiesen worden. Die färberischen Unterschiede des Melanins lassen noch gar keine einheitliche Deutung zu. Bei UNNAS (1911) polychromer Methylenblaufärbung wird das Melanin smaragdgrün, durch Safranin braunrot bis tiefrot, durch Pyronin-Methylgrün dunkelbraunrot, durch Thionin grünlichblau, durch Kresylechtviolett rotviolett gefärbt. Das Oberhaut-Melanin oxydiert Rongalitweiß, das der Haarwurzeln aber nicht (UNNA l. c.). Nur Salpetersäure entfärbt nach langer Einwirkung, alle anderen Säuren und Alkalien sind ebenso wie organische Lösungsmittel ohne jeden Einfluß auf das Melanin (GANS und LUTZ (1925). In Lymphe oder im Blut wird nach allen bisherigen Beobachtungen das Melanin nicht gelöst, wohl aber wird es in den Lymphdrüsen zu einer unpigmentierten Stufe oxydiert.

Innerhalb der Epidermis liegt das Pigment in den Basalzellen und in besonders geformten, eigenartigen Zellen, die 1868 von LANGERHANS entdeckt und nach ihm benannt wurden. Er hielt sie, da er sie durch Vergoldung dargestellt hatte, für nervöse Elemente. Ihre Beurteilung hat lange geschwankt. Seit schließlich die Fähigkeit der Epidermiszellen, Pigment zu bilden, allgemein anerkannt worden ist, nehmen die meisten Autoren an, daß sie an der Pigmentbildung beteiligt sind (HUECK 1920, LIGNAC 1923, BLOCH 1917 u. a.). Indessen scheint

es mir durchaus zweifelhaft, ob die von LANGERHANS beschriebenen Zellen wirklich Melanoblasten sind. Denn er betont ausdrücklich, daß sie keine Melaninkörner enthalten, drei bis fünf Lagen über der Basalmembran liegen und Fortsätze bis ins Corium hinuntersenden. Findet man mit der Dopareaktion in normaler menschlicher Epidermis stark verzweigte, sich schwarz färbende Zellen, was übrigens selten der Fall ist, so liegen sie niemals in so hohen Schichten und treten mit dem Corium nicht in Verbindung. Daß man sie in den letzten Jahren mit der Pigmentbildung in Verbindung gebracht hat, liegt wohl daran, daß man in ihnen nicht recht nervöse Endorgane sehen wollte, obgleich HÄGGQUIST solche in gleicher Form beschrieben hatte. Wenn ich auf den folgenden Seiten von LANGERHANSschen Zellen spreche, so verstehe ich darunter reich verzweigte, zwischen den Basalzellen liegende Zellen, die auf Dopa mit Schwärzung reagieren.

Ihre Form und Zahl ist abhängig von exogenen und endogenen Faktoren. Bei Bestrahlung, nach Verbrennungen und bei bestimmten Naevus nehmen sie an Zahl zu. Nach BLOCH (1917) hat jede Basalzelle der Epidermis die Potenz, Melanoblast zu werden und so ist es erklärlich, daß alle Übergänge zu den Zellen des Stratum basale vorkommen. Ihr Körper kann weniger hoch und breiter oder auch schmaler und höher sein als der der Nachbarzellen. In ihrer typischen Form aber sind sie runde bis vieleckige Zellen, die nach allen Seiten hin feinste Fortsätze aussenden, die in den Gewebsspalten der Epidermis liegen und alle Zellen des Stratum germinativum umfassen. Teils enden diese Fortsätze frei oder in einer kleinen Anschwellung. Auch zwischen das Fasergewirr der Basalmembran und zwischen die Wurzelfüßchen der Zylinderzellen dringen die Ausläufer (MASSON 1921), um dann von hier aus wieder senkrecht an der lateralen Wand der Basalzellen emporzusteigen. Vielleicht können nur die LANGERHANSschen Zellen wirklich Pigment bilden. Sie reagieren am stärksten auf die Dopareaktion, in den Zylinderzellen ist die Reaktion nur schwach oder auch negativ. MASSON (1921) hat jedenfalls erwogen, ob nicht das Pigment der Zylinderzellen von den LANGERHANSschen Zellen an diese abgegeben wird. Während die Basalzellen Fasern enthalten und Brücken zu den Nachbarzellen erkennen lassen, sind die LANGERHANSschen Zellen frei davon. Man muß also wohl annehmen, daß wenn bei vermehrter Pigmentbildung die LANGERHANSschen Zellen zahlreicher auftreten, die Zylinderzellen unter Einschmelzung ihrer Fasermasse zu cytoplasmareichen, mit Fortsätzen versehenen Zellen geworden sind (KREIBICH 1923).

Die LANGERHANSsche Zelle wäre nach dieser Ansicht eine zu bestimmter Tätigkeit umgeformte Basalzelle. Die andere Möglichkeit, an die auch schon gedacht wurde, daß alle Basalzellen verzweigt sind, außer wenn sie Pigment enthalten, erscheint mir ganz unwahrscheinlich. Denn man kann an Isolationspräparaten die Zylinderform der einzelnen Zellen sehr gut feststellen. Man findet zwar regelmäßig verzweigte Zellen, aber doch nur in sehr geringer Zahl.

Genau die gleichen Zellen finden sich im Bulbus des Haares (Abb. 16). Meist fällt die Dopareaktion hier so stark aus, daß der ganze Bulbus — soweit in ihm Pigment gebildet wird — gleichmäßig schwarz erscheint. Es ist aber durch BLOCHS (1917) Untersuchungen bekannt, daß die Pigmentbildung im Haar nicht dauernd vor sich geht, sondern bald stärker, bald schwächer verläuft. Ein solch schwaches Stadium der Pigmentbildung liegt der Abbildung zugrunde. Reich verästelte Zellen mit deutlich hervortretendem Kern liegen überall zwischen ganz ungefärbten Zellen, die hier der Übersichtlichkeit wegen nicht dargestellt wurden. Das Cytoplasma ist diffus grau gefärbt und enthält feinste schwarzbraun gefärbte Granula. In den Ästen der Zellen liegen sie meist dichter geordnet, als um den Kern herum. Nach MIESCHERS (1922) Angaben ist in der Haarmatrix das Pig-

ment oft stäbchenförmig. Die Fortsätze anastomosieren außerordentlich stark miteinander (*a*), so daß die nicht pigmentbildenden Zellen des Bulbus vollständig von einem pigmentierten Netz umgeben sind (*b*). Aus einem Vergleich von Längs- und Querschnitten ergibt sich, daß die central liegenden Zellen im allgemeinen radiär stehen, die der inneren Wurzelscheide genäherten mehr konzentrisch zum Haarmarkkanal. Das verzweigte Netz und die Weite der Interzellularlücken wird gleichfalls durch diese Abbildung gut dargestellt. Die Melanoblasten des Bulbus liegen nur in dem Bezirk vom weitesten Umfang der Papille bis dicht über ihre obere Grenze. Darunter und darüber liegen nur noch Fortsätze.

Zu diesen im Verbands des Epithels auftretenden pigmentbildenden Zellen treten nun pigmentierte Zellen des Coriums. In ihrer äußeren Form ähneln sie durchaus den LANGERHANSschen Zellen, die ihrerseits ja wieder sich kaum von

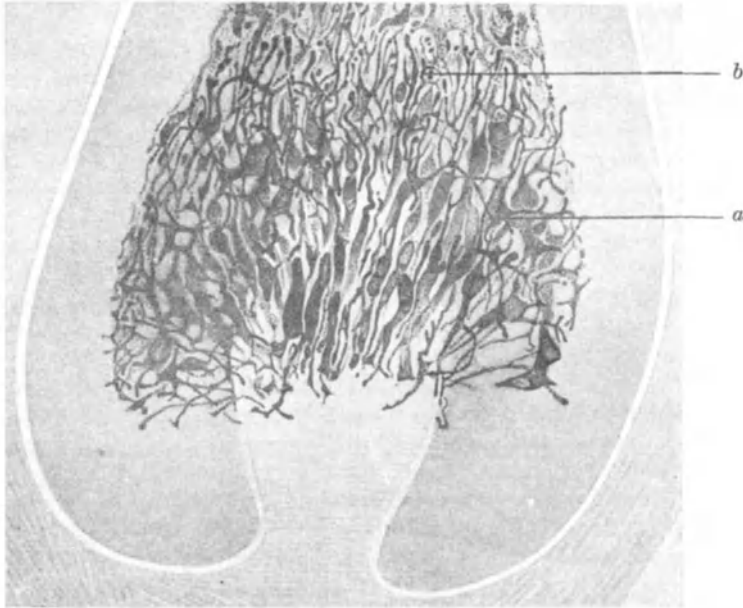


Abb. 16. Haarbulbus aus der Kopfhaut eines 22jähr. Mannes. Fixierung neutrales Formol, 1%<sub>00</sub>. Dopa-Färbung nach BLOCH. Melanoblasten des Bulbus. *a* Anastomose. *b* Von pigmentierten Fortsätzen umgebene Rindenzelle. (Gez. VIERLING.)

Bindegewebszellen unterscheiden lassen. Ein Unterschied gegen die LANGERHANSschen Zellen ist allerdings fast immer erkennbar. Er betrifft die Form der Pigmentgranula, die in Bindegewebszellen viel größer und oft verklumpt erscheinen. Ihre Verbreitung ist ebenfalls individuell und nach Rassenzugehörigkeit sehr verschieden, also stärker in eben denselben Stellen, die auch stärkeres Epidermispigment zeigten. Im allgemeinen findet man sie am häufigsten dicht unter der Epidermis und in den Papillen, und hier läßt sich denn auch am ehesten feststellen, daß ihre Cytoplasmaausläufer miteinander in Verbindung treten (HUECK 1920, MASSON 1921). Beziehungen zu den Blutcapillaren treten oft hervor, ebenso auch zu den Lymphgefäßen (LIGNAC 1923). Nach HUECK (1920) treten die Pigmentzellen des Coriums in cytoplasmatische Verbindung mit den LANGERHANSschen Zellen, eine Auffassung, die die französische Schule (MASSON 1921, BORREL 1920, BORY 1926, PAUTRIER 1925, CIVATTE 1924, DARIER 1925) bestätigt und besonders auf Grund von Beobachtungen an NAEVIS und XAN-



THOMEN weiter ausgebaut hat. Es wird stark bezweifelt, ob zwischen der Menge des Epidermispigments und der Zahl der pigmentierten Zellen in den oberen Lagen des Coriums eine Beziehung besteht. Gegen die tieferen Lagen des Coriums hin findet man immer weniger pigmentierte Zellen. Nur die Gegend des „Mongolenflecks“ in der Sacralgegend macht eine Ausnahme insofern, als hier (Abb. 17) in tieferen Lagen des Coriums langgestreckte (bis  $60\ \mu$ ), spindelförmige Zellen mit Ausläufern vorkommen, die richtiges Pigment enthalten. Wir sind durch die Arbeit von BAHRAWY (1922) gut darüber unterrichtet.



Abb. 17. „Mongolenfleck“ aus der Rückenhaut eines  $1\frac{3}{4}$  Jahre alten Kindes. (Es fand sich außer diesem Herd auch noch ein großer, typisch aussehender, in der Steißbeingegend.) Lithion-Carmin-Färbung. Stärkere Vergrößerung. Epidermis normal. In der tiefen Cutisschicht zahlreiche Pigmentkörnchen tragende Zellen (M.) von fibrillärem Charakter (Melanoblasten). (Nach KYRLE.)

Neben diesen beiden wichtigsten Stellen findet sich Pigment auch in der Haarpapille und in Mastzellen. Auch in Plasmazellen hat es MEIROWSKI hin und wieder gefunden. JADASSOHN (1892), JAKOBI (1892), MIESCHER und GANS (1925) konnten diesen Befund nicht bestätigen. UNNA hat 1913, wie mir scheint, mit Recht darauf hingewiesen, daß in normaler Haut Plasmazellen überhaupt nicht vorkommen. Außer in Zellen eingeschlossen tritt Pigment aber auch in Gewebsspalten und Lymphgefäßen auf, besonders auch zu gewissen Zeiten in der Haarpapille.

Zusammenfassend kann man also sagen, daß in der Haut Pigment in verschiedener Form, verschieden geformten Zellen und in physiologisch verschieden reagierenden Zellen vorkommt (vgl. Dopareaktion S. 50).

Es ist eine Frage von ganz grundlegender Bedeutung, ob das Auftreten von Pigment in unserem Körper unter einem einheitlichen Gesichtspunkt betrachtet werden kann. Sie ist noch nicht annähernd beantwortet. Wir stehen mitten

in den Untersuchungen, die seit etwa einem Jahrzehnt in vollstem Gange sind. Der Weg der chemischen Untersuchung hat noch zu keinem klärenden Ergebnis geführt: das Melanin ist chemisch noch nicht identifiziert.

Die Entwicklungsgeschichte hat noch zu wenig Befunde beigebracht, als daß man aus ihnen ein klares Bild gewinnen könnte.

Morphologie und Physiologie aber haben wenigstens schon einige Tatsachen zutage gefördert, die der Forschung den weiteren Weg weisen. Als außerordentlich fördernd hat sich die von BLOCH 1917 eingeführte Dopareaktion erwiesen, deren Besprechung hier nicht unterbleiben darf.

Lebensfrische oder in 1 vT Formol fixierte Hautstücke werden, in Agarlösung eingebettet, auf dem Gefriermikrotom geschnitten. Sie kommen dann in eine 1—2 proz. Lösung von 3 : 4 Dioxyphenylalanin (Dopa), gegebenenfalls in den Brutschrank. Nach Abspülen in Wasser werden die Schnitte in Balsam gebracht. Es färbt sich das Cytoplasma der Epidermiszellen diffus gelbbraun bis schwarz, bisweilen treten in dem so gefärbten Cytoplasma dunkel gefärbte Granula auf. Diese Dopa-Reaktion, die Bildung des „Dopaschwarzes“ (BLOCH 1917) findet nur im Cytoplasma, niemals im Kern statt und besteht in einer diffusen graudunkeln Färbung. Daneben können im Cytoplasma schwarze Körner auftreten (vgl. Abb. 16). Ob es sich dabei um in der Zelle vorhandene Granula handelt, auf denen sich das Dopa niederschlägt, oder um aus dem diffusen Dopamelanin entstandenen Kondensationszentren, ist noch nicht bewiesen. Die Stärke der Reaktion hängt ab von der Stärke der den Zellen innewohnenden Fähigkeit, Pigment zu bilden, einer Fähigkeit, die auf dem Vorhandensein einer Dopaoxydase beruhen soll. Die Granula lassen sich, worauf schon oben hingewiesen wurde, auch mit anderen Methoden darstellen, die diffuse Färbung des Cytoplasmas gut nur mit Dopa.

Die Basalzellschicht erscheint mehr oder weniger stark von geschwärtzten Zellen durchsetzt, die sich manchmal mit zahlreichen, langen Ausläufern, Dendriten, innerhalb der Epidermis verzweigen. Es handelt sich hier um die sogenannten LANGERHANSschen Zellen. Die dendritenlose zylindrische Basalzelle kann geschwärtzt erscheinen, ja unter besonderen Umständen, z. B. nach Belichtung kann die ganze Basalschicht ein ununterbrochenes schwarzes Band bilden. So kann die Dopafärbung ein sehr verschiedenes Bild bieten. Auch die höheren Lagen der Keimzellschicht reagieren manchmal positiv.

Außer der Epidermis geben eine positive Reaktion die Zellen der Haarmatrix (Abb. 16), der epithelialen Haarscheide und des Follikeltrichters. Negativ reagieren stets die pigmentführenden Bindegewebszellen in den oberen Lagen des Coriums, der Haarschaft, die Hornschicht der Epidermis vom Stratum granulosum an, auch wenn an allen diesen Stellen Pigment liegt. In diesen Fällen ist nach BLOCHS (1917) Ansicht das Vermögen, Pigment zu bilden, vorübergehend oder ganz erloschen. In der Dopareaktion sieht BLOCH (l. c.) einen Indicator für die Pigmentbildung. „Wo die Reaktion positiv ist, wird Pigment gebildet. Die positiv reagierende Zelle ist daher als Melanoblast zu bezeichnen“ (1923). Zwischen der natürlichen Pigmentbildung und der Dopareaktion besteht in der Tat eine weitgehende Übereinstimmung. „Wo die Pigmentbildung nie vorhanden war oder vollständig sistiert hat, ist die Reaktion negativ“ (BLOCH l. c.).

Durch die Reaktion wird erwiesen, daß in wechselndem Maße die Basalzellen der Epidermis, der Haarmatrix und der anderen oben erwähnten Stellen Pigment bilden können. Umgekehrt fällt die Reaktion an Narben, bei Albinos, an der Matrix weißer Haare immer negativ aus. Hier fehlt den Zellen das Agens, das Dopa in Dopamelanin verwandelt.

Alle Zellen, die negativ reagieren, faßt BLOCH (l. c.) und seine Schule als Melanophoren auf, die lediglich Pigment transportieren, ohne selbst zu seiner Bildung befähigt zu sein. Es sind gewöhnliche Bindegewebszellen, die das Pigment der Epidermis durch Phagozytose aufgenommen haben. Wenn er damit sagt, daß die Pigmentierung des Coriums immer der Epidermis folgt, so kann er sich auf

die Entwicklungsgeschichte berufen: im ersten Stadium der Pigmentbildung fehlt Pigment im Corium. Beim Erwachsenen kann lange nach der Pigmentierung bestimmter Hautstellen oder nach dem Weißwerden des Haares noch Pigment in Zellen des Coriums oder der Haarpapille angetroffen werden. Wo aber dauernde Pigmentlosigkeit der Epidermis bestand und die Dopareaktion infolgedessen dauernd negativ war, findet man nie Melanin in den Chromatophoren des Coriums. Daß Bindegewebszellen phagozytieren, ist oft genug experimentell nachgewiesen worden, und MIESCHER (1923) hat das nach Schädigung der Epidermiszellen z. B. durch Licht- und Strahlenwirkung beobachtet.

Bevor ich dazu übergehe, die gegen die BLOCHSche Technik und Ansicht hervorgebrachten Einwände zu besprechen, will ich auf zwei Punkte hinweisen, die sich aus den BLOCHSchen Gedankengängen ergeben und deren Beantwortung der mikroskopischen Anatomie zufällt. (Das Pigmentproblem ist nur durch engstes Zusammenarbeiten von Morphologie, physiologischer Chemie und Klinik zu lösen. Ich beschränke mich absichtlich auf die morphologischen Probleme.)

Erstens: Wenn in allen oder einigen Basalzellen der Epidermis und in der Haarmatrix Pigment gebildet wird, wo bleibt es?

Die Frage ist für das Haar außerordentlich leicht zu beantworten, denn wir finden es — neben dem diffusen Pigment UNNAS (1883) in den verhornten Zellen der Rinde wieder, wo es genau in der gleichen Form der Granula reihenförmig entlang den Fibrillen angeordnet liegt.

In der Epidermis aber ist es zwar bei dunkel pigmentierten Rassen (Abb. 18) im ganzen Stratum germinativum und auch manchmal noch im Stratum granulosum zu finden, aber nur ein verschwindend kleiner Teil in der Hornschicht. Bei hellen Rassen überschreitet es aber fast nie die Grenze des Stratum basale. Weshalb umgreifen die LANGERHANSSchen Zellen mit so vielen Fortsätzen die über ihnen liegenden Zellen? Der mehrfach aufgetauchte Gedanke, es könnte das Pigment in ungefärbte Abbauprodukte übergeführt werden, hat bisher nirgends eine Bestätigung gefunden (GANS und LUTZ 1925). Am Haar läßt sich nun der Vorgang der Pigmentwanderung recht gut verfolgen, was auf der Abb. 16 leider nur zum Teil zu sehen ist. Die weit verzweigten Melanoblasten umgreifen (b) überall die dopanegativ reagierenden Zellen (Zone 1). In der Zone, die etwas oberhalb der Papille beginnt (Zone 2), liegt Pigment in Form von Granulis am Rande aller Zellen der Rinde, besonders an ihrem oberen Rande kappenförmig über dem Kern. Etwa von dem Augenblick an, in dem die Zellen verhornt sind, liegt das Pigment gleichmäßig in ihnen verteilt in reihenförmiger Anordnung. Zone 1 und 2 lassen sich nur an Präparaten gut erkennen, die nur mittelstarke Dopareaktion gegeben haben. Die Einzelheiten der Zone 2 und 3 zu erkennen, gestattet auch jedes einfach gefärbte Präparat.

An der Epidermis hat MASSON (1921) den Vorgang der Pigmentabgabe genau beschrieben. Jede LANGERHANSSche Zelle hat sozusagen ihr eigenes Versorgungsgebiet. Sie liegt im Mittelpunkt der Grundfläche eines über ihr errichteten Zylinders von mehr oder weniger großem Durchmesser, dessen Inhalt eine Gruppe von Zellen der Keimschicht bildet. Je weiter der Hornschicht zu eine solche von einem LANGERHANSSchen Zellfortsatz umarmte Zelle aufsteigt, desto länger wird dieser mitwandernde Fortsatz. Er bricht ab, wenn die Zellen das Stratum granulosum erreicht haben und bleibt auf ihr als Pigmenthaube liegen, wenn er nicht in die Zelle eingedrungen ist und oberhalb des Kernes sichtbar wird. Die Mehrzahl der Zellen scheint auf diese Weise noch kurz vor der Verhornung ein Stück der LANGERHANSSchen Zelle in sich aufzunehmen. Jedenfalls sind nur die Zellen des Stratum germinativum pigmentiert, die von einem Fortsatz der LANGERHANSSchen Zellen „inokuliert“ sind (BORREL 1925). So besteht also

eine enge histophysiologische Verbindung zwischen den Melanoblasten der Keimschicht und ihren übrigen Zellen. In der Literatur sind sonst keine so eingehenden Beschreibungen zu finden. Es ist deshalb auch nie die Frage erörtert worden, ob aus diesem aufgenommenen Stück etwa das diffuse Hornpigment UNNAS (1883) werden kann (Abb. 18).

Nach dieser Auffassung müßte man die LANGERHANSschen Zellen als eine Art Klastmatocyten auffassen.

Die französische Schule hat weiter einen ununterbrochenen Zusammenhang zwischen den Endothelzellen in kleineren Gefäßen des Coriums und den LANGERHANSschen Zellen nachgewiesen. Zumal an pathologischen Bildungen (Xan-



Abb. 18. Schnitt durch das Praeputium eines Negers. Lithion-Carmin-Färbung. Vergr. 310fach. Rete Malpighi stark pigmentiert, besonders im basalen Abschnitt. Melaninkörnchen im Kuppenanteil der Zellen und hauptsächlich um den Kern gelagert. Pigment bis ins Stratum granulosum. Im Bindegewebe Chromatophoren (C).  
(Nach KYRLE.)

thom u. a.) konnten sie sehen, daß diese letzteren geradezu Fetttröpfchen aus den Xanthomzellen schöpften, und sie an Zellen der Keimschicht weitergaben (PAUTRIER zit. nach BORY, MASSON 1921). Das Ergebnis ihrer hier weiter nicht anzuführenden Beobachtungen ist jedenfalls, daß ein cytoplasmatischer Zusammenhang zwischen den Zellen der Keimschicht über die LANGERHANSschen und Bindegewebszellen bis an die Endothelien besteht, so daß dem Blute entstammende Lipide intracellulär in die Epidermis gelangen können. Der Weg kann aber auch hier in umgekehrter Richtung gegangen werden, es können Produkte oder Abbaustoffe der Epidermis auf diese Weise ins Corium gelangen. Aus diesem Grundé hat MASSON (1921) die Melanophoren der oberen Lagen

des Coriums „Cellules amboceptorices“ genannt. Besteht diese Auffassung, die CIVATTE (1924) bestätigt hat, zu Recht, so käme den LANGERHANSschen Zellen und den Melanophoren neben ihrer Bedeutung als Pigmentbildner und -träger noch eine trophische Funktion zu, ob allerdings auch an normaler Haut, ist fraglich.

Im übrigen hat schon HUECK (1920) darauf hingewiesen, daß die pigmenthaltigen Coriumzellen ein syncytiales Netz bilden, das mit den Dendriten der LANGERHANSschen Zellen in Verbindung steht.

Hier wäre also ein cytoplasmatischer Weg gegeben, auf dem das Pigment der Epidermis ins Corium gelangen könnte. Die BLOCHSche Schule, vor allem aber MIESCHER (1922) hat aber immer wieder betont, daß nur die durch irgendwelche Reize geschädigte Epidermiszelle ihr Pigment abgibt, weil sie durch die Schädigung pigmentinsuffizient geworden ist. So gibt auch erst das sich ablösende Haar Pigment an die Papille ab. MIESCHER (l. c.) glaubt, daß das Epidermispigment gelöst ins Corium gelangt und gelöst von Bindegewebszellen aufgenommen wird. Mit Injektionen von Dopamelanin in physiologischer Kochsalzlösung und anderen Mitteln gelang es ihm, „künstliche Chromatophoren“ herzustellen. Die Lösbarkeit des Melanins im Gewebssaft ist aber bisher nicht erwiesen. Ganz im Gegenteil: Pigment kommt ungelöst im Saftstrom vor und wird normalerweise in die Lymphknoten gebracht. Entscheidend war hier die Entdeckung LIGNACS (1923), der an jeder untersuchten Leiche Pigment in den Inguinalknoten fand. KEYE (1923) konnte bei Pferden nachweisen, daß auch der Transport des Pigments in die Lymphknoten durchaus der übliche Weg ist. SCHMORL (1893) gelang derselbe Nachweis bei Negern und Mulatten. MEIROWSKY und seine Schüler vertreten, fußend auf diesen Ergebnissen, den Standpunkt, daß „das Pigment der Epidermis durch das Corium in die Lymphdrüsen abströmt“ (MEIROWSKY 1923). Pigmentierte Coriumzellen können wohl Chromatophoren sein, aber praktisch spielt das nur eine sehr geringe Rolle. In allen Fällen, in denen der Abtransport des Pigments in die Lymphbahnen nachgewiesen wurde, waren pigmentierte Bindegewebszellen gar nicht oder nur in geringer Anzahl zu sehen. Deshalb steht die MEIROWSKYSche Schule auf dem Standpunkt, daß alle pigmentierten Zellen des Coriums Melanoblasten sind, unbeschadet der Tatsache, daß sie „gelegentlich“ auch einmal Pigment phagozytieren können.

Es läßt sich nicht bestreiten, daß FISCHLS Untersuchungen an *Amphibien* (1920), K. TOLDTS an *Affen* (1914), KUKLENSKIS an *japanischen Seidenwurmern* (1916) einwandfrei die melanoblastische Fähigkeit der Bindegewebszellen ergaben.

Als ganz gesichert kann also nur der Lymphweg gelten, er stimmt auch überein mit den von BOBY (1925) u. a. beschriebenen Befunden. Die Rolle der sogenannten oberen Coriumzellen ist noch ungeklärt. Man muß GANS (l. c.) zustimmen, wenn er sagt, daß man vor der endgültigen Klärung der Frage den Ausdruck Melanophoren für diese Zellen lieber nicht gebrauchen sollte. Zwischen den beiden sich gegenüberstehenden Auffassungen vermittelt in gewissem Sinne die Ansicht der französischen Autoren.

Zweitens: Wenn in der Basalschicht der Epidermis Pigment gebildet wird, wo kommt es her?

Es ist noch nicht allzu lange her, daß man nur mesodermalen Zellen die Fähigkeit, Pigment zu bilden, zusprach (KÖLLIKER 1887, AEBY 1885, RIEHL 1884, EHRMANN 1894). Alles in der Epidermis sichtbare Pigment sollte somit von mesodermalen Chromatophoren dort hingebraucht sein. Es hat sich aber an den verschiedensten Objekten gezeigt, daß beim Menschen die verzweigten

Zellen der Epidermis nichts mit den Coriumzellen gemeinsam haben. Sie entstehen unabhängig von ihnen, selbst wenn die letzteren gar nicht vorhanden sind. Neben den eben besprochenen Ergebnissen der Dopareaktion von BLOCH, die ihn eine Zeitlang veranlaßten, von einer Ektodermspezifität seines Farbstoffes zu sprechen, war es vor allen Dingen ein Versuch von MEIROWSKY (1909), der die Epidermiszellen als Melanoblasten erscheinen ließ. Er bewahrte ein Stück normaler menschlicher Haut bei hoher Temperatur in einer feuchten Kammer auf. Das reichlich entstehende Pigment konnte nicht aus dem Corium eingewandert sein, weil bei der verwendeten Temperatur alles Zelleiweiß geronnen war. Das Pigment konnte nur in der Epidermis gebildet sein. Beweisend ist dieser Versuch ebensowenig, wie seine Behauptung, die Pigmentvorstufen stammten von Kernkörperchen ab. Unter bestimmten Belichtungs- und Druckreizen sah er eine Zunahme der Kernkörperchensubstanz, ihren Austritt ins Cytoplasma und Umwandlung in Pigmentkörper und Körnchen. Diese Umwandlung trat aber durchaus nicht regelmäßig ein. Mit ihm hat RÖSSLE (1920) — wenigstens in Nucleosarkomen — eine vermehrte Bildung von Nucleolarsubstanz als Quelle des Pigments angesehen. v. SZILY (1911) und JARISCH (1891) hielten das Chromatin für die Pigmentmuttersubstanz. Da aber MEIROWSKY (1909) gerade dieses immer unverändert erhalten sah, lehnte er diese Ansicht ab. HUECK (1920) wiederum gibt zu, daß Kernkörperchen ins Cytoplasma übergehen, sieht in ihnen aber die farblosen Granula, an die sich der melanotische Farbkörper erst anlagert oder überhaupt Substanzen, die an der Bildung des Chromidialapparates beteiligt sind. Man wird bei diesen Beobachtungen lebhaft an die Rolle erinnert, die dem Kern für die Bildung der Keratohyalingranula zugewiesen war. Bewiesen ist die Beteiligung des Kerns bisher nicht, zumal sich an Explantaten Pigment ohne Kernbeteiligung bildete.

Neben diesen Autoren, die in dem Kern den Pigmentbildner der Zelle sehen, steht eine ganze Reihe von Forschern, die dem Cytoplasma allein diese Fähigkeit zuschreiben. Schon v. SZILY (1911) hatte geglaubt, daß sich das Cytoplasma durch Lieferung eines Fermentes an der Herstellung des Pigmentes beteilige. Aber vor allem durch BLOCHS (1917) Untersuchungen brach sich der Gedanke Bahn, daß nur das Cytoplasma als Pigmentbildner anzusehen sei. Wie das schon früher KROMAYER (1893) und CARNOT (1896) angenommen hatten, so wurde diese Ansicht von GANS (1925), LIGNAC (1921—22), FRITZ (1917) und MIESCHER (1919, 1922, 1923) bestätigt. KROMAYER nimmt unter diesen Autoren insofern eine Sonderstellung ein, als er das Pigment aus zerfallenden Epithelfasern entstehen läßt.

Leider lassen die physiologischen Arbeiten noch keinen Schluß auf die Bedeutung des Pigmentes beim Menschen zu. Es ist wohl keine Frage, daß wir in den Pigmentzellen eine Art Exkretzellen zu sehen haben, und daß in diesem Sinne die Pigmente als Stoffwechselprodukte anzusehen sind. Das sind Gedanken, die schon MAYER (1892) äußerte, die aber in letzter Zeit vor allen Dingen auch durch J. W. SCHMIDTS Untersuchungen an Tieren (1924) (Guanophoren) erneut an Bedeutung gewonnen haben.

Auf die zahlreichen chemischen Untersuchungen ist hier nicht der Platz einzugehen, auch die Annahme BLOCHS (1917), daß die Pigmentvorstufe den Epidermiszellen aus den Körpersäften zugeführt wird, kann hier nicht kritisch gewürdigt werden. Alles in allem stehen die morphologischen Befunde, die eine autochthone Entstehung des Pigments in den Zellen beweisen wollen, noch auf recht schwachen Füßen. Zu diesen Unsicherheiten gesellt sich nun noch der Umstand, daß der Dopareaktion bei weitem nicht überall die Bedeutung beigemessen wird, die die BLOCHSche Schule ihr beilegt. Daß der negative Ausfall der Reaktion in

den oberen Zellen des Coriums im Gegensatz zu den tiefen Coriumzellen dazu zwingt, Melanophoren von Melanoblasten zu unterscheiden, hat vielfach Widerspruch erregt. MEIROWSKY gibt zwar durchaus zu, daß die Coriumzellen phagocytieren können, schreibt ihnen aber außerdem noch die Fähigkeit der Pigmentbildung zu. Daß sie auf Dopa nicht ansprechen, ist ihm und SCHMIDT (1919) ein Beweis, das hier vorhandene Pigment für einen chemisch ganz anders gearteten Farbstoff zu halten. Dafür spricht durchaus die grobkörnige Form des Pigments.

Die Dopareaktion fällt — worauf übrigens BLOCH (1917) selbst als erster hingewiesen hat, auch noch an anderen als den genannten Stellen positiv aus (wieder nur im Bereich der Haut): an den Granulis der Leucocyten, den Schweißdrüsen, am Keratohyalin, manchmal an Mastzellen und an roten Blutkörperchen, wenn sie in Formalin fixiert waren. BLOCH (1924) hat diesen Tatsachen gegenüber gesagt, daß das Dopa eine an und für sich sehr leicht oxydable Substanz ist, die nicht nur durch Dopaoxydase, sondern auch durch alle möglichen anderen chemischen und fermentativen Oxydationsmittel oxydiert wird. Er hält seine Theorie, wie mir scheint, mit Recht, durch die oben erhobenen Befunde nicht für widerlegt. Eine andere Frage ist es allerdings, ob das die Dopareaktion positiv machende Agens ein Ferment ist (HEUDORFER 1921, LEMMEL 1921, LIGNAC 1921). Denn auch nach Formolfixierung und an jahrelang aufbewahrter Haut konnte die Schwarzfärbung oder eine Vermehrung des vorhandenen Pigments erzielt werden. Nachdem aber MIESCHER (1921) an künstlichem injiziertem Melanin die gleiche Reaktion hat hervorrufen können, müssen diese Einwände anders erklärt werden.

Auf andere, weitere Einwände einzugehen, kann nicht unsere Aufgabe an dieser Stelle sein. Es läßt sich zusammenfassend sagen, daß das Wesen der Dopareaktion noch nicht geklärt ist, und daß es noch vieler chemischer Vorarbeiten bedürfen wird, Klarheit in diese außerordentlich vielgestaltete Zelltätigkeit zu bringen. Trotzdem hat die Dopareaktion die Pigmentforschung in den letzten Jahren erheblich gefördert, und selbst wenn sie nicht das erfüllen sollte, was BLOCH von ihr erwartet, so hätte sie eine grundlegende Bedeutung als Oxydase-reaktion. An absolut spezifische Oxydasen glaubt die moderne Fermentforschung heute nicht mehr recht, es treten dafür anscheinend metallische Katalysatoren als oxydationsbeschleunigende Agentia auf den Plan (zit. nach MEIROWSKY 1923).

## V. Die Drüsen der Haut.

### 1. Aprokine und ekkrine Drüsen.

Es wäre verfehlt, eine Einteilung aller Hautdrüsen nur auf Grund der beim Menschen vorkommenden Formen vorzunehmen. In allen Klassen der Wirbeltiere kommen so unendlich viele und verschiedene Gestaltungen vor, daß nur die Kenntnis dieser Mannigfaltigkeit eine zweckdienliche Einteilung ermöglicht. Außerdem sind die Hautdrüsen des Menschen durchaus nicht etwa die am höchsten differenzierten. Noch bis vor wenig Jahren herrschte auch auf diesem Gebiete eine beträchtliche Verwirrung, die erst durch die umfassende und entscheidende Arbeit von SCHIEFFERDECKER (1922) beseitigt worden ist.

#### Historisches.

1826 hat EICHHORN das Vorkommen von Talgdrüsen bestritten, 1827 gelang es aber H. F. WEBER sie überall, Handteller und Fußsohle ausgenommen, festzustellen. 1833 entdeckte PURKINJE die Schweißdrüsen. Es war dann, wie es am ganzen übrigen Körper auch geschah, die Form der Drüsen für eine Einteilung maßgebend geworden: man unterschied tubulöse und acinöse Drüsen. Gerade an der Haut aber verfiel man in den Fehler, daß man dem Acinus in jedem Fall die Produktion von Talg, dem Tubulus die von Schweiß

zuschrieb. Sehr bald wurde auf Misch- und Übergangsformen aufmerksam gemacht (GEGENBAUR 1878), und GRAFF (1879) beschrieb tubulöse Drüsen, die ein fettiges Secret liefern. Einen wesentlichen Schritt tat RANVIER, als er das Verhalten der Drüsenzellen bei der Secretion als Maßstab für die Einteilung benutzte. Holokrine Drüsen sind solche, deren Secret aus zerfallenen ganzen Zellen besteht, merokrine Drüsen lassen an ihren Drüsen während der Tätigkeit keine Veränderung erkennen, sie stoßen ihr Secret ab, ohne selbst dabei zugrunde zu gehen. v. EGGELING verwarf gleichfalls die Einteilung nach dem Secret (in Talg- und Schweißdrüsen) und nach der Form (in acinöse und tubulöse). Er berücksichtigte neben der Art der Secretbildung das Verhalten des Epithels zum Lumen und ging damit über RANVIER hinaus. Er unterschied nekrobiotisch secernierende, zeitweise kanalisierte, holokrine Hautdrüsen und vital secernierende, immer kanalisierte, merokrine Drüsen. Während zur ersten Gruppe die Talgdrüsen gehören, zählen zur zweiten die Schweißdrüsen und auch die Milchdrüsen.

Ohne auf die zahllosen Arbeiten einzugehen, die immer wieder auf Unterschiede innerhalb der großen Gruppe der merokrinen Drüsen hinweisen, sei hier sofort erwähnt, daß den entscheidenden Schritt SCHIEFFERDECKER (1922) tat, als er innerhalb der merokrinen Drüsen zwei große Untergruppen erkannte. Er baute insofern auf v. EGGELING (1904) auf, als auch er die morphologischen Vorgänge bei der Secretion der Einteilung zugrunde legte. Ein Teil der merokrinen Drüsen sondert ein flüssiges oder aus kleinen kolloidalen Körperchen bestehendes Secret ab, ohne daß auch nur ein Teil der Zellen selbst dabei mit zugrunde geht. Das sind die „ekkrinen Drüsen“ oder kurzweg „e-Drüsen“. Der andere Teil der Drüsen stößt als Secret einen Teil der Zelle selbst ab. Das sind die „apokrinen Drüsen“, kurzweg a-Drüsen. Es ist durch diese Einteilung mit einem Schlage Licht in die bisher verwirrende Fülle von Einzelheiten gebracht worden. Sie wurde auch der hier folgenden Schilderung zugrunde gelegt, wie sie auch schon in die Lehrbücher übergegangen ist.

SCHAFFER (1923/24) hat uns aber Drüsenformen kennen gelehrt, die auch in diesem Schema nicht unterzubringen sind. Aufbauend auf den hier erwähnten Untersuchungen hat er als weiteres Einteilungsprinzip die Ein- oder Mehrschichtigkeit des secernierenden Drüsenepithels hinzugefügt und die Begriffe der monophyten und polyphyten Drüsen geschaffen.

Vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus hat JESS (1896) eine Einteilung versucht. Die unmittelbar aus der Epidermis hervorsprossenden Drüsen nennt er primäre, die aus der äußeren Wurzelscheibe vorwachsenden sekundäre. Es gibt aber zu viele Abweichungen von diesem Schema, so daß es ungeeignet erscheint.

Zur Nomenklatur hat SCHIEFFERDECKER selbst vorgeschlagen, die Talgdrüsen „Haardrüsen“ zu nennen, da sie „augenscheinlich eine ganz besonders nahe Beziehung zum Haare besitzen. SCHAFFER glaubt, daß die Talgdrüsen primitiver als die Haare und erst sekundär zu ihnen in Beziehung getreten sind, während MAURER (1895) annimmt, daß die Talgdrüsen sich erst im Dienst der Haare entwickelt haben. Es ist auch einwandfrei erwiesen, daß unmittelbar an der Epidermis oder sogar in ihr Talgdrüsen entstanden sind (ANDRY 1899, HEUSS 1900, DELBANCO 1905, RIBBERT 1904). Andererseits kennen wir an den kleinen Schamlippen, der Eichel und Vorhaut, Lippe, Mundhöhle und am Warzenhof freie Talgdrüsen. Zwar besagt das heutige Fehlen der Haare nicht, daß die Talgdrüsen nicht die Überbleibsel früherer Haare sind und daß nur sie aus dem primären Epithelkeim entstehen, während alle anderen Anlagen schon embryonal sich rückbilden. Aber freie Drüsen kommen nun einmal im postfetalen Leben häufig vor, und so scheint es mir geboten, den Namen Talgdrüsen beizubehalten. Aus demselben Grunde hat sich auch der von UNNA (1883) vorgeschlagene Name „Haarbalgdrüsen“ nicht eingebürgert. Die Namen apokrin und ekkrin sind sehr gut gewählt und außerordentlich brauchbar sind die Abkürzungen a- und e-Drüsen. Der von SCHIEFFERDECKER (1922) für a-Drüsen auch angewendete Name „Stoffdrüsen“ scheint mir dagegen weniger geeignet zu sein. Er soll besagen, daß das Secret solcher Drüsen sehr stoffreich ist. Daß aber diese Stoffe durchaus nicht nur Nährstoffe zu sein brauchen, wie die Milch, sondern sicher auch Giftstoffe sein können, ist in dem Namen nicht enthalten. Ob die von SCHIEFFERDECKER eingeführten Namen endgültige sein werden, ist noch nicht zu sagen. Für die überwiegende Mehrzahl der Hautdrüsen sind sie jedenfalls außerordentlich brauchbar, denn es sind in ihnen enthalten Unterschiede der Entwicklung, der Art der Secretion und des Vorkommens.



BRINKMANN (1923/24) ist mit der scharfen Trennung der apo- und ekkrinen Drüsen nicht einverstanden, die er durchaus für verwandt hält, während SCHIEFFERDECKER (l. c.) der Ansicht ist, daß sie bei Säugern, genau so wie in der Haut, auch an anderen Körperstellen vorkommen; sie sind nur „zufällig auch an der Haut“, eine Verwandtschaft besteht nicht. Ich schließe mich im folgenden ganz der von SCHIEFFERDECKER gegebenen Einteilung an.

Der histologischen Beschreibung seien zunächst einige Bemerkungen entwicklungsgeschichtlicher und allgemeiner Art vorausgeschickt. Die ekkrinen Drüsen wachsen bei Embryonen im 5. Monat unmittelbar aus der Epidermis hervor, immer ohne Beziehung zur Haaranlage. DE MEIJERE (1895) nimmt ein bestimmtes Verhältnis zu den Haargruppen an, SCHIEFFERDECKER (l. c.) hält aber die Anordnung für eine zufällige. BRINKMANN (1923/24) rechnet sie nach Untersuchungen an *Chironectes* dem Haarbezirk (PINKUS 1910) zu. Ihr Ende ist leicht kolbig verdickt und knäuelnd sich im Corium auf. Vom 7. Monat an besteht ein Lumen. Das Knäuel der e-Drüsen ist meist sehr stark gerollt und eng, das der a-Drüsen ist im allgemeinen lockerer und weniger gewunden.

Die apokrine Drüse dagegen ist stets an den Haarbalg gebunden (ALZHEIMER 1888, KÖLLIKER 1889, GEGENBAUR 1878, HENLE 1876 u. a.). Es bestehen zwischen der großen Schweißdrüse, der Talgdrüse und dem „Wulst“ (STÖHR 1903) immer ganz bestimmte Lagebeziehungen derart, daß diese drei Ausstülpungen stets in der hier eben eingehaltenen Reihenfolge von der Epidermis nach dem Corium zu entstehen, meist nur an der unteren Haarseite, oft auch beiderseits. Das ist an verschiedenen Körperstellen durchaus ver-

schieden. Daß alle Anlagen zu wirklich tätigen Gebilden auswachsen, kommt nur in seltenen Fällen vor. SCHIEFFERDECKER (1922) tritt für den von MARKS (1895) eingeführten Namen „primärer Epithelkeim“ ein, der besagen soll, daß an die ersten Anlagen des Haares epitheliale Sprossen auch für andere, meist drüsige Gebilde gebunden sind. Dieser primäre Epithelkeim sieht aber an verschiedenen Körperstellen keineswegs gleich aus. Drei einfache Schemata, verändert nach Abbildungen von MARKS (1895), ALZHEIMER (1888) und PINKUS (1926) und der Befund an einem eigenen Präparat mögen die Zahl und die

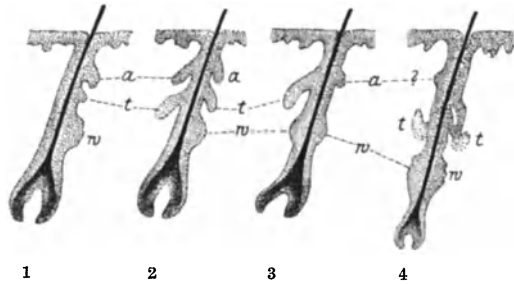


Abb. 19. Verschiedenartige Ausbildung der Haaranhänge. Schematisiert. 1 Primärer Epithelkeim nach MARKS. 2 Äußerer Gehörgang eines Embryo nach ALZHEIMER. 3 Unterschenkel einer erwachsenen Frau nach PINKUS. 4 Äußerer Gehörgang eines Hingerichteten.

Lage der einzelnen Drüsenkeime zueinander erläutern (Abb. 19). Man sieht, daß sowohl die Anlage der a- und Talgdrüsen als auch des Wulstes doppelseitig sein kann, daß aber anscheinend niemals an einem Haar alle Anlagen gleichzeitig ausgebildet sind (vgl. auch Abb. 31 S. 83). Sehr häufig bilden sich einzelne Anlagen wieder zurück. In der Parotisgegend eines menschlichen Embryos von 6—7 Monaten fand z. B. SCHIEFFERDECKER (l. c.) lange, schon mit Knäueln versehene a-Drüsen, während solche bei Erwachsenen an dieser Stelle niemals mehr zu finden waren. Wenn auch die a-Drüse mit ihrem Ursprung an den primären Epithelkeim gebunden ist, so kann ihr Endstück an das distale Ende des Haartrichters oder auch ganz neben ihm in die Epidermis verlegt werden. Es wird, wohl durch Zugspannungen veranlaßt, oft der Haarbalgtrichter zum Teil wieder in die Epidermis einbezogen. Woher es kommt, daß an ein und demselben Ausgangsmaterial, den Keimzellen der Epidermis, zwei ihrem Incret nach so völlig verschiedene Drüsen entstehen, ist einstweilen unerklärlich. SCHIEFFERDECKER nimmt an, daß das Epithel des Haarkeimes gegenüber den Basalzellen der Epidermis schon besonders differenziert ist. Morphologisch können wir aber einen derartigen Unterschied nicht erkennen. Postfetale Neubildungen von Schweißdrüsen wird von SALISKY (1925) angenommen, scheint mir aber nicht erwiesen.

E-Drüsen finden sich über den ganzen Körper verbreitet, an Handteller und Fußsohle beherrschen sie allein das Feld. Nur an der Glans penis und im größten Teil der inneren Lamelle des Präputiums, am Trommelfell und unter den Nägeln fehlen sie.

Die a-Drüsen sind die phylogenetisch älteren und werden anscheinend langsam zurückgedrängt. Sie kommen vor in der Achselhöhle, am Warzenhof, am Mons veneris, am Bauch und in der Leistenbeuge, in den Labia majora und

am Damm<sup>1</sup>). Zu ihnen gehören ferner die MOLLschen Drüsen des Augenlides, die Ceruminaldrüsen des äußeren Gehörganges und die Circumanaldrüsen.

Bei Tieren sind Hautdrüsenorgane außerordentlich weit verbreitet. SCHIEFFER-DECKER glaubt an bestimmten Hautstellen auch des Menschen Reste solcher Hautdrüsenorgane vor sich zu haben, die nicht immer mehr so scharf begrenzt sind wie bei Tieren, aber meist aus denselben Elementen aufgebaut sind, wie dort. Er spricht daher von einem Achselhöhlen-, Mammар-, Circumanal- und Gehörgangsorgan (Ohrenschmalzorgan oder Organ des äußeren Gehörganges). SCHAFFER (1926) hat dem, bis zu einem gewissen Grade, noch das Präputial- bzw. Scrotal-, das Orbital bzw. Lidorgan und das Lippenorgan hinzugerechnet. Bei einem Australier konnte SCHIEFFERDECKER (1921) in der Haut der Parotisgegend ein rudimentäres Hautorgan feststellen, in dem auffallend große und dicht stehende Talgdrüsen mit a- und e-Drüsen gemischt waren. In diesem Zusammenhang ist es besonders interessant, daß er auch bei einem 6—7 monatlichem Embryo hier, an der Stelle des bei

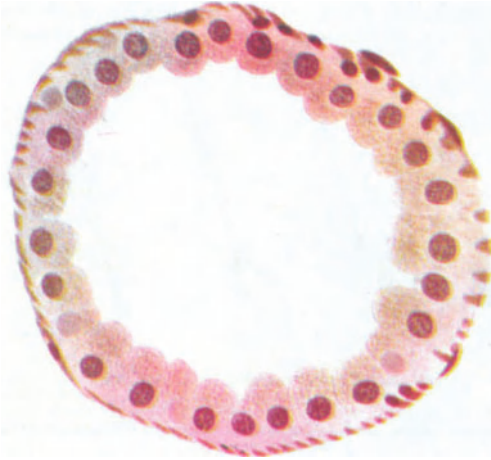


Abb. 20. Deutsche Frau, Achselhöhle, a-Drüse, Querschnitt durch den Drüsengang (Ampulle), zum Teil mittelhohe Epithelzellen, zum Teil solche, die zu Auswuchszellen auszuwachsen im Begriffe stehen. Außen Muskelfasern. Vergr. 520 fach. (Nach SCHIEFFERDECKER.)



Abb. 21. Deutsche Frau, Achselhöhle, a-Drüse, Querschnitt durch den Drüsengang (Ampulle), Auswuchszellen (Papillarzellen), außen deutliche Muskelfasern, oben durchschimmernde Kerne der tiefer gelegenen Epithelzellen. Vergr. 520 fach. (Nach SCHIEFFERDECKER.)

Tieren vorkommenden Juxtaauricularorganes, a-Drüsenanlagen fand. Allen den an diesen Stellen vereinigten Drüsengruppen ist gemeinsam die Erzeugung von Individual-, Geschlechts- und Rassengerüchen. Diese sind bei niederen Rassen stärker entwickelt, als bei höheren, beim weiblichen Geschlecht stärker als beim männlichen.

Da sich die a-Drüsen an den verschiedenen Stellen des Körpers nur unwesentlich voneinander unterscheiden, seien ihre Eigentümlichkeiten im Zusammenhang und im Vergleich mit den e-Drüsen besprochen. Kennzeichnend für alle a-Drüsen ist die Abstoßung, Decapitation (HEIDENHAIN 1907) eines in das Lumen vorgefüllten Cytoplasmalappens (blasenförmige Secretion HENSCHEN 1904, kuppenförmige Secretion BRINKMANN 1923/24), Abb. 22—23. Das erste sichtbare Zeichen der Secretion sind einige Granula über dem Kern, die immer mehr an Zahl zunehmen und dadurch die bisher niedrige Zelle in die Zylinderform zwingen. Durch Granulierung und stärkere Färbung hebt sich die Zunge immer vom Cytoplasma ab. Durch irgendwelche Umsetzungen, wahrscheinlich durch Verflüssigung der

<sup>1</sup>) Die Drüsen des Warzenhofes sind der Brustdrüse sehr ähnlich gebaut. In seltenen Fällen gehen sogar ihre Ausführungsgänge in die der Brustdrüse über (MANZI und d'AGOSTINO 1922).

Granula, entstehen mehr oder weniger große Vacuolen oder Bläschen (Achseldrüsen, MOLLsche Drüsen), die mit der Zunge abgeschnürt werden. Danach zeigt sich am freien Rande der Zelle eine Crusta (Cuticula BRINKMANN l. c.), die beim Auftreten der Granula wieder verschwindet. Die abgeschnürte Zunge ist noch eine Zeitlang als mehr oder weniger kugeliges Gebilde im Lumen zu sehen (Abb. 23). Hin und wieder, in der Brustdrüse sogar fast regelmäßig, tritt in die „Kuppel“, die abgetrennt wird, ein Kern ein, der nach einer amitotischen Zellteilung lumenwärts gewandert war. Eine starke Vermehrung der Kerne scheint allen a-Drüsen eigentümlich zu sein. Bei Wiederkäuern hat BRINKMANN (l. c.) einmal 22 Kerne in einer Zelle gefunden. Beim Menschen allerdings gehören so viele Kerne zu den seltenen Befunden. Trotzdem glaubt SCHIEFFERDECKER (1922), daß im Secret der a-Drüsen in vielen Fällen Kernsubstanz enthalten ist. Ob ein Kern unversehrt mit der Cytoplasmazunge abgestoßen wird oder schon vorher aufgelöst wird, erscheint für die Art des Secretes gleichgültig zu sein. Bezeichnend

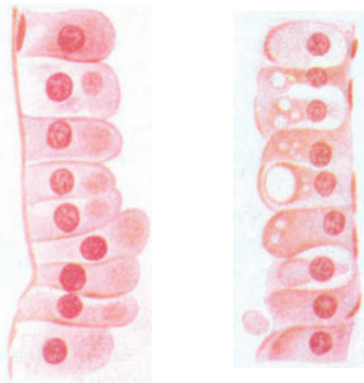


Abb. 22. Deutsche Frau, Achselhöhle, a-Drüse, Längsschnitt durch einen Drüsengang (Ampulle), hohe Epithelzellen, die zu Auswuchszellen auswachsen; in den nach dem Lumen gerichteten Abschnitten derselben liegen zum Teil dunklere, körnige, kugelförmige Massen, zum Teil Vakuolen, rechts unten ein Stück eines abgestoßenen oder abgeschnittenen Auswuchses frei im Lumen. Außen lange Muskelkerne. Vergr. 520fach. (Aus SCHIEFFERDECKER.)



Abb. 23. Deutsche Frau, Achselhöhle, ein Stück eines Schrägschnittes aus dem Drüsengang (Ampulle) einer a-Drüse. Auswuchszellen und abgestoßene Auswüchse im Lumen. Außen Muskelfasern. Vergr. 520fach. (Aus SCHIEFFERDECKER.)

für alle a-Drüsen ist es jedenfalls, daß sie Kernsubstanz mit ausscheiden. Es ist sehr wohl möglich, daß unter dem Einfluß des Nervensystems wechselnde Mengen davon ausgeschieden werden. Die Behauptung HOLMGRENS (1922,) daß die a-Drüsen der Achselhöhle zeitweilig auch holokrin secernieren, weil man in ihnen vielfach ganze, abgestoßene Zellen findet, ist wohl nicht stichhaltig. SCHIEFFERDECKER (l. c.), WEIL (1911), SCHAFFER (1923/24), HAMPERL (1923) und DISSELHORST (1913) haben dieselbe Beobachtung gemacht, sie aber für nicht beweisend gehalten, da in ganz frisch fixierten Präparaten niemals dieser Befund erhoben werden konnte.

Nicht alle Zellen des secernierenden Teiles sind dauernd in Tätigkeit. Auf einem Querschnitt findet man fast platte, ruhende Zellen neben zylindrischen und solchen mit zungenförmigen Lappen (Abb. 23 u. 26). Je nach der Tätigkeit eines Drüsenabschnittes ist sein Lumen leer oder erfüllt von mehr oder weniger veränderten Cytoplasmateilen (Abb. 26 S. 65). Über die Art des Secretes sagt dieser Secretionsmodus nicht das geringste aus. Das Cytoplasma der a-Drüsenzellen ist nach Fixierung in Formol und Färbung mit Eosin deutlich röter als das in den e-Drüsen. Die secernierende Zelle mit ihrem Kern geht bei diesem merokrinen Secretionstypus nicht zugrunde. Infolgedessen ist in jeder Drüse leicht

ein ganz bestimmter Cyklus festzustellen. Nach der Dekapitation ist die im allgemeinen zylinderförmig erscheinende Zelle ganz flach und niedrig geworden. Ihr freier Rand erscheint jetzt scharf, er färbt sich stärker und scheint manchmal durch einen cuticulaartigen verdichteten Cytoplasmastreifen verstärkt. Nach einer gewissen Zeit streckt sich die Zelle wieder zur Zylinderform und das freie Ende beginnt wieder die Veränderungen zu zeigen, die zur „blasenförmigen Secretion“ (HENSCHEN 1904) führen. Es kann übrigens auch vorkommen, daß der Inhalt des Auswuchses das Cytoplasma durchbricht, anstatt mit ihm zusammen abgeschnürt zu werden. In den Zellen konnte ein GOLGISches Binnennetz nachgewiesen werden<sup>1)</sup>. Häufig sieht man das Epithel sich infolge von Muskelcontraction zu zottenähnlichen Bildungen erheben. Die Weite des Lumens wechselt stark, sie ist abhängig von der Höhe der secernierenden Zellen, der Masse des secernierten Stoffes und schließlich vom Contractionszustand des Myoepithels. Die a-Drüsen sind durchaus nicht immer stark geschlängelt, sie können manchmal fast gerade sein (MOLLsche Drüsen) oder ampullenartig erweiterte Säckchen bilden (SCHAFFER 1926). Um den secernierenden Teil liegt lockeres, kernreiches Bindegewebe.

HOLMGREN (1922) sah von der Muskelschicht her fadenförmige contractile Elemente zwischen den Drüsenzellen aufsteigen, die sogar die zungenförmigen Cytoplasmafortsätze erreichen konnten. Da demnach die a-Drüsen im Gegensatz zu den meisten anderen Drüsen ihr Secret nicht in einer Flüssigkeit gelöst enthalten, sondern ein sehr stoffreiches hervorbringen, hat SCHIEFFERDECKER (1922) sie geradezu „Stoffdrüsen“ genannt.

Bei den e-Drüsen wird durch den Secretionsvorgang die Form der einzelnen Drüsenzellen nicht verändert. Es wird meist angenommen, daß in ihnen nur Flüssigkeit ausgeschieden wird. Daß hin und wieder kleinste Tröpfchen ausgeschieden werden, soll eine Ausnahme sein. Doch hat UNNA (1898) darauf hingewiesen, daß die Knäueldrüsen Fett führen und zwar nicht nur die secernierenden Abschnitte, sondern auch die Ausführungsgänge und Schweißporen. Die Gänge sind, was in der Tat sehr häufig zu beobachten ist, bauchig aufgetrieben, was nicht durch Flüssigkeitsstau zu erklären ist. UNNA und GOLODEZ (1907, 1909) gelang es schließlich, das Fett des Knäueldrüsensecretis zu analysieren und seine Existenz einwandfrei festzustellen. Außerdem ließ sich Cholesterin in den Knäueldrüsen und ihren Ausführungsgängen chemisch und mikroskopisch in Form von Körnergruppen nachweisen. MELCZERS (1926) Untersuchungen haben ergeben, daß intravenös eingespritztes Carbamid nicht nur durch die Nieren, sondern auch durch die Schweiß-(e)-Drüsen ausgeschieden wird, in denen es sich in Form von Granulis zerstreut, manchmal auch in Vakuolen findet. Er hat damit — durch Fixierung von Hautstücken in Mercurinitrat mit Formol — morphologisch den Nachweis erbracht für die physiologisch längst bekannte Tatsache, daß über die Hälfte der festen organischen Substanzen des Schweißes aus Carbamid besteht. Das Cytoplasma selbst erscheint fast nie gekörnt. Zwischenzellige und binnenzellige Secrettröhrchen sind vorhanden. Das Epithel ist eher kubisch als zylindrisch, und enthält neben Fetttröpfchen und Pigmentkörnern eine große Zahl von Granulis. Ein ziemlich breiter Streifen verdichteten Cytoplasmas, das sich infolgedessen stärker färbt, schließt die Zelle gegen das Lumen ab.

Die e-Drüsen sind stets stärker aufgeknaeuelt als die a-Drüsen. Die Größe der Drüsen schwankt, wenn man verschiedene Körperstellen vergleicht. An den Pubes sind sie größer als in der Axilla, hier größer als in der Kopfhaut. SCHIEFFERDECKER (1922) fand den Querschnitt von e-Drüsen eines Kamerunnegers am Mons

<sup>1)</sup> In den Achseldrüsen stellte KÖLLIKER (1889) eine basale Längsstreifung fest. ZIMMERMANN (1898) und HOLMGREN (1922) fanden zwischen- und binnenzellige Secretkanälchen und Zentralkörper. Das Cytoplasma enthält oft Fett- und Pigmenttröpfchen.

pubis von 25, an der Axilla von 17—20, am Hals von 25, am Bauch von 18, am Kopf von 13—15 Zellen besetzt. Das Lumen ist immer glatt, wenn man auch manchmal im Innern kleine, rundliche, strukturlose Gebilde dem Rande der Zelle aufliegend finden kann. Eine Kernvermehrung zu Secretionszwecken kommt nicht vor. Im Gegensatz zu den gegen postmortale Veränderungen so empfindlichen a-Drüsen (SCHAFFER 1926), sind die e-Drüsen viel widerstandsfähiger. Sie sind von kräftigem Bindegewebe und auch von Fettgewebe umgeben.

Beiden Drüsen ist das von KÖLLIKER (1889) entdeckte Myoepithel eigen, das der Membrana propria unmittelbar aufliegt (Abb. 20—23, 26). Bei den a-Drüsen bildet es eine fast ununterbrochene Schicht, bei den e-Drüsen sind Zwischenräume zwischen den einzelnen Muskelfasern gefunden worden. Der Querschnitt der in ganz leichter Spiralwindung zur Längsachse der Tubuli verlaufenden Muskelzellen (HEYNOLD 1864, RANVIER 1879) ist dreieckig, der Kern liegt in der Spitze der Faser, dem freien Rand der Epithelzellen zugewendet. Durch feine Zellbrücken sind Muskelzellen und Epithelzellen miteinander verbunden (KOLLOSSOW 1898). Teilungen des secernierenden Drüsenabschnittes wurden von KÖLLIKER und RABL (1902) beobachtet.

Die secernierenden Zellen lassen regelmäßig einen, häufiger (66 vH) zwei Centalkörper mit Sphäre erkennen. Die Lage innerhalb der Zelle ist sehr verschieden. Am häufigsten liegt das Centrosom zwischen Kern und freier Fläche, selten unter dem Kern, oft seitlich (MELCZER 1924). In den Achseldrüsenzellen konnte MELCZER bei ungefähr 7 vH BALLOWITZsche Riesensphären feststellen.

Die Ausführungsgänge der beiden Drüsen (Abb. 24, 25) sind verschieden gebaut, was um so weniger wunder nimmt, als der einer a-Drüse immer an den Haarbalg gebunden, oder wenigstens embryonal gebunden gewesen ist, während die e-Drüse immer aus einem Epidermiszapfen herauswächst. Es ist also, wenn nicht sicher, so doch wahrscheinlich, daß das Ausgangsmaterial ein verschieden differenziertes war (SCHIEFFERDECKER 1922). Man kann an den Ausführungsgängen ein Anfangs-, Mittel- und Endstück unterscheiden. In beiden Drüsenformen beginnen die Anfangsstücke schon innerhalb des Drüsenknäuels. Der Übergang erfolgt oft plötzlich, wobei das Myoepithel in gewöhnliche Epithelzellen übergeht, die ebenso wie die der inneren Lage kubisch sind. Die Membrana propria des secernierenden Teils geht in eine elastische, sehr feine Membran über, der außen dünne Fibrillenbündel anliegen. Während sonst das Lumen des Ausführungsganges enger ist als das des secernierenden Abschnittes, findet man noch im Knäuel manchmal „auffallend große und helle Lumina, die schon zum Ausführungsgang gehören“ (SCHIEFFERDECKER l. c.). Da die Wand gerade dieses Abschnittes sehr dünn ist, muß er wohl dehnbar sein. Seine Bedeutung ist nicht klar. Da die Ausführungsgänge die M. arrectores kreuzen, könnte man an einem Rückstau des Secretes denken, oder an ein Sammelbecken. Ist das Anfangsstück aber sehr eng, dann ist es oft von Zellen begrenzt, die secretorische Fähigkeiten zu haben scheinen.

Im allgemeinen sind die Ausführungsgänge der a-Drüsen weiter als die der e-Drüsen, ihr Lumen glatter. Das der letzteren ist oft zackig, 6—16  $\mu$  weit, gestaltet. Das freie Ende der Epithelzellen trägt eine stark lichtbrechende Crusta. Auffallend viele Capillaren, die rücklaufend vom oberen Netz kommen, umspinnen das Mittelstück im Corium. Bei Vitalfärbung der Haut mit  $\frac{1}{2}$ —1 proz. Lithioncarminlösung speicherten Histiocyten und Fibroblasten in der Umgebung der Schweißdrüsen auffallend stark (GAZA und SCHÄFER 1924). Es ist aber nicht erwiesen, daß etwa ein Abtransport durch die Drüsen erfolgt. Der Übergang vom Anfangs- zum Mittelstück vollzieht sich bei den a-Drüsen allmählich. Das Endstück ist bei beiden Drüsen ganz verschieden. Das der a-Drüse durchdringt auf kürzestem Wege die Schichten des Haartrichters und hat, wie SCHIEFFER-

DECKER (1922) ausdrücklich hervorhebt, keine Verbindung mit den Saftspalten des Epithels. Die Stelle des Haarbalges, an der Talg- und apokrine Drüsen einmünden, ist erheblich erweitert. SCHIEFFERDECKER (l. c.) spricht infolgedessen geradezu vom „Drüsenteil“ des Haarbalges und vermutet hier ein besonders differenziertes Epithel, sozusagen als Matrix der hier aussprossenden Talg- und a-Drüsen. Das Endstück des Ganges der e-Drüsen tritt in den unteren Pol einer Crista intermedia ein, durchdringt diese und die ganze Dicke des Epithels der Drüsenleiste auf spiralgewundenem Wege. Aus besonderen Gründen wurde es an anderer Stelle eingehend besprochen (S. 25, vgl. auch Abb. 9 S. 26).

An die allgemeine Schilderung der Eigentümlichkeiten der a- und e-Drüsen mögen sich noch einige wenige Beobachtungen besonderer Natur anschließen:

MELCZER (1925) fand in einigen Knäueldrüsen an der menschlichen Fußsohle runde, im polarisierten Licht doppelbrechende Körnchen mit centraler Verdichtung. Nach Zusatz von 1 vH Essigsäure schwand die Doppelbrechung. Es ließ sich weiter feststellen, daß in den Stroma dieser Körnchen harnsaure Salze eingelagert waren (Quadriurate), so daß es scheint, als könnten unter normalen Verhältnissen harnsaure Salze ausgeschieden werden.

In den Achseldrüsen scheint regelmäßig Eisen vorzukommen, das HOMMA (1925) durch die TURNBULLsche Reaktion nachweisen konnte. Es tritt in Form

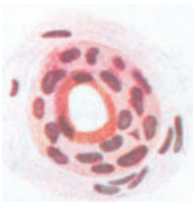


Abb. 24. Deutsche Frau, Achselhöhle, a-Drüse. Querschnitt durch Ausführungsgang, um das Lumen ein breiterer, stärker rot gefärbter Saum. Vergr. 520fach. (Aus SCHIEFFERDECKER.)

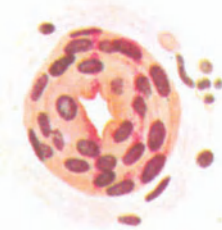


Abb. 25. Deutsche Frau, Achselhöhle, e-Drüsen. Querschnitt durch Ausführungsgang. Vergr. 520fach. (Aus SCHIEFFERDECKER.)

von runden Scheibchen bis zur Größe von roten Blutkörperchen auf. In den Circumanaldrüsen konnte derselbe Befund nur einmal, in den Ceruminaldrüsen niemals erhoben werden, auch in den e-Drüsen fehlt er stets. Fetttropfchen sind in den Achselhöhlen wiederholt festgestellt worden (UNNA 1898/1913). Unklar ist noch die Natur gewisser gelber Körnchen, die ebenso groß werden können wie der Kern. Sie sind auch sicher nicht alle gleichartig, da ein Teil sich mit Carbol-fuchsin färbt (TSCHLENOW 1899) und in Form von Ketten und Trauben auftritt, die zwischen Kern und Membrana propria liegen. Andere sind mit Eisenhämatoxylin gut, mit Carbol-fuchsin, Safranin u. a. Mitteln nicht darzustellen. Sie liegen auch immer seitlich oder lumenwärts vom Kern (TALKE 1903).

UNNA hat Fettkörperchen in den Knäueln der e-Drüsen an der Fußsohle, an Stirnhaut, Backen- und Kinnhaut gefunden und in den a-Drüsen der Achselhöhle, Leistenbeuge, des Anus und Warzenhofes. Während BENDA (1894) keine Fettabsonderung gesehen hat, konnte SATA (1900) UNNAS Befunde an Präparaten, die mit Os. fixiert oder mit Sudan III gefärbt waren, bestätigen.

Das Ohrenschmalz besteht aus Anteilen der a-Drüsen, Talgdrüsen und aus Epidermis-Schüppchen. Das gelbe Pigment entstammt den Ceruminaldrüsen, in denen man auch mit Osmiumsäure Fett nachweisen kann (ALSHEIMER 1888).

## 2. Die Talgdrüsen.

Von den merokrinen Knäueldrüsen sind die holokrinen Talgdrüsen deutlich unterschieden. Sie treten fast stets mit Haaren zusammenhängend auf, nur an der Glans penis (Tysonsche Drüsen), am inneren Blatt des Präputium, an den Labia minora, der Brustwarze und am Lippenrot kommen sie frei vor (s. unten). Ihre Größe ist aber unabhängig von der des Haares. Um die kleinen Wollhaare der Nase und des Ohres herum liegen besonders große Drüsen, während häufig Kopfhaare, Vibrissen und die kurzen Haare der Brauen nur zwei Talgdrüsen besitzen. In ihrer Form werden sie stark beeinflusst von der Umgebung. In lockerem Gewebe — sie liegen immer im unteren Teil der Pars reticularis corii — entfalten sie sich stark, an stark behaarter Kopfhaut strecken sie sich zwischen den eng stehenden Haaren stark in die Länge (HOFFMANN 1898). Die Keimzellen der Talgdrüse sind die unmittelbare Fortsetzung der Basalzellen der Epidermis, die hier unter besonderen Bedingungen kubische Form angenommen haben. Manche Autoren berichten von lebhaften Zellteilungen. Ich muß gestehen, daß ich trotz eifrigen Suchens immer nur sehr wenige Mitosen gefunden habe<sup>1)</sup>. Die Teilungsachse steht manchmal parallel, manchmal senkrecht zur Oberfläche der Drüse (RABL 1902). Schon die zweite Zellage enthält neben dem großen, runden oder ovalen Kern zahlreiche Fetttröpfchen im Cytoplasma, die in den nächsten Lagen rasch an Größe zunehmen und den Kern vollständig zusammendrücken.

Nach H. VIRCHOW (1910) verliert er primär seine volle Lebenskraft und wird dadurch zusammengepreßt. Er wird zunächst, wenn sein Rand unregelmäßig eingebuchtet wird, stark färbbar. Später liegt nur noch eine blasse Figur an seinem Platz und schließlich ist die ganze zugrunde gegangene Zelle nur noch an einer unsicheren, krausen Linie zu erkennen. Das Cytoplasma liegt in ganz schmalen Wänden zwischen den Fetttropfen.

Sowohl in den wandständigen Mutterzellen, als auch in den mit Fetttropfen erfüllten Zellen wies MELCZER (1923) Cytozentren mit Centriolen und Sphäre nach. Manchmal konnte auch das Centrolin in dargestellt werden. In den Randzellen lag das Cytozentrum meist am Rande des Cytoplasmas, in den übrigen Zellen dichter am Kern. Die Centriolen wurden in verschiedener Zahl (1—3), Größe und Form gefunden. An der Talgdrüse findet man immer einige sternförmige Zellen, die nicht verfetten. Beim endgültigen Haarschwund können sich die Talgdrüsen ganz zurückbilden. Es bleibt, nachdem die Fettproduktion eingestellt ist, meist ein Strang solider Zellen an Stelle der Drüse bestehen (PINKUS 1897, FUSARI 1899).

Meist füllen die Talgdrüsen den Winkel zwischen Haarbalg und Arrector pili aus, oft werden aber einzelne Acini auch vom Muskel umfaßt. Elastische Fibrillen liegen überaus reichlich um den Drüsenkörper herum (Abb. 10, S. 37). Der Ausführungsgang ist an seiner Mündung von mehrschichtigem Plattenepithel überzogen, in dem hin und wieder Zellen genau wie in der Drüse verfetten können. POLICARD und TRITCHKOVITCH (1922) sind der Ansicht, daß die Talgdrüsen imstande sind, im Blute kreisende Fetttröpfchen direkt aufzunehmen.

## 3. Freie Talgdrüsen.

Außer den mit Haaren verbundenen Talgdrüsen kommen sogenannte „freie“ Talgdrüsen vor. STIEDA (1902) gibt folgende Stellen an: Augenlider, Lippenrot, Wangenschleimhaut, Übergangsbereich zwischen äußerer Haut und Nasenschleimhaut, zwischen äußerer Haut der Analöffnung und Mastdarmschleimhaut, Ober-

<sup>1)</sup> Auch VIRCHOW (1910) stellt für die MEIBOMschen Drüsen dasselbe fest.

fläche der Glans penis, inneres Blatt des Präputiums, Glans und Präputium clitoridis, Labia minora, Brustwarze und Warzenhof des Weibes. Das Wort „frei“ in diesem Zusammenhang ist verschieden gedeutet worden, es soll besagen, daß Talgdrüsen hier allein, nicht als Anhangsgebilde eines Haares vorkommen. Der Bau der Talgdrüse als solcher wird dadurch in keiner Weise beeinflußt und es liegt kein Grund vor, sie als einen speziellen Typ von den Talgdrüsen des übrigen Körpers abzusondern, wie es KÖLLIKER (1889) und UNNA (1904) u. a. getan haben. DELBANCO (1899) bezeichnete sie als uneigentliche Talgdrüsen, UNNA (l. c.) als Talgdrüsen der Schleimhauteingänge, WERTHEIMER (1882) stellte den „glandes sébacées génitales“ die „glandes sébacées pileuses“ gegenüber. STIEDA (1902) und LEBRUN (1904) haben unter „frei“ die Unabhängigkeit von anderen Organbildungen verstanden. Diese Unabhängigkeit ist nun zwar beim Erwachsenen oft vorhanden, in der embryonalen Zeit, auch in früher Kindheit aber nicht. Als typisches und gut untersuchtes Beispiel können die Labia minora gelten. HENLE hat 1844 gesagt, daß an den Nymphen an ihrer äußeren und inneren Oberfläche bis zum Hymen „regelmäßig geordnete, feine, kurze Härchen“ vorkommen, die auch schon mit bloßem Auge zu sehen sind. Auch KÖLLIKER (1850) fand Lanugohaare an derselben Stelle. HECHT (1914/15) fand nun bis zu einem Alter von  $1\frac{3}{4}$  Jahren überhaupt keine Talgdrüsen. Erst von  $2\frac{1}{2}$ —3 Jahren an waren typische, vollentwickelte zu sehen. Es treten bei ihrer Bildung eine größere Anzahl von Epithelzapfen auf, zum Teil von beträchtlicher Länge, die eine auffallende Ähnlichkeit mit frühen Entwicklungsstadien von Haaren haben. Die Ähnlichkeit ging so weit, daß an diesen Haarzapfen auch die verschiedenen Ausbuchtungen in mehr oder weniger regelmäßiger Form auftraten, die an jungen Haaren immer zu finden sind. Da manchmal sogar äußere und innere Wurzelscheide annähernd zu erkennen waren, kann gar nicht die Rede davon sein, daß die gegebene Deutung verkehrt ist. Das Größenverhältnis war allerdings umgekehrt, wie bei der Haaranlage: die Talgdrüse war groß und die Haaranlage klein, ihre Weiterentwicklung war gehemmt. Es kommen aber auch wirklich freie Talgdrüsen vor, aber die Vermutung liegt nahe, daß sie genetisch nicht von den anderen getrennt werden können. In der Zona intermedia des Mastdarms (Anulus haemorrhoidalis, WALDEYER 1899), also einem Gebiet, das schon ganz im Bereich der Pars analis recti liegt, sind freie Talgdrüsen nicht bei jedem Menschen, aber doch sehr häufig beobachtet worden (STIEDA 1902, ROMITI 1902, v. SZENT-GYÖRGY 1913). Sie treten immer nur in geringer Anzahl auf und bleiben hinter den mächtigen Talgdrüsen der Pars cutanea erheblich an Größe zurück. Manchmal kommen sogar kleine Talgdrüsen noch in der Pars columnaris recti vor (v. SZENT-GYÖRGY l. c.). Ihre Form ist sehr wechselnd. Neben den bekannten rundlichen oder länglichen Alveolen kommen leicht gekrümmte, schlauch- oder fingerförmige Drüsenschläuche vor, die stark ihrer Form nach an Knäueldrüsen erinnern.

Für die MEIBOMSchen Drüsen hat v. EGGELING (1905) nachgewiesen, daß sie nahe dem freien Lidrand aus Talgdrüsen an Haaren entstehen, die später verloren gehn.

#### 4. Zyklische Schwankungen der apokrinen- und Talgdrüsen.

Nach SCHAFFERS (1626) Urteil kann kein Zweifel bestehen, daß „sowohl die apokrinen Schweißdrüsen, als auch die Talgdrüsen von den zyklischen Sexualvorgängen beeinflußt werden“. In der Tat sind seit vielen Jahren immer wieder Beobachtungen gemacht worden, die für diese Feststellungen sprechen. Die a-Drüsen der Achselhöhle z. B. werden bei Mädchen schon im 9. Lebensjahr angelegt, aber bei beiden Geschlechtern setzt die Secretion erst mit der Pubertät



ein (LÜNEBURG 1892, LÖSCHKE 1925). Mit dem Erlöschen des Geschlechtstriebes bilden sich auch die a-Drüsen zurück. Auch viele Talgdrüsen bilden sich erst postfetal oder in der Pubertät, oder ihre Absonderung nimmt in dieser Zeit stark zu (LÖHNER 1924). Nach WÄLSCHS Untersuchungen (1912) ist am Ende der Schwangerschaft das Achselhöhlenorgan nach Breite und Höhe bedeutend stärker entwickelt, besonders der secretorische Abschnitt zeigt starke Erweiterung. Nach der Geburt tritt eine langsame Rückbildung ein, bis nach 5 Wochen der normale Status wieder erreicht war. WÄLSCH (l. c.) rechnet infolgedessen die a-Drüsen der Achselhöhle geradezu zu den sekundären Geschlechtsmerkmalen.

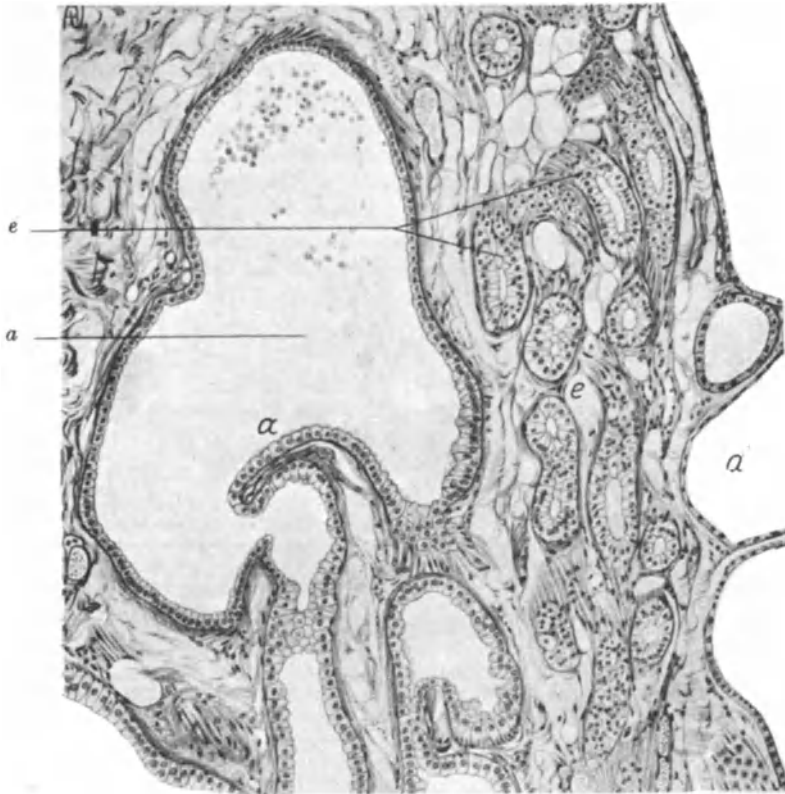


Abb. 26. Achseldrüsen einer 37jähr. Frau, + im Prämenstruum. Färbung Lithion-Carmin, Resorcin-Fuchsin, Pikrin-Indigocarmin. Stark vergrößerte a-Drüsen (a), normale e-Drüsen (e). Zeiß Apochrom. 16,0. Komp. 4. Okular. Vergr. 110. Das Präparat wurde mir freundlichst von Herrn Professor LÖSCHKE zur Verfügung gestellt.

Auch NATANSON und GOLDSSCHMIDT (1909) berichten von den beträchtlichen Dimensionen der Talgdrüsen und der a-Drüsen im Mamma-Organ. An die klinischen Beobachtungen über stärkeres Schwitzen der Frauen während der Menses und in der Gravidität sei nur kurz erinnert. Chemisch hat sich feststellen lassen, daß im Schweiß Menstruierender 100 mal mehr Cholin enthalten ist, als im Schweiß nicht menstruierender Frauen (SIEBURG und PATZSCHKE 1923), während der Eisen-gehalt keinen zyklischen Schwankungen unterworfen ist (KLAAR 1926), LÖSCHKE (1925) zeigte an einem großen Material, daß das Achselorgan im Intermenstruum nur sehr kleine ruhende Drüsen enthält, die aber im Prämenstruum und Menstruum zu großen und lebhaft secernierenden Drüsenlagern anschwellen. Das Achsel-

organ macht einen Cyclus durch, der dem der Geschlechtsorgane und Brustdrüse vollständig entspricht. Herr Prof. LÖSCHKE hat mir liebenswürdiger Weise gestattet, von einem seiner Präparate eine Zeichnung anfertigen zu lassen. Es ist auf Abb. 25 sehr schön zu sehen, wie rechts und links neben der unveränderten e-Drüse zwei stark vergrößerte Körper von a-Drüsen liegen. Die Angaben, die er über das Verhalten des Achseldrüsenorganes während der Gravidität macht, daß nämlich fast ausnahmslos die Drüsen ruhten, selbst wenn das Drüsenlager verdickt war, widersprechen den Angaben von WÄLSCH (1912) und anderen Autoren, sind aber von KLAAR im ganzen und großen bestätigt worden. Wenn KLAAR (1926) mit seiner Behauptung, die zyklischen Vorgänge am Genitale machten sich in keiner Weise am Axillarorgan bemerkbar, anderer Ansicht als LOESCHKE ist, so kann er den Umstand für sich buchen, daß er ein und denselben Frauen im Menstruum und 14 Tage später im Intermenstruum Drüsen herausnehmen konnte. Er hat weiter auf die „weitgehende individuelle Differenz in der Dickenentwicklung“ des Achselhöhlenorgans aufmerksam gemacht und betont, daß kleine und große Cysten anscheinend normalerweise, auch während der Gravidität, am stärksten aber nach dem Klimakterium vorkommen. Nur im Puerperium fehlen sie. Die cystischen Räume, die auch auf der Abb. 26 rechts zu sehen sind, lassen oft nur ganz flache, endothelartige Zellen erkennen, in deren Nachbarschaft die fixen Bindegewebszellen vermehrt sind (KLAAR 1926).

## VI. Die Haare.

**Nomenklatur.** Es ist dringend notwendig, daß viele der bisher gebrauchten Namen geändert werden. Ganz schlecht sind die Namen Haar-Cuticula und Scheiden-Cuticula, unzweckmäßig der Name Bulbus. Er ist nicht besser als der von HENLE gebrauchte Name Haarknopf, worunter alle die Zellen verstanden wurden, die die Papille umgeben, Gegen die Bezeichnung „äußere und innere Wurzelscheide“ hat schon UNNA (1883) ohne Erfolg gekämpft. Von den Klinikern wird sehr oft der nicht schlechte Ausdruck „Haarfollikel“ gebraucht, worunter der bindegewebige Haarbalg mit seiner Epidermisauskleidung verstanden wird. Unter Matrix darf man streng genommen nicht nur die eine Schicht von Zellen verstehen, die der Papille aufsitzt, da auch noch in den höheren Schichten, genau wie im Str. germinativum der Epidermis, Zellteilungen vorkommen (Abb. 27).

**Entwicklung.** Im 3. Monat bilden sich zuerst an der Stirn, besonders über den Augen Verdickungen der Epidermis, die anfangs senkrecht, sehr bald danach aber schräg in die Tiefe wachsen. Ihr proximales Ende wird von einer bindegewebigen Papille eingedrückt. Die an diesem Haarzapfen sich bildenden Anhänge sind in Abb. 19 dargestellt und dort besprochen (S. 57). Über der Papille ordnen sich die Zellen zu einem Haarkegel an, der aus der pigmentierten Anlage des eigentlichen Haares und der nicht pigmentierten der inneren Wurzelscheide besteht. Der emporwachsende Kegel schafft sich im Epithel den Haarkanal, der sich bis in die Epidermis, mit ihrer Oberfläche gleichlaufend, fortsetzen kann.

**Vergleichende Anatomie.** MAURER (1892) leitet das Haar von den Hautsinnesorganen der Fische und Lurchlarven ab. Diese Anschauung kann sich auf sehr viele Vergleichspunkte stützen, ist aber nicht allgemein anerkannt worden. PREISS (1921) sieht in den Hautsinnesorganen der Reptilien verwandte Gebilde, die, wie unsere Haare, in Gruppen stehen. BOTEZAT (1914) sieht in den Haaren Neubildungen der Säugetiere (Literatur bei BOTEZAT. Anat. Anz. 47, 1914).

Der Mensch ist das einzige Wesen, das keine Tasthaare besitzt. Zwar entstehen die ersten Haare da, wo bei Tieren die Gesichtstasthaare sitzen, aber es fehlen alle Merkmale des Tasthaares. Nach HENNEBERG (1915) wäre es möglich, daß Augenbrauen und Schnurrbart aus Sinushaaren hervorgehen.

Das erste Haar heißt Primärhaar (LANUGO), es hat kein Mark. Das bei der Geburt vorhandene Haar läßt schon gewisse Unterschiede in Länge und Dicke erkennen. Trotzdem das Lanugohaar des Kindes und des Erwachsenen dem des Fetus ähnlich ist, bezeichnet man es als Sekundärhaar. Nach der Pubertät, wahrscheinlich unter hormo-

nalem Einfluß, entsteht die Terminalbehaarung, das tertiäre Haarkleid (FRIEDENTHAL 1908, DANFORTH 1925). Follikel, die bisher nur Flaumhaare gebildet hatten, beginnen immer stärkere Haare zu bilden, bis schließlich nur noch Terminalhaare entstehen. Es werden aber nie alle Flaumhaare in Terminalhaare umgewandelt. Zwischen den Kopfhaaren eines Erwachsenen findet man z. B. noch 6—25 vH Lanugo (DANFORTH). Die Terminalbehaarung des Mannes ist stärker als die der Frau. Es ist vielleicht kein Zufall, daß die ersten Terminalhaare (an Lippe, Kinn, Achselhöhle und Schamberg) gerade an den entspanntesten Körperstellen auftreten (FRIEDENTHAL 1908). Nach SCHEINS Ansicht (1904) tritt Haarwachstum da ein, wo die Haut im Flächenwachstum zurückbleibt. Das Wachstum der Achselhöhlenhaare sieht er nicht incretorisch bedingt an, sondern durch ein Zurückbleiben der Achselhöhlenhaut gegenüber der Haut über den rasch wachsenden *Mm. latissimus dorsi* und *pectoralis major*. Für andere Körperstellen ist eine derartige Erklärung kaum zu geben. Sie dürfte deshalb auch für diese Stelle unzutreffend sein.

Der Zusammenhang zwischen Terminalbehaarung und incretorischen Drüsen ist noch nicht geklärt (BERBLINGER 1926, BUSCHKE und GUMPERT 1926, OLIVET 1924, PULAY 1922 u. a.).

Die Bedeutung der Haare dürfte vor allem darin beruhen, daß die verdunstende Oberfläche eines behaarten Bezirkes durch 10 mm lange Haare in normaler Dichte 6 bis 11mal, durch 20 mm lange Haare 11—21mal vergrößert wird. Alle anderen Wirkungen (Schutz-Filter-Walzwirkung und Tragkraft) spielen demgegenüber keine nennenswerte Rolle. Eine wesentliche Bedeutung liegt noch in ihrer Funktion als Duftpinsel (BASLER 1925). Die Tragfähigkeit der Haare kann sich unter veränderten Bedingungen stark ändern (CHENG 1924, HOEPKE 1921).

### 1. Die äußere Wurzelscheide und der bindegewebige Haarbalg.

Die Epidermis stülpt sich mit allen ihren Schichten als Haartrichter um das hervorsprossende Haar herum ein und ist in ihrem charakteristischen Aufbau ungefähr bis zur Einmündung der Talgdrüse zu erkennen. Gewöhnlich verlieren *Stratum corneum* und *lucidum* schon etwas vorher ihren normalen Farbton und verschmelzen zu einem schmalen, kernarmen Saum. Einige mit Keratohyalin granulis gefüllte Zellen treten dagegen noch abwärts von der Talgdrüsen einmündung auf. Hier beginnt erst die eigentliche äußere Wurzelscheide, die aus einer Lage von Basalzellen und einer wechselnden Anzahl aus ihr entstehender vieleckiger Zellen besteht<sup>1)</sup>. Die cylinderförmigen Basalzellen sind anscheinend nicht so häufig mit Wurzelfüßchen in den Maschen des bindegewebigen Haarbalges befestigt, wie die Basalzellen der Epidermis in der Basalmembran. Ein wesentlicher Unterschied tritt aber am Haar deutlich hervor: zwischen Haarbalg und äußerer Wurzelscheide liegt, wenigstens in den tieferen Teilen des Balges, eine sogenannte Glashaut. Man kann an ihr nach SCHAFFER (1922) zwei Lamellen unterscheiden, von denen die eine vom Epithel ausgeschieden zu sein scheint. Färberisch ist sie auf alle Fälle leicht von den bindegewebigen Anteilen zu unterscheiden. Sie als Kunstprodukt abzutun, geht nicht an, da sie nach Anwendung der verschiedensten Fixierungs- und Färbemittel auftritt. Es geht aber vor allen Dingen deshalb nicht an, weil sie während der Ausstoßung des Haares stark aufquillt und in riesigen Falten zu beiden Seiten des Epithelstranges liegt. SCHAFFER und MERKEL (1919) bilden das übereinstimmend ab. Es kann sich also nur darum handeln, ob die innere Schicht der Glashaut von den Basalzellen gebildet wird oder vom bindegewebigen Haarbalg. Für die Beurteilung dieser Fragen ist es von Bedeutung, daß diese innere Schicht in dem Augenblick entsteht, in dem das Haar sich von der Papille abzulösen beginnt. MERKEL (l. c.) sagt geradezu, daß die erste wahrnehmbare Veränderung am Balge die Verdickung der Glashaut ist, „die eine zweite Schicht ausscheidet, welche sich zwischen sie und die äußere Wurzelscheide einschiebt“. Auch UNNA (1876) sieht darin das „erste sichere Kriterium des beginnenden Wechsels“. PATZELT (1926) bestätigt, daß sie sich

<sup>1)</sup> Ihr größter Durchmesser kann 120  $\mu$  betragen (RABL 1902).

an Haaren „im Beginn der Ausstoßung“ einstellt. Sie kann bis  $12\ \mu$  dick werden. Über den Ansatz des *M. arrector pili* reicht sie nicht hinaus. PATZELT (l. c.) hält sie „wenigstens vorwiegend“ für ein Produkt des Epithels, weil sie mit ziemlich tiefen Falten zwischen das Epithel der äußeren Wurzelscheide hineinragt, während die äußere Lamelle glatt unter diesen Falten verläuft. MERKEL (l. c.) hat aber, wie mir scheint, mit Recht betont, daß auf der äußeren Schicht der Glashaut Käämme entstehen, die in die äußere Wurzelschicht einspringen (so auch MERTSCHING 1888, UNNA 1883, KRAUSE 1911). Er vergleicht sie mit den KERKRINGSchen Falten. Auch auf PATZELTS Abbildung 2 sieht man einige Fortsätze der äußeren Schicht sich ebenso verhalten<sup>1)</sup>.

Das Aussehen der Glashaut wird verschieden angegeben; PATZELT (1926) hält sie für homogen, BONNET (1885) und MERKEL (1919) sehen sie von Poren durchsetzt<sup>2)</sup>. Während SPULER (1899) und STÖHR (1903) sie für eine rein epitheliale Ausscheidung halten, lehnt MERKEL (l. c.) dies glatt ab. STÖHR (1903) hat ihre Entwicklung studiert. Erst wenn die Differenzierung der inneren Wurzelscheide vollzogen ist, treten die ersten Anzeichen einer inneren Glashautlamelle auf in Form feiner, oft unterbrochener und mit Eisenhämatoxylin färbbarer Linien. Lediglich auf Grund von Stellen in seinen Präparaten, in denen ein „glücklicher Zufall“ die beiden Lamellen getrennt hatte, zieht er den Schluß, daß jede einzelne Epithelzelle „eine kleine Scheibe innerer Glashaut“ produziert hat. Die Scheiben sollen untereinander verschmelzen und so zur homogenen Glashaut werden. Ich möchte mich MERKEL (1919) anschließen und sie gleichfalls für bindegewebiger Abkunft halten. Es ist an sich schon unwahrscheinlich, daß Epithelzellen, die sich von ihrer bindegewebigen Unterlage zu lösen im Begriff sind, noch eine Membran ausscheiden.

Das Aussehen der äußeren Wurzelscheide ist nicht überall dasselbe. Nach abwärts verjüngt sie sich langsam, nicht immer gleichmäßig, um schließlich am Papillenhals mit einer oder zwei Zellagen zu endigen. Die Form der Basalzellen ist nicht überall cylinderförmig, der Winkel, den ihre Längsachse mit der Glashaut bildet, nicht stets ein senkrechter. Dicht unterhalb des Arrectoransatzes oder auch durch ihn hervorgerufen, treten häufig Ausstülpungen der ganzen Scheide auf, was UNNA (1883) auf die hier schwache Ausbildung der Glashaut zurückführt (Abb. 11). Innerhalb dieser Epithelzapfen sieht man hin und wieder konzentrische geschichtete Perlen. Sie entstehen nach KRIEG (1924) durch „Stauung im Zellabschub“. An einem in der Höhe des schwach ausgebildeten Wulstes liegenden Kolbenhaar in der Kopfhaut eines 22jährigen Mannes fand ich eine kreisrunde Epithelblase in losem Zusammenhang mit der äußeren Wurzelscheide. Die Reihe der Basalzellen setzte sich durch einen kurzen Stiel unverändert fort, nach innen zu folgten ein bis zwei Lagen polygonaler Zellen und das Lumen, das etwa dem Durchschnitt des Haares mit allen seinen Schichten gleichkam, wurde von zwei Reihen Zellen begrenzt, deren pyknotische Kerne konzentrisch angeordnet waren und deren Cytoplasma sich stark rot mit Eosin färbte. Das Bild gleicht ungefähr dem eines Durchschnittes durch den Ausführungsgang einer a-Drüse (vgl. Abb. 24, S. 62). Im Lumen fand sich einiges Gerinnsel, der Inhalt muß flüssig gewesen sein, da die Blase sich kräftig gegen den *M. arrector* vorbuchtete. Es ist kaum möglich, trotz der vorhandenen Ähnlichkeit, an eine unterdrückte apokrine Drüse zu denken, da die Blase proximal von der Talgdrüse liegt. Eine andere Erklärung ist aber auch nicht zu geben. Der ganze

<sup>1)</sup> Die Angabe SPULERS, daß in der Basalzellenreihe zwischen den Tonofibrillen mit Orange färbbare Granula auftreten, die sich, farblos werdend, der inneren Glashaut anlegen, ist niemals bestätigt worden.

<sup>2)</sup> SPULER (1899) konzentrisch geschichtet und von radiären Septen durchsetzt.

mittlere Balgteil ist durch ein starkes Tonofibrillensystem gekennzeichnet, das sich nur unwesentlich von dem der Epidermis unterscheidet. In den Basalzellen verlaufen die Fibrillen überwiegend radiär, in den innersten Zellen überwiegend zirkulär, dazwischen sind alle Richtungen vertreten. Auf der Abb. 11 ist gut zu sehen, wie der Zug des *M. arrector* die Richtung der Tonofibrillen beeinflusst. Im mittleren Balgteil färben sich die Zellen der äußeren Wurzelscheide stärker, als im unteren, besonders an den Vibrissen (UNNA 1883). Im Beginn der Ablösung des Haares soll dieser Unterschied sich stärker bemerkbar machen, um so mehr, als die tieferen Zellen häufig gequollen und glasig sind. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß Tonofibrillen einerseits und Glycogengehalt andererseits diesen färberischen Unterschied bedingen. RABL (1902) und vor ihm BERNARD (1887), BARFURTH (1896) u. a. haben nämlich im unteren Drittel der äußeren Wurzelscheide, und zwar immer nur an wachsenden Haaren, Glycogen-tropfen feststellen können, die dem Kern dicht aufsaßen.

Die bindegewebige Hülle der ganzen Haaranlage, der „Haarbalg“, beginnt erst am Ansatz der *M. arrector*. Man kann ohne Schwierigkeit drei Schichten unterscheiden: eine Längsfaserschicht außen, eine mittlere Ringschicht und die bereits erwähnte Glashaut. Die beiden äußeren Schichten enthalten elastische Fibrillen, die mittlere außerdem noch zellige Elemente wahrscheinlich contractiler Natur (SCHAFFER 1922). Am Papillenhals lassen sich diese Schichten nicht mehr unterscheiden. Die Glashaut geht, beim Barthaar stärker als beim Kopfhhaar sichtbar, auf die Oberfläche der Papille über<sup>1)</sup>, die Bindegewebsbündel strahlen gegen das unter der Papille liegende Polster aus.

## 2. Bulbus und Papille.

Die Papille ist an ihrem Hals bis zum größten Umfang von einer, je nach der angewandten Fixierung mehr oder weniger breiten „Glashaut“ umgeben, die sich, deutlich schwächer werdend, auch noch bis dicht an die Spitze der Papille hinziehen kann. Sie färbt sich wie das kollagene Bindegewebe und erscheint wie die Basalmembran der Epidermis zusammengesetzt, deren unmittelbare Fortsetzung sie ja auch ist. Sie ist demnach aufzufassen als ein außerordentlich feines Geflecht kollagener und elastischer Fibrillen, in dessen Maschen die der Papille aufsitzenden Zellen mit ihren Wurzelfüßchen verankert sind. Pigmentbröckel in den Gewebsspalten der Papille beweisen, daß sie für Gewebssaft und in ihm schwimmende Teilchen durchgängig ist. Die Zellen des Bulbus stehen auf ihr senkrecht und sind deutlich cylinderförmig, während in allen anschließenden Lagen die Zellen abgerundet werden. Auf Querschnitten tritt das besonders deutlich hervor. Somit wiederholt sich im Haarbulbus das Bild der Epidermis. In der Papille sieht man ein regelloses Geflecht feiner kollagener Fibrillen und zwischen ihnen breite, verästelte Bindegewebszellen. Elastische Fibrillen kommen niemals vor (RABL 1901). Die Form der Papille ist sehr verschieden, am Barthaar breit, fast so breit wie am Kopfhhaar Papille und Bulbus zusammen. Andererseits ist sie dort flacher, während sie hier die Form einer schlanken Knospe hat. Ihren größten Durchmesser nennt man Äquator (50—220  $\mu$ , KÖLLIKER 1889), ihre Eintrittsstelle in den Bulbushals, dessen Durchmesser ist höchstens halb so groß wie der des Äquators (RABL l. c.). Zwischen dem Markgehalt eines Haares und der Form der Papille scheinen gewisse Beziehungen zu bestehen, insofern als am marklosen

<sup>1)</sup> Daß sie bis zur Papillenspitze geht, wird von vielen Autoren bestritten. MERKEL (1919) läßt sie am Papillenhals endigen, und da er sie sich hier in Fibrillen auffasern sieht, hält er sie nicht für strukturlos, sondern fibrillär. Eine stark lichtbrechende Grundsubstanz verdeckt optisch ihre eigentliche Struktur, wie es ähnlich an der BOWMANSchen Membran des Auges der Fall ist.

Haare meist eine stumpfe, abgerundete Papille angetroffen wird und umgekehrt (v. EBNER 1875/76). Proximal von der Papille liegt ein im radiären Längsschnitt halbmondförmiges Gewebepolster, in das hinein die Fibrillen des Haarbalges aufstrahlen. Fast immer sieht man hier hyaline Massen zwischen den Bündeln auftreten, die dem Kollastin UNNAS (vgl. S. 36) zu entsprechen scheinen. Die der Papille aufsitzende Zellschicht ist die Matrix für das Haar und seine Scheiden, freilich mit der Einschränkung, daß Mitosen nicht nur in ihr, sondern ebenso häufig auch in den folgenden Schichten vorkommen (Abb. 27).

Es ist auch heute noch interessant, daran zu erinnern, wie verschieden das Haar und seine Scheiden beurteilt wurden. Eine große Gruppe von Autoren, darunter HENLE (1840, 1866), STIEDA (1867), MERTSCHING (1886 und 1889) haben in der inneren Wurzelscheide das Stratum corneum der äußeren gesehen, d. h. sie haben angenommen, daß die innere Wurzelscheide durch Zellnachschub von der äußeren Wurzelscheide her gebildet wird. Diese Anschauung ist heute erledigt, seit KÖLLIKER (1889), GEGENBAUR (1851), UNNA (1876 und 1883), v. EBNER (1876), RANVIER (1889), WALDEYER (1882 und 1884) u. a. dagegen aufgetreten sind. Es ist heute allgemein anerkannt, daß Mark und Rinde mit ihrer Epidermicula und ebenso die innere Wurzelscheide mit ihrer Cuticula auf der Papille im Bulbus gebildet werden. Die gegen die erste Anschauung angeführten Gründe im einzelnen anzugeben, verlohnt nicht die Mühe. Daß Schichten, wie die HENLESche und HUXLEYSche, die vom Bulbus nach der Epidermis zu langsam zunehmende Verhornung zeigen, nicht mit dem Stratum corneum, das in der entsprechenden Lage überall den gleichen Grad der Verhornung zeigt, verglichen werden können, liegt klar zutage. Immerhin hat auch dieser Streit das Gute gehabt, daß die Anfänge der Zelldifferenzierung im Bulbus eingehend untersucht wurden. Auch hier herrschte lange keine Einigkeit. Der Streit geht um die Frage: läßt die Schicht der Basalzellen bereits eine Differenzierung erkennen oder nicht?

UNNA (1883) und KÖLLIKER (1889), um nur diese zu nennen, haben von „durchaus gleichartigen Cylinderzellen“ gesprochen.

Die gegenteilige Auffassung ist am schärfsten von v. EBNER (1876) formuliert worden: „die von unten nach aufwärts am Halse der Papille sich folgenden Fußzellen sind in der Ordnung, wie sie übereinander liegen, Mutterzellen für HENLES Schicht, Scheidencuticula und Haarcuticula“. Diese beiden Cuticulae konnte er „mit Bestimmtheit“ bis dicht an den Papillenhals verfolgen.

Drei Bezirke lassen sich nun am Bulbus leicht feststellen. Die Zellen des Haarmarkes sitzen der Spitze der Papille auf. Sie treten gegenüber den Rindenzellen dadurch hervor, daß sie stets, auch an dunkeln Haaren, weniger pigmentiert sind. Sie haben auch keine Cylinderform, sondern sind breit und würfelförmig. Die Kerne treten dunkler hervor. In ihrem schwach färbbaren Cytoplasma treten außer Pigmentkörnchen kleine Granula auf, die dem Eleidin der Epidermis sehr nahe stehen. In Eisessig quellen sie stark und erblassen (KÖLLIKER 1889).

Die Grenze zwischen Papille und Mark ist nicht immer scharf zu erkennen, weil häufig die zwischen Bulbus und Papille sichtbare Glashaut hier nicht zu erkennen oder nicht vorhanden ist. FRIEBOES (1921) ist der Ansicht, daß sich von der obersten Stelle der Papille Papillengewebe, also Bindegewebe, in Form eines ziemlich steil aufragenden Kegels in die Höhe schiebt und dadurch das Haar zu einem Hohlzylinder formt. Liegt die Spitze dieses „Haarmarkkegels“ oberhalb der Stelle, an der der Haarschaft verhornt, so bleibt die Markhöhle im Haar erhalten, selbst wenn die Markelemente zugrunde gehen. Liegt aber die Spitze dieses Gewebes dicht über der Papille, dann wird durch seitlichen Druck der Markkanal zusammengedrückt, das Haar wird marklos. FRIEBOES hat versucht, auf diese Weise das auch heute noch ungelöste Problem zu lösen, daß einzelne Haare einen Markkanal haben, andere nicht, andere nur streckenweise, aber mit größter Regelmäßigkeit. Wenn auch manchmal, wie schon gesagt, eine Glashaut oder Basalmembran zwischen Mark und Papille nicht zu sehen ist, so

sind andererseits die Markzellen immer an den eleidinartigen Körnchen zu erkennen, und diese treten nie in Bindegewebszellen auf.

1 2 3 4 5 6 7 8 9

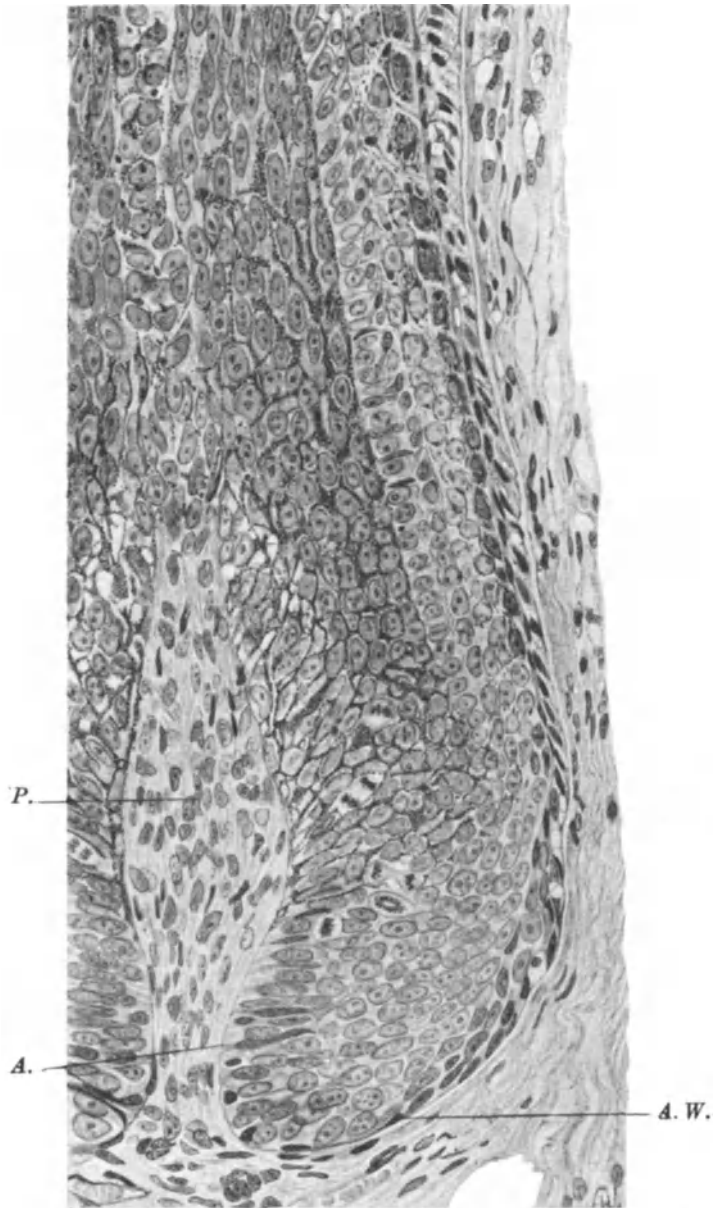


Abb. 27. Längsschnitt durch das Kopfhaar eines 22jähr. Mannes. Formol. Hämatoxylin-Eosin. Zeiß Obj. D. Ok. 2. Vergr. 350 fach. 1 Mark. 2 Rinde. 3 Haar-Cuticula. 4 Scheiden-Cuticula. 5 HUXLEYSche Schicht. 6 HENLESche Schicht. 7 Äußere Wurzelscheide. 8 Glashaut. 9 Haarbalg. A. W. Äußere Wurzelscheide am Bulbus. A. Ansatzzellen. P. Papille.

Der Bezirk der Rindenzellen ist durch die Anwesenheit Pigment bildender Zellen ausgezeichnet. Die alte Ansicht, der zufolge Chromatophoren von der

Papille her zwischen die Zellen des Bulbus eindringen sollten, wurde schon von RABL (1902) bezweifelt. Die Arbeiten der BLOCHSchen Schule haben uns vollends darüber belehrt, daß alles Pigment des Bulbus hier an Ort und Stelle gebildet wird. Der Grad der Pigmentbildung ist nicht nur bei verschiedenen Menschen und Rassen, und bei diesen wiederum in verschiedenen Lebensaltern verschieden, sondern er schwankt auch bei jedem Menschen. Und zwar nicht so, daß alle Bulbi gleichzeitig viel oder wenig Pigment bilden, sondern unmittelbar neben einem dunkelpigmentierten kann ein schwach pigmentierter liegen. Das auf Abb. 15 abgebildete Haar zeigt einen ziemlich schwachen Grad der Pigmentbildung bei einem dunkelhaarigen Mann, schwach insofern, als nur die LANGERHANSSchen Zellen, nicht auch die übrigen Rindenzellen, positiv auf Dopa reagiert haben, was sonst meist der Fall ist. Die reich verzweigten Melanoblasten treten mit ihren Ästen in den Gewebsspalten überall miteinander in Verbindung und bilden ein enges Netz um die Rindenzellen (*a, b*).

Es kann keine Rede davon sein, daß diese verzweigten Zellen „sicher dem Bindegewebe entstammen“ (FRIEBOES 1921). Daß sie aus der bindegewebigen Papille „ihre Nahrung holen“, d. h. daß sie in cytoplasmatischer Verbindung mit ihm stehen, erscheint dagegen durchaus wahrscheinlich, genau so, wie es für die LANGERHANSSchen Zellen der Epidermis erwiesen war (vgl. S. 52). Diese großen Dendritenzellen sollen aber nach FRIEBOES „sicher“ auch die „Haarfasermutterzellen“ sein, d. h. die Rindenzellen bilden. Auch hier gilt das gleiche wie für die Epidermis: die Bulbuszellen selbst bilden die Rindenzellen. (Über die Abgabe des Pigments an die Rindenzellen ist im Abschnitt IV, S. 48 berichtet worden.)

Haarbulbus und Epidermis stimmen also in der Pigmentbildung durchaus überein. Die Matrix der Rindenzellen ist der den Keimzellen der Epidermis morphologisch ähnlichste Teil. Ein großer Unterschied besteht aber in physiologischer Hinsicht. Während in der Epidermis das in den LANGERHANSSchen Zellen gebildete Pigment nur zum kleinsten Teil mit den Hornhautzellen abgestoßen wird, im übrigen dem Körper wieder zugeführt wird (vgl. S. 51), geht alles im Bulbus gebildete Pigment bis auf verschwindend kleine Reste in den Haarschaft ein. Die in der Papille hin und wieder — nicht regelmäßig — sichtbaren Pigmentbröckel liegen meist in den Saftspalten, manchmal auch intracellulär. Sie sollen nur in Haaren auftreten, die auszufallen beginnen. Man könnte in ihnen somit eines der ersten Zeichen des bevorstehenden Haarausfalles erblicken. Irgendwelche Beziehungen bestehen zwischen Nebenniere und Pigment, wenn wir dies auch noch nicht klar sehen. Es ist möglich, daß von diesem Gesichtspunkt aus das Haar als pigmentverbrauchendes Gebilde eine viel größere Rolle im Stoffwechsel spielt, als bisher angenommen wurde.

Die Grenze der Rindenzellenmatrix läßt sich recht genau ziehen, weder die Melanoblasten noch auch ihre Fortsätze überschreiten im allgemeinen ihr Gebiet, das sich immer bis an den Äquator der Papille, meist noch etwas darüber hinaus erstreckt.

Die der Papille aufsitzende Lage von Rindenzellen erscheint bei den üblichen Färbungen, die die Verästelungen nicht darstellen, cylindrisch. Schon in der nächsten Lage werden die Zellen breiter und flacher, ihr Kern runder, um etwa in der Höhe der Papille wieder langgestreckt zu werden. Dabei löst sich das Chromatingerüst des Kernes in kleinste Chromatinbröckel auf, die wieder miteinander zu einer fast homogenen Masse verschmelzen können. Während diese Veränderungen auftreten, beschreiben die Zellen einen zum äußeren Rande des Bulbus konzentrischen Bogen. Das Cytoplasma aller dieser Zellen ist längsgestreift, weil in ihm Plasmafibrillen liegen, die später verhornen. Intercellular-



lücken sind sichtbar. Vielleicht beruht auf der Anwesenheit dieser Fibrillen die etwas stärkere Cytoplasmafärbung gegenüber den sich ihnen nach abwärts, d. h. dem Papillenhals zu anschließenden Zellen.

Auch sie sind cylindrisch und haben ein recht schwach färbbares Cytoplasma. Der längliche Kern liegt bald in der Mitte, bald dem der Glashaut abgewendeten Pole genähert. Irgendwelche Differenzierung oder Unterschiede untereinander sind in der Basalschicht nicht zu erkennen. Frühestens im Abstand von 3—4 Zellen treten die ersten sichtbaren Unterschiede auf. Deutlich durch ihre Eigenart gekennzeichnet, ist nur die einfache — höchstens doppelte — Lage der Zellen, die die unmittelbare Fortsetzung der Basalzellen der äußeren Wurzelscheide ist. Sie sehen meist wie zerknittert durch den Druck des Bulbus aus. Ständen in der Höhe der Papillenspitze ihre Kerne noch annähernd senkrecht auf der Grenzschicht des Haarbalges, so sieht man sie, je näher dem Papillenhals desto mehr sich aufwärts neigen, bis sie schließlich parallel zu ihr liegen. Die Kerne sind die chromatinreichsten des ganzen Bulbus, das Cytoplasma nimmt Farben schwer an und erscheint infolgedessen glasig.

Ganz regelmäßig fand ich in jedem Bulbus, der Glashaut aufsitzend, langgestreckte fadenförmige Gebilde zwischen den Basalzellen, diese aber meist um etwa eine Zelllänge überragend. Oberhalb des Äquators sind sie niemals zu sehen, meist liegen sie nur wenige Zellagen über dem Papillenhals. Auf Tangential-schnitten sieht man sie in den Zellzwischenräumen liegen. Weder in der Literatur noch in Abbildungen habe ich diese Gebilde angegeben gefunden. Ich habe ihnen deshalb anfangs gar keine Bedeutung beigelegt und sie für pyknotische Kerne untergehender Zellen gehalten. Es handelt sich aber nicht nur um Kerne, die in der gleichmäßig gefärbten Masse gar nicht hervortreten. Außer mit Hämatoxylin färben sie sich stark mit allen Farben, die kollagene Fibrillen darstellen. Schließlich konnte ich in ihnen einzelne Fibrillenzüge erkennen. Ohne ein endgültiges Urteil zu fällen, möchte ich annehmen, daß es sich um starke Fibrillenbündel handelt, die den HERXHEIMERSchen Spiralen oder den „Ansatzzellen“ von W. J. SCHMIDT gleichzusetzen sind. Das Wesentliche ist, daß sie immer in die Glashaut übergehen (Abb. 27).

Alle Zellen des Bulbus über der Basalzellenreihe sind arm an Cytoplasma. Ihr etwas länglicher Kern zeigt keine ausgesprochene Chromatinstruktur, aber immer 2—3 kleine Nucleolen. Am Kopfhaar ist die Anordnung aller dieser Zellen viel übersichtlicher als am Barthaar, in dessen Zwiebel sie wirr durcheinander liegen (GÜNTHER 1895). Die von der Höhe des Papillenäquators an deutlich ausgesprochene Schichtung läßt sich hier dank der reihenförmigen Anordnung der Zellen fast bis an die Papille verfolgen. GÜNTHER (1895) konnte die Kerne der beiden Cuticulae bis unmittelbar an den Papillenhals verfolgen. Histologisch unterscheidbar sind sie aber erst 7 Kerne von der Papillenoberfläche entfernt. Charakteristisch für die Zellen der Haarcuticula ist ein Größerwerden des Kernes und eine Zunahme des Cytoplasmas. Gleichzeitig legen sie sich der äußeren Begrenzung der Rindenschicht so auf, daß die Längsachse der Zellen annähernd auf ihr senkrecht steht. Die erste Scheiden-Cuticulazelle tritt zu gleicher Zeit wie die erste Haar-Cuticulazelle außen an ihr auf. Die Zelle und besonders ihr Kern ist kleiner und mit seiner Längsachse fast parallel zur Haarachse eingestellt, die ihr folgenden Zellen der Scheidencuticula sind im Gegensatz dazu breite und kurze Gebilde (33:8  $\mu$ , GÜNTHER 1895).

Weiter nach außen folgt die HUXLEYSche Schicht, deren Eigentümlichkeiten zu allerletzt sichtbar werden. Im unteren Teil des Bulbus liegen ihre Zellen noch undifferenziert zwischen der schon sehr deutlich ausgeprägten HENLESchen Schicht und der Scheidencuticula, oft auf einen ganz engen Raum zusammen-

gedrängt. Beide Zellformen sind durch das Auftreten von Trichohyalin — ein Name für eine unbekannte Substanz — gekennzeichnet. Die ersten feinen Tröpfchen lassen sich schon 5 (nach GÜNTHER 1895) 8 Zellen von der Papillen-Oberfläche erkennen, immer zuerst am Rande. Erst nach weiteren 7—10 Zellen beginnt auch in den HUXLEYSchen Zellen Trichohyalin aufzutreten. Die anfangs ganz kleinen und runden Tröpfchen vergrößern sich bald. Mit der Streckung der Zelle und dem Längerwerden des Kerns ordnen auch sie sich zu Punktreihen, Stäbchen und schließlich länglichen Schollen an. Die Vermehrung der Trichohyalingranula geht in den HUXLEYSchen Zellen viel langsamer vor sich und auch die Anordnung der an sich schon unregelmäßiger geformten Schollen ist regelloser. In der HUXLEYSchen Schicht enthalten 30 übereinanderliegende Zellen, in der HENLESchen aber nur 11 Trichohyalinkörner. Bei der Verhornung des Haares treten nach MARTINOTTI (1916) vorübergehend Fettsubstanzen auf.

Die Form der HENLESchen und HUXLEYSchen Zellen läßt sich nur an Isolationspräparaten erkennen. Das Bild der ersteren ist außerordentlich wechselnd, der eine Pol, entfernt von der Papille, ist mit einem oder mehreren fingerförmigen Fortsätzen versehen, die an kleinen Facetten der folgenden Zellen haften. Zwischen den einzelnen Fortsätzen bleiben immer Lücken frei, in die die Flügelfortsätze der HUXLEYSchen Zellen hineingreifen. Deren Körper ist rundlich abgestumpft, vorn ausgehöhlt, so daß zwei Zellen etwa wie procoele Wirbel aneinander liegen. Vom oberen Ende gehen 2 Fortsätze spitz zulaufend aus, ein längerer außen, ein kürzerer innen. Außer diesen beiden stärksten Fortsätzen senden die Zellen noch weiter mehr leistenartige nach allen Richtungen aus, in denen gleichfalls überall Trichohyalingranula liegen. Aus ihrer immer dem Raum angepaßten Form muß man schließen, daß das Trichohyalin höchstens zähflüssig ist (GÜNTHER 1895). Die Flügelfortsätze erstrecken sich zwischen und um die HENLESchen Zellen herum (Abb. 27), können sogar bis an die äußere Wurzelscheide heranreichen. Die Masse der HENLESchen Zellen sind  $41:6:7 \mu$  (GÜNTHER l. c.), der HUXLEYSchen Zellen  $25:10:8 \mu$ . Rechnet man die Fortsätze mit hinzu, so ist die einzelne Zelle  $43 \mu$  lang (GÜNTHER l. c.). Diese Maße gelten für das Barthaar und sind am Kopfhaar etwas geringer.

Es liegen erst ganz wenige Untersuchungen vor, die die Form und Anordnung der im Bulbus liegenden Zellen mechanisch zu erklären suchen. Sie werden auch auf sehr starke Schwierigkeiten stoßen. Die Papille selbst bietet keinerlei Anhaltspunkte für das Vorhandensein irgendwelcher stärkerer Spannungen: ihre Kerne liegen wirt durcheinander. Nur am Papillenhals sind Fibrillen und Kerne konzentrisch zum Epithelrand angeordnet, wie es vor einem wachsenden Tumor der Fall zu sein pflegt, so daß man hier auf einen vom Bulbusrand ausgehenden Wachstumsdruck schließen muß. Außerordentlich auffallend ist in diesem Zusammenhang das Fehlen von elastischen Fibrillen in der Papille, das dies Gewebe also sehr weitgehend unterscheidet von dem subepithelialen Gewebe des Coriums. Elastische Fibrillen entstehen entweder in Bindegewebszellen oder in der Grundsubstanz unter dem Einfluß von Bindegewebszellen (SCHIEFFERDECKER 1921), bzw. unter weiterer Beeinflussung von anderen Geweben, welche zu dem Bindegewebe in symbiotischer Beziehung stehen. Solche Einflüsse scheinen also hier zu fehlen, oder man müßte annehmen, daß hier nur nicht färbbare, chromophobe elastische Fibrillen vorkommen, was nicht bekannt und übrigens auch nicht wahrscheinlich ist.

Während der Entwicklung des Haares wächst ein Epithelsproß aktiv mit großer Intensität gegen das Corium vor, anfangs senkrecht, dann sehr bald schief (KRIEG 1924). Das Vorwachsen der Papille gegen das Haar ist nur durch den Widerstand des Bindegewebes gegen das Epithel zu erklären, wobei das Bindegewebe von

der vordrängenden Capillare mitgenommen werden kann. Solange das Haar wächst, muß der Druck des Epithels den Gegendruck des Bindegewebes die Wage halten. Läßt er nach, so wird das Haar ausgestoßen. Die kubische bis glatte Form der Markzellen muß auf einem in der Längsachse des Haares wirkenden Druck beruhen (UNNA 1883), während die Form der den Markkanal begrenzenden Rindenzellen nicht anders als durch radiären Druck erklärt werden kann. Für einen ununterbrochen wirkenden Druck des Haares oder zum mindesten des Bulbus gegen das Corium spricht auch das Verhalten der Basalzellschicht der äußeren Wurzelscheide. Ihre cylinderförmigen Zellen unterliegen der „gegenseitigen Pressung“, die senkrecht auf ihre Längsachse wirkt (KRIEG l. c.). Im Bereich des Bulbus fallen diese Zellen nach abwärts, oder aufwärts (Abb. 27) um; sie werden nicht etwa nur plattgedrückt (vgl. auch RABL und die Abb. 418 bei SCHAFFER 1922), sondern neigen sich deutlich mit ihren Kernen auf die Seite. Natürlich kann man für dieses Verhalten ebensogut einen Zug des Haarbalges nach oben annehmen, der doch aber nur wieder durch den Wachstumsdruck des Bulbus hervorgerufen worden sein könnte.

Im übrigen besteht keinerlei Meinungsverschiedenheit zwischen den Autoren mehr darüber, daß die Zellen der äußeren Wurzelscheide, da wo sie aus vielen Zelllagen besteht, vom Rande gegen den Haarschaft zu, also radiär, wachsen. Ein Stratum granulosum und corneum bilden sie nur im Haartrichter, einzelne Keratohyalin granula treten auch schon unterhalb der Talgdrüsenmündung auf. Das mit seiner inneren Wurzelscheide aufwärts wachsende Haar reibt sich sozusagen auf den Zellen, deren Wachstumsdruck senkrecht gegen die verhornte Scheide gerichtet ist. RABL (1902) hat darauf hingewiesen, daß in der Talgdrüsenregion auch die innersten Zellen der äußeren Wurzelscheide nach oben wachsen und STÖHR (1903) hat sogar gesagt, daß etwa von der Mitte der Haarwurzel an ihre Wachstumsrichtung nicht mehr radiär, sondern schräg nach aufwärts gestellt ist. Er begründet diese Richtungsänderung damit, daß nach seinen Beobachtungen sich Interzellularbrücken zwischen innerer und äußerer Wurzelscheide ausspannen. Diese Brücken sind nicht in der ganzen Länge der Haarwurzel vorhanden, sondern treten erst auf, wenn die innere Wurzelscheide vollständig verhornt ist. Diese Beobachtung kann ich nicht bestätigen. Ich kann mir nur denken, daß STÖHR (1903) hier die Flügelfortsätze der HUXLEYSchen Zellen gesehen hat, die bis an die äußere Wurzelscheide heranreichen. Eine Abbildung hat er nicht gegeben.

Das Wachstum der Cuticula und der inneren Wurzelscheide ist schon vom Bulbus an ein ganz ungleichmäßiges. Merkwürdigerweise sind hier nie die so beliebten Erklärungsversuche mit der verschiedenen guten Ernährung wirklich durchgeführt worden. Warum bilden sich die eleidinartigen Granula sofort über der Papille in den Markzellen, in weitem Abstand von ihr in den HENLEschen Zellen und in noch weiterem in den unmittelbar benachbarten HUXLEYSchen Zellen?



Abb. 28. Eine Reihe von Cuticula-Zellen aus verschiedenen im Längsschnitt aufeinander folgenden Niveaus eines menschlichen Kopfhaares. Vergr. 1440 fach. (Aus W. J. SCHMIDT.)

Sichtbar ist eine Volumenzunahme der Haarcuticulazellen, die eben dadurch die Scheidencuticulazellen, die demnach nachgiebiger sein müssen, zu breiten Platten zusammendrücken. Die Zellen der Haarcuticula richten sich nun, je weiter sie emporwachsen, immer steiler auf, bis sie, sich dachziegelförmig deckend, der Rinde des Haarschaftes dicht anliegen (Abb. 27 und 28). Diese Aufrichtung ist nur möglich, wenn einmal die Zellen mit ihrer Basis der Haarrinde fest aufsitzen, und zweitens die nach außen folgenden Zellen schneller wachsen und dadurch die nach innen liegenden hochdrücken. Es wächst also die innere Wurzelscheide als Ganzes schneller als die Haarcuticula. Aber ihre drei Schichten wachsen unter sich auch wieder verschieden schnell. Die Füllung mit Trichohyalin granulis soll nach UNNA (1883) der Grund sein für das Voraneilen der inneren Wurzelscheide, und diese Granula sollen nach ihm dadurch entstehen, daß die in dieser Höhe plötzlich stärker werdende äußere Wurzelscheide einen starken Gegendruck ausübt. Es ist nicht einzusehen, weshalb unter diesem Druck nicht auch die HUXLEYSchen Zellen sogleich Trichohyalin bilden. Wie dem auch sei, es wächst die HENLESche Schicht schneller als die HUXLEYSche und diese schneller als die Scheidencuticula und diese eilt im Wachstum der Haarcuticula voraus. Der gleichzeitig zunehmende radiäre Druck preßt die Scheidencuticula in die Breite und weiter aufwärts so fest gegen die HUXLEYSche Schicht, daß sie mit ihr ganz verschmilzt. Auch die HUXLEYSche Schicht wird gegen die HENLESchen Zellen so stark gedrängt, daß ihre Flügelfortsätze sich fest mit ihnen verzahnen und zum Teil bis zur äußeren Wurzelscheide durchstoßen. Ganz in gleicher Weise werden auch die beiden Cuticulae gegeneinander verzahnt. Das ist nur dadurch möglich, daß in diesem Abschnitt Haar und innere Wurzelscheide gleich schnell wachsen (v. EBNER 1876, UNNA 1883). Diese Stelle liegt im mittleren Balgdrittel und ist am herausgerissenen Haar dadurch zu erkennen, daß die Zellen der Haarcuticula nach außen umgeklappt sind (UNNA l. c.). Die im verhornten Zustande im Querdurchmesser nur  $3\ \mu$  großen Scheidencuticulazellen sind an der HUXLEYSchen Schicht befestigt und ragen mit ihrem freien Ende der Papille zu.

Das Vorhandensein einer Haarcuticula wurde von FRIEBOES (1921) ganz leugnet. W. J. SCHMIDT (1922) hat gegen ihn den bisherigen Ansichten wieder Geltung verschafft (Abb. 28 und 29).

### 3. Der mittlere Teil der Haarwurzel.

In der HENLESchen Schicht sind die Zellen längst verhornt. In den HUXLEYSchen Zellen ist der Vorgang der Verhornung durchaus der gleiche, nur vollzieht er sich sehr viel langsamer. Auf die letzte prall mit Granulis erfüllte Schicht folgt in beiden Schichten meist nur eine Zelle, die zwar Tropfen enthält, die aber blasser und eher mit Hämatoxylin als mit Eosin gefärbt erscheint. Durch dies Zurücktreten des Zellinhaltes tritt der Kern wieder deutlich hervor. Darüber folgen — wieder in beiden Schichten — 4—7 Zellen mit gut färbbarem Kern und bläulich gefärbtem Cytoplasma. Es hat also allem Anschein nach eine Vermischung von Cytoplasma und Zelleinschluß stattgefunden. Dann werden die Zellen immer heller, bis schließlich die ganze innere Wurzelscheide einheitlich hell erscheint (Abb. 29). An Isolationspräparaten kann man erkennen, daß sie an vielen Stellen durchlöchert ist. Bei einer Ablösung der ganzen Scheide in Verdauungssäften zeigen sich die Zellen wirklich verhornt nur an ihrer Oberfläche, der Inhalt löst sich auf. Eine feine Längsstreifung ist vielleicht auf Fibrillen zurückzuführen (RABL 1901), deren Vorhandensein auch die Strichform des Trichohyalins erklären würde. Mit der Verhornung ist auch hier wie im Stratum lucidum der Epidermis eine Schrumpfung der Zellen verbunden, die die Verdünnung der inneren Wurzelscheide herbeiführt (Abb. 28).

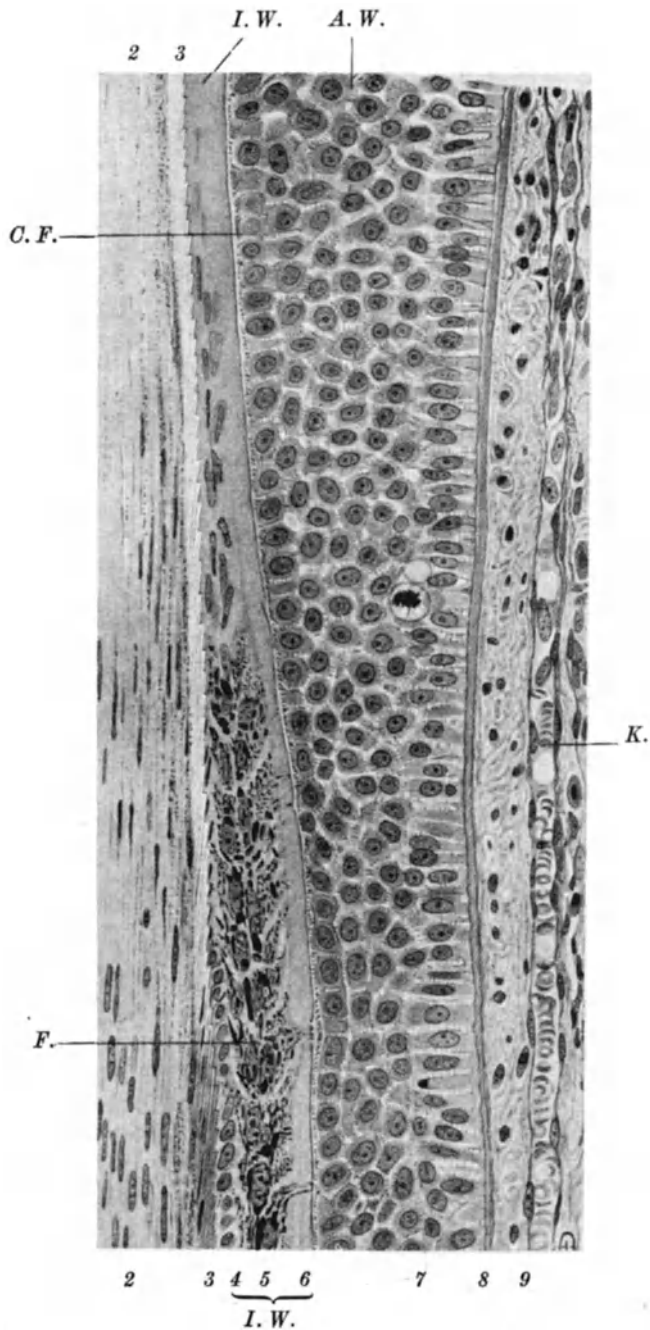


Abb. 29. Längsschnitt durch das Kopfhaar eines 22 jähr. Mannes. Formol. Häm.-Eosin. Zeiß Obj. D. Okular 2. Vergr. 350 fach (dieselbe Vergrößerung wie in Abb. 27.) 2 Rinde. 3 Haar-Cuticula. 4 Scheiden-Cuticula. 5 HUXLEYsche Schicht. 6 HENLEsche Schicht. 7 Äußere Wurzelscheide. 8 Glashaut. 9 Haarbalg. C. F. Circulare Fibrillen der äußeren Wurzelscheide. F. Flügelzelle der HUXLEYschen Schicht. K. Kapillare. I. W. Innere Wurzelscheide. A. W. Äußere Wurzelscheide.

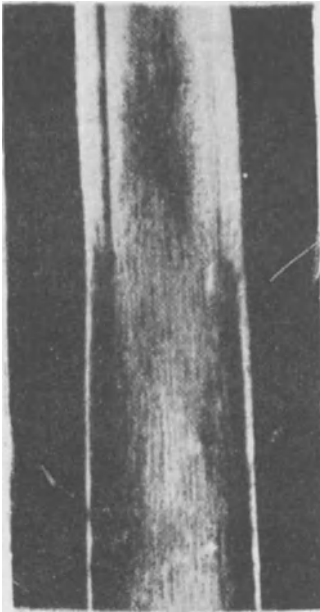


Abb. 30. Schaft und innere Wurzelscheide eines menschlichen Kopfhaares im Längsschnitt, in der unteren Hälfte nur die HENLESche, in der oberen auch die HUXLEYSche Schicht verhornt. In polarisiertem Licht. Vergr. 150fach. (Nach W. J. SCHMIDT.)

Im Haarschaft ist zwischen die Zone der noch kernhaltigen und die der endgültig verhornten Zellen eine Übergangszone eingeschaltet, die sich mit den verschiedensten Farbstoffen diffus färbt. RABL hat darauf aufmerksam gemacht (1902), daß gerade in diesem Bereich die HUXLEYSchen Zellen senkrecht zur Achse des Haarbalges anschwellen. Dadurch wird das Haar zusammengepreßt, zumal nach RABLS (l. c.) Messungen der bindegewebige Haarbalg nicht nachgibt, und erhält so seine endgültige Form. Je nachdem, ob die Verdickung der HUXLEYSchen Zellen rings um das Haar gleichmäßig, zweiseitig oder einseitig erfolgt, wird der Querschnitt des Haares rund, platt oder nierenförmig. Die Dicke der inneren Wurzelscheide schwankt zwischen 15 und 22  $\mu$ . Sie endigt in der Höhe der Talgdrüseneinmündung, ohne jemals mit den Schichten der Epidermis im Haartrichter Beziehungen einzugehen. Sie bröckelt in einzelnen Stücken ab, die mit dem Secret der Talgdrüsen entfernt werden. Die Art ihrer Endigung ist verschieden. Sie kann der Epidermis glatt anliegen oder sie auch aufwulsten, kann auch frei ins Lumen hineinragen, wobei ihr manchmal Zellen der äußeren Wurzelscheide anhaften.

Der ganze Verhornungsvorgang wird besonders schön im polarisierten Lichte sichtbar (Abb. 30).

#### 4. Verschiedene Haarformen.

Wenn auch im großen und ganzen alle Haare des Körpers in ihrem Bau übereinstimmen, so gibt es doch eine Reihe von Unterschieden, die ganz kurz erwähnt werden sollen, wobei ich im wesentlichen den Angaben DANFORTH'S (1925) und FRIEDENTHAL'S (1908) folge.

Das Barthaar beginnt zuerst seitlich an der Oberlippe zu wachsen und wächst dann gegen die Mittellinie, nach dem Kinn, den Ohren und dem Hals zu. Ein schmaler Streifen vor dem Ohr bleibt immer frei. Ein Schnurrbart kommt allen Rassen, wenn auch in verschiedener Stärke, zu. Beim Europäer beträgt die durchschnittliche Länge der Barthaare 20—30 cm. Lanugo findet sich immer dazwischen. Frauen haben in 30 vH der Fälle einen Schnurrbart. Der Querschnitt des einzelnen Haares ist drei- bis viereckig.

Die Achselhaare treten erst in der Pubertätszeit auf. Sie werden 4—8 cm lang und enthalten immer Mark. Sie verdünnen sich stark gegen die Spitze und sind oft eigentümlich um ihre Längsachse gedreht. Ihre Wachstumszeit beträgt  $3\frac{1}{2}$  Monate. Ihnen ähneln am meisten

die Schamhaare (Pubes), die meist allerdings etwas größer und dicker sind. In ihrer Färbung gleichen sie meist den Achselhaaren und stimmen wie diese häufig mit dem Kopfhaar überein. Fehlen die Geschlechtsdrüsen, so wachsen keine Achsel- und Schamhaare. Sie schließen bei beiden Geschlechtern mit horizontaler Grenze nabelwärts ab. Die von dieser Grenze beim Manne zum Nabel hinziehenden Haare sind

Rumpfhaare, die bei über 90 vH Männer und etwa 35 vH Frauen der weißen Rasse vorkommen. Sie sind meist feiner als die Achselhaare, steifer und heller als das Kopfhaar. Von 10 000 Soldaten hatten nur 0,4 vH vollständige Rumpfbehhaarung. Bein und Arm sind wechselnd stark behaart.

Die Augenbrauen-Haare sind sichelförmig gebogen und laufen spitz zu. Sie stehen nicht in Gruppen. Ihre Cuticula besteht aus großen, flachen Schuppen. Mark befindet sich meist nur im mittleren Teil des Haares. Der Querschnitt ist eckig. Die

Lebensdauer beträgt 112 Tage. Bei einzelnen Personen kommen sehr viele und lange Haare vor.

Die Augenwimpern sind länger und gekrümmter als die Brauenhaare, ihnen sonst sehr ähnlich. Sie stehen manchmal in 3 Reihen hintereinander.

Auch die Vibrissen ähneln ihnen sehr, sind aber häufiger marklos. In einzelnen Familien kommen Haare auf der Nasenspitze vor.

Ohrhaare (Tragi) am Tragus und an der Ohrmuschel finden sich manchmal bei Männern über 30 Jahre. Am DARWINSchen Knötchen stehen bei einigen Kindern längere Lanugo Haare in einem konvergierenden Wirbel.

Nach Untersuchungen MAYRS (1924) nimmt die Intensität der Haarfarbe in folgender Richtung zu: am hellsten sind gewöhnlich die Achselhaare, es folgen Bart-, Kopf-, Brauen- und Schamhaare. Nur bei hellblonden und tiefschwarzen Typen sind die Abweichungen unbedeutend und inkonstant, bei mittlerer Haarfarbe treten die Unterschiede deutlicher hervor.

## 5. Der Haarwechsel.

Seit dem Jahre 1850, in dem KÖLLIKER und LANGER behaupteten, ein neues Haar entstehe auf der alten Papille, geht der Streit um den Haarwechsel. Noch im selben Jahre behauptete STEINLEIN das Gegenteil. Und heute nach 75 Jahren stehen noch immer die beiden Auffassungen sich gegenüber, wie damals. Die feineren histologischen Vorgänge sind natürlich fast allgemein anerkannt, nur die Frage, ob die alte Papille ganz verschwindet oder in die neue aufgeht, trennt im wesentlichen die Geister.

Die Ursache zu einem Haarwechsel soll in einer Verödung der die Papille durchziehenden Gefäßschlinge liegen. Warum dieses Gefäß allerdings in einigermaßen regelmäßigen Zwischenräumen die genügende Blutversorgung der Papille einstellt, ist gänzlich unbekannt. Die Ursache könnte nervöser oder hormonaler Natur sein. Es ist aber durchaus möglich, daß die Ursache für das Aufhören des Haarwachstums in der Papille selbst oder im Bulbus liegt. Die Pigmentbildung in der Haut der jungen grauen Maus (STEINER 1925) und im Haar des Menschen (MIESCHER 1917), geht rhythmisch, bald stärker, bald schwächer vor sich. Daß auch die übrige Zelltätigkeit im Bulbus einem Rhythmus unterworfen sein kann, ist zum mindesten denkbar, und an mausernden Tieren sogar sicher erwiesen. Deren Haare wachsen kurze Zeit, dann ruhen die Follikel lange (DANFORTH 1925). Jedenfalls ist der normale Haarwechsel nicht an ein Gefäß- oder Nervengebiet gebunden, sondern unmittelbar neben einem lebenskräftigen Haar kann ein sich abhebendes oder sich neubildendes stehen. Es ist mehr als wahrscheinlich, daß die ersten mikroskopisch sichtbaren Zeichen des Haarwechsels nicht die biologisch ersten Zeichen überhaupt sind. Während also die Papillencapillare verödet, wobei dahingestellt bleiben mag, ob das der primäre oder sekundäre Vorgang ist, erweitern sich die den untersten Teil des Haarbalges korbartig umgebenden Gefäße. UNNA (1883) hat darauf hingewiesen, daß durch die der Haut eigentümliche Blutversorgung bei einer schlechten Versorgung der Haarpapille die mittlere Balgregion wesentlich besser ernährt wird. Am Haar selbst erkennt man nach ihm die verminderte Blutversorgung an einem Dickerwerden der Glashaut, die gegen die äußere Wurzelscheide hin eine zweite Schicht erkennen läßt (s. S. 67). Die Glashaut kann sich schon vor dem Auftreten der inneren Schicht gefaltet und ringförmig in die äußere Hautscheide vorgebuchtet haben.

Die Papille wird nun kleiner und verliert ihre schlanke, zapfenartige Form (STIEDA 1887, MERKEL 1919). Zwischen ihr und der Keimschicht des Haares entsteht ein schmaler Spalt, der zwar öfter beobachtet, aber nicht immer für eine Lücke gehalten worden ist (GARCIA 1891). Die verdickte Glashaut scheint nicht den größten Umfang der Papille zu überschreiten, kommt also für die Deutung dieses Hohlraumes kaum in Betracht. Nach MERKEL (l. c.) setzt nun erst, nach

Bildung der Glashaut, die Verödung der Papille ein. UNNA (1883) hat gezeigt, und GARCIA (1891) hat sich ihm angeschlossen, daß zuerst eine Verschmälerung der Matrix für die innere Wurzelscheide und für die beiden Oberhäutchen zu sehen ist. Sie stellen zuerst ihr Wachstum ein, werden nach oben geschoben, ohne Nachschub zu erhalten. Erst dann folgen die äußeren, noch später die inneren Teile der Rinde. Auf diese Weise hebt sich die Haarwurzel von der Papille ab, ihre Glockenform geht verloren und schlägt in das Gegenteil um. Dadurch endigt nun das abwandernde Haar mit einem „Kolben“, einer keulenförmigen Auftreibung mit einer Konvexität zur Papille hin („Haarkolben HENLE“ 1840). v. EBNER (1875) hat dagegen angegeben, daß das Haar im Augenblick der Loslösung noch hohl ist, und daß der Kolben durch den Druck der äußeren Wurzelscheide geformt wird. UNNA dürfte im Recht sein, denn der ganze Kolben ist niemals mehr von der inneren Wurzelscheide umgeben. Sie endigt über ihm und ist sehr oft nach innen zu umgeschlagen, infolge des von unten nach oben wirkenden Schubes (SCHAFER 1922). Da ihm der zusammenpressende Druck der inneren Wurzelscheide fehlt, splittert sich der Haarkolben besenförmig auf, und richtet seine — nun auch pigmentlosen — Zellen nach allen Seiten den andringenden Zellen der äußeren Wurzelscheide entgegen. Zwischen ihm und dessen Zellen liegt eine fast homogene, sich mit Eosin blaßrot färbende Masse, in der vereinzelte zugrunde gehende Zellen sichtbar sind. Vom Kolben erstreckt sich bis in die Gegend der alten Papille ein Strang aus indifferenten Epithelzellen, die der Druck des Balges unter dem emporgerückten Kolbenhaar zusammengepreßt hat (Epithelstrang). In ihm liegen außerordentlich viele, an pyknotischen Kernbröckeln erkennbare, zugrundegehende Zellen. An seinem unteren Ende liegt die zu einem kleinen Zellhaufen zusammengeschmolzene Papille. Der Abstand zwischen ihr und dem unteren Ende des Haarkolbens bleibt nicht immer derselbe. Schon GARCIA, VENEZIANIS und AUBURTINS Messungen (1896) haben gegen STIEDA (1887) ergeben, daß das Haar schneller emporwandert als die Papille. Das Aufsteigen des Kolbenhaares wird außer vielleicht durch den Wachstumsdruck der Zellen des Epithelstranges und der äußeren Wurzelscheide, die sich zwischen die Zellen der HENLESchen und HUXLEYSchen Schicht einkeilen (GARCIA 1891), am stärksten wohl durch die Ringfaserschicht des Balges bedingt. Ihre Blutgefäße waren im Beginn der Papillenablösung stärker gefüllt und leicht geschlängelt und diese bessere Blutversorgung dürfte nach MERKEL (1919) durch ihre Hypertrophie verursacht worden sein. Man hat sogar geglaubt, in ihr glatte Muskelfasern zu erkennen, weil man mehrfach stark verlängerte, stäbchenförmige Kerne sah (BONNET 1885). Während v. EBNER (1876) und KÖLLIKER (1889) die muskuläre Natur dieser Fasern nicht recht anerkennen wollen, haben STÖHR (1903) und MERKEL (1919) sie ganz abgelehnt. SCHAFER sieht in ihnen contractile Elemente (1922). Nachdem der Epithelstrang gebildet ist, schwindet die Ringfaserschicht nach Art einer Narbenkontraktion (MERKEL l. c.) und drückt die von ihm umschlossenen Epithelzellen zusammen und den Haarkolben aufwärts. Die Glashaut, besonders ihre innere Lamelle wird dadurch gefaltet und in den Epithelstrang hineingedrückt. Man kann diesen Druck daran erkennen, daß die Basalzellen des Epithelstranges ihre Cylinderform verlieren. AUBURTIN (1896) und MERKEL (l. c.) haben im Strange Epithelperlen gefunden und genau wie die schon erwähnten Zelldegenerations-Erscheinungen als regressive Erscheinungen gedeutet. STIEDA (1909) betont andererseits die Verkürzung des Haarbalges, ohne allerdings anzugeben, wodurch sie zustande kommt. Im Haarstengel sieht er infolgedessen nicht den zusammengepreßten Rest des Haarbalges, sondern ein Bindegewebsbündel mit Blutgefäßen und Nerven unterhalb der sich neu bildenden Papille. Dieser Auffassung kann man nicht



beipflchten. Die Verstärkung der Ringschicht des Balges und ihre Contraction, die Tatsache, daß die gefaltete Glashaut bis unter die alte Papille herunterreicht, schließlich der Zelluntergang und die Epithelperlen im Epithelstrang sprechen zu stark dagegen. Ob neben diesem zirkulären Druck noch ein Zug in der Längsrichtung besteht, ist nicht erwiesen. Dafür spricht einmal, daß die äußere Schicht der Glashaut durch Bindegewebe ersetzt wird, dessen Fibrillen parallel zur Haarachse verlaufen. Zweitens treten zwischen den beiden Glashautschichten viele elastische Fibrillen auf, die auch alle längs verlaufen (MERKEL l. c.). Jedenfalls schrumpft der Epithelstrang immer mehr zusammen. v. EBNER (l. c.) hat zuerst festgestellt, daß er sich auch erheblich verkürzt (von 3,6 mm auf 1,68 mm im Kopfhaar) und daß dadurch das proximale Ende des Haarbalges wieder dicht an den Haarkolben herangebracht wird. Die im Haarbalg verlaufenden Gefäße werden durch diese doppelte Schrumpfung in der Längs- und Querrichtung erheblich geschädigt. Die Capillaren verschwinden vollständig und die größeren Äste legen sich in langgestreckte Schlingen, was MERKEL (l. c.) durch Injektionen festgestellt hat. Die Papille nimmt bei ihrem Hochwandern anscheinend den mit ihr zusammenhängenden Haarbalg mit, der nun gestaucht und gefaltet unter ihr liegt („Haarstengel“ WERTHEIM 1865). Besonders die Glashaut liegt gequollen, glasig und überall stark gefaltet neben Epithelstrang und Haarstengel noch zu einer Zeit, in der das neue Haar sich schon bildet. SCHAFFER (1922) hat dafür jüngst prachtvolle Abbildungen gegeben. Das Kolbenhaar rückt bis zum „Haarbeet“, besser Wulst (STÖHR 1903), einer deutlichen Anschwellung der äußeren Wurzelscheide unterhalb der Einmündung der Talgdrüsen, empor, die Papille bis in das Gebiet des Arrectoransatzes. Hier bleibt das Kolbenhaar längere Zeit liegen, bis es von nachwachsendem neuem Haar ausgestoßen wird. GIOVANNI (1890) konnte nachweisen, daß Ohr- und Augenbrauhaare 3 Monate nach Beendigung ihres Wachstums im Follikel stehen blieben, und MÄHLI (zitiert nach UNNA 1883) fand unter 150 Cilien 105 Kolbenhaare. Die alte UNNASche Ansicht, vom weiteren Wachstum des Beethaars im Haarbeet kann seit langem als widerlegt gelten, ebenso GÖTTES Ansicht vom Schalthaar.

Das erste Anzeichen einer Neubildung des Haares ist die Umordnung der Epithelzellen im Epithelstrang, die schon beginnt, kurz ehe das Kolbenhaar im Haarbeet sich festgesetzt hat. Die Basalzellen werden wieder cylinderförmig und der kleine Zellhaufen der Papille wird wieder von Epithelzellen glockenförmig umwachsen. Im Epithelstrang treten Mitosen auf und durch diese Zellvermehrung gewinnt das Wachstum des Epithels wieder die Oberhand gegen den Widerstand des Bindegewebes. Die „alte“ Papille wird die Papille eines neuen Haares. Diese histologischen Veränderungen im Epithelstrang zeigen mit aller Deutlichkeit, daß nach einwandfreien Anzeichen der Rückbildung Zeichen von Zellvermehrung, Umgruppierung der Zellen und veränderten Druckverhältnissen auftreten. Alle diese Tatsachen, zu denen man noch das schon beschriebene Verhalten des Haarbalges rechnen muß, sprechen gegen die STIEDASche Auffassung (1909). Er sieht im Epithelstrang nicht den zusammengefallenen, leer gewordenen Abschnitt des Haarbalges, sondern den neu gebildeten Haarkeim für das Ersatzhaar. Sobald der Haarkolben gebildet ist — sagt STIEDA (1909) — und der Haarbalg sich bis dicht um den Haarkolben herum verkürzt hat, vermehren sich die Zellen im Grunde des Haarbalges. Die wuchernde Zellmasse drückt nicht, wie man früher angenommen hatte (GARCIA 1891) das Kolbenhaar nach oben, sondern wächst in der Richtung des alten Haarschaftes gegen das Corium vor. Dieser Fortsatz ist der neue Haarkeim, der zunächst ganz das Aussehen eines embryonalen Haarzapfens hat. An seiner Spitze bildet sich eine neue Papille, die alte ist längst vorher atrophiert. Was von den Autoren als solche abgebildet wurde, ist schon die

neue Papille. STIEDA (l. c.) konnte sich bis zu einem gewissen Grade sogar auf STÖHR (1903) berufen, den er sonst bekämpfte, insofern er zugab, daß die alte Papille atrophieren könne, daß sich aber aus dieser atrophischen die neue Papille bilden soll. Auf STIEDAS Seite sind MAURER (1885), BÖHM und DAVIDOFF (1903) getreten, FEIERTAG (1875), MOLL (1895), EMERY (1894).

Der Streit geht also darum, ob der Epithelfortsatz nur als neuer Sproß, als Haarkeim aufzufassen ist, oder ob er den Rest der Papillenmatrix und der äußeren Wurzelscheide darstellt. Am Kopfhaar sprechen die oben angeführten Beobachtungen durchaus gegen STIEDA (l. c.). Das neue Haar entsteht aus dem Epithelstrang unter Mitwirkung der alten Papille (FRIEDENTHAL 1908, RABL 1902, SCHAFFER 1922, v. MÖLLENDORF-STÖHR 1922 u. a.). Freilich muß zugegeben werden, daß sich ein einheitliches Schema nicht aufstellen läßt (AUBURTIN 1896). Das Kopfhaar ist zwar am häufigsten untersucht, aber es stellt nicht das geeignetste Objekt dar, weil die Lebensdauer des einzelnen Haares zu lang ist. Besser läßt sich der Haarwechsel am Wimperhaar studieren. Und hier hat STIEDA (l. c.) von den den Kolben umgrenzenden Zellen einen kleinen epidermalen Fortsatz seitlich auswachsen sehen, an dessen Spitze sich die neue Papille bildete. UNNA (1883) und AUBURTIN (1896) haben die gleiche Beobachtung gemacht.

Einen ganz neuen Gesichtspunkt in die so verschiedenen Anschauungen über den Haarwechsel hat MERKEL (1919) gebracht. Er hat an menschlicher Kopfhaut unter der Papille lebenskräftiger Haare stets schmale, mit „Gallerte“ ausgefüllte Spalten beobachten können. Mit dem Beginn des Haarwechsels vermehrt sich die Gallerte und zwar schließlich so stark, daß sie sich zwischen der gequollenen Glashaut und der Papille Raum schafft. Sie breitet sich in erster Linie um die neue Papille aus und über sie hinaus nach unten. Ist einmal der Schaft des neuen Haares gebildet, dann dringt fibrilläres Bindegewebe in dieses Gallertgewebe ein und wandelt es zu kernreichem, gleichfalls fibrillärem Bindegewebe um. Da Gallertgewebe embryonalen Charakters ist, glaubt MERKEL (l. c.), daß beim Haarwechsel die alte Papille ganz schwindet und durch eine neue ersetzt wird, die sich aus einem schalenförmigen Polster embryonaler Zellen unter den unwachsenden Epithelzapfen entwickelt. Eine neue Haarpapille kann sich nur bilden, wenn „zuvor ein Lager embryonaler Zellen unter dem epithelialen Keim vorhanden ist, von welchem aus sie sich erheben kann“. Beim Haarwechsel ist es meist schon vorhanden und tritt nun erneut in Tätigkeit. Zur Bildung eines neuen Haares ist es unerläßlich notwendig, daß die alte Papille schwindet. Nur dadurch findet das embryonale Gewebe Gelegenheit und Platz, zu wuchern und die neue Papille zu bilden.

Diese Beobachtung ist vor ihm noch nicht gemacht worden, und soweit ich sehe, ist sie auch nicht bestätigt worden. Eine Verwechslung mit der stark gefalteten Glashaut kann nicht vorliegen, da MERKEL (1919) sie immer erwähnt, und ausdrücklich betont, daß sie „völlig kernlos, homogen und leicht rötlich gefärbt“ ist. Das von ihm beschriebene gallertige Bindegewebe aber in der Umgebung und unter der Papille ist immer kernhaltig, färbt sich gelblich mit VAN GIBSON und läßt schon zarte Fibrillen erkennen. Ich habe niemals diese Gallerte finden können, und möchte glauben, daß es sich doch um abgesprengte Reste der gequollenen Glashaut handelt, die nach MERKELS Angaben (l. c.) völlig zugrunde geht. Dabei werden Kerne eindringen und Fibrillen gebildet werden. Beobachtungen, die GIOVANNI an menschlicher Kopfhaut machte (1908), aus der kurz zuvor Haare künstlich herausgerissen waren, haben nicht wesentlich Neues beizubringen vermocht. Auf die Frage, ob außer der Ersatzbildung im Anschluß an ein ausgestoßenes Haar eine Neubildung unmittelbar aus der Epidermis

erfolgen kann, ist lebhaft umstritten. Wir können gleich an STIEDAS Untersuchungen (1909) anknüpfen, der mehrfach beobachtete, daß auch bei Erwachsenen neue Haare nach embryonaler Weise unmittelbar aus der Epidermis gebildet werden. Schon vor ihm berichten GÖTTE (1868), WERTHEIM (1865), WALDEYER und HESSE (1877) dasselbe. Es hat aber auch nicht an Gegnern gefehlt, die nur die Neubildung aus dem alten Balg anerkannt haben (AUBURTIN 1896, UNNA 1883, FEIERTAG 1875, v. EBNER 1876). Es kann sich hier natürlich nicht um die Frage handeln, ob hin und wieder rudimentäre Haaranlagen gebildet werden.

Das kommt sicher vor und solche Befunde haben oft eine große vergleichend-anatomische Bedeutung. Ich erinnere hier nur an v. EGGELINGS Befunde (1904), oder an rudimentäre Haaranlage in der Labia minora (HECHT 1914/15) oder in der An algegend (FUSARI 1899). Es liegen so viele Beobachtungen über Bildung vollwertiger, reifer Haare aus der Epidermis vor, daß diese Entstehungsart als gesichert gelten kann. Daß dieser Befund nicht regelmäßig erhoben wurde, spricht in keiner Weise dagegen. SPULER (1899) berichtet, daß während des ganzen Lebens eine Neubildung „in beträchtlicher Menge“ stattfindet. Er hat auch darauf hingewiesen, daß solche jungen Haare sich sehr früh wieder von der Papille lösen, was auch auf einer Abbildung MERKELS (1919) zu sehen ist. Freilich sein Versuch, die GÖTTESche Schalthaartheorie wieder aufleben zu lassen kann ebenso wie UNNAS Beethaartheorie (1883) als endgültig gescheitert angesehen werden. RABL (1902) und MERKEL (1919) beschreiben Haaranlagen, die

von der äußeren Wurzelscheide ausgehen, ich kann das gleiche bestätigen. An der Kopfhaut eines 22-jährigen Mannes habe ich mehrfach die Bildung neuer Haare aus der Epidermis beobachtet, die unter sich durchaus nicht alle gleich waren. Anhänge kommen in ganz verschiedener Zahl vor — FUSURI (1899) hat einmal 12 beobachtet — und man kann deshalb keinesfalls sagen, daß eine Haaranlage in ihrer Form immer dem „primären Epithelkeim“ (MARKS 1895) entsprechen muß. Die Deutung der einzelnen Anhänge ist oft sehr schwer, am leichtesten gelingt sie noch an den Sprossen der Talgdrüsen, deren Zellen meist schon sehr frühzeitig verfatet (Abb. 19 S. 57). Eine noch nicht ganz geklärte Rolle spielt dabei der sogenannte Wulst. UNNA (1883) und STÖHR (1903) sehen in ihm die sehr frühzeitig auftretende Anlage des Haarbeetes, dessen Entstehung vom Arrector



Abb. 31. Neubildung eines Haares. Kopfhaut eines 22-jähr. Mannes. Nach Serienschritten rekonstruiert. Zeiß Obj. 8. Apochr. Comp. Ok. 4. Vergr. 196 fach.

pili unabhängig ist. Diese Auffassung hat STIEDA (1909) verworfen und ihn als sekundären Haarkeim aufgefaßt. Er entsteht nur im primären Haarkeim, niemals an älteren Haaren. Er ruht, solange das primäre Haar wächst, wie bei der Entwicklung der Milchzähne der Keim des bleibenden Zahnes in Ruhe bleibt. Sobald sich aber der Haarkolben bildet, vermehren sich die Zellen des Wulstes und bilden das sekundäre Haar. Die den Haarkolben eines ausfallenden Haares umgebende Zellmasse ist mit dem Wulst des Primärhaares nicht identisch. Die ganze hier von STIEDA (1909) angeschnittene Frage bedarf noch endgültiger Klärung. Seine Behauptungen sind nicht widerlegt, aber auch nicht bestätigt worden. Der Wulst taucht immer wieder auf, auch im erwachsenen sicher nicht primären Haar, wie jüngst noch an dem Modell von PINKUS (1925) zu sehen ist.

Wie schwer gelegentlich die Beurteilung der Frage sein kann, ob in einem bestimmten Falle die Neubildung eines Haares aus der Epidermis oder aus der alten Papille erfolgt, mag die Abb. 31 zeigen, die eine graphische Rekonstruktion aus einer meiner Serien darstellt. Über der Papille zeigt sich eben die erste Differenzierung der Schichten des späteren Haares. Dicht über dem Bulbus liegt ringförmig, wenn auch nach der stumpfwinkligen Seite hin stärker entwickelt, der Wulst. STIEDAS Auffassung (1909) nach hätten wir also einen primären Epithelkeim vor uns. Oberhalb des Wulstes folgen zwei ungleich große Zapfen, die nach dem histologischen Bilde nur Talgdrüsen sein können. Über ihnen liegen schließlich zwei kleinere Ausbuchtungen, denen vielleicht keinerlei Bedeutung beizumessen ist. Andernfalls kämen nur die Anlagen apokriner Drüsen in Betracht, was wiederum an der Kopfhaut unwahrscheinlich ist. So macht das Gebilde durchaus den Eindruck eines primären Epithelkeimes (vgl. Abb. 19, S. 57). Von einer etwaigen Rückbildung von Talgdrüsen, von Trümmern der Glashaut, von einem Haarstengel ist keine Spur zu sehen. Und doch weist der kleine Zipfel des *M. arrector*, der in ganz ungewöhnlicher Weise rechtwinklig vom Hauptmuskel abbiegt, deutlich darauf hin, daß er von einem ausgestoßenen Haar nach der Epidermis zu mitgenommen wurde. Aus den auf S. 41 auseinandergesetzten Gründen erscheint es unwahrscheinlich, daß es sich hier etwa um die Neubildung eines Muskelzipfels handelt. Außerdem deutet die Größe des durch Strichelung angedeuteten Haartrichters auf den Ausfall eines größeren Haares hin.

## 6. Haarfarbe und Ergrauen.

Die Farbe eines Haares ist neben dem Pigmentgehalt — Pigment kommt in diffuser und gekörnter Form vor — abhängig vom Luftgehalt des Haares und der Beschaffenheit seiner Oberfläche. Es kann nämlich die Oberfläche glatt und glänzend erscheinen, wenn die Schüppchen der Haarcuticula dicht nebeneinander und auf dem Haare liegen. Lösen sie sich zum Teil voneinander, so daß sie vom Haare abstehen, so wird das Licht anders gebrochen und das Haar erscheint rauher und anders gefärbt. Ungepflegte Haare erscheinen heller als gepflegte. Fette, Öle, Wasser und Mittel zur Haarpflege dringen leicht zwischen die Rindenzellen ein und verdrängen die dortliegenden kleinen Luftbläschen. Auf diese Weise erscheint das Haar dunkler.

Sowohl im Mark als in der Rinde liegen kleinste Luftbläschen, die bei Dunkelfeldbeleuchtung als glitzernde Pünktchen zwischen den Rindenzellen erscheinen. Die Rindenzellen selbst sind völlig verhornt und enthalten keine Luft. Wo Marksubstanz vorhanden ist, enthält sie immer Luft. KÖLLIKER (1889) hat schon festgestellt, daß diese Luft intra- und extracellulär liegt. An das Vorkommen von Luft in den Zellen glauben viele Autoren nicht. Es fragt sich nun, wie kommt Luft in den Haarschaft hinein? Die Betrachtung eines Haares im polarisierten Lichte

zeigt ganz deutlich, wie weit die Durchtränkung des Haares mit Lymphe geht und wo die Zellen anfangen zu „vertrocknen“ (STIEDA 1909). Es muß immerhin auffallen, daß diese Vertrocknung schon zu einem Zeitpunkt eintritt, in dem das Haar noch ziemlich weit in dem Gewebe der Haut steckt. Daß die zwischen den Zellen liegende Luft durch Wasser und überhaupt durch Flüssigkeiten verdrängt wird und nach dem Verdunsten wieder eindringt, kann man unter dem Mikroskop leicht sehen. Luft kann also am Haarschaft zwischen den Schüppchen der Cuticula eindringen und sich zwischen den Rinden- und Markzellen festsetzen. Sehr viel schwerer ist die Frage zu beurteilen, wie Luft in den Markzellen entsteht. MAYER (1898) hat darauf hingewiesen, daß im unteren Haarabschnitt Luft in den Markzellen zuerst nur intracellulär auftritt, erst später intercellulär. Das stimmt mit Beobachtungen an tierischen Haaren überein. WALDEYER (1882) nahm an, daß die Luft zuerst in den von Zellbrücken überspannten, ausgetrockneten Zellzwischenräumen auftritt und erst, wenn der flüssige Inhalt der starrwandigen Zellen verdunstet ist, durch seine Poren in das Zellinnere eindringt. MAYER (1898) hält es für ausgeschlossen, daß die Luft durch die Membran, die nur durch starke Säuren und Alkalien oder durch stark Wasser entziehende Mittel zur Lösung oder zum Zerreißen gebracht werden kann, in die Zellen eindringen kann. Sie ist in fein verteiltem Zustand in der Substanz der Markzellen vorhanden und kann zu größeren Luftblasen zusammenfließen. STIEDA (1909) ist über die MAYERschen Beobachtungen, die er erwähnt, einfach hinweggegangen, und hat sich auf den Standpunkt gestellt, Luft kommt nur von außen zwischen und in die Zellen hinein. FRIEDENTHAL (1908) hat aber vor STIEDA (l. c.) schon zugegeben, daß die Herkunft der Luft im Mark „nicht ganz aufgeklärt“ ist. Die ganze Frage ist auch heute noch nicht entschieden. An sogenannten Ringelhaaren, die wahrscheinlich gar nicht als pathologische Bildung, sondern als physiologischer Grenzfall aufgefaßt werden können, konnte HOEPKE (1921) nachweisen, daß ein Gas zeitweise schon unmittelbar über der Papille entsteht und daß an den Stellen dieser Gasringe das Haargewebe physikalisch, vielleicht auch chemisch verändert war. Da das von KLINCKE (1925) chemisch analysierte Gas anders als Luft zusammengesetzt war, konnte es nicht von außen eingedrungen sein. Für das Ringelhaar war damit bewiesen, daß in der Haarwurzel Gas gebildet wird. Für das normale Haar brauchen deshalb die Verhältnisse nicht ebenso zu liegen, aber die Vermutung liegt nahe, daß eine Gasbildung hier ebenso, nur ausgeglichener, erfolgen kann. Weshalb im Haar zu gewissen Zeiten Mark gebildet wird und zu anderen nicht, weshalb ein und dieselbe Papille in einer Generation überhaupt keines, in der nächsten Generation ununterbrochen Mark bildet, ist noch nicht bekannt. Daß bei der Verhornung Gas auftreten kann, wird durch die Zellen der Nagelmatrix bewiesen. Sicher festgestellt ist bisher auch nicht, ob der Luftgehalt des Haares bei psychischen Erschütterungen plötzlich vermehrt werden kann, oder mit anderen Worten, ob es ein plötzliches Ergrauen gibt. Die Ansichten darüber sind sehr geteilt. STIEDA (1909) lehnt in etwas robuster Form die Möglichkeit überhaupt ab, FRIEDENTHAL (1908) gibt sie zu. Es fehlen noch genügend einwandfrei beglaubigte Fälle und es fehlen überhaupt noch Voruntersuchungen über die Chemie des Haares und über seine zweifellos wichtige Rolle im Stoffwechsellhaushalt des Körpers, um diese Frage endgültig entscheiden zu können. Von der Hand zu weisen ist meines Erachtens die Möglichkeit plötzlichen Ergrauens nicht. Daß Gemütsregung auf die Bildung des Haares an der Papille dergestalt einwirken kann, „daß der zur Zeit der Erregung gebildete Haarabschnitt später sehr deutlich von den übrigen Haarabschnitten sich unterscheidet“ (POHL 1894), ist allgemein anerkannt. Ein von REINHARDT (1884) beschriebener Fall einer Idiotin, deren Haarfarbe sich bei Stuporanfällen deut-

lich innerhalb 48—60 Stunden änderte, leitet in gewissem Sinne zum plötzlichen Ergrauen über.

Das physiologische Ergrauen geht nach den BLOCHSchen Untersuchungen parallel mit dem Aufhören der Dopa-Reaktion. Auch das ist ein wichtiger Hinweis darauf, daß die Dopa-Reaktion trotz aller Einwendungen ein wichtiger Indicator für die Pigmentbildung ist.

Die Dopa-Reaktion ergänzt die früher von STIEDA (1909) vertretene Auffassung, daß das physiologische Ergrauen auf einem Haarwechsel beruht. Die Haarfarbe ändert sich im allgemeinen nur in der Mauser. Das neue Haar auf der alten Papille muß in der Zeit des Wechsels die Fähigkeit, Pigment zu bilden, verloren haben. Das ist die Regel. STIEDA (1909) hat aber selbst schon dem hinzugefügt, daß auch ein Ersatz „durch verändertes Wachstum“ vorkommt. So kommen Haare vor, die stellenweise pigmentiert, stellenweise weiß sind. Hier handelt es sich immer um irgendwelche Veränderungen der Matrix, um ein Aussetzen der Pigmentbildung bei sonst ungestörtem Wachstum der Haare. Niemals ist in solchen Fällen etwa das Pigment im Haarschaft verändert worden. Im übrigen ist noch nicht sicher, ob im weißen Haar Körnchen der unoxydierten Melaninbase oder gar kein Melanin enthalten ist (DANFORTH 1925). Es gibt dominante und recessive (albinotische) weiße Haare. Anfangs sind sie stärker als die vorher gebildeten pigmentierten Haare und fast immer markhaltig, im späteren Leben werden sie wieder feiner. Ganz anders hat METSCHNIKOFF (1906) das physiologische Ergrauen erklären wollen. Er glaubt, daß chromophage Zellen mit großem Kern und zahlreichen Fortsätzen versehen, die Pigmentkörnchen ergreifen und abtransportieren. Luft oder irgendein Gas soll jedenfalls keine Rolle spielen. Diese Beobachtungen hat er allerdings nur an Tieren (*Lagopus*) gemacht. Für den Menschen ist ähnliches nicht bekannt geworden. Rotes Pigment soll durch zu geringe Oxydation von Tyrosin (BARCROFT 1925) entstehen.

## 7. Wachstumsgeschwindigkeit und Lebensdauer der Haare.

Nach PINKUS (1924) beträgt die Pause zwischen dem Ausfall eines alten und dem Auftreten eines neuen Terminalhaares 49—89 Tage. Die einzelnen Follikel verhielten sich aber ganz verschieden. Wir wissen nicht, ob etwa der Follikel eine Ruhepause einschaltet (DANFORTH 1924), wie es bei mausernden Tieren der Fall zu sein pflegt. Im Sommer sind die Haare längere Zeit im Follikel als im Winter (an der Brust 210 und 189 Tage im Durchschnitt). Ihre Länge betrug durchschnittlich 45 mm im Sommer, 38 mm im Winter. Ein bestimmter Follikel scheint immer gleich lange Haare zu bilden.

Ohr- und Augenbrauenhaare wachsen 8 Wochen lang, bleiben aber noch 3 Monate bis zum Ausfall in der Wurzelscheide sitzen (DANFORTH). MÄHLY (1879) fand unter 150 Cilien des oberen Augenlides nur 30 Haare in der Papille, 105 Kolbenhaare und 5 Übergangsformen. An der Kopfhaut fand AUBURTIN (1896) 24—44 vH Kolbenhaare, mehr bei Männern als bei Frauen. Nach DANFORTH (1924) soll ein Flaumhaar  $4\frac{1}{2}$  Monate leben, das tägliche Wachstum eines Terminalhaares 0,4 mm betragen. Aus der Tatsache, daß ein genau beobachtetes Haar bei seinem ersten Erscheinen schon 3—10 mm lang war, schließt PINKUS (1924), daß es vor dem Durchbruch aufgeknäuelte im Follikel gelegen hat.

### Haargruppen, Haarstrich, Haarstrom, Haarwirbel, Haarkreuze.

Die meisten Haare stehen in Gruppen von 3—5 zusammen, wobei oft ein Haar stärker entwickelt ist, als die anderen. Unter „Haarbezirk“ versteht PINKUS (1910) ein Haar mit allen zu ihm gehörenden Anhangsgebilden (Muskeln, Drüsen, Nerven, Gefäße, Haarscheibe usw.). Die Haare sind schräg zur Oberfläche in das Corium eingesenkt, obgleich die allererste Anlage genau senkrecht dazu sich einstülpt (KRIEG 1924). Es müssen also sehr frühzeitig Zug- und Druckkräfte als wirksame Faktoren auftreten (LANDAUER 1925). Daß die Gewohnheit vieler Tiere, sich zu lecken, zu kämmen, zu kämnen, die Haare im Laufe vieler Generationen in bestimmter Richtung fixiert hat (WOOD 1924), ist kaum anzunehmen.

Die Gesamtheit gleichgerichteter und gleichlaufender Haarreihen nennt man einen Haarstrom. An den Haarströmen kann man Wirbel und Kreuze unterscheiden.

SCHEIN (1904) hat beobachtet, daß das Wachstum der Haare dem Flächenwachstum der Haut umgekehrt proportional ist. Wo die Haut im Flächenwachstum zurückbleibt, tritt Haarwachstum ein. LUDWIG (1921) hat einen Kausalzusammenhang zwischen Wachstumserscheinungen der Epidermis und dem Zustandekommen des Haarstriches herzustellen versucht, ist aber, wie mir scheint, von LANDAUER (1915) mit guten Gründen bekämpft worden.

### 8. Haare im polarisierten Licht.

Zur Untersuchung im polarisierten Licht bringt man — naturgemäß am besten blonde Haare — direkt in Xylol und Balsam; frisch herausgerissene Haare müssen durch Alkohol in Balsam übergeführt werden. Die eingehendsten Untersuchungen auf diesem Gebiet stammen von W. J. SCHMIDT (1924—26), dessen Angaben ich hier folge, sie zugleich auf Grund eigener Beobachtungen bestätigend.



Abb. 32. Oberer Wurzelabschnitt eines menschlichen Kopfhaares im Längsschnitt. Ende der inneren Wurzelscheide; in polarisiertem Licht. Vergr. 80fach. (Aus W. J. SCHMIDT.)

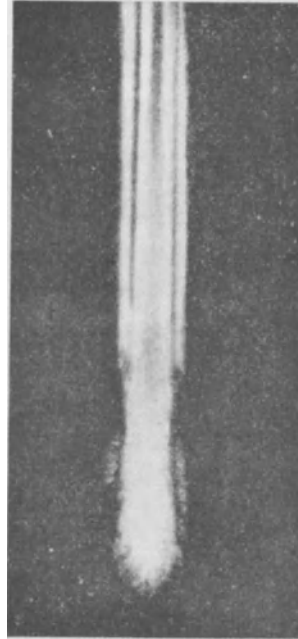


Abb. 33. Unterer Teil eines längsgeschnittenen Kolbenaars in polarisiertem Licht. Vergr. 80fach. (Aus W. J. SCHMIDT.)

Haare sind doppelbrechend, die eine Schwingungsrichtung entspricht der Längsachse, die andere der Querachse des Haares. Wenn die Längsachse des Haares mit den Schwingungsrichtungen der Nicols einen Winkel von  $45^\circ$  bildet, leuchtet es am stärksten auf. Durch Zug läßt sich die Doppelbrechung beträchtlich steigern, durch Quellung, z. B. Erwärmen, in konzentrierter Schwefelsäure wird sie vermindert. Vergleiche mit Querschnitten ergeben, daß das Haar positiv optisch einachsiger doppelbrechend ist.

Papille und Bulbus erscheinen in Diagonalstellung dunkel. Erst ein gutes Stück oberhalb der Papille erscheint die Rinde in zunehmendem Maße hell. Das Mark bleibt noch eine Strecke weiter dunkel, bis auch in ihm ab und zu leuchtende Stellen auftreten. Aber einwandfrei doppelbrechend ist es nie. Wenn es lufthaltig ist, reflektiert es das polarisierte Licht genau so, wie gewöhnliches Licht, total und erscheint infolgedessen schwarz. Die Rinde dagegen bleibt am ganzen

Haarschaft hell, und es läßt sich nachweisen, daß die Doppelbrechung auf den parallel angeordneten Hornfibrillen beruht. Die Epidermicula des Haares ist, wenn auch in viel schwächerem Maße, gleichfalls doppelbrechend. Noch früher, als die Rinde aufzuleuchten beginnt, tritt als zarter, scharf begrenzter Streifen die HENLESche Schicht hell hervor, während die HUXLEYSche Schicht bis etwa zu der Stelle, an der sich die innere Wurzelscheide erheblich verdünnt, schwarz bleibt. Von hier ist dann auch sie doppelbrechend, so daß die gesamte innere Wurzelscheide als breiter, leuchtender Streifen bis zur Einmündung der Talgdrüsen zu sehen ist. Der Bulbus und seine Umgebung erscheinen dunkel, „löschen aus“, weil hier das Gewebe noch gut mit Gewebssaft durchtränkt und dadurch leicht gequollen ist. Sobald die Verhornung begonnen hat, ändert sich der Charakter der Lichtbrechung. Die späte Verhornung der HUXLEYSchen Schicht tritt mit aller Deutlichkeit hervor (Abb. 29 S. 77).

Die äußere Wurzelscheide leuchtet in Diagonalstellung schwach auf, auch sie bricht also das polarisierte Licht doppelt. Genau wie am Stratum germinativum der Epidermis, dessen Fortsetzung sie bildet, ist ihre Doppelbrechung von dem zum Teil recht komplizierten Verlauf der Tonofibrillen abhängig (vgl. Abb. 32). Sie erscheint positiv, bezogen auf die Querachse des Haares. Die Vielgestaltigkeit des Tonofibrillensystems erhellt aber, genau wie aus spezifischen Färbungen, aus der Tatsache, daß Rinde und innere Wurzelscheide gleichzeitig auslöschen, während die äußere Wurzelscheide parallel zur Schwingungsrichtung eines Nicols gestellt, eine halbe Kreuzschraffierung behält. Das erst oberhalb der Einmündung der Talgdrüsen im Haartrichter auftretende Stratum corneum ist positiv in bezug auf die Länge.

Schließlich wirken noch doppelbrechend und zwar beide positiv, bezogen auf die Längsachse des Haares, die Glashaut und die Längsfaserschicht des bindegewebigen Haarbalges (Abb. 33).

An Haarquerschnitten treten in jeder Höhe helle Kreise auf, die an 4 Stellen von dunklen Balken durchkreuzt werden. Der Haarschaft bleibt dunkel, auch die äußere Wurzelscheide mit Ausnahme ihrer Basalzellenschicht. Im Haarbalg leuchtet jetzt die Ringfaserschicht auf. Aus dem Umstand, daß innere und äußere Wurzelscheide in Längs- und Querschnitt Doppelbrechung zeigen, was beim Haarschaft nicht der Fall ist, ergibt sich ein eigenartiger Verlauf der Tonofibrillen. In der inneren Wurzelscheide nämlich umkreisen sie das Haar in sehr steilen rechts- und linksläufigen Spiralen, in der äußeren verlaufen sie überwiegend radiär, in der Hornschicht circolär.

## VII. Nägel.

Die Nägel werden in einer flachen Einstülpung der Epidermis gebildet, die nur in ihrem proximalen Teil das Matrixgewebe enthält. Von hier aus wird die Hornplatte über das dem bindegewebigen Nagelbett aufliegende Epithel des Hyponychium nach vorn geschoben, wobei sie an beiden Seiten in das Gewebe des Fingers eingefalzt ist (Nagelfalz). Das dem Nagel aufliegende, verhornende Epithel der Einstülpung, das Eponychium liegt unter dem Nagelwall, dem den Nagel bedeckenden Hautteil. Das Hyponychium erstreckt sich als nicht verhorntes Epithel von der Matrix unter dem Nagel nach vorne und geht in das rudimentäre Sohlenhorn und weiter in das Epithel der Fingerbeere über.

Das Keimgewebe ist stellenweise vor dem Nagelwall und dem an seinem Rande abschilfernden Eponychium an seiner weißen Farbe kenntlich. Wegen seiner Form wird es Lunula genannt. Während am ganzen übrigen Teil des Nagels die rote Farbe des Blutes durchscheint, ist das an der Lunula nicht der Fall.



Ihre weiße Färbung ist bedingt durch kleine Granula, die sich nicht färben lassen und das Licht stärker brechen als die Hornsubstanz. RABL (1902) hielt sie für Gasbläschen. Nur im Gebiet der Lunula wird Nagelsubstanz gebildet, und nur hier findet eine Dickenzunahme des Nagels statt. Die Verhornung der Matrixzellen erfolgt sehr schnell, Keratohyalin oder Eleidin treten dabei nicht auf, die Kerne werden blasser, bleiben aber schwach sichtbar, das Cytoplasma wird homogen. Ob auch der dem Matrixepithel sich anschließende Teil des Eponychiums zum Dickenwachstum des Nagels beitragen kann, hält SCHAFFER für wahrscheinlich (1922), während v. EBNER (1915/16) jeden Zuwachs ablehnt. MARTINOTTIS Anschauungen (1917) weichen von denen anderer Autoren etwas ab. Er ist zwar wie SCHAFFER der Ansicht, daß der Hauptzuwachs des Nagels auf der Tätigkeit der Matrixzellen beruht und daß auch auf dem ganzen Nagelbett ein Dickenwachstum statthat. Aber er bestreitet, daß bei der Verhornung der Nagelzellen Keratin auftritt. Die eigentliche Nagelsubstanz zeigt nach seinen Untersuchungen alle Reaktionen auf Eleidin, das ein „fettiger Körper“ ist. Die jungen Nagellamellen sprechen intensiv und diffus auf Eleidin an, ihr Kern ist normal färbbar. Später trägt er zur Eleidinbildung bei, während die Zelle sich mit einer Membran umgibt. Im Nagelbett ist Keratohyalin nur spärlich entwickelt oder fehlt ganz. Onychin kommt im Nagel nicht vor.

Das Epithel des Hyponychiums vor der Lunula gleicht dem Stratum germinativum der Epidermis. Es läßt Epithelfibrillen und Zellzwischenräume erkennen. Gegen die Nagelplatte ist es scharf abgegrenzt. Die Nagelzellen sind zu Lamellen parallel der Oberfläche des Nagels derartig fest vereinigt, daß Zellzwischenräume nicht zu sehen sind. Das Corium des Nagelbettes ist durch zahlreiche Längsleisten ausgezeichnet, die allerdings unter dem Matrixgewebe in unregelmäßig gestaltete, niedrige Papillen aufgelöst werden. Die kollagenen Bündel verlaufen teils in der Längsrichtung des Nagels, teils senkrecht dazu nach unten, wobei sie als *Retinacula unguis* sich in das Periost der Endphalange und bis in die SHARPEYSchen Fasern hinein fortsetzen.

An den Nägeln kommen außerordentlich häufig querverlaufende Furchen und Wälle vor, auf die von klinischer Seite und auch von SCHIEFFERDECKER (1904) hingewiesen worden ist. Man hat sie nach Masern, Scharlach, Gicht, Diarrhöe und anderen Krankheiten, auch infolge „trophischer Störungen“, nach Verwundungen auftreten sehen. KRIEG (1921) berichtete von einem Studenten, der jeden Exzeß mit einer Nagelfurche belegen konnte. Auch weiße Streifen kommen manchmal zum Vorschein. In vielen Fällen zeigen sich gleichzeitig Haare und Nägel entsprechend verändert. Nach SCHIEFFERDECKER sind Nagelfurchen auf eine Verringerung der Nagelernährung, Nagelwälle und -terrassen eher auf eine zu starke Ernährung zurückzuführen. Es ist sehr auffallend, daß alle diese Veränderungen durchaus nicht in allen Fingern gleichzeitig auftreten. Neben ganz glatten findet man bei manchen Menschen regelmäßig stark gefurchte Nägel. Es deutet dies auf lokale Störungen in der Blutversorgung, die möglicherweise durch eine leichte Erregbarkeit der arterio-venösen Anastomosen (siehe S. 96) bedingt sind. (Das Nagelwachstum erfolgt in verschiedenen Fingern verschieden rasch. Durchschnittlich beträgt die Längenzunahme täglich 0,1—0,12 mm [RABL 1901]. In 166—224 Tagen ist ein Nagel erneuert.)

## VIII. Die Gefäße der Haut.

### 1. Die Blutgefäße.

#### a) Arterien.

Das System der Blutgefäße läßt sich bis in seine feinsten Verzweigungen nur durch Injektionen darstellen, wonach besonders seit HYRTLS Mahnungen (1876) auch immer wieder verfahren worden ist.

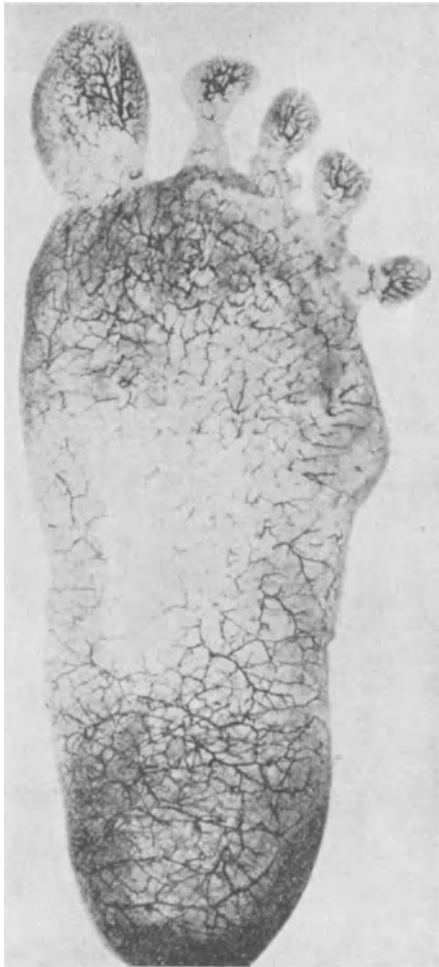


Abb. 34. Fußsohle einer erwachsenen Frau. Gefäße injiziert. Röntgenaufnahme. (Aus BELLOQU 1925.)

Ein ungeheurer Fortschritt wurde durch SPALTEHOLZ (1893) erzielt, als es ihm gelang, große Gewebestücke durchsichtig zu machen. Wenngleich es nicht an ausgezeichneten Arbeiten in der Zeit vor SPALTEHOLZ gefehlt hat (SAPPEY 1887, TOMSA 1873, MANCHOT 1889 u. a.), so soll hier im allgemeinen nicht auf die früheren Arbeiten zurückgegriffen werden. SPALTEHOLZ hat zunächst zwei Arten von Arterien unterschieden, solche, die sich ausschließlich oder wenigstens der Hauptsache nach in der Haut verzweigen und solche, die vorher schon Äste an Muskeln abgeben. Als Beispiel der ersten Art kann die Art. epigastrica superficialis, der zweiten Art die Art. glutaea superficialis gelten. Die aus der Tiefe zur Haut gelangenden Gefäße sind, was ihre Zahl und Anordnung betrifft, so geringen Schwankungen unterworfen, daß eine fast vollständige Symmetrie der beiden Körperhälften besteht und daß die größeren Äste schon beim Neugeborenen fast ebenso verlaufen wie beim Erwachsenen. Wichtig ist die Feststellung, daß die zur Haut führenden Arterien keine Endarterien sind. Je stärker eine bestimmte Gegend mechanisch beansprucht wird, desto größer ist im allgemeinen die Zahl und teilweise auch der Durchmesser der dort laufenden Arterien. Die Verteilung der Blutgefäße in der Haut hat, wie sich immer mehr zeigt, eine ungeheure praktische, klinische Bedeutung. Verschiedene Hautstellen zeigen sich gegenüber bestimmten Verletzungen oder Krankheiten weniger widerstandsfähig als andere, oft geradezu prädisponiert dazu (DIEULAFÉ und DURAND 1906). So erscheint es vielleicht gerechtfertigt, weniger allgemeine Regeln über die Verteilung der Blutgefäße beizubringen, sondern umgekehrt gerade die Mannigfaltigkeit der Blutversorgung an verschiedenen Körperstellen zu betonen. Das ist um so eher

dere, oft geradezu prädisponiert dazu (DIEULAFÉ und DURAND 1906). So erscheint es vielleicht gerechtfertigt, weniger allgemeine Regeln über die Verteilung der Blutgefäße beizubringen, sondern umgekehrt gerade die Mannigfaltigkeit der Blutversorgung an verschiedenen Körperstellen zu betonen. Das ist um so eher

möglich, als in allerjüngster Zeit BELLOCQU (1925) die Hautgefäße des ganzen menschlichen Körpers nach Injektion von Mennige und Terpentinöl stereoskopisch mit Röntgenstrahlen aufgenommen hat (Abb. 33—37).

An der Fußsohle bestätigt sich aufs schönste die Regel, daß funktionell stark beanspruchte Stellen die beste Blutversorgung haben (Abb. 33). Ein cutanes Netz tritt in der Mitte der Ferse, an den Zehenballen und an den Endphalangen, besonders der 1.—3. Zehe, auch am unteren Fußrand noch gut hervor. Die Gefäße sind zahlreicher, die Anastomosen sind weiter und gleichmäßiger im Durchmesser, die Maschen kleiner. Sogar in der Tiefe oder in der Mitte des Fettgewebes kommen bogenförmige Anastomosen vor (SPALTEHOLZ 1893). Von diesem cutanen Netz, das meist etwa in der Höhe der Schweißdrüsen verläuft, gehen Äste mit verschieden großem Durchmesser gegen die Papillarschicht hin ab. Das Bindegewebe des Coriums enthält weder hier noch sonst irgendwo am Körper Capillaren. Im oberen Drittel des Coriums, oft unmittelbar unter der Basis der Papillen, bilden die Äste ein zweites Netz, das „subpapilläre“ Netz (SPALTEHOLZ l. c.) (réseau dermique BELLOCQU), das, abgesehen vom Kaliber der Gefäße, dem tieferen Netz auffallend gleicht. Es sind viele, nach der Epidermis zu vorgewölbte Anastomosen vorhanden. Der Flächeninhalt der Maschen schwankt zwischen 0,17 und 0,80 qmm. Dicht unter der Papille teilen sich die kleinen Gefäße noch einmal in zwei Ästchen, die meist in der Längsrichtung der Hautleisten verlaufen. Sie verbinden sich im allgemeinen nicht mehr untereinander, sondern geben nur noch senkrecht nach oben die Capillarschlingen ab. Ein solches kleines Ästchen kann 2—4, in seltenen Fällen auch bis zu 15 Papillen versorgen (SPALTEHOLZ l. c.). Es ist als Eндarterie aufzufassen. Das Gewölbe des Fußes und die Haut über den Grund- und Mittelphalangen der Zehen sind demgegenüber auffallend schwach versorgt. Bei Plattfuß erhalten aber auch sie eine bessere Blutversorgung.

Beim Kind und beim Neugeborenen sind die Unterschiede der Gefäßverteilung nicht so stark ausgesprochen, ja es dürfte hier wohl der einzige Fall vorliegen, daß im Laufe des Wachstums die Blutversorgung der Haut im Fußgewölbe durch Rückbildung von Anastomosen schlechter wird (BELLOCQU 1925, Abb. 34).

Die Haut des Gesäßes ist durch eine reichliche Blutversorgung ausgezeichnet. Nach SPALTEHOLZ (1893) treten eine Anzahl etwa gleich großer Arterien senkrecht zur Oberfläche aus dem Muskel heraus und treten leicht geschlängelt — wie immer an Stellen mit starker Spannung — in das subcutane Fettgewebe ein. Jede Arterie löst sich in einen Wirbel mehrerer kleiner Äste auf, die an der unteren Fläche des Coriums, gegen die Hautoberfläche vorgebuchtet verlaufen und aus-

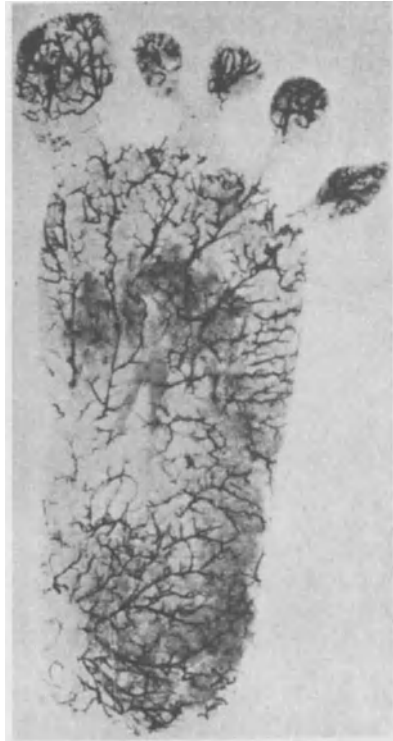


Abb. 35. Fußsohle eines 2½ jäh. Kindes. Gefäße injiziert. Röntgenaufnahme. Aus BELLOCQU 1925.)

giebig miteinander in Verbindung treten. Aus diesem Anastomosennetz I. Ordnung bildet sich sofort noch in derselben Höhe oder nur wenig darüber gelegen ein zweites aus kleinen Ästen, die beide zusammen als das „cutane Netz“ (SPALTEHOLZ 1893) (réseau hypodermique BELLOCQU) bezeichnet werden. BELLOCQU (1925) spricht auch noch von Anastomosen dritter Ordnung. Über diesem Netz liegt ein höheres subpapillares im oberflächlichen Teil des Coriums. Schon beim Neugeborenen ist das Gesäß außerordentlich reich mit Blut versorgt.

Die Volarfläche der Hand zeigt ganz ähnliche Verschiedenheiten wie die Fußsohle. BELLOCQU (l. c.) hebt allerdings hervor, daß die Verteilung der Hautarterien außerordentlich stark bei den einzelnen Individuen verschieden ist. Zwei Gefäßnetze zeigen vor allen Dingen die Fingerbeeren aller fünf Finger. In der Hohlhand und am Daumenballen, besonders an seiner radialen Seite kommt aber nur das tiefere der beiden Netze vor. Seine Gefäße sind dünner und ihre Anastomosen bilden große Maschen.



Abb. 36. Laterale Seite des Unterschenkels eines erwachsenen Mannes. Röntgenaufnahme nach Injektion der Arterien mit Zinnober-Terpentinöl. (Aus BELLOCQU 1925.)

An diesen drei beschriebenen Stellen sind die beiden arteriellen Netze, das cutane und das subpapilläre besonders gut ausgebildet. Sie kommen aber auch noch, wenn auch nicht so ausgeprägt, an anderen Stellen vor. Am deutlichsten wohl noch an der behaarten Kopfhaut. Die von rechts und links zum Scheitel aufsteigenden Gefäße treten alle über die Mittellinie hinweg in Verbindung. Im Alter schwinden in beiden Netzen die Anastomosen immer mehr, so daß bei Greisen schließlich große Bezirke schlecht mit Blut versorgt sind. Man kann fast von einer Versorgung mit Endarterien sprechen. UNNA jr. (1908) hat von drei übereinander liegenden Gefäßbahnen gesprochen, die er Fettbahn, Knäuelbahn und Papillarbahn nannte. An der in Serienschnitte zerlegten Kopfhaut eines 22-jährigen Mannes konnte ich die gleiche Beobachtung machen.

Auch die Haut der Extremitäten wird durch zwei arterielle Netze versorgt. Am Oberarm bestehen auffallende Unterschiede zwischen der Beuge- und Streckseite. Dort besteht das tiefe Netz aus einer verhältnismäßig geringen Anzahl wenig untereinander verbundener Gefäße. Das subpapillare Netz dagegen ist außerordentlich dicht und engmaschig. Hier sind umgekehrt die cutanen Gefäße groß und zahlreich, und das obere Netz ist unregelmäßig und weitmaschig. Am Ellbogen entspringen außerdem aus dem tiefen Netz unmittelbar Endarterien.

Die Haut des Unterarmes ist auf der Beuge- und Streckseite annähernd gleich gut mit Blut versorgt, eher ist die der Streckseite noch eine bessere (BELLOCQU 1925).

Am Oberschenkel hat die laterale Hälfte der Streckseite eine schlechte Blutversorgung in den tieferen Schichten, die oberflächliche Versorgung ist aber überall

gut. Die Gegend vor der Kniescheibe ähnelt in ihrer Blutversorgung auffallend der des Ellenbogens. Aus einem starken cutanen Netz steigen Enderarterien auf und verhältnismäßig wenig Äste, ein subpapilläres Netz zu bilden. Beim Neugeborenen ist dieses Netz kaum erst angedeutet, erst beim 2jährigen Kinde bildet es sich allmählich. Über der Kniekehle ist das tiefe Maschennetz nicht so gut ausgebildet, dagegen das oberflächliche Netz außerordentlich dicht.

Die Außenseite des Unterschenkels (Abb. 36) ist durch zahlreiche, seiner Längsachse in den beiden Netzen parallel verlaufende Gefäße ausgezeichnet, zu denen auch hier wieder einige Enderarterien treten. Die Innenseite ist in beiden Netzen weniger gefäßreich.

Eine Sonderstellung nehmen Hand- und Fußrücken und das Handgelenk ein. Hier fehlen nämlich ausgesprochene Anastomosen zwischen benachbarten



Abb. 37. Fußrücken einer erwachsenen Frau. Technik wie in Abb. 34. (Aus BELLOCQU 1925.)

Gefäßen. Ein Arterienstamm splittert sich baumförmig in viele kleine Äste auf, um einen bestimmten Hautbezirk zu versorgen. Es ist das eigentlich der embryonale Typ der Blutversorgung, aus dem oft später die Netzbildung hervorgeht (Abb. 37). Auch beim Greise tritt es wieder auf, nachdem die Anastomosen geschwunden sind, wie es oben für die Kopfhaut auseinandergesetzt war.

Einen noch anderen Typ der Gefäßversorgung bietet die Gesichtshaut dar. Hier ist deutlich und überreichlich das subpapilläre Netz ausgebildet, während an der unteren Grenze des Coriums die zuführenden Gefäße kaum miteinander in Verbindung treten. Diese gute Durchblutung gerade der obersten Hautschichten soll nach BELLOCQU (1925) die schnelle Heilung von Wunden und das gute Anheilen von Hautlappen ermöglichen.

Mit einigen Worten muß noch der Blutversorgung der Anhangsgebilde der

Haut gedacht werden. Fast alle diese Untersuchungen gehen aus TOMSA (1873) zurück, sind aber immer wieder bestätigt worden, so von UNNA jr. (1908).

Das Gefäßsystem des Haarbalges entstammt in weitaus der Mehrzahl der Fälle dem subpapillären Netz, ist also rückläufig. Das Capillarnetz liegt zwischen Ring- und Längsfaserschicht, die Venen liegen weiter außen zwischen der Schicht der längs verlaufenden Fibrillen und dem einhüllenden Bindegewebe. Die Blutversorgung der Talgdrüsen erfolgt von den Haargefäßen aus in großen korb-förmigen Geflechten.

Die Versorgung der Schweißdrüsen ist eine durchaus selbständige. Das cutane Arteriennetz liegt meist dicht unter ihnen ausgebreitet, windet sich aber auch ebenso oft mitten zwischen den Knäueln hindurch und gibt ihnen Äste ab, die korbartig das ganze Knäuel umspinnen und von hier zwischen die Tubuli eindringen.

Reichlich durchblutet sind die Fettläppchen. Jede Zelle ist von einer Capillarschlinge umgeben (RABL 1902). Die Äste stammen teils aus dem cutanen Netz, teils von aufsteigenden, die Subcutis durchsetzenden Gefäßen. Oft ist es so, daß die oberen Lagen der Fettschicht rückläufig von oben her, die anderen aus gleicher Höhe versorgt werden. Anastomosen zwischen beiden Systemen sind selten (SPALTEHOLZ 1893).

### b) Venen.

Über die Venen der Fußsohle berichtet SPALTEHOLZ (1893) ausführlich. Sie bilden hier 4 Netze. Unmittelbar unter jeder Papillenreihe liegt ein längs verlaufendes Gefäß, das mit seinen benachbarten Gefäßen durch Quersäume verbunden ist. Schräg absteigende Äste setzen es mit einem dicht unter ihm gelegenen in Verbindung. Das nächst tiefere Netz liegt etwa an der Grenze zwischen mittlerem und unterem Drittel des Coriums und ist durch große, unregelmäßige Maschen ausgezeichnet. In der Begleitung der größeren Venen treten kleinere auf. Zwischen Corium und subcutanem Fettgewebe schließlich liegt das vierte Netz, oft auch in Höhe der Knäueldrüsen, die Begleitvenen sind auch hier sichtbar. Arterien und Venen verlaufen hier meist getrennt.

### c) Capillaren.

Seit dem letzten Jahrzehnt ist es mit immer besseren Methoden gelungen, an einigen Stellen der Haut den Capillarkreislauf direkt zu beobachten (O.MÜLLER 1922,

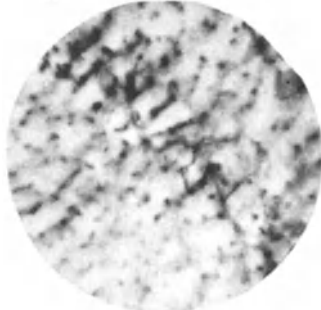


Abb. 38. Kapillarphotographie von der Innenseite des Oberschenkels oberhalb des Kniegelenks. 18j. Mädchen. Vergr. 1:30. Aufnahme von Prof. BETTMANN und Dr. LUTZ, von ersterem freundlichst zur Verfügung gestellt.

WEISS 1916 u. a.). Nachdem die Untersuchungen sich anfangs auf die Capillaren des Nagelfalzes allein beschränkten, ist es heute möglich, alle Stellen des Körpers zu untersuchen und auch nach einem neuen, noch nicht veröffentlichten Verfahren von BETTMANN (1926) zu photographieren (Abb. 38). Auf diese Weise haben wir einen ausgezeichneten Einblick in das Verhalten der oberflächlichen arteriellen und venösen Netze bekommen und eine Verschiedenheit der Capillarformen kennen gelernt, die früher nicht vermutet werden konnte. Wenn von ROSENBERGER (1921) vier verschiedene Formen beschrieben wurden (Haarnadelförmig, geschlängelt ohne Anastomosen, halbmondförmig, Violinschlüssel- oder teppichklopfertörmig oder auch

grotesk verschnörkelt mit Anastomosen), so kann man wohl sagen, daß dieses Schema noch lange nicht die Fülle dessen faßt, was sichtbar ist. Die Bedeu-

tung der mit dem Capillarmikroskop gemachten Beobachtungen liegt in erster Linie auf klinischem Gebiet. Es sind aber dabei eine ganze Reihe von Fragen aufgetaucht, die auch die Morphologie zu beschäftigen haben. Man hat z. B. immer wieder Contractionen an Capillaren zu sehen geglaubt und hat andererseits beobachtet, daß ein rotes Blutkörperchen die Wand einer engen Capillare außen vorbuchtet kann. Ganz offensichtlich bestehen auch regionäre Unterschiede. Ob alle sichtbaren Veränderungen vasomotorisch bedingt sind, oder auf der Anwesenheit von ROUGETSchen Zellen — verästelten, fibrillenhaltigen Zellen, die dem Endothel aufliegen —, die sich autonom kontrahieren können oder auf einer Contraction des Endothels beruhen, bedarf noch der Feststellung. An dilatierten Gefäßen war der Kern der ROUGETSchen Zellen langgedehnt und flach, am verengerten Gefäß ragte er über die Oberfläche hinaus. Die Ausläufer der Zelle waren dabei stark verkürzt (VIMTRUP 1922). Die Länge der Capillaren ist außerordentlich großen Schwankungen unterworfen. Man hat ihre Entwicklung vom 1. Tage nach der Geburt bis ins Greisenalter hinein untersucht und ihre Veränderungen während der cyclischen Schwankungen der Geschlechtsorgane, an Schwangeren und Kranken genau festgestellt. Schon bei ganz jungen Säuglingen ist der haardünne arterielle Schenkel genau von dem stets breiteren venösen zu unterscheiden, der außerdem oft geschlängelt ist (MAYER 1921). Erst in der dritten Woche enthält jede Papille eine Schlinge. Bei gesunden Erwachsenen schwankt die Länge der Capillaren am Nagelwall zwischen 160—400  $\mu$  bei  $\frac{2}{3}$  aller (500) untersuchten Leute (DIETER und SHENG 1922) und 400—500  $\mu$  bei  $\frac{1}{3}$  der untersuchten Personen. In einem Streifen von  $3 \times 0,15$  mm wurden 30—34 Capillaren gefunden. An stark in Anspruch genommenen Händen waren die Schlingen kurz, an zarten lang und gerade.

Die Kliniker sind vielleicht zu sehr geneigt, in jeder Ausbuchtung und in jeder Veränderung des Lumens den Ausdruck einer Angioneurose zu sehen. Es ist dringend nötig, daß experimentelle morphologische Arbeiten uns einen genauen Einblick in die normale Tätigkeit der Capillaren und ihrer Nervenversorgung verschaffen und uns die Ursache der verschiedenen Capillarformen erkennen lehren, und es ist ebenso zu hoffen, daß sich die Unterschiede der Capillarformen auf Besonderheiten des Coriums und seiner Bestandteile an solchen Stellen werden zurückführen lassen.

Die venösen Abschnitte zeigen eine viel größere Mannigfaltigkeit ihres histologischen Baues als die arteriellen. Da auch ihre Muskelhülle meist sehr dünn und unvollständig ist, müssen wir annehmen, daß durch ihre Wand hindurch Stoffaustausch stattfinden muß (KROGH 1924). Überhaupt sind ihnen wohl besondere Leistungen zuzuschreiben, die einstweilen unbekannt sind (BENNINGHOFF 1926). Man muß das um so eher annehmen, als in der Haut, abgesehen von den mit Papillen versehenen Stellen, so gut wie keine Capillaren vorkommen.

Die Frage nach der Bedeutung der ROUGETSchen Zellen ist noch nicht geklärt. Sie sind hauptsächlich an Amphibien und an Säugern von VIMTRUP (1922), aber auch in den Hautgefäßen des Menschen festgestellt. BENNINGHOFF (1926), der dünnste Häutchenpräparate mit den subserösen Capillaren des Zwerchfelles und vom Peritoneum auch des Menschen mit der von v. MOELLENDORFF (1926) abgeänderten Eisenhämatoxylinmethode untersuchte, konnte Fibrillen in den Pericyten der Capillaren nicht nachweisen. Er spricht ihnen deshalb die Fähigkeit, das Gefäßrohr zu verengern, ab. Den Endothelien dagegen kommt diese Fähigkeit zu, sie wirken unabhängig von den Pericyten, die überhaupt keine dauerhaften Beziehungen zu den Capillaren besitzen. Sie gehören vielmehr dem Fibrocytennetz an, hängen untereinander zusammen und bilden ein pericapilläres

Netz, das seinerseits mit dem Netz der Fibrocyten in Verbindung steht. Alle jene reaktiven Umformungsvorgänge, die man an den Fibrocyten kennt, kann man auch an ihnen beobachten (BENNINGHOFF 1926).

#### d) Arterio-venöse Anastomosen.

Wegen ihrer klinischen und physiologischen Bedeutung sei hier auf arterio-venöse Anastomosen hingewiesen, die beim Menschen an 3 Stellen vorkommen: in der Zehen- und Fingerbeere und im Nagelbett, hin und wieder wohl auch im

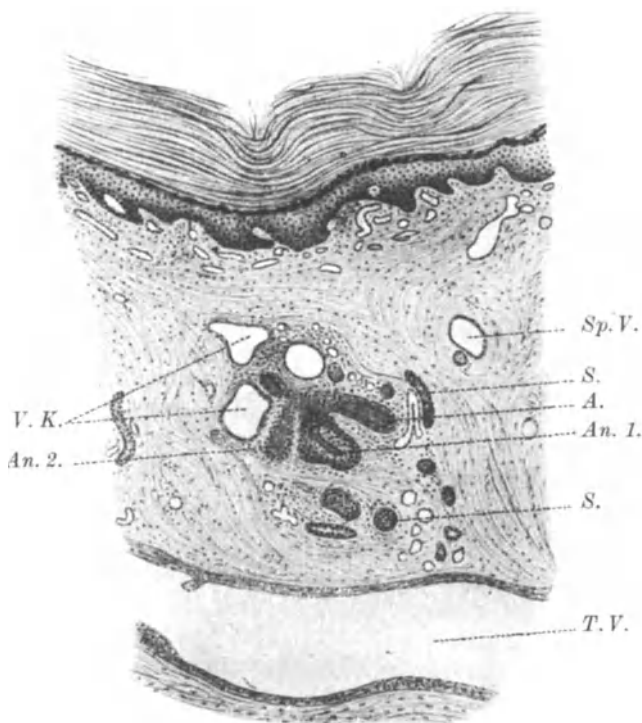


Abb. 39. Arterio-venöse Anastomose in der Fingerbeere des Menschen. Schnitt senkrecht zu den Hautleisten. Zwischen Epidermis und Schweißdrüsen ein Gefäßknäuel mit 2 Anastomosen. Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 50 fach. (Aus GROSSER.) A. Arterie. An. Anastomose. S. Schweißdrüse. Sp. V. Subpapilläres Venennetz. T. V. Tiefes Venennetz. V. K. Vene des Knäuels.

Periost der Endphalangen. Sie sind früher mehrfach beschrieben worden (HOYER 1877, SPALTEHOLZ 1893), zuletzt von GROSSER (1902), der sie auch modelliert hat. Seinen Schilderungen folge ich hier.

An Zehen und Fingern trifft man die Anastomosen meist dicht unter dem arteriellen und venösen subpapillaren Netz, zwischen ihm und den Knäueldrüsen (Abb. 39). Nur selten liegen größere Knäuel auch unterhalb der Drüsenknäuel (HOYER 1877). Für Finger- und Zehenbeeren ist es charakteristisch, daß die Anastomosen mitten in Gefäßknäueln liegen, die oft dicht gedrängt, in Abstand von 1—2 mm und darunter anzutreffen sind. Um diese Knäuel herum ist das Bindegewebe viel dichter als sonst angeordnet. Die aus dem Knäuel austretenden Venen münden in das subpapillare Netz ein (Abb. 39). Der genaue Verlauf der Gefäße im Knäuel ist auf Abb. 40 nach einem Modell von GROSSER (1902) gut zu sehen. Die zuführende Arterie bildet hier, nachdem sie in scharfer Biegung sich der Oberfläche



zugewendet hat, 2 Knäuel. Ein drittes schloß sich an die hier abgeschnittene Arterie an. Bei *An* beginnen mit deutlicher Erweiterung des Lumens die Anastomosen, die nach kurzem Verlauf in die Venen einmünden. Zahlreiche, sich in Windungen um diesen Knäuel legende Venen sind nicht mit abgebildet.

Im mikroskopischen Bild erweist sich die Wand der Anastomosen doppelt bis dreimal so dick wie die gleich großer Arterien. Bei einer Länge der Anastomosen von 150—500  $\mu$  beträgt die Wanddicke 40—60  $\mu$ . Das umgebende Gewebe ist durch einen großen Kernreichtum ausgezeichnet. Unter dem Endothel liegt eine mäßige Längsmuskelschicht mit wenigen und schwach färbbaren Kernen. Nach außen folgt in typischen Fällen eine Lage kurzer, epitheloider, glatter Muskelzellen mit dichten und stark färbbaren Kernen. Noch weiter nach außen folgt eine dünne Schicht von Ringmuskulatur. Dieser schichtenweise Aufbau herrscht meist nur am Anfang der Anastomosen vor. Der übrige Teil läßt manchmal die Längsmuskulatur vermissen, manchmal ist er nur von Ringmuskulatur umschlossen.

Am Nagelbett der großen Zehe (Abb. 41) bestand die Wand fast ausschließlich aus den regellos angeordneten kurzen Muskelzellen. Das Bindegewebe um die Anastomosen zeigt einen ausgesprochenen lamellären Bau (*L.B.*).

Am Nagel liegen die ähnlich gebauten Anastomosen im Bereich der Lünula und des ganzen Nagelbettes. In der Intima der kleinen zuführenden Arterien liegt oft, von elastischen Membranen durchsetzt, eine Längsmuskelschicht. Dadurch ähneln die kleinen Gefäße sehr den von v. EBNER

(1900) beschriebenen Arterien der Schwellkörper im männlichen Genitale. Solche Längswülste der Intima findet man fast immer an den Gefäßen, deren Kaliber starken Schwankungen unterworfen ist. Da man am menschlichen Nagel ja so außerordentlich häufig Wachstumsstörungen sehen kann, die so weit gehen können, daß sich jeder Exzeß in einer Delle des Nagels ausdrücken kann (*KRIEG 1921*), ist die Annahme vielleicht nicht von der Hand zu weisen, daß die arteriovenösen Anastomosen hiermit in ursächlichem Zusammenhang stehen.

Was die Bedeutung dieser Anastomosen überhaupt betrifft, so muß man von der auffallenden Tatsache ausgehen, daß sie nur an den distalsten Teilen unseres Körpers vorkommen. So dürften sie für die Wärmeregulierung dieser Stellen von Bedeutung sein (*HOYER 1873*). Durch weite Öffnungen der Anastomosen kann das Capillargebiet aus dem Kreislauf ausgeschaltet werden und dadurch die Temperatur der Fingerbeeren herabgesetzt werden (*GROSSER 1902*). Andererseits kann durch Verlegung der Anastomosen das Capillarnetz überfüllt werden (Trommelschläferfinger?).

## 2. Die Lymphgefäße.

In der Literatur über die Lymphgefäße der Haut hat, wie überall bei der Behandlung dieses Systems die Frage nach der Definition eines solchen Lymphgefäßes und nach dem Zusammenhang zwischen ihnen und den Gewebsspalten

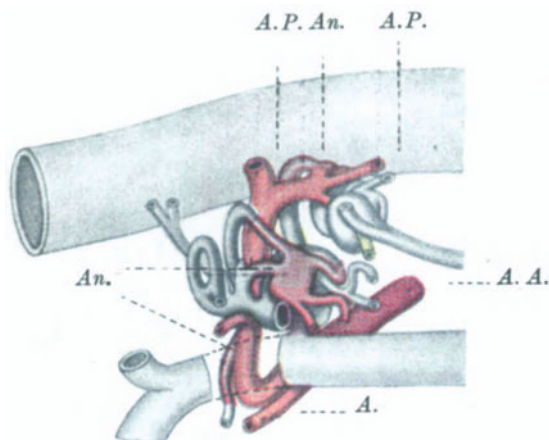


Abb. 40. Modell eines Gefäßknäuels in der Fingerbeere des Menschen. (Nach *GROSSER*.) A. Arterie. A. A. Aufsteigende Arterie. An. Anastomose. A. P. Arterie des Papillarkörpers.

eine Rolle gespielt. BARTELS (1909) hat ganz mit Recht unter Lymphgefäßen mit eigener Wand versehene Kanäle verstanden. Diese Wand ist sehr dünn, der Verlauf der Gefäße sehr geschlängelt. Die das Lumen begrenzenden Endothelzellen sind gezähnel. Eigentümlich ist der plötzliche Wechsel des Durchmessers. Unter kolbigen Verdickungen treten unvermittelt ganz dünne Stellen am Gefäßverlauf auf. Pyramidenförmige, perlschnur- und rosenkranzähnliche Konturen sind seit TEICHMANN (1879) immer wieder beschrieben worden. Es ist allerdings wohl sehr zu bezweifeln, ob man in dem Wechsel des Kalibers eine Eigentümlichkeit der Lymphgefäße und nicht vielmehr den Widerstand des Bindegewebes zu sehen hat. Daß die Lymphgefäße immer unter den Blutcapillaren liegen,

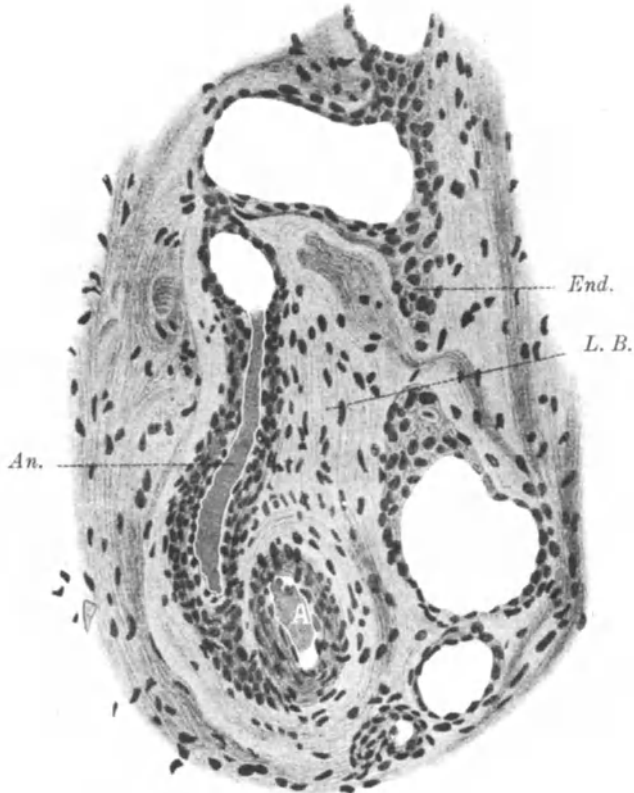


Abb. 41. Schnitt durch das Nagelbett der großen Zehe. Hämatoxylin-Eosin. Vergr. 200fach. (Aus GROSSER.)  
A. Arterie. An. Anastomose. End. Endothel. L. B. Lamelläres Bindegewebe.

ist von TEICHMANN (l. c.), NEUMANN (1873) und BARTELS (1909), um nur diese zu nennen, in gleicher Weise festgestellt worden. Auch v. BRUNN (1897) hat sich auf den Standpunkt gestellt, daß die Lymphgefäße der Haut geschlossene Röhren sind. Hat man den Lymphgefäßen eine eigene Wand zuzusprechen, die bei größeren Räumen Intima, Media und Adventitia erkennen läßt, so sind Lymphcapillaren nur aus Endothelzellen gebildete Röhren, an denen dann auch Klappen ganz fehlen. Ob eine Kommunikation der Lymphgefäße mit den Saftspalten des Gewebes besteht, ist überhaupt nicht zu entscheiden. Auch hierin hat BARTELS (l. c.) recht, wenn er vorschlägt, die Frage nach den Anfängen des Lymphsystems ganz aus der Diskussion zu lassen. Es läßt sich auch durch vorsichtigste

Injektion nicht mehr erreichen als der Nachweis, daß „außerhalb der Lymphgefäße auch noch Wege da sind, welche dem Saftstrom dienen können“ (BARTELS 1909). Man kann der ganzen Frage die Spitze abbrechen, wenn man mit UNNA (1908) nur noch von Lymphwegen spricht. Die von den einzelnen Autoren erzielten Ergebnisse waren je nach der angewandten Technik verschieden. Alle, die mit Silber imprägniert haben, fanden blind endigende Lymphgefäße, und hielten eine Verbindung mit den Saftlücken für nicht erwiesen. Was sich außerhalb der mit Endothel bekleideten Gefäße befand, wurde als Extravasat angesehen. Nur RANVIER (1887) nahm einen anderen Standpunkt ein. Alle Injektionstechniker aber stellten verzweigte Netze dar. So kommt es, daß noch immer ganz verschiedene Ansichten über das Lymphgefäßsystem der Haut bestehen: TEICHMANN (1879), NEUMANN (1873) und HOGGAN (Mann und Frau) (1877) sprechen sich für eine vollkommen geschlossene Wandung aus, KLEIN (1879) und KROMAYER (1892) für einen ununterbrochenen Übergang in die Spalten des Bindegewebes. Andere wieder erkannten Stomata und Stigmata in den Lymphgefäßen (KROMAYER 1891). RANVIER (1887) hat nie Kanäle gesehen und auch nicht geglaubt, daß andere Histologen sie gesehen hätten. „Zwischen den Bindegewebsbündeln, in dem weiten Raum, welchen sie umschließen, vollzieht sich die Circulation der Ernährungssäfte (zitiert nach UNNA 1908). SCHAFFER (1922), PETERSEN (1922), v. MÖLLENDORFF (1922) geben übereinstimmend an, daß die Lymphgefäße als Ausstülpungen der Venen entstehen und zeitweilig blind endigen. Eine geradezu klassische Arbeit über die Hautlymphgefäße stammt von TEICHMANN (1879), der im Corium — denn nur da gibt es überhaupt Lymphgefäße — zwei Netze beschrieben hat. Ein oberes, engmaschiges (18—54  $\mu$ ) (nach KRAUSE 1910 110—150  $\mu$ ), versorgt die Papillen mit blind endigenden Capillaren. Oberes und unteres Netz stehen durch schräg anwärts laufende Gefäße, die mit Klappen versehen sind, in Verbindung. BRANCA (1900) hat sich im großen und ganzen ebenso ausgesprochen. Als Maß für die Lymphcapillaren gibt er 30—60  $\mu$  an. Im subcutanen Gewebe sammeln sich die plexusartig verteilten Gefäße zu größeren Stämmen, an denen FLEMMING (1902) korbartige Geflechte von Muskelspindeln aufweisen konnte. So auch SAPPEY (1885). Die Zahl dieser Stämme ist erheblich geringer als die der Venen in der gleichen Schicht.

Von zwei unterscheidbaren Netzen zu sprechen, hält KLEIN (1879) für unberechtigt. Die Lymphgefäße sind gleichmäßig im ganzen Corium verteilt, finden sich aber am häufigsten in der Höhe der Haarbulbi und Knäueldrüsen. An allen Lymphgefäßen, nicht erst an denen der Subcutis, kann man Klappen finden. Das an der unteren Grenze der Lederhaut gelegene Netz erkennt auch SAPPEY (1885) nicht an und v. BRUNN (1897) spricht nicht deutlich von einem subcutanen Netz, wenn er auch betont, daß im Panniculus durch Zusammenfluß der oberen Gefäße größere Lymphstämme entstehen.

An Embryonen von Schweinen, vielen anderen Tieren, Neugeborenen und an Köpfen von Erwachsenen hat aber UNNA jr. (1908) nachgewiesen, daß sich aus anfänglich einem Netz später zwei bilden. Das tiefere liegt an der Grenze von Corium und subcutanem Fettgewebe unterhalb des tiefen arteriellen Hautnetzes. Seine Maschen sind weit, der Durchmesser seiner Zweige ist größer als beim oberen Netz, Klappen sind deutlich ausgesprochen. Anfänge davon, bestehend in einer kolbigen Verdickung der Wand, sieht man bis zum oberen Netz reichen. Das Bild des Lymphgefäßsystems ist aber an verschiedenen Körperstellen ganz verschieden, und abhängig vom Alter.

Vollständig widersprechend, und auch hier abhängig von der angewandten Methode, sind die Angaben über die Anhangsgebilde der Haut. Am weitesten ist das Ehepaar HOGGAN (1877) gegangen, das weder an den Papillen des Coriums,

noch an Haaren, im subcutanen Fettgewebe, Talg- und Knäueldrüsen Lymphgefäße beobachtet hat.

Was zunächst die Haare betrifft, so hat UNNA jr. (1908) überzeugend nachgewiesen, daß es Lymphgefäße mit Endothelauskleidung nicht am Haarfollikel und auch nicht in den Papillen gibt, womit er TEICHMANN'S (1879) Anschauungen bestätigt hat. Die von ihm aufgestellte Behauptung, daß die so reich mit Blutgefäßen versorgten Talg- und Knäueldrüsen arm an Lymphgefäßen sind, dürfte zu Recht bestehen. Von den Knäueldrüsen ziehen nach SAPPEY (1885) kleine Stämmchen rücklaufend in das obere lymphatische Netz, ein Befund, der mitunter auch an den Lymphgefäßen der Talgdrüsen erhoben wurde. An das System der Lymphgefäße schließt sich überall das System der Lymphspalten an. Es ist am eigenartigsten in der Epidermis ausgeprägt, in der es mit auffallender Regelmäßigkeit die Zellen der Keimschicht umgibt. Daß dieser fast überall gleiche Abstand der Zellen nur auf dem Druck der Lymphe beruhen kann, kann meines Erachtens gar nicht bezweifelt werden. Die andere noch denkbare Möglichkeit, daß die Zellen durch die Tonofibrillen sozusagen auseinander gedrückt werden, kommt nicht in Betracht, da die Plasmafibrillen dazu nicht fest genug sind. Mit Gold sind die Lymphwege von UNNA jr. (1908) prachtvoll dargestellt worden. Er glaubt aus der verschiedenen Stärke der Imprägnation in den Stellen oberhalb der Papillen und in den Epidermisleisten schließen zu müssen, daß in den interpapillaren Teilen der langsame Rückfluß der Lymphe ins Bindegewebe stattfindet. Auch osmierbares Fett konnte er manchmal feststellen. Bei Imprägnation mit Silber verhielt sich die Interzellularflüssigkeit der Epidermis anders als der Gewebssaft des Coriums.

Die gleichen Interzellularlücken wie in der Epidermis finden sich im Haartrichter und überhaupt in der äußeren Wurzelscheide und schließlich zwischen den Zellen der Rindenmatrix im Haarbulbus. Doch sind sie hier meist ganz von den Ästen der Pigmentzellen erfüllt (vgl. Abb. 16 S. 48). Die übrigen Zellen des Bulbus sind, wenn auch in geringerem Maße von Lymphspalten durchsetzt, die andererseits frei von Pigment sind. Wie weit die Durchfeuchtung der Haarwurzel nach aufwärts reicht, zeigt sich besonders deutlich im polarisierten Licht (Abb. 30 S. 78).

Das Corium ist reichlich von Lymphspalten durchsetzt. Um die Arrectores pilorum und um die Knäuel der Schweißdrüsen sind sie in solchem Maße angehäuft, daß UNNA (1883) geradezu von Lymphseen gesprochen hat.

Das subcutane Fettgewebe besitzt keine eigenen Lymphgefäße (NEUMANN 1873, SAPPEY 1885). Wohl aber sind die Fettläppchen von Lymphspalten umgeben (UNNA sen. 1882, FLEMMING 1902), von denen aus feinste Kanälchen an die einzelnen Fettzellen gehen sollen (KLEIN 1879).

## Literatur.

### Abschnitt I.

ADLER, N.: Die Struktur der Oberhaut und der Verhornungsprozeß nach der Forschung der letzten 20 Jahre. Arbeiten aus Dr. UNNAS Klinik für Hautkrankheiten in Hamburg. 1909. — ANITSCHKOW, N.: Zur Lehre der feinsten Struktur der epidermalen Zellen der menschlichen Haut im normalen und pathol. Zustand. Zeitschr. f. Pathol. Bd. 6, S. 335—352. Frankfurt 1911. — APOLANT, H.: Über den Verhornungsprozeß. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 57, S. 766—798. 1901. — ARGAUD, R.: Sur les filaments d'HERXHEIMER. Cpt. rend. de la soc. des séances de biol. Bd. 77, S. 217. Paris 1914. — Ders. et WEBER: Les fibres d'HERXHEIMER dans la muqueuse linguale du dauphin. Ebenda Bd. 72, S. 89. 1912. — Des rapports de l'épithélium avec la chorion de la muqueuse linguale du dauphin. Ebenda. — ARNOLD, G.: On the condition of the epidermal fibrils in epithelioma. Quart. Journ. of microscop. science Bd. 57, S. 283. 1912. — AUFHAMMER:

Physik.-med. Ges. z. Würzburg, N. F. 1869. — BECK: Beiträge zur Kenntnis der elastischen Fasern und ihres Verhältnisses zu den Lymphgefäßen der Haut. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis. Bd. 38, S. 401—404. 1897. — BEHN: Studien über die Verhornung der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 39, S. 581—596. 1892. — Studien über die Verhornung. Med. Klinik Bd. 46, S. 347. 1919. — BENEKE: Die Epithelfasern d. menschl. Oberhaut. Verhandl. d. anat. Ges. 1893. — b) Über eine Modifikation des WEIGERTSchen Fibrinfärbeverfahrens. Anat. Anz. Bd. 8, S. 165—167. 1893. Ergänzungsh. — BERBLINGER, W.: Zur Frage der Gesichtsbehaarung bei Frauen (im Zusammenhang mit Keimdrüsen, Nebennieren u. Hypophyse). Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 2: Zeitschr. f. Konstitutionslehre Bd. 12, S. 193—214, 5 Abb. 1926. — BERGMANN, G. v.: Das Relief von RAUSCH im Lichte der neuen Hornforschungen betrachtet. Monatsschr. f. prakt. Dermatol. Bd. 49. 1909. — BERINGER, F.: Zur feineren Anatomie der Oberhaut. Ebenda Bd. 39. 1904. — BIEDERMANN, W.: Physiologie der Stützsubstanzen. Handb. d. vergl. Physiol. von WINTERSTEIN Bd. 3, S. 319—1185. Jena 1914. — BIZZOZERO, G.: a) Über den Bau der geschichteten Plattenepithelien. Untersuchungen z. Lehre d. Menschen u. d. Tiere, von J. MOLESCHOTT Bd. 9, und Rendi conti del R. Istituto Lombardo Bd. 3, S. 57. 1870. — b) Über den Bau der geschichteten Pflasterepithelien. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Histol. Bd. 2, S. 278—284. 1885. — BIZZOZERO, E.: (Stachelzellen der Epidermis). Estratto dei rendiconti del Reale istit. Lombardo, ser. 2, 3, fasc. 16. 1870. — BLASCHKO: Über den Verhornungsprozeß. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abteilung, 1889. S. 336—539. — BLASCHKO, A.: a) Beitrag zur Anatomie der Oberhaut. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 30, S. 495—529. 1887. — b) Zur Anatomie u. Entwicklung der Oberhaut. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1884. — BLASCHKO: Deutsche dermatol. Ges. 1889. Ebenda 1884 e 1885. S. 173—175. Physiol. Abt. — BORN, SOPHIE: Zur Frage der epidermidalen Basalmembran. Dermatol. Zeitschr. Nr. 34, S. 324—331. 1921. — BRANKA, A.: a) Recherches sur la keratinisation. I. et II. Journ. de l'anat. Bd. 43, S. 341—447. 1907. — b) Sur les fibrilles epidermiques des productions cornées. Cpt. rend. de l'assoc. anat. 8. réunion. Bordeaux 1906. — c) Cpt. rend. soc. biol. 1889. Le tégument externe et ses dérivés. Traité d'Anatomie p. Poirier et Charpy. T. V. f. II. p. 721—950. Paris 1904. — BROCK: Über d. Resorptionsvermögen d. normalen Haut. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 45, S. 369—398. 1898. — BRUNN, v.: Haut. BARDELEBENS Handbuch der Anatomie des Menschen. 1897. — BURKARD, A.: Über die Hautspaltbarkeit menschlicher Embryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1903. S. 13—23. — BUSACCA, A.: Über das Verhalten der sogenannten Basalmembran als Bindemittel zwischen Epidermis u. Cutis. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 141, S. 88—96. 1922. — BUZZI: a) Keratohyalin u. Eleidin. Monatsschr. f. prakt. Dermatol. Bd. 8. 1889. — b) Über Eleidin. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 42, S. 273. 1898. — CAJAL, RAMON Y: Contribution à l'étude des cellules anastomosées des épithéliums pavimenteux stratifiés. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Histol. Bd. 3, S. 250—264. 1886. — CARRIÈRE, REINHARD: Über Erbllichkeit u. Rassen-eigentümlichkeit der Finger und Handlinienmuster. Vorl. Mitt. in: Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. Bd. 15, S. 151—155. 1923. — CEDERCREUTZ, A.: Über die Verhornung der Epidermis beim menschlichen Embryo. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 84, S. 173 bis 179. 1907. — CHAMBERS, R. and GEORGE S. RÉNYI: The structure of the cells in tissues as revealed by microdissection. I. The physical relationships of the cells in epithelia. Americ. Journ. of Anat. Bd. 35, S. 385—402. 1925. — CILIANO: Eleidin. Monatsschr. f. prakt. Dermatol. Bd. 46, S. 435. 1908. — CLEMENSCEWICZ: Haut. In EULENBURGS Realencyclopädie. — COHN, TH.: Über Interzellularbrücken u. Kittsubstanz. Anat. Hefte 5. S. 293—335. 1895. — DÄHN, WERNER: Über die Kalzium- u. Kaliumverteilung in der normalen Haut. Dermatol. Wochenschr. Nr. 13, S. 424—433. 1916. — DREYSEL u. OPPLER: Zur Kenntnis des Eleidins. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 3, S. 63—91. 1895. — EBNER, V. v.: a) Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisierter Substanzen. Leipzig 1882. — b) Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 62, S. 89. 1896. — c) Über Entwicklung der leimgebenden Fibrillen, insbesondere im Zahnbein. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Mathem.-naturw. Kl. Bd. 115, 3. Abt. 1906. — EDDOWES: Über die Natur der HERXHEIMERSchen Spiralen der Oberhaut. Monatsschr. f. prakt. Dermatol. Bd. 11. 1890. — EHRMANN, S.: Über die HERXHEIMERSchen Fasern in der Epidermis. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 24, S. 307—312. Ergänzungsh. 1892. — b) Zur Epithelfaserfrage. Monatsschr. f. prakt. Dermatol. Bd. 24. 1897. — EHRMANN u. FICK: Einführung in das mikroskop. Studium der normalen und kranken Haut. Wien 1905. — EHRMANN: Die WEIGERTSche Fibrinfärbungsmethode u. das Studium d. Oberhautpigments. Ebenda. 1894. — ERNST, P.: a) Beziehungen des Keratohyalins zum Hyalin. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 130, S. 279. 1892. — b) Studien über normale Verhornung mit Hilfe der GRAMSchen Methode. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 47, S. 669 bis 707. 1896. — c) Ein verhornender Plattenepithelkrebs des Bronchus: Metaplasie

oder Aberration? Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 20, S. 155—179. 1896. — d) Studien über pathol. Verhornung mit Hilfe der GRAMSCHE Methode. Ebenda Bd. 21, S. 438—471. 1897. — e) Keratingranula. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. Bd. 9, S. 588—591. 1898. — FAVRE, M.: I. Topographie et répartition des filaments spirales de l'épiderme usw. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 83. S. 37. — II. Sur la nature des fibres de HERXHEIMER aux filaments basaux de l'épidémie. Lyon. méd. Nr. 22. 1912. — III. Sur certains filaments ayant probablement la signification de mitochondries dans la couche génératrice de l'épiderme. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 150. 1910. — FICK, J.: Über metachromatische Färbung des Keratohyalins durch Cresylechtviolett. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. Bd. 13, S. 987—989. 1902. — FIRKET, G.: Recherches sur la genèse des fibrilles épidermiques chez le poulet. Anat. Anz. Bd. 38, S. 537—549. 1911. — FISCHER: Neue Beiträge zur Kritik der Fixierungsmethoden. Ebenda. 1896. — FLEMMING, W.: Über Intercellularlücken des Epithel und ihren Inhalt. Anat. Hefte 6, S. 3—17. 1896. — FOA, C.: Über die feinere Struktur der geschichteten Pflasterepithelien. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 55, S. 431—441. 1900. — FRIEBOES, W.: Beiträge zur Anatomie u. Biologie der Haut. I—XI. 1920—23. I. Dermatol. Zeitschr. Bd. 28, S. 267—281. 1917. — II. Basalmembranbau des Deckepithels. Ebenda Bd. 31, S. 57—83. 1920. — III. Basalmembranbau des Deckepithels. Ebenda Bd. 32, S. 1—11. 1921. — IV. Weiteres zum Rongalitweißbild der Hautnerven. Ebenda. S. 267—275. — V. Vergleichende Studien über die Anatomie der Haut des Menschen und einiger Tiergattungen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. I: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 61, S. 152—164. 1921. — VI. Über Werden und Bau der Haare des Menschen. Ebenda. — VII. Warum kann man die Epithelfasern der Menschenhaut und die Faserung des „Epithels“ verschiedener Tiergattungen als mesenchymal („bindegewebig“) ansprechen? Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 136, S. 22—36. 1921. — VIII. Biologische Deutungsversuche pathol. Hautprozesse. Ebenda Bd. 139, S. 177 bis 201. 1922. — IX. Nochmals epidermale Basalmembran. Ebenda Bd. 140, S. 201—208. 1922. — X. Die biolog. Funktionen der menschlichen Epidermis. Ebenda. — XI. Weiteres über das Epithelfasersystem bei Mensch u. Tier usw. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 68, S. 386—433. 1923. — XII. Entgegnung gegen die Arbeit von W. J. SCHMIDT in Dermatol. Zeitschr. Bd. 36, H. I. Dermatol. Zeitschr. Bd. 36, S. 81—87. 1922. — GANS, OSCAR: Über physikalisch-chemische Zustandsänderungen in gesunder und kranker Haut. (Aus „Strahlentherapie“, Bd. 18. 1924.) — GAUTHER, R. u. ROMINGER, E.: Über die Bedeutung des Handleistenbildes für die Zwillingsforschung in: Zeitschr. f. Kinderheilk. Bd. 36, H. 4/5. S. 212. 1923. — GARTEN, S.: Die Intercellularbrücken der Epithelien und ihre Funktion. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jhrg. 1895, S. 401—433. 1895. — GAVAZZINI: Das Eleidin in seinem Verhältnis zur suprabasalen Hornschicht. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 2. 1909. — Ebenda Bd. 49, S. 56. 1909. — GOLODETZ: Eine neue Eigenschaft der Hornsubstanz. Ebenda Bd. 46. 1906. — GOTTSCHALK: Das Verhalten der Mikroorganismen gegen Lanolin. Berlin. klin. Wochenschr. S. 907. 1887. — GROSSE: Über Keratohyalin, Eleidin und ihre Beziehungen zum Verhornungsprozeß. Inaug.-Diss. Königsberg 1892. — GUTTMANN, EUGEN: Über einen Fall von sezernierenden Achselhöhlenmilchdrüsen. Beitrag zur Kasuistik der akzessorischen Milchdrüsen. Klin. Wochenschr. Bd. 1, Nr. 131, S. 1561. 1922. — HANSEMANN, D.: Über Zellteilung in der menschlichen Epidermis. Festschr. f. R. VIRCHOW. 1891. — HECHT, A. F.: Über das Hand- u. Fußflächenrelief von Kindern. Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 39, S. 56—66, Fig. 4. 1924. — HEIDENHAIN, M.: a) Plasma u. Zelle. I. In Handb. d. Anat. d. Mensch. v. BARDELEBEN. Jena 1907. — b) Plasma u. Zelle. II., Ebenda 1911. — c) Über die gegenseitige Entsprechung von Epidermis und Coriumleisten an der Beugefläche von Hand und Fuß beim Affen und Menschen. Anat. Hefte, Abt. I Bd. 30, S. 419—433. — HENLE, A.: Das plasmatische Kanalsystem des Stratum mucosum geschichteter Epithelien. Nachr. v. d. kgl. Ges. d. Wiss., Göttingen, Mathem.-physik. Klasse. 1887. — HERXHEIMER: Über eigentümliche Fasern in der Epidermis und im Epithel gewisser Schleimhäute beim Menschen. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 21, S. 645—657. 1889. — DERS. u. MÜLLER: Über die Bedeutung der sogenannten Epidermisspiralen. Ebenda. 1890. — HERXHEIMER: Nachtrag u. Berichtigung meiner Arbeit über die Struktur des Protoplasmas der menschlichen Epidermiszelle. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 54, S. 289—291. 1899. — HERXHEIMER, K.: a) Über die Struktur des Plasmas der menschlichen Epidermiszelle. Ebenda Bd. 53, S. 510—546. 1899. — b) Über die epidermale Basalmembran. Dermatol. Zeitschr. Bd. 23, S. 63—74. 1916. — DERS. u. MÜLLER, H.: Über die Bedeutung der sogenannten Epidermisspiralen. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 36, S. 93—116. 1896. — DERS. u. NATHAN: Über Herkunft u. Entstehungsart des Keratohyalins. Ebenda Bd. 123, S. 76. 1916. — HOEPKE, H.: a) Die Epithelfasern der Haut und ihre Verbindung mit dem Corium. Zeitschr. f. d. ges. Anat.: Abt. 3: Ergbn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 25, S. 185—240. 1924. — b) Epithelfasern

und Basalmembran. Anat. Anz. Bd. 58, S. 147, Ergänzungsh. 1924. — Aufbau des Epithels im spitzen Kondylom. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 75, S. 464. 1925. — HOFFMANN u. FRIBOES: Zur Kenntnis der Schweißdrüsennävi. Dermatol. Zeitschrift Bd. 27, S. 255—281. 1919. — HOLMGREN, EML: a) Die Achseldrüsen des Menschen. In: Anat. Anz. Bd. 55, S. 553—556, 9 Mikrophot. 1922. — b) Zur Kenntnis der zylindrischen Epithelzellen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 65, S. 280—298. 1905. — HUECK, W.: Über das Mesenchym. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 66, S. 330—376. 1920. — IDE, M.: La membrane des cellules du corps muqueux de Malpighii. Cellule Bd. 4, S. 403—432. 1888. — JARISCH: Lehrbuch der Hautkrankheiten. 1900. — JUDIN: Über d. Anordnung der Bestandteile der Hornzelle. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 2, S. 141. 1909. — JÜRGENSEN, E.: a) Mikrobeobachtungen der Schweißsekretion der Haut des Menschen. II. Mitt. Funktionsprüfungen. Methode und Begründung. Allgemeiner Überblick. Prakt. Anwendung. Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 144, S. 258. 1924. — b) Mikrobeobachtungen der Schweißdrüsensekretion der Haut des Menschen unter Kontrastfärbung. I. Mitt. Ebenda Bd. 144, S. 193—202. 1924. — c) Dasselbe. Verhandl. d. dtsh. Ges. f. inn. Med. 1924. — KEY, AXEL und RETZIUS, G.: Zur Kenntnis der Saftbahnen in der Haut des Menschen. RETZIUS, Biol. Unters. 1881. — KOGOJ, FR.: Über die Art der Verbindung zwischen Epidermis und Kutis. Dermatol. Zeitschr. Bd. 39, S. 203—213. 1923. — Derselbe: Zum Bau der Epidermis. (Zur Theorie FRIBOES'). Biologické listy Bd. 9. 1923. Tschechisch. Ref. in Zentralbl. f. Haut- u. Geschlechtskrankh. Bd. 16, S. 134. 1925. — KOLLOSSOW, W.: Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 52, S. 1. 1898. — KÖLLIKER: Handbuch d. Gewebelehre. 1889. — KRAUSE, W.: Die Entwicklung der Haut u. ihrer Nebenorgane. Handb. d. vergl. u. exp. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere von O. HERTWIG, 2. Teil, Bd. 1, S. 253—337. 1906. — KREIBICH, C.: a) Keratohyalin. Arch. f. Dermat. u. Syphilis. Bd. 121, S. 313—319. 1915. — b) Zur Blasenbildung u. Cutisepidermverbindung. Ebenda Bd. 63, S. 281—293. 1902. — c) Bau der Epidermis. Ebenda Bd. 141, N. 1, S. 60—68, 9 Abb. 1922. — d) Kultur erwachsener Haut auf festem Nährboden. Ebenda. — KRIEG, J.: a) Zur Theorie des geschichteten Plattenepithels. Anat. Anz. Bd. 55, S. 242, Ergänzungsh. 1922. — b) Über das geschichtete Plattenepithel. Grundzüge f. ein kausales Verständnis seiner Organisation. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 100, S. 103. 1924. — KROMAYER: a) Die Protoplasmafaserung d. Epithelzelle. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 39, S. 141—151. 1892. — b) Zur Epithelfaserfrage. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 24, S. 79. 1897. — c) Zur pathol. Anatomie d. Psoriasis nebst Bemerkungen über d. normale Verhornung u. Struktur d. Stachelzelle. Ebenda. — d) Was sind die ERNSTSchen Keratingranula? Zentralbl. f. Dermatol. — e) Nochmals die Keratingranula. Ebenda. 1890. — KROMAYER, F.: a) Die Dermoplasie der Epithelzellen u. ihre Bedeutung für die Pathologie. Verhandl. d. dtsh. pathol. Ges. 7. Tagung, Berlin 1904. — b) Parenchymhaut u. ihre Erkrankungen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 8, S. 253—355. 1899. — c) Histogenese der Hautnävi. Metaplasie von Epithel zu Bindegewebe. Dermatol. Zeitschr. Bd. 3, H. 3, S. 263—275. 1896. — d) Einige epitheliale Gebilde in neuer Auffassung. Dermatol. Zeitschr. Bd. 4, S. 335—400. 1897. — e) Über die Bedeutung der von HERXHEIMER im Epithel beschriebenen Fasern. Arch. f. Dermat. u. Syphilis Bd. 22, S. 87—99. 1890. — KYRLE, J.: Vorlesungen über Histobiologie der menschlichen Haut u. ihre Erkrankungen. Wien 1925. — LAFFRONT, A.: Recherches sur l'origine des grains de keratohyalin. Bibliogr. anat. Paris 1909. — LAGANSKI: a) Zeitschr. f. Heilkunde Bd. 11. 1891. — b) Arch. f. Dermat. u. Syphilis (Dermatol. Gesellsch. 1889, Ergänzungsh.). — LAGUESSE, E.: a) Sur la structure des papilles et de la couche superficielle du derme chez l'homme. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 82, Nr. 12. — b) Sur la membrane vitrée basale sous-épidermique. Ebenda. — c) Sur la membrane vitrée basale sousépidermique. Cpt. rend. de la soc. de biol. Bd. 82. 1919. — LANGER, C.: a) Zur Anatomie u. Physiologie der Haut. Über die Spaltbarkeit der Cutis. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I, Bd. 49. 1861. — b) Spannung der Cutis. Ebenda Bd. 45. 1857. — LANGERHANS, P.: a) Über die Haut der Larven von *Salam. mac.* Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 9, S. 745—753. 1872. — LAZANSKY: Zur Keratohyalinfrage. Verhandl. d. dtsh. dermatol. Ges. 1889. — LEVEN: Erblichkeit des Papillarliniensystems u. Erblichkeit der Eineier. Klin. Wochenschr. Bd. 3, Nr. 40, S. 1817—1818. 1924. — LEWIN: Mikrochemischer Nachweis von Cholesterinfett in d. Körnerschicht d. Epidermis. Berlin. klin. Wochenschr. Bd. 2. 1886. — LOCATELLI e MIGLIORINI: Giorn. ital. d. malatt. vener. e d. pelle S. 44. 1900. — LOEB: a) Über Regeneration des Epithels. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 6, S. 297 bis 365. 1898. — b) Über Wachstum des Epithels. Ebenda Bd. 13, S. 487—507. 1902. — LOEWY, A.: Über insensible Perspiration. Klin. Wochenschr. Jg. 4, S. 317. 1925. — LUNDAHL, G.: Beitrag zur Kenntnis der sogenannten Grenzfibrillen der Epithelzellen. Anat. Hefte Bd. 37, S. 199—217. 1908. — MAC LEOD, J. M. H.: Beiträge zur Kenntnis

des Baues der normalen Hornzellen mit besonderer Berücksichtigung der ERNSTSchen „Keratingranula“. *Monatsh. f. prakt. Dermatol.* Bd. 28, S. 37. 1899. — MANZI, L. e. d'AGOSTINO, A.: Contributo alla conoscenza istologica del capezzolo della mammella e al significato delle glandole dell' areola. *Gazz. internaz. med.-chirurg.* Jg. 27. 1922. — MARCHAND: Prozeß der Wundheilung. 1901. — MARTINOTTI, L.: Ricerche sulla fine struttura dell' epidermide umana normale in rapporto alla sua funzione eleidocheratinica. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. 12, S. 457—489. 1914. — b) Dasselbe. *Ebenda* Bd. 13, S. 446—459. 1915. — c) Dasselbe. *Ebenda* Bd. 15, S. 377. 1921. — MARTINOTTI, J.: Tecnica per lo studio del processo della corneifizazioni della cute. *Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie* Bd. 41, S. 202 bis 258. 1924. — MAURER, F.: a) Die Epidermis. Leipzig 1895. — b) Grundzüge der vergleichenden Gewebelehre. 1915. — MELCZER, N.: a) Über eigentümliche, die harnsauren Salze absorbierende Gebilde in den menschlichen Schweißdrüsenzellen. *Dermatol. Wochenschr.* Bd. 81, Nr. 50, S. 1795—1800. 1925. — b) Über die Hautatmung. *Dermatol. Zeitschr.* Bd. 46, S. 185—198. 1926. — MERK, L.: a) Zur Frage der Blasenbildung in der Haut. *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis.* Bd. 53, S. 349—357. 1900. — b) Experimentelles zur Biologie der menschlichen Haut. Die Beziehungen der Hornschicht zum Gewebssaft. *Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. III.* Bd. 108, S. 335—380. 1899. — c) Verbindung menschlicher Epidermiszellen unter sich u. mit dem Corium. *Monatsh. f. prakt. Dermatol.* Bd. 38, S. 18. 1904. — d) Bau der menschlichen Hornzelle. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 56, S. 525—535. 1900. — e) Lebensvorgänge in der menschlichen Epidermiszelle. *Wien. med. Wochenschr.* 1902. — MERKEL, F. M.: a) Verbindungen der Epidermiszellen unter sich. *Dtsch. Med. Wochenschr.* 1904. — b) Dasselbe. *Verhandl. d. med. Ges. Göttingen. Dtsch. med. Wochenschr.* N. 16, S. 920. 1904. — MERKEL, FR.: Epithelium. *Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. III: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 18, S. 1—68. 1908. — MERTSCHING: Histologische Studien über Keratohyalin und Pigment. *Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.* Bd. 16, S. 53. 1889. — MEURMANN, G.: Über die Entwicklung der Epidermisfibrillen in der menschl. Sohlenhaut. *Anat. Hefte, Abt. I, Bd. 45, S. 111.* 1912. — MEVES, FR.: Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes, sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 75, S. 149. 1910. — MIGLIORINI: *Giornale ital. delle mal. Venere e della pelle.* 1902. — MÖLLENDORFF, W. v. u. STÖHR, PH.: *Lehrbuch der Histologie.* Jena 1922. — MOULIN, F. DE: a) Struktur der lebenden Zelle. *Anat. Anz.* Bd. 60, S. 40—48. 1925. — b) Der Verhornungsprozeß der Haut und der Hautderivate. *Ebenda* Bd. 56, S. 461—468. 1922/23. — c) Über die Struktur des Zellprotoplasmas. *Zeitschr. f. Zellen- u. Gewebelehre.* Bd. 1, S. 598. 1924. — d) Beiträge zur Kenntnis des Baues der Ganglienzellen. *Arch. f. Zellforsch.* Bd. 17, S. 389—396. 1923. — NIKOLSKI, B.: Über die Richtung der Fältelung der Hautoberfläche. *Venerolog. u. Dermatolog.* 1924. *Russisch zit. nach Zentralbl. f. Haut- und Geschlechtskrankh.* Bd. 14. 1924. — NONNENBRUCH, W.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Verbindung zwischen Epidermis u. Cutis. *Inaug.-Diss.* München 1912. — PANEBIANCO, E.: Studio ottico cristallografico della cheratino. *Riv. di mineral. e cristallogr. it.* Bd. 17. 1897. — PASINI: *Monitore zoologico italiano.* XV. n. 12. *Monatsh. f. prakt. Dermatol.* Bd. 15. 1905. — PASSINI, A.: Sulla struttura della epidermide allo stato normale e pathologico, con speciale riguardo alla sua filamentazione. *Dermatol. Studien* Bd. 20. 1910. — PATZELT, VIKTOR: Zum Bau der menschlichen Epidermis. *Jahrb. f. Morphol. u. mikroskop. Anat., Abt. 2: Zeitschr. f. mikroskop.-anat. Forsch.* Bd. 5, S. 371—462. 1926. — PAVLOFF: a) *Monatsh. f. prakt. Dermatol.* Bd. 9. 1889. — b) Entstehung und Schicksal d. Keratohyalins vor und nach der Geburt. *Ebenda* 1889. — PETER, K.: a) Über die Beziehungen der indirekten Zellteilung zur Zelltätigkeit. *Anat. Anz.* Bd. 58. 1924. — b) Die Dauer der indirekten Kernteilung bei Amphibien. *Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol.* Bd. 24, S. 23—36. 1924. — PINKUS, FELIX: Zur Kenntnis der menschlichen Schweißdrüsen. *II. Mitt. Dermatol. Zeitschr.* Bd. 47, H. 1/2, S. 49—53. 1926. — PINKUS: *Entwicklungsgeschichte der Haut.* KEIBEL-MALLS *Handbuch der Entwicklungsgesch. d. Menschen.* Bd. 1, S. 249—286. 1910. — PETERSEN, H.: *Histol. u. mikroskop. Anat.* 1.—3. Abschn. 1922—24. — POLLITZER: Über die Natur der von ZANDER im embryonalen Nagel gefundenen Körnerzellen. *Ebenda* 1889. — POLVERINI, G.: a) Lo sperimentale VI. 1904. *Ref. in UNNAS Monatsh.* 40. — b) Contributo allo studio dei ponti intercell. nello strato del Malpighi. *Sperimentale.* Anno 58, S. 1018—1022. 1904. — POSNER: Untersuchungen über die Schleimhautverhornung. *Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.* Bd. 118, S. 319—414. 1889. — PRÉNANT, A.: *Traité d'Histologie.* Paris 1911. — RABL, H.: a) *Histologie der normalen Haut des Menschen.* MRÁČEK, *Handb. d. Hautkrankh. I.* Wien 1901. — b) „Haut“ in: *Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 7, S. 339—400. 1897. — c) Über Verhornung. *Verhandl. d. anat. Ges.* 1896 [10]. — d) Untersuchungen über die menschliche Oberhaut u. ihre Anhangsgebilde mit Rücksicht auf die Verhornung. *Arch. f. mikroskop. Anat.*



- Bd. 48, S. 430—496. 1897. — e) Bleiben die Protoplasmafasern in der Körnerschicht der Oberhaut erhalten? Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 41, S. 3—13. 1897. — RANVIER: a) Histologie de la peau. Arch. d. anat. micr. 1899 [3]. 2. Aufl. 1897. — b) Sur la structure des cellules du corps muqueux de Malpighi. Cpt. rend. de l'acad. des sciences Bd. 95. 1882. — RANVIER, E.: a) Sur une substance nouvelle de l'épiderme et sur le processus de kératinisation de revêtement épidermique. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. sciences Bd. 88. 1879. — b) Nouvelles recherches sur la mode d'union des cellules du corps muqueux de Malpighi. Ebenda Bd. 89. 1879. — c) L'éleïdine et de la répartition de cette substance dans la peau des vertébrés. Arch. de physiol. 1884. — RAUSCH: Tinktorielle Verschiedenheiten u. Relief der Hornzellen. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 24. 1879. — RÉGAUD, CL. et FAVRE, M.: Nouvelles recherches sur la formation mitochondriale de l'épiderme humain, à l'état normal et pathologique. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Paris Bd. 72, S. 328—330. 1912. — REINKE, F.: a) Über die Beziehungen der Wanderzellen zu den Zellbrücken, Zellücken und Trophospongien. Anat. Anz. Bd. 28, S. 369—378. 1906. — b) Zellstudien. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 43, S. 377—423. 1894. — RÉMY: a) Recherches Histologiques sur l'anat. normale de la peau de l'homme à ses différents ages. Paris 1878. — b) Journ. de l'anat. et physiol. Bd. 14. 1878. — RENANT: a) Assoc. française pour l'avancem. des sciences. 1885. XIV. sess. — b) Traité d'Histologie pratique 1897. T. II. — RENAULT, J.: a) Sur l'évolution épidermique et l'évolution cornée des cellules du corps muqueux de Malpighi. Cpt. rend. de l'acad. de science. Bd. 95. 1887. — b) Traité d'Histologie pratique. Paris 1897. — RETTERER, E.: a) Structure et l'évolution du tégument externe. Journ. de l'anat et de physiol. Bd. 40, S. 337—386. 1904. — b) De la structure de la cellule épidermique et de facteurs, qui la modifient. Ebenda Bd. 44, S. 470—521. 1908. — c) Des relations génétiques entre derme et épiderme. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 79. — d) De l'évolution de la peau et de ces modifications avec l'âge. Ebenda. — e) Recherches expérimentales sur les rapports génétiques entre l'épithélium et le tissu conjonctif. Cpt. rend. de l'assoc. anat. de Toulouse 1904. S. 96—104. — f) L'influence du milieu sur l'évolution de la cellule épithéliale. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 68, S. 1000—1003. 1910. — g) De l'évolution des éléments basiliaires dans les épithéliums pavimenteux stratifiés. Ebenda 1886. — RETZIUS, G. u. KEY: Zur Kenntnis der Saftbahnen in der Haut des Menschen. Ebenda 1881. — ROSENSTADT, B.: a) Über das Epitrichium des Hühnchens. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 49, S. 561—585. 1897. — b) Über die Protoplasmafasern der Epidermiszelle. Bd. 75. S. 659—689. 1910. — c) Über den Verhornungsprozeß. Verhandl. d. Ges. dtsh. Naturforsch. u. Ärzte. Karlsbad 1902. — d) Zellstudien. I. Bau der Epidermiszelle. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 91, S. 182 bis 208. 1917/18. Anat. Anz. Bd. 50. — ROSENSTADT: Zellgranula, Keratohyalingranula u. Pigmentgranula. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. 1893. — RUZIKA, V.: Structur u. Plasma. Ergebnisse von BONNET u. MERKEL Bd. 16, S. 452—623. 1907. — SAGUCHI, S.: Über Mitochondrien (Chondriokonten) u. mitochondriale Stränge (= sog. EBERTSche intrazelluläre Gebilde) in den Epidermiszellen der Anurenlarven nebst Bemerkungen über die Frage der Epidermis-Cutisgrenze. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 83, S. 177—247. 1913. — SÄTA, J.: Über das Vorkommen von Fett in der Haut usw. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 27, S. 555—571. 1900. — SCHAFFER, I.: a) Veränderungen an Gewebelementen durch einseitige Wirkung der Fixierungsflüssigkeit u. Allgemeines über Fixierung. Anat. Anz. Bd. 51, S. 353—398. 1918. — b) Lehrbuch der Histologie u. Histogenese. 2. Aufl. Leipzig 1912. — c) Neue Drüsentypen. Anat. Anz. Bd. 57, S. 242—252. 1923, Ergänzungsh. — d) Zur Kenntnis der Hautdrüsen bei den Säugetieren u. bei Myxine. Zeitschr. f. d. ges. Anat. Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 76, S. 320—338. 1925. — SCHIEFFERDECKER, P.: Der histologische u. mikroskop.-topograph. Bau der Wangenhaut des Menschen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1913. — SCHISKY, A. B.: Zur Frage der postfetalen Neubildung der Schweißdrüsen. (Pathol. anat. Inst., Univ. Kiew.) Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 149, H. 2, S. 269 bis 271. 1925. — SCHMIDT, W. J.: a) Über den Nachweis der Epidermis-Tonofibrillen bei Emyda im polarisierten Lichte. Arch. f. Zellforsch. Bd. 16, S. 1—19. 1922. — b) WALTER FRIBOES Anschauungen über den Aufbau der Epidermis im Lichte vergleichender histolog. Betrachtung. Dermatol. Zeitschr. Bd. 36, S. 1—19. 1922. — c) Zu W. FRIBOES Entgegnung. Ebenda. — d) Bausteine des Tierkörpers im polaren Lichte. 1924. — SCHRIDDE, M.: a) Protoplasmafasern der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 67, S. 291—303. 1906. — b) Über Basalmembran der menschlichen Epidermis. Sitzungsber. d. naturwiss. Ges. Marburg. — SCHUBERG, A.: a) Über den Zusammenhang von Epithel und Bindegewebszellen. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges., Leipzig 1891. Sitzungsber. d. Würzburger phys.-med. Ges. 1891. — b) Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 74, S. 53. 1903, Bd. 87, S. 69, 1907. — c) Desgl. II. Ebenda Bd. 87, S. 69. 1907. — d) Über Zellverbindungen. Anat. Anz. 1907b, Ergänzungsh.

— e) Über das Vorkommen von Zellverbindungen in der Haut von *Ichthyopsis glutinosus* L. Zool. Anz. Bd. 34, S. 93. 1909. — SCHULZE, F. E.: Über die Verbindung der Epithelzellen untereinander. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1896. — SCHÜTZ: Nachweis eines Zusammenhanges d. Epithelien mit dem darunter liegenden Bindegewebe. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis 1896 [36]. — SCHWENKENBECHER, A.: Die insensible Schweißabsonderung. Klin. Wochenschr. Jg. 4. 1925. — SELHORST: Über d. Keratohyalin u. d. Fettgehalt d. Haut. Inaug.-Diss. Berlin 1890. — SEMON, R.: Die Fußsohle des Menschen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 82. 1903. — SHAFIRO, B.: On the epithel fibres in the skin of mammals. Quart. Journ. of Microscop. Science Bd. 68, S. 43. 1924. — SLOPOPOLSKY, E.: Über die Omnipotenz des Epithels nebst Bemerkungen zur Definition und Einteilung der Gewebe. Anat. Anz. Bd. 54, S. 65—72. 1921. — STREINER, K.: Über die Entwicklung der großen Schweißdrüsen beim Menschen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 78, H. 1/2. S. 83—97, 9 Abb. 1926. — STICKER: Über d. Entwicklung und den Bau d. Wollhaares beim Schafe. Inaug.-Diss. Berlin 1897. — STÖHR u. MÖLLENDORFF, v.: Lehrbuch der Histologie. 1906. — STRICHT, VAN DEN: Diskussion. Anat. Anz. 1893. — STUDNICKA, F. K.: a) Über Stachelzellen u. sternförmige Zellen in Epithelien. Sitzungsber. d. kgl. Ges. d. Wissensch. zu Prag 1902. — b) Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Zellverbindungen (Cystodesmen) u. der netzartigen (gerüstartigen) Grundsubstanzen. Anat. Anz. Bd. 48, S. 396—413. 1915. — c) Entstehung des Endoplasmas u. des Exoplasmas in einigen Zellen. Ebenda Bd. 45, S. 433—458. 1914. — d) Analogien der Plasmafasern der Epithel- und Chordazellen mit Bindegewebsfasern. Ebenda. 1902. — e) Vergleichende Untersuchungen über Epidermis der Vertebraten. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. 39, S. 1—269. 1909. — f) Die Cuticula und die Grenzschichten der tierischen Zellen. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. Bd. 2, S. 408—452. 1925. — TAUBE, E.: Über die histologischen Vorgänge bei der Regeneration von Tritonen mit Beteiligung ortsfremder Haut. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 98, S. 98. 1923. — THURINGER, J. M.: Regeneration of stratified squamous epithelium. Anat. record Bd. 28, S. 31—38. 1924. — TISCHUTKIN, N.: Über die faserigen Strukturen der epithelialen Schichten der Haut und die körnige Metamorphose des Epithels. Physiologist russe. 1901. — TRIEPEL, H.: Einführung in die physikalische Anatomie. III. Die trajectoriellen Strukturen. Wiesbaden: BERGMANN 1908. — UNNA, P. G. u. SCHUMACHER, J.: Lebensvorgänge in der Haut der Menschen und der Tiere. Leipzig-Wien 1925. — UNNA jr., K.: Membranen der Stachelzellen. Dermatol. Studien Bd. 20. 1910. — UNNA, P. G.: a) Bedeutung der Hornschicht. Med. Klinik Jg. 16. S. 1276. 1920. — b) Zur feineren Anatomie der Haut. II. Berlin. klin. Wochenschr. 58. Jg. S. 272. 1921. III. Von der Stachelschicht zur Hornschicht. Ebenda. S. 447. IV. Wasserverdunstung und Sauerstoffwechsel der Haut. Berlin. klin. Wochenschr. S. 571. 1921. — c) Über die neueren Protoplasmatheorien u. das Spongoplasma. Dtsch. med. Zeitg. 1895. — d) Über d. Lanolin der menschlichen Haut. Ebenda. 1907, II [45]. — e) Über Verhornung. Budapest, internat. Kongreß 1909 und Med. Klinik Bd. 45, S. 73. 1909. — f) Beitr. zur Histologie u. Entwicklung der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 12, S. 665—742. 1876. — g) Über Epithelfaserung. Münch. med. Wochenschr. 1903. Nr. 13. S. 441—442. — h) Entwicklungsgeschichte u. Anatomie der Haut in ZIESSSENS Handb. d. spez. Pathol. u. Therapie. 1883. — i) Über das Keratohyalin und seine Bedeutung für den Prozeß der Verhornung. Monatsschr. f. prakt. Dermatol. I. 1882. — j) Zur Kenntnis des elastischen Gewebes der Haut. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Erg.-Bd. I. 1887. — k) Nachweis des Fettes in der Haut durch sekundäre Osmierung. Bd. 26. 1898. — l) Über Plasmafärbung nebst Bemerkungen über Bindegewebszellen der Cutis. — m) Über spezifische Färbung des Epithelprotoplasmas. Elastin u. Elacin. Bd. 19. 1894. — n) Über die Fettfunktion der Knäuelröhren und die Durchsetzung der Haut mit Fett. Verhandlg. d. anat. Ges. 12. Kiel 1898. — o) Neue Darstellung der Epithelfasern u. der Membran der Stachelzellen. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 37, S. 337—342. 1903. p) Über Zusammensetzung u. Bedeutung der Hornsubstanzen. Med. Klinik Bd. 4, S. 315. 1908. — q) Neue Tatsachen aus der feineren Anatomie der Oberhaut. Berlin 1908. — r) Biochemie der Haut. Jena: G. Fischer, 1913. — s) Vor- und Rückblick. Monatsh. f. prakt. Dermatol. 1898. — t) Färbung der Epithelfasern. Ebenda 1894. — u) Keratohyalin. Berl. klin. Wochenschr. Bd. 13. 1914. — v) Über das Wesen der normalen und pathologischen Verhornung. Ebenda 1896 [24]. — Ders. u. BLOCH: Praxis der Hautkrankheiten. 1908. — Ders. u. GOLODETZ a) Neue Studien über d. Hornsubstanz. 1. Teil. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 44. S. 397 u. 459. 1907. 2. Teil. Ebenda. Bd. 47. S. 62. 1908. — b) Zur Chemie der Haut. 1., 2., 3. und 4. Teil. Ebenda 1908 und 1909. — c) Reagens auf Keratin (Millons Reag. Ebenda. Bd. 52, S. 63. 1908. — d) Neue Studien über die Hornsubstanz. 2. Teil. Ebenda 1908 [47]. — D'Urso: Giornale natural. Napoli I, II. — WALDEYER, W.: a) Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, besonders Haare u. Federn. Beitr. z. Anat. u. Embryol. HENLE-

Festgabe 1882. — b) Kittsubstanz u. Grundsubstanz, Epithel u. Endothel. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 57, S. 1—9. 1901. — WEIDENREICH: Über Bau und Verhornung der menschlichen Oberhaut. Arch. f. mikroskop. Anat. 1900. [56]. — WEIDENREICH, F.: Weitere Mitteilungen über den Bau der Hornschicht der menschlichen Epidermis. Ebenda Bd. 57, S. 583—622. 1901. — WEIGL, R.: Über homoio- u. heteroplastische Transplantation der Haut bei Amphibien. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 36, S. 595—626. 1913. — WELTI, M.: Über die morpholog. Beziehungen zwischen Epidermis u. subepitheliale Stratum. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 146, S. 417. 1924. — WILE: a) Das Eleidin der basalen und superbasalen Hornschicht. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 48. 1909. — b) Dasselbe. Ebenda Bd. 48. 1909. — WINKLER u. SCHRÖTTER: Zur Eleidinfrage. Wien 1890. — ZANDLER, R.: a) Untersuchungen über den Verhornungsprozeß. II. Der Bau der menschlichen Epidermis. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1888. — b) Der Bau der menschlichen Epidermis. Ebenda, Anat. Abt. 1888.

## Abschnitt II und III.

BORN, SOFIE: Zur Frage der epidermidalen Basalmembran. Dermatol. Zeitschr. Bd. 34, S. 324—331. 1921. — BUSACCA, A.: Über das Verhalten der sogenannten Basalmembran als Bindemittel zwischen Epidermis und Cutis. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 141, S. 88—95. 1922. — DIESING: Beiträge zur Kenntnis der Haarbalgmuskeln. In: GERLACH, Beitr. z. Morphologie u. Morphogenie Bd. 1, S. 49—64. 1883. — FLEMING, V.: Über die Histogenese der fixen Zelle und der Fettzelle im Bindegewebe. Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1870. — FRIEBOES: Beiträge z. Anat. u. Biol. d. Haut. I—XI. 1920—23. — I. Dermatol. Zeitschr. Bd. 28, S. 267—281. 1917. — II. Basalmembran d. Deckepithels. Ebenda Bd. 31, S. 57—83. 1920. — III. Dasselbe. Ebenda Bd. 32, S. 1—11. 1921. — IV. Weiteres z. Rongalitweißbild d. Hautnerven. Ebenda. — V. Vergl. Studien über d. Anat. d. Haut d. Menschen und einiger Tiergattungen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 61, S. 137—151. 1921. — VI. Über Werden u. Bau d. Haare d. Menschen. Ebenda S. 152—164. — VII. Warum kann man die Epithelfasern d. Menschenhaut und die Faserung des „Epithels“ verschiedener Tiergattungen als mesenchymal („bindegewebig“) ansprechen? Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 136, S. 22—35. 1921. — VIII. Biolog. Deutungsversuche patholog. Hautprozesse. Ebenda Bd. 139, S. 177. 1922. — IX. Nochmals epidermale Basalmembran. Ebenda Bd. 140, S. 201. 1922. — X. Die biol. Funktionen d. menschlichen Epidermis. Ebenda S. 467. — XI. Weiteres über d. Epithelfasersystem bei Mensch und Tier usw. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 68, S. 386—433. 1923. — XII. Entgegnung a. d. Arbeit v. W. J. SCHMIDT in Dermatol. Zeitschr. Bd. 36, H. 1. Dermatol. Zeitschr. Bd. 36, S. 81—87. 1922. — GUNN, J. DE u. BAST, J.: La coloration de tissu élastique au moyen de colorants vitaux acides. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 8. 1923. — HAEGGQUIST, G.: Histophysiologische Studien über die Temperatursinne der Haut des Menschen. Anat. Anz. Bd. 45. 1914. — Derselbe. Studien über die Temperatursinne der Haut des Menschen. 1915. — HAL DOWNEY: Die Entstehung von Mastzellen und Lymphocyten und Plasmazellen. Anat. Anz. 1911. Erg.-Verhandl. S. 74—80. — HEIDENHAIN: Über die gegenseitige Entsprechung von Epidermis u. Coriumleisten a. d. Beugefläche v. Hand und Fuß b. Affen u. Menschen. Anat. Hefte Ab. I, S. 30. — HERXHEIMER: Über d. epidermale Basalmembran. Dermatol. Zeitschr. Bd. 23, S. 53. 1916. — HESSE, FR.: Zur Kenntnis der Hautdrüsen und ihrer Muskeln. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 2. 1877. — HOEPKE: a) Die Epithelfasern d. Haut u. ihre Verbindung mit d. Corium. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 25, S. 185 bis 240. 1924 (Literatur!) — b) Epithelfasern und Basalmembran. Anat. Anz. Bd. 58, S. 147—156. Ergänzungsh. 1924. — c) Der Aufbau des Epithels im spitzen Kondylom. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 75, S. 464—473. 1925. — HOLMGREEN: Zur Kenntnis d. zylindr. Epithelzelle. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 65, S. 280—290. 1905. — HOMMA, G.: Über Gitterfasern in normaler menschlicher Haut. Wien. klin. Wochenschr. Bd. 35, S. 149/150. 1922. — HUECK: Über d. Mesenchym. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 66, S. 330—376. 1920. — ISHIKAWA, N.: Histologische Untersuchungen über die äußeren Genitalien, nebst Achselgrubenhaut und Umgebung des Afters. Acta scholae med. univ. imp. Kioto. Bd. 6. 1923. — KANAIZUKA, Z.: Beiträge zur Morphologie des Musculus arrector pili. Fol. anat. japon. Bd. 4, S. 141—169. 1926. — KÖLLIKER, A. v.: Über den Bau und die Verbreitung der glatten Muskeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 1. 1849. — KREIBICH: Zur Blasenbildung u. Cutis-Epidermverbindung. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis. Bd. 63, S. 281—293. 1902. — KROMAYER: Die Parenchymhaut u. ihre Erkrankungen. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. Bd. 8, S. 253—355. 1898. — KYRLE, J.: Vorlesungen über Histobiologie der menschlichen Haut und ihre Erkrankungen. I. Berlin: Julius Springer, 1925.

— LANGER: a) Zur Anat. u. Physiol. d. Haut. I. Über d. Spaltbarkeit d. Cutis. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. I, Bd. 49. 1861. — b) Die Spannung d. Cutis. Ebenda Bd. 45. — LEHNER, J.: Das Mastzellenproblem und die Metachromasiefrage. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 25, S. 67—184. 1924. — LEVY, O.: a) Über Versuche z. Frage d. funktion. Anpassung d. Bindegewebes. Verhandl. d. anat. Ges. S. 58—63. 1902. — b) Über d. Einfluß von Zug auf die Bildung faserigen Bindegewebes. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen. Bd. 18, S. 184—248. 1904. — LÖWENSLÄDT, H.: Untersuchungen über die Vorgänge bei der Bindegewebsversilberung nach BIELSCHOWSKY-MARESCHE und über die Konstitution der „Zitterfasern“. Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 39, S. 355—377. 1924. — b) Untersuchungen über das Verhalten und d. Bedeutung von Gitterfasern kollagenen Fasern in einigen Fällen von Bindegewebsvermehrung in der Niere. Frankfurt. Zeitschr. f. Pathol. Bd. 30, S. 364—376. 1924. — MATSUI: Über die Gitterfasern der Milz unter normalen und pathologischen Verhältnissen. Zieglers Beitr. Bd. 60, S. 271—321. 1915. — MERR, L.: Die Verbindungen menschlicher Epidermiszellen unter sich und mit dem Corium. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 38, S. 361—370. 1904. — MÖLLENDORFF, W. u. M. VON: Das Fibrocytennetz im lockeren Bindegewebe; seine Wandlungsfähigkeit und Anteilnahme am Stoffwechsel. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. Bd. 3, S. 503—601. 1926. — MOULIN, DE: Der Verhornungsprozeß d. Haut u. d. Hautderivate. Anat. Anz. Bd. 56, S. 461—468. 1922/23. — NEUBER: Über das Verhalten der elastischen Fasern in der Haut. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis. Bd. 34. — NONNENBRUCH: Ein Beitrag z. Kenntnis d. Verbindung zwischen Epidermis u. Cutis. Inaug.-Diss. München 1912. — PETERSEN: Histologie und mikroskopische Anatomie. 1924. — QUAST, P.: Über das Vorkommen, Verhalten und die Verbreitung von glatter Muskulatur in der Haut des Menschen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 66, S. 385—403. 1922. — RABL: Histologie d. norm. Haut d. Menschen. MRAČEK, Handb. d. Hautkrankh. I. Wien 1902. — RANKE, O.: Neue Kenntnisse und Anschauungen vom mesenchymalen Syncytium und seinen Differenzierungsprodukten. Heidelberger Akad. d. Wiss. math.-naturw. Klasse Abt. 13. 1913. — Derselbe. Zur Theorie mesenchymaler Differenzierungs- und Imprägnationsvorgänge. Daselbst. 1914. — REITZENSTEIN: Über Altersveränderung der elastischen Fasern der Haut. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 18. 1894. — RETTERER: a) Des relations génétiques entre derme et épiderme. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 79. — b) Rech. expériment. sur les rapports génétiques entre l'épithélium et le tissu conjonctif. Cpt. rend. de l'assoc. anat. de Toulouse 1904. — Derselbe. Derme et Epiderme. Journ. de l'anat. Bd. 35. — RÖSZLE u. JOSHIDA: Das Gitterfasergerüst der Lymphdrüsen unter normalen und pathologischen Verhältnissen. Zieglers Beitr. z. pathol. Anat. Bd. 45, S. 110—127. 1909. — SCHAFFER, J.: Lehrbuch der Histologie und Histogenese. 2. Aufl. Leipzig 1922. — SCHIEFFERDECKER, P.: Der histologische und mikroskopisch-topographische Bau der Wangenhaut des Menschen. Arch. f. Anat. 1913. S. 191—225. — b) Über das Auftreten der elastischen Fasern in der Tierreihe, über das Verhalten derselben in der Wangenhaut bei verschiedenen Menschenrassen und über Bindegewebe und Sprache. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 95, I., S. 134—185. 1921. — SCHRIDDE: Über d. Basalmembran d. menschl. Epidermis. Sitzungsber. d. naturwiss. Ges. Marburg. — SCHUBERG: a) Über d. Zusammenhang von Epithel u. Bindegewebszellen. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges. Leipzig 1891. Sitzungsber. d. Würzburger phys.-med. Ges. 1891. — b) Über d. Zusammenhang verschiedener Gewebe im tier. Organismus. Ebenda 1893. — c) Untersuch. über Zellverbindungen. I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 74, S. 53. 1903. — d) Dasselbe II. Ebenda Bd. 87, S. 69—97. 1907. — SCHULZ: Über d. Verhalten d. elastischen Fasern i. d. normalen u. pathol. veränderten Haut. Inaug.-Diss. Bonn 1893. — SCHUMACHER, S.: Der Bau der Wangen (insbesondere deren Innenbekleidung) verglichen mit dem der Lippen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 73, S. 247 bis 277. 1924. — SCHÜTZ, J.: Über den Nachweis eines Zusammenhangs der Epithelien mit dem darunterliegenden Bindegewebe in der Haut des Menschen. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 36, S. 111—127. — STAEMMLER, M.: Untersuchungen über das Vorkommen und Bedeutung der histiogenen Mastzellen im menschlichen Körper unter normalen und pathologischen Verhältnissen. Frankfurt. Zeitschr. f. Pathol. Bd. 25, S. 391—436. 1921. — STERNBERG, C.: Über die elastischen Fasern. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 254, S. 656—661. 1925. — STUDNICKA: Über einige Grundsubstanzgewebe. Anat. Anz. Bd. 31. 1906. — TETZE, A.: Über den architektonischen Aufbau des Bindegewebes in der menschlichen Fußsohle. Bruns' Beitr. z. klin. Chirurg. Bd. 123, S. 493—506. 1922. — UNNA, P. G. u. SCHUMACHER, J.: Lebensvorgänge in der Haut der Menschen und der Tiere. Leipzig und Wien: Deuticke. 1925. — UNNA, P. G.: Über die Fettfunktion der Knäueldrüsen und die Durchsetzung der Haut mit Fett. Verhandl. d. anat. Ges. 1898. S. 16/17. — WASSERMANN, F.: Die Fettorgane des Menschen. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. Bd. 3, S. 235—328. 1926. — WELTI, M.: Über die morphologischen

Beziehungen zwischen Epidermis und subepithelialelem Stratum. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 146, S. 497—507. 1924. — ZENTHOEFER, L.: Topographie des elastischen Gewebes innerhalb der Haut des Erwachsenen. Inaug.-Diss. Würzburg 1892. — ZURHELLE: Vorkommen und Bedeutung der Gitterfasern bei syphilitischen und andern Hautkrankheiten. Dtsch. med. Wochenschr. 1922.

## Abschnitt IV.

ADACHI, B.: Hautpigment beim Menschen und Affen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 6, S. 1—131. 1903. — Ders. u. FUJISAWA, K.: Mongolen-Kinderfleck bei Europäern. Ebenda S. 132/33. — EL BAHRAWY, ALI AHMED: Über den Mongolenfleck bei Europäern. Ein Beitrag zur Pigmentlehre. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 141, S. 171 bis 191. 1922. — BARCROFT, I.: The pigmentation of animals. Nature London, Bd. 115, S. 679—681. 1925. — BÜLZ, E.: Die körperlichen Eigenschaften der Japaner. Mitt. d. dtsh. Ges. f. Natur- u. Völkerkunde Bd. 4, S. 40. 1885. — BRUCH, O.: Über Mongolenfleck bei Mißbildungen. Monatsschr. f. Kinderheilk., Orig. Bd. 28, S. 199—206. 1924. — BITTNER, HEINRICH: Pigmentierte Hoden beim Hausgeflügel. Tierärztl. Wochenschr. Jg. 41. 1925. — BARCROFT, J.: The pigmentation of animals. Nature London S. 679—681. 1925. — BLOCH: Das Problem der Pigmentbildung in der Haut. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 124, S. 129—209. 1917. — b) Zur Pathogenese der Vitiligo. Ebenda 1917. — c) Chemische Untersuchungen über das spezifische pigmentbildende Ferment der Haut. Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 43, S. 17. 1917. — d) Zur Kritik der Dopatheorie. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 136, S. 121. 1921. — e) Über die Entwicklung des Haut- und Haarpigments beim menschl. Embryo u. das Erlöschen der Pigmentbildung im ergrauten Haar usw. Ebenda Bd. 135, S. 77. 1914. — f) Der jetzige Stand der Pigmentlehre. Zentralbl. f. Haut- u. Geschlechtskrankh. Bd. 8, S. 1. 1923. — g) Stoffwechsel u. Immunitätsproblem in d. Dermatol. Korresp.-Blatt f. Schweiz. Ärzte Nr. 31. 1917. — h) Zur Chromatophorenfrage. Dermatol. Zeitschr. Bd. 34, S. 253 bis 262. 1921. — BLOCH, BR.: Zur Kritik der Dopatheorie. Entgegnung auf die Arbeit von K. HEUDORFER. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 136, S. 231—245. 1921. — BLOCH u. LÖFFLER: Untersuch. über d. Broncefärb. d. Haut. Dtsch. Arch. f. klin. Med. S. 262. 1917. — Ders. u. RYHNER: Histochemische Studien im überlebenden Gewebe usw. Zeitschr. f. d. ges. exp. Med. Bd. 5, S. 179. 1917. — BOHN: L'évolution du pigment Scientia Nr. 11. Gauthier Villars Editeur. — BORY, LOUIS: La glande pigmentaire de la peau. Progr. méd. Jg. 54, Nr. 18, S. 671—684. 1926. — CIVATTE, A.: Le pigment cutané. Paris méd. Jg. 14. 1924. — COMBY, J.: Tache bleu mongolique chez les enfants européens. Arch. de méd. des enfants Bd. 23, S. 57. 1920. — FISCHL: Beiträge zur Biologie der Pigmentzelle. Anat. Hefte 1920. S. 1—136. — DECROY: Über den Nachweis des pigmentbildenden Oxydationsferments in Hautbrei u. Hautextrakten. Inaug.-Diss. Sitten 1917, Druckerei Pfefferlé. — GANS, O.: Zur Genese des Hauptpigments. Zentralbl. f. Haut- u. Geschlechtskrankh. Bd. 4, H. 1/2, S. 1. 1922. — Ders. u. LUTZ, G.: Das Melanin und seine Genese. Zeitschr. f. d. ges. Anat.: Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 26, S. 55—86 (Literatur!). 1925. — HÄGGQUIST, G.: Von Zellen nervöser Art in der Epidermis des Menschen. Anat. Anz. Bd. 47, S. 285—288. 1914/15. — HASEBROEK: Die Dopaoxydase (BLOCH), ein neues melanisierendes Ferment im Schmetterlingsorganismus. Biol. Zentralbl. Bd. 41, S. 38. 1921. — HELLER, B.: Zur Bedeutung der Pigmentzellen. Inaug.-Diss. Bern 1909. — HEUDORFER, K.: a) Untersuchungen über d. Entstehung des Oberhauptpigments u. dessen Beziehung zur Addisonischen Krankheit. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 134, S. 339. 1921. — b) Über das Hautpigment u. seine Beziehung zur Addisonischen Krankheit. Münch. med. Wochenschr. 1921. Nr. 9. HICKEL, W, P.: Sur le Pigment et les adénomes pigmentés de la surrénale. Bull. et mém. de la soc. anat. de Paris Jg. 94. 1924. — HUECK: a) Die pathol. Pigmentierung. Krehl-Marchands Handbuch. — b) Pigmentstudien. Beitr. z. Pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 54, S. 68—232. 1912. — JÄGER, H.: Die Melanosarkomatose der Schimmel. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 198, S. 1. 1909. — KATSUNAMA: a) Zur Frage der Naphtholblauoxydasereaktion des Nervensystems. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathologie Bd. 60, S. 150—162. 1915. — b) Intracelluläre Oxydation und Indophenolblausynthese. Jena: Fischer. 1924. — KISSMEYER: Hauptpigment des Menschen. Hospitalstidende Nr. 13/14. 1920 referiert in Medizinische Klinik, Heft 24, S. 637. 1920. — KREIBICH: a) Zu BLOCHs Dopareaktion. Dermatol. Wochenschr. Bd. 66, S. 193. 1918. — b) Über das melanotische Pigment der Epidermis. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 118, S. 837. 1914. — c) Über die Entstehung des melanotischen Hauptpigments. Wien. klin. Wochenschr. 1911. S. 117. — d) Über das melanotische Pigment der Cutis. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 124, S. 584. 1917. — KROMAYER: Einige epitheliale Gebilde in neuer Auffassung. Beitr. z. Pigmentfrage. Dermatol. Wochenschr. Bd. 4, S. 335—399. 1897. — KUKLENSKI, J.: Über das Vorkommen und die Verteilung des Pigments in den Or-

ganen und Geweben bei japanischen Seidenhühnern. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 87, S. 1—38. 1916. — KYRLE, J.: Vorlesungen über Histo-Biologie der menschlichen Haut und ihre Erkrankungen. I. Berlin: Julius Springer. 1925. — LEMMEL: Bedeutung d. Dopareaktion f. d. Beurteil. d. Melanome. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. Bd. 32, S. 89—93. 1921. — LEVEN: Zur Frage des Mongolenflecks. Dtsch. med. Wochenschr. Nr. 7. 1922. — LIGNAC, G. O. E.: a) Over Vorming en Afbraak v. Huidpigment. Inaug.-Diss. Leiden 1923. — b) Über das Vorkommen v. Hautpigment in Lymphdrüsen. Zentralbl. f. allgem. Pathol. u. pathol. Anat. Bd. 32, S. 201—205. 1921. — MASSON, P.: Les cellules de Langerhans. Leur rôle dans les échanges dermo-épidermiques. Bull. de la soc. franc. de dermat. et de syphiligr. Jg. 1921. — MATSUNAGA: Über diffuse Pigmentierung mit Melanin bei allgemeiner Melanosarkomatose. Frankfurt. Zeitschr. f. Pathol. Bd. 22, S. 69. 1920. — MEIROWSKY, E.: a) Über Pigmentbildung in vom Körper losgelöster Haut. Ebenda Bd. 2, S. 438—449. 1909. — b) Das Problem der Pigmentbildung im Lichte der neuen Forschungen BLOCHS u. seiner Mitarbeiter. Dermatol. Zeitschr. Bd. 24, S. 705. 1917. — c) Über den Ursprung des melanotischen Pigments der Haut u. des Auges. Leipzig: Klinkhardt. 1908. — d) Tierhaut und Menschenhaut. Klin. Wochenschr. Bd. 1, Nr. 20. 1922. — e) Der gegenwärtige Stand d. Pigmentfrage. Münch. med. Wochenschr. Bd. 69, S. 1710. 1922. und Zentralbl. f. Haut- u. Geschlechtskrankh. Bd. 8, S. 97. 1923. — MEYER, H.: Experimentelle Untersuchungen über den Abtransport des Hautpigments. Dermatol. Zeitschr. 1921. — MIESCHER, G.: a) Die Chromatophoren in der Haut des Menschen. Ihr Wesen u. die Herkunft ihres Pigments. Klin. Wochenschr. Bd. 1, Nr. 3. 1922. — b) Die Chromatophoren in der Haut des Menschen. Ihr Wesen und die Herkunft ihres Pigments. Ein Beitrag zur Phagozytose der Bindegewebszellen. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 139, S. 313. 1922. — MONCORPS, C.: Über die Genese des menschlichen Oberhautpigments. Münch. med. Wochenschr. Bd. 71, S. 1019—1021. 1924. — NEUBÜRGER: Über postmortale Pigmentbildung d. Haut. Ebenda 1920. Nr. 26. — OBERNDORFER, S.: Die patholog. Pigmente. Ergebn. LUBARSCH-OSTERTAG Bd. 19, S. 47—146. 1921. (Ausführliche Literaturangaben.) — PRZIBRAM, H.: a) Die Ausfärbung d. Puppenkokone gewisser Schmetterlinge. Biochem. Zeitschr. Bd. 127, S. 24. 1922. — b) Einwirkung d. Tyrosinase auf Dopa. Arch. f. Entwicklunsmech. d. Organismen Bd. 48, S. 140 bis 165. 1921. — SCHMIDT, J. W.: Einige Versuche mit BLOCHS Dopa usw. Dermatol. Zeitschr. Bd. 27, S. 284—295. 1919. — SCHOHL, A.: Über den sog. Mongolenfleck. Zeitschr. f. Kinderheilk. Bd. 4, S. 145. 1913. — SCHULTZE, W.: Über die Genese des Hautpigments. Der prakt. Arzt Bd. 11. 1926. — SCHUMACHER, S.: Weitere Bemerkungen über die Pigmentdrüse. Anat. Anz. Bd. 54, S. 241—248. 1921. — b) Eine Pigmentdrüse in der Nasenhaut des Hasen. Ebenda Bd. 50, S. 161—171. 1917/18. — STEINER-WOURLISCH, A.: Das melanotische Pigment der Haut bei der grauen Hausmaus. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat. Bd. 2, S. 453—479. 1925. — JANAKA, H.: Beiträge zur Kenntnis der menschlichen Hautpigmentierung. Wien. klin. Wochenschr. 1911. — UNNA, P. G.: a) Biochemie der Haut. Jena: Gustav Fischer. 1913. — b) Sauerstofforte und Reduktionsorte. Handb. d. biol. Arbeitsmethoden Abt. V, Teil 2, H. 1. Urban u. Schwarzenberg 1921. — c) Die Reduktionsorte u. Sauerstofforte d. tierischen Gewebe. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 78, S. 1—73 (WALDEYER-Festschr.). 1911. — DERS. u. SCHUMACHER, J.: Lebensvorgänge in der Haut der Menschen und der Tiere. Leipzig und Wien 1925. (Dort ausführliche Literatur.) — WINKLER, F.: Studien über Pigmentbildung. Arch. f. Entwicklunsmech. d. Organismen Bd. 29, S. 616—632. 1910.

#### Abschnitt V.

ADACHI, B.: Mikroskopische Untersuchungen über die Augenlider der Affen und Menschen (besonders der Japaner). Mitt. d. med. Fak. d. Kais. Jap. Univ. Tokio Bd. 7, S. 47—90. 1906. — ALZHEIMER, A.: Über die Ohrschmelzdrüsen. Inaug.-Diss. Würzburg 1888. — ANDRY: Über eine Veränderung der Lippen- u. Mundschleimhaut, bestehend in der Entwicklung atrophischer Talgdrüsen. Monatsschr. f. prakt. Dermatol. Bd. 29, S. 101. 1899. — ARNOLD, J.: Über Plasmastrukturen und ihre funktionelle Bedeutung. Jena: Gustav Fischer. 1914. — BAB, K.: Die Talgdrüsen und ihre Sekretion. Beitr. z. klin. Med. Festschr. f. SENATOR. 1904. — BECCARI, N.: Sullo sviluppo dell' ghiandole sudipore e sebacee nella pecora. Arch. di Anat. e di Embriol. Bd. 8, H. 2, S. 271—191. 1909. — BECKE, J.: Über Haut- und Schweißdrüsen bei Föten und Neugeborenen. Zeitschr. f. Kinderheilk. Bd. 30, S. 3—20. 1921. — BENDA, C.: Das Verhältnis der Milchdrüsen zu den Hautdrüsen. Dermatol. Zeitschr. Bd. 1, H. 1, S. 94—110. 1884. — BONNET, R.: Haut und Anhänge. Handb. d. vergl. Histol. u. Physiol. d. Haus-säugetiere Bd. 1. 1887. (Vergl. Histologie d. Haussäugetiere, herausgegeben von Ellenberger, Berlin, S. 425.) — BRESLAU, E.: Über physiolog. Verdoppelung von Organen. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges., 20. Vers. Graz. 21. Vers. Basel. S. 174, 196. 1910/11. — BRINKMANN, A.: a) Nachlese zu meinen Hautdrüsenuntersuchungen. Bergens Mus.

Jarbok, 1923/24. — b) Über das Vorkommen von Hautdrüsenorganen b. d. anthropomorphen Affen. *Anat. Anz.* Bd. 54, S. 513—520. 1909. — c) Die Hautdrüsen der Säugetiere (Bau und Sekretionsverhältnisse). *Zeitschr. f. d. ges. Anat.*, Abt. 3: *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 20, 2. Hälfte, S. 1173—1231. (Reiche Literaturangabe.) 1911. — BRUNN, A. v.: Haut (*Integumentum commune*). In: C. v. BARDELEBEN, *Anat. d. Menschen*, Bd. 5, Lieferung 1. Abgeschl. 1895, erschienen 1897. — BUSCHKE, A. und FRÄNKEL, A.: Über die Funktion d. Talgdrüsen u. deren Beziehung z. Fettstoffwechsel. *Berlin. klin. Wochenschr.* 1905, Nr. 12. — CAROSSINI, G.: Lo sviluppo dell ghiandole sudoripare particulo ne suori rapporti colle sviluppo dell apparato pilifero nelle diverse regione della pelle dell unno. *Arch. ital. di anat. e di embriol.* Bd. 11, S. 545. 1912/13. — CONTINO, A.: Über Bau und Entwicklung des Lidrandes beim Menschen. *v. Graefes Arch. f. Ophth.* Bd. 66, S. 505—577. 1907. — DELBANCO: Über die Entwicklung von Talgdrüsen in der Schleimhaut des Mundes. *Monatsh. f. prakt. Dermat.* Bd. 29, S. 104 u. 353. 1899. — EGGELING, H. v.: a) Zur Morphologie d. Augenlider d. Säuger. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.* Bd. 39, S. 1—42. 1904. — b) Über d. Drüsen d. Warzenhofes b. Menschen. *Ebenda* Bd. 39, S. 423—444. 1904. — c) Über die Hautdrüsen der Monotremen. *Verhandl. d. anat. Ges. Pavia* 1900. S. 29—42. — FICK, Joh.: Zur Kenntnis der in den Knäueldrüsen vorkommenden Körnchen. *Monatsschr. f. prakt. Dermatol.* Bd. 45. 1907. — GAY, A.: Circumanaldrüsen des Menschen. *Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl.* Bd. 63, Bd. II. 1871. — GRAFF, K.: *Vergl. anatom. Untersuchungen über d. Bau d. Hautdrüsen d. Haussäugetiere u. d. Menschen mit bes. Berücksichtigung d. Präputialdrüsen.* Inaug.-Diss. Leipzig 1879. — HECHT, P.: Ein Beitrag zur Kenntnis von der Talgdrüsen der Labia minora. *Anat. Anz.* Bd. 47, S. 401 bis 417. 1914/15. — HEIDENHAIN, M.: Über die teilungsfähigen Drüseneinheiten oder Adenomenen, sowie über die Grundbegriffe der morphologischen Systemlehre. *Arch. f. Entwicklunsmech. d. Organismen* Bd. 49, S. 1—178. 1921. — HEIDENHAIN, R.: *Physiologische Absonderungsvorgänge.* Hermanns Handb. d. Physiologie Bd. 5. 1883. — HEIDE, A. v. d.: Zur Genese d. Achselhöhlenmilchdrüsen. *Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol.* Bd. 68, S. 11. 1911. — HENLE, J.: *Eingeweidelehre.* 1873. — HENSCHEN, F.: Zur Kenntnis d. blasenförmigen Sekretion. *Anat. Hefte* Bd. 26, S. 575—594. 1904. — HESSE, Fr.: Zur Kenntnis d. Hautdrüsen u. ihrer Muskeln. *Zeitschr. f. d. ges. Anat.*, Abt. 3: *Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 2, S. 274—286. 1876. — HEUSZ: Über post-embryonale Entwicklung von Talgdrüsen der Mundschleimhaut der menschlichen Mundhöhle. *Monatsh. f. prakt. Dermatol. u. Syphilis* Bd. 31, S. 501. 1900. — HEYNOLD, H.: Über d. Knäueldrüsen d. Menschen. *Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.* Bd. 61, S. 77—90. 1874. — HOFFMAHH, H.: Über Talg- und Schweißdrüsen. Inaug.-Diss. Tübingen 1898. — HOLMGREN, E.: Die Achseldrüsen des Menschen. *Anat. Anz.* Bd. 55, S. 553—566. 1922. — HOMMA, H.: Über positive Eisenbefunde in den Epithelien der apokrinen Schweißdrüsen menschlicher Axillarhaut. *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis.* Bd. 148, H. 3, S. 463—469. 1925. — HOMMA, H.: On apocrine sweatglands in white and negro men and women. *Bull. of the Johns Hopkins hosp.* Bd. 38, S. 365—371. 1926. — HÖRSCHMELMANN, E.: *Anat. Untersuch. über d. Schweißdrüsen d. Menschen.* Inaug.-Diss. Dorpat 1875. — JESSONER, A.: *Biologie d. gesunden und kranken Haut.* Leipzig: Vogel. 1916. — JOSEPH, M.: Über Schweiß- und Talgdrüsensekretion. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1891, *Physiol. Abt.* S. 81—87. 1891. — KAJAVA, YRJO: Über das Vorkommen von Haaren an überzähligen Brustwarzen. *Anat. Anz.* Bd. 55, S. 323—333. 1922. — KISHI, K.: Anatomie des Ohres d. Japaner. I. Die Drüsen d. äußeren Gehörganges. *Arch. f. Ohrenheilk.* Bd. 70. 1907. — KLAAR, J.: Zur Kenntnis des weiblichen Axillarorgans beim Menschen. *Wien. klin. Wochenschr.* Bd. 39, S. 127—131. 1926. — KLEE, Fr.: Zur Entwicklung der Meibomschen Drüsen und der Lidränder. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 95. I., S. 65—83. 1921. — KOLOSSOW, A.: Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes, besonders der Drüseneithelien. *Ebenda* Bd. 52, S. 1—43. 1898. — KÖLLIKER, A.: *Handbuch der Gewebelehre.* 6. Aufl. 1889. — KROMPECHER: Über Geschwülste und Hypertrophie der Schweißdrüsen. *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis* Bd. 126, S. 126. 1919. — LEBRAM, Fr.: Über die Drüsen der Labia minora. *Arch. f. Morphol. u. Anthropol.* Bd. 6, S. 182—188. 1903. — LIVINI, F.: a) Risultate di ricerche intorno alla minuta struttura dell grosse ghiandole sudoripare ascellari umane. *Atti soc. ital. scienze natur. e museo civ. St. Milano.* Bd. 53, S. 7—11. 1914. — b) Nota riasuntiva intorno alla istogenesi dell ghiandole sudoripare umane. *Rend. istit. lombard. scienze e lett.* Bd. 47. 1914. — LÖHNER, L.: Über menschliche Individual- und Regionalgerüche. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 202, S. 25—46. 1924. — LOESCHKE, H.: Über zyklische Vorgänge in den Drüsen des Achselhöhlenorgans u. ihre Abhängigkeit vom Sexualzyklus des Weibes. *Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.* Bd. 255, S. 283—294. 1925. — LÜNEBURG, E.: Beiträge zur Entwicklung und Histologie der Knäueldrüsen in der Achselhöhle des Menschen. Inaug.-Diss. Rostock 1902. — MARKS,

P.: Untersuchungen über die Entwicklung der Haut, insbesondere der Haar- und Drüsenanlagen bei den Haussäugetieren. Inaug.-Diss. Gießen 1895. — MAURER, FR.: Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig: Engelmann. 1895. — MELCZER, N.: a) Über das Microcentrum der menschlichen Schweißdrüsenzellen. *Dermatol. Zeitschr.* Bd. 40, S. 213 bis 224. 1924. — b) Experimentelle Untersuchungen über die Ausscheidung des Carbamids durch die Schweißdrüsen. *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis* Bd. 150, S. 235—239. 1926. — c) Über eigentümliche, die harnsauren Salze absorbierende Gebilde in den menschlichen Schweißdrüsenzellen. *Dermatol. Wochenschr.* Bd. 81, S. 1795—1800. 1925. — d) Untersuchungen über die Ausscheidung der harnsauren Salze durch die Schweißdrüsen. *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis.* Bd. 150, S. 75—79. 1926. — e) Über die Zentralkörper der menschlichen Talgdrüsenzellen. *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis.* Bd. 146, S. 131—134. 1923. — MERKEL, FR.: Epithelium. *Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 18, S. 1—68. 1908. — METZNER, R.: Die Absonderung d. Hauttalges u. d. Schweißes. *Handb. d. Physiol. d. Menschen.* Herausgeg. v. NAGEL, Bd. 2. 1907. — MISLAWSKY, A. N.: Zur Lehre v. s. sog. blasenförmigen Sekretion. *Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 73, S. 681—699. 1909. — MÜLLER, CLAUD: Über d. Tyssonschen Drüsen b. Menschen u. einigen Säugetieren. Inaug.-Diss. Halle 1902. — NATANSON u. GOLDSCHMIDT: Über d. morphol. Verhalten d. Montgomeryschen Drüsen. *Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol.* Bd. 30, S. 34. 1909. — NICOLAS J. REGAUD, CL. et FAVRE, M.: Sur la fine structure des glandes sudoripares de l'homme particulièrement en ce qui concerne le mitochondrien et les phénomènes de sécrétion. *Cpt. rend de l'assoc. des Anat.* 12. Eéun. Rennes, Bibliogr. anat. 1912. — PARRISIUS, W.: Beobachtung der Schweißdrüsenausführungsgänge mit dem Capillarmikroskop. *Münch. med. Wochenschr.* Bd. 68, S. 411. 1921. — PINKUS, F.: Zur Kenntnis d. menschl. Schweißdrüsen. 1. Vortrag in der Berl. dermatol. Gesellsch. 8. XII. 25. 2. *Dermatol. Zeitschr.* Bd. 47, S. 49—53. 1926. — POLICARD et TRITCHKOVITCH: Sur le mode de fonctionnement histophysiologique des glandes sébacées. *Journ. de méd. de Lyon* Jg. 3. 1922. — RANVIER: Le mécanisme de la sécrétion. *Journ. de microscop.* 1887. — RANVIER, L.: Sur la structure des glandes sudoripares. *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences* Paris 1879. — REBANDI: Der Schweißdrüsenapparat während der normalen und der pathologischen Schwangerschaft. *Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäkol.* Bd. 17, S. 53. 1912. — RENAULT, J.: *Gazette médicale de Paris* 1878. (Zit. nach LÜNEBURG. — SATA, A.: Über d. Vorkommen von Fett in der Haut u. in einigen Drüsen, den sog. Eiweißdrüsen. *Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Pathol.* Bd. 27, S. 555—574. 1900. — SATTLER: Beitrag zur Kenntnis der Mollsehen Drüsen. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 13, S. 783—795. 1877. — SCHAFFER, J.: a) Zur Einteilung der Hautdrüsen. *Anat. Anz.* Bd. 57, S. 353. 1923/24. — b) Über die Hautdrüsen. *Wien. klin. Wochenschr.* Jg. 39. 1926, S. 1—5. — c) Lehrbuch der Histologie und Histogenese. Leipzig: Engelmann. 2. Aufl. 1922. — d) Zur Kenntnis der Hautdrüsen bei den Säugetieren und bei Myxine. *Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 76, S. 320. 1925. — e) Über Anal- und Circumanaldrüsen. 1. Mitt.: *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 122, S. 79—96. 1924. — SCHIEFFERDECKER, P.: a) Über Gefäßbündel an den Haaren des Backenbartes bei einem Australier. *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis* Bd. 132, S. 121. 1921. — b) Die Drüsen des menschl. Augenlides. *Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. d. Natur- u. Heilkunde, med. Abt.* Bonn, Juni 1906. — c) Über eine besondere Art des Vorkommens v. best. Hautdrüsen b. Menschen. *Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn, med. Abt.* S. 49—50 und *Dtsch. med. Wochenschr.* Nr. 46, Jg. 40. 1914. — d) Die Hautdrüsen d. Menschen u. d. Säugetiere, ihre biolog. u. rassenanatom. Bedeutung, sowie die *Musc. sex. Biol. Zentralbl.* Bd. 37, Nr. 11, S. 534—562. — e) Dasselbe. *Zoologica* Bd. 27, S. 72. 1922. Dort ausführliche Literatur. — f) Über morphologische Inkretionserscheinungen in den ekkrinen Hautdrüsen des Menschen. *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis.* Bd. 132, 1921. — SCHULTZE, W.: Über die Talgdrüsen an den Labia majora und minora. Inaug.-Diss. Berlin 1898. — SELISKY, A. B.: Zur Frage der postfötalen Neubildung der Schweißdrüsen. *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis* Bd. 149, S. 269—71. 1925. — SEITZ, L.: Über Hypersekretion d. Schweiß- und Talgdrüsen i. d. Achselhöhle während des Wochenbettes, echte Milchdrüsen vortäuschend. *Verhandl. d. dtsh. Naturforschervers. Stuttgart, Referat in Münch. med. Wochenschr.* 1906, Nr. 42. — b) Über eine mit Schwellung einhergehende Hypersekretion d. Schweiß- und Talgdrüsen i. d. Achselhöhle während des Wochenbettes, echte Milchsekretion vortäuschend. *Arch. f. Gynäkol.* Bd. 88, S. 94—131. 1906. — c) Über die sogenannte Achselhöhlenmilchdrüse und deren Genese. *Ebenda* Bd. 98. 1908. — SIEBERT, C.: Was wissen wir über die Zusammensetzung und Entstehung der fettigen Hautsekrete? *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis* Bd. 82, S. 171—186. 1907. — SIEBURG, E. u. PATZSCHKE, W.: Menstruation und Cholinstoffwechsel. *Zeitschr. f. d. ges. exp. Med.* Bd. 36. 1923. — SOLGER, B.: Das Sekret d. circumanalen Drüsenringes als eine Ursache des Pruritus ani. *Dermatol. Zentralbl.* Bd. 19. 1916. Ref. in *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis* Bd. 122,



H. 10, S. 845. 1916. — STIEDA, L. C.: Der Hautapparat und seine Anhänge. In: LAW-DOWSKI und OWSJANNIKOW, Grundzüge z. Lehre d. mikroskop. Anat. d. Menschen u. d. Säugetiere. Petersburg 1888. Bd. 2 (russ.). — STIEDA, L.: Das Vorkommen freier Talgdrüsen am menschlichen Körper. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 4, S. 443—462. 1902. — STEINER, K.: Über die Entwicklung der großen Schweißdrüsen beim Menschen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 78, S. 83 bis 97. — 1926. — STENDEL, R.: Über die Talgdrüsen der Mundschleimhaut beim Menschen. Anat. Anz. Bd. 54, S. 268—271. 1921. — STOSS: Die äußere Bedeckung (Integumentum commune) mit Einschluß d. Epithelgew. In: ELLENBERGER: Handb. d. vergl. mikroskop. Anat. d. Haustiere. Bd. 1, S. 100—191. 1906. — SZENT-GIÖRGYI, A. v.: Zur Anat. und Histologie des Teguments der Analöffnung und des Rectum. Anat. Hefte Bd. 49, S. 305—335. 1913. — TADAKORO: Histolog. Untersuch. über d. Ceruminaldrüsen d. Japaner. Mitt. d. med. Ges. v. Tokio Bd. 23. 1909 (s. u. SCHWALBE: Bd. 16, Abt. 3, S. 749). — TALKE, L.: Über d. großen Drüsen d. Achselhöhlenhaut d. Menschen. Arch. d. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 61, S. 537—555. 1903. — TSCHLENOW, M.: Zur Kenntnis der Körnelung i. d. Zellen d. Schweißdrüsen. Wratsch 1899, Nr. 13—16. Zit. n. SCHWALBE, N. F. Bd. 5, Abt. 3, S. 261—262. 1899. — UNNA, P. G.: a) Die Haut in ZIESSSENS Handb. d. spez. Pathol. u. Therapie Bd. 14, S. 1. Leipzig 1883. — b) Beitr. z. Histol. u. Entwicklungsgesch. d. menschl. Oberhaut u. ihrer Anhangsgebilde. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 12, S. 665—741. 1882. — c) Kritisches und Historisches über d. Lehre von d. Schweißsekretion. Schmidts Jahrbücher Nr. 193 u. 194. 1882. — d) Die Funktion d. Knäueldrüsen d. Menschen. Arb. aus Dr. UNNAS Klinik f. Hautkrankheiten in Hamburg. 1894—1896. — e) Dasselbe. Dtsch. Medizinalzeitung Nr. 1/2. 1894. — f) Die Fettfunktion der Knäueldrüsen u. die Durchsetzung d. Haut mit Fett. Vortrag auf d. Kieler Anat.-Kongreß 1898. Arb. aus Dr. UNNAS Klinik f. Hautkrankheiten in Hamburg. 1898. Dtsch. Medizinalzeitung 1898, Nr. 43 und Verhandl. d. anat. Ges. 12. Vers. Kiel. Anat. Anz. Bd. 14, S. 16—17. Ergänzungsh. — g) Der Nachweis d. Fettes in d. Haut durch sekundäre Osmierung. Monatsh. f. prakt. Dermatol. Bd. 26. 1898. — VEIL: Gibt es anatomische Veränderungen der Schweißdrüsen bei inneren Krankheiten? Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 103, S. 600. 1911. — VIRCHOW, H.: a) Mikroskop. Anat. d. äußeren Augenhaut u. d. Lidapparate. GRAEFKE-SAEUMISCH, Handb. d. Augenheilk. Bd. 1, Kap. 2, S. 1—431. 1910. — b) Einige Bemerkungen zur Anatomie der Lider. Verhandl. d. anat. Ges. 1904. S. 171—174. — WAELSCH, L.: Über Veränderungen d. Achselschweißdrüsen während d. Gravidität. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 114, S. 139—160. 1912. — WAGENER, O.: Zur Funktion der Ceruminaldrüsen. Charité-Annalen 1906, S. 624—632. — WEIDENREICH, FR.: Weitere Mitteilungen über d. Bau d. Hornschicht d. menschl. Epidermis u. ihren sog. Fettgehalt. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 57, S. 583—622. 1901. — WERTHEIMER, E.: Note sur le développement des glandes sébac. des petits lèvres. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Sér. 7, Bd. 4, S. 713. 1882. — WIMPFHEIMER, C.: Zur Entwicklung d. Schweißdrüsen d. behaarten Haut. Anat. Hefte Bd. 34, S. 101—118. 1907. — ZANDER, O.: Über Talgdrüsen in d. Mund- und Lippenschleimhaut. Monatsschr. f. prakt. Dermatol. Bd. 33, S. 104—118. 1901. — ZIMMERMANN, H. W.: Beitr. z. Kenntnis einiger Drüsen u. Epithelien. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 52, S. 552. 1898.

## Abschnitt VI.

AUBURTIN, G.: Das Vorkommen von Kolbenhaaren u. die Veränderungen derselben beim Haarwiederersatz. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 47, S. 472—500. 1896. — BASLER: Über einige physikalische Eigenschaften der menschlichen Haare. Münch. med. Wochenschr. Bd. 72, S. 499. 1925. — BASLER, A.: Über die Funktionen des menschlichen Haarkleides. Ebenda Bd. 72, S. 1019—1020. 1925. — Derselbe: Die mechanischen Eigenschaften der menschlichen Kopfhaare. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 208. 1925. — BERBLINGER, W.: Zur Frage der Gesichtsbehaarung bei Frauen (im Zusammenhang mit Keimdrüsen, Nebennieren u. Hypophyse). Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 2: Zeitschr. f. Konstitutionslehre Bd. 12, S. 193—214. 1926. — BOLK, L.: On the hair slope in the frontal region of man. Journ. of anat. Bd. 53, S. 206—221. London 1924. — BONNET, R.: Haarspiralen u. Haarspindeln. Morphol. Jahrb. Bd. 11, S. 220—29. 1885. — BONIN: Traité d'Histologie par PRENANT, BOUTIN et MAILLARD. Bd. 2. Paris: Masson 1911. — BRANCA: Traité d'Anatomie humaine de POIRIER et CHARFY. Paris: Masson 1912. — BUSCHKE, A. u. GUMPERT, MARTIN: Zur Kenntnis des Sexualcharakters des Kopfhaarkleides. Klin. Wochenschr. Bd. 5, S. 18—20. 1926. — CHENG, M.: Untersuchungen über die Dehnbarkeit des Haares. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 147, S. 550—555. 1924. — DANFORTH, C. H.: a) Studies on hair with special reference to hypertrichosis. Arch. of dermatol. a. syphilol. 1925. I. Phylogeny of hair. Bd. 11, S. 494—508. II. The hair of mammals Bd. 11, S. 637—653. III. General characteristics of human hair. Bd. 11, S. 804—821. IV. Regional charac-

teristics of human hair. Bd. 12, S. 76—94. V. Factors affecting the growth of hair. Bd. 12, S. 195—232. — b) Hair in its relation to questions of homology and phylogeny. (Dep. of anat. Stanford med. school San Francisco.) *Americ. Journ. of anat.* Bd. 36, Nr. 1, S. 47—68. 1925. — DIEULAFFÉ: Sur la topographie vasculaire cutanée; applications chirurgicales. *Bull. méd. Année* 20, 1906, Nr. 48, S. 555. — DERS. u. DURAND: Sur les vaisseaux de la peau. *C. R. Assoc. Anat.* 8. Réunion Bordeaux 1906, S. 75—76. — v. EBNER, V.: Mikroskop. Studien über Wachstum u. Wechsel der Haare. *Sitzungsber. d. Wien. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl.* Bd. 74. 1876. — FRIEBÖES, W.: Beitr. zur Anatomie und Biologie der Haut. VI. Über Werden und Bau der Haare des Menschen. *Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 61, S. 152—164. 1921. — FRIEDENTHAL, H.: Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen. I. Das Wollhaarkleid. II. Das Dauerhaarkleid. III. Geschlechts- und Rassenunterschiede der Behaarung. Haaranomalien und Haarparasiten. IV. Entwicklung, Bau und Entstehung der Haare. Jena 1908. — GARCIA, A.: Beiträge zur Kenntnis des Haarwechsels bei menschlichen Embryonen. *SCHWALBE, Morphol. Arbeiten* Bd. 1, S. 53. 1891. — GIOVANNI, S.: a) Sur la kératinisation du poil et les altérations des follicules causées par l'épilation. *Arch. de biol.* Bd. 10, S. 609—647. 1908. — b) De la régénération des poils après l'épilation. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 36, S. 528. 1889. — c) Intorno alle alterazioni dei follicoli nella depilazione ed al modo di generarsi dei peli nuovi. Bologna 1888. — d) Tavole idologiche rappresentanti le alterazioni dei follicoli nella depilazione ed il modo di generarsi dei peli necori. Bologna 1889. — e) Sullo sviluppo normale e sopra alcune alterazioni dei peli umani. *Vierteljahrsschr. f. Dermatol. u. Syphilis.* S. 1049. 1887. — GÖTTE, A.: Zur Morphologie der Haare. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 4, S. 273—322. 1868. — GÜNTHER, M.: Haarknopf und innere Wurzelscheide des Säugetierhaares. *Inaug.-Diss.* Berlin 1895. — HENNEBERG, B.: Die Verbreitung der Sinushaare bei den Säugern und die Sinushaarreste beim Menschen. *Anat. Hefte* I. Bd. 52, S. 145—181. 1915. — KLINKE, KARL: Pigmentstudien im Anschluß an einen Fall von Ringelhaar. (*Physiol. Inst., Univ. Breslau.*) *Biochem. Zeitschr.* Bd. 160, H. 1/3, S. 28 bis 42. 1925. — KÖLLIKER, A.: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Aufl. Bd. I. 1889. — LANDAUER, WALTER: Bemerkungen zu LUDWIGS Hypothese der Morphogenese des Haarstrichs. *Zool. Anz.* Bd. 64, H. 9/10, S. 235—244. 1925, H. 11. — LENZ, F.: Kann Nachdunkeln der Haare durch Dominanzwechsel erklärt werden? *Münch. med. Wochenschr.* Bd. 70, S. 1023. 1923. — LÖHNER, L.: Über Entstehungsgeschichte u. Funktionen des menschlichen Haarkleides. *Biol. Zentralbl.* Bd. 44, S. 384—398. 1924. — LUDWIG, EUGEN: Über den Haarstrich eineiiger Zwillinge. *Anat. Anz.* Bd. 55, S. 1—11. 1922. — MAYR, J. K.: Studien über die Haarfarbe. *Münch. med. Wochenschr.* Bd. 71, S. 578—579. 1924. — MARKS, P.: Untersuchungen über Entwicklung der Haut, insbes. der Haar- und Drüsenanlagen bei den Haussäugetieren. *Dissert.* Gießen 1895. — MARTINOTTI, L.: Della corneificazione del pelo. *Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. 32, S. 1—21. 1916. — MAURER, FR.: Die Epidermis u. ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895. — MAURER: Haut-Sinnesorgane, Feder- u. Haaranlagen u. deren gegenseitige Beziehungen. *Morphol. Jahrb.* Bd. 18, S. 723. 1892. — MAURER, F.: Säugetierhaare und Tastflecke. *Anat. Anz.* Bd. 56, S. 71—82. 1923. — MERKEL, FR.: Beobachtungen über den Haarwechsel in der menschlichen Kopfhaut. *Anat. Hefte* Bd. 57 (H. 171/73), S. 297 bis 322. 1919. — MERTSCHING, A.: Beiträge zur Histologie der Haare u. des Haarbalges. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 31, S. 32—54. 1888. — METSCHNIKOFF: Recherches sur le blanchiment hivernal des poils et des plumes. *Cpt. rend. hebdom. des séances de la soc. de l'acad. des sciences* Bd. 142. 1906. — OLIVET; JEANNET: Die sekundäre weibliche Behaarung, ein Hypophysenmerkmal. *Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 2: Zeitschr. f. Konstitutionslehre* Bd. 10, H. 3, S. 268—280. 1924. — PATZELT, VIKTOR: Zum Bau der menschlichen Epidermis. *Jahrb. f. Morphol. u. mikroskop. Anat., Abt. 2: Zeitschr. f. mikroskop. anat. Forsch.* Bd. 5, S. 371—462. 1926. — PINKUS, FELIX: a) Zur Kenntnis der Lebensdauer der menschlichen Terminalhaare. *Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol.* Bd. 24, H. 2, S. 265—270. 1924. — b) Zur Kenntnis des Haarsystems des Menschen. *Dermatol. Zeitschr.* Bd. 10, S. 225—232 u. 263—264. 1903. — PULAY, ERWIN: Zur spezifischen Ernährung der Haare. Bemerkungen über Hypertrichose u. Haarausfall. *Med. Klinik* Bd. 18, Nr. 43, S. 1369—1372. 1922. — RENAULT: *Traité d'Histologie.* Bd. 2. Paris: Rueff & Cie. 1897. — ROBERTSON, D.: Über Haarspiralen der Brustgegend beim Menschen. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.* Bd. 58, H. 3, S. 625—644. 1922. — SAPPÉY: *Anatomie descriptive.* Bd. 3. Paris: Delahaye & Cie. 1887. — SAUER, MAX: Die Bedeutung der Oberhautzeichnung für die Unterscheidung von Haaren verschiedener Herkunft u. eine Färbung zur Darstellung dieser Zeichnung. *Dtsch. Zeitschr. f. d. ges. gerichtl. Med.* Nr. 1, S. 679—685. 1922. — SCHEIN, M.: Das Wachstum der Haare in der Achselhöhle und der angeborene Defekt der Brustmuskeln. *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis* Bd. 68. 1904. — SCHIEFFERDECKER, N.: Über die Haarlosigkeit des Menschen. Eine Betrachtung. *Anat. Anz.* Bd. 53, S. 383

bis 396. 1920/21. — SCHMIDT, W. J.: a) Über den feineren Bau der Cuticula (Epidermicula des menschlichen Haares. Schlußwort zur Diskussion mit Herrn Prof. W. FRIEBOES. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 148, S. 470—477. 1925. — b) Menschliche Haare im polarisierten Licht. Mikrokosmos Bd. 19, S. 65. 1925/26. — SCHULIN: Beitrag zur Histologie der Haare. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 2, S. 381. 1877. — SCHWALBE, G.: Über den Farbenwechsel winterweißer Tiere. G. SCHWALBES morphologische Arbeiten. Bd. 2, S. 483—606. 1893. — SPICKER, NAGEL, W.: Über ungleiches Haarpigment bei sicher eineiigen Zwillingen. Klin. Wochenschr. Bd. 4, Nr. 24, S. 1168—1169. 1925. — SPULER, A.: Über Regeneration der Haare. Verhandlungen der anat. Ges., 13. Vers. 1899. Anat. Anz., Ergänzungsh. z. 16. Bd. 1899. — STIEDA, L.: a) Über den Haarwechsel. Biol. Zentralbl. Bd. 7, Nr. 12, S. 13. 1887. — b) Untersuchungen über das Haar des Menschen. I. Der Haarwechsel. II. Das Haarpigment und das Ergrauen. Anat. Hefte Bd. 40, S. 285—395. 1910. — STÖHR, PH.: a) Entwicklung des menschl. Wollhaares. Anat. Hefte Bd. 23, S. 1—66. 1903. — b) Über Interzellularbrücken zwischen äußerer und innerer Wurzelscheide. Verhandl. d. anat. Ges. 1903. Bd. 24/25. — c) Über die Entwicklung der Glashaut des menschlichen Haarbalges. Ebenda Bd. 26. — TESTUT: *Traité d'anatomie humaine*. Paris: Doin 1899. — TODD, T.: WINGATE u. KUENZEL, WILHELMINE: The thickness of the scalp. Journ. of anat. Bd. 58, S. 231—249. 1924. — WALDEYER, W.: Atlas der menschl. u. tierischen Haare, sowie der ähnlichen Fasergebilde. Lahr 1884. — Derselbe: Untersuchungen über die Histogenese der Horngebilde, insbesondere der Haare und Federn. Festschrift für HENLE. S. 159. 1882. — WERTHEIM: Über den Bau des Haarbalges beim Menschen, ferner über einige den Haarwuchs betreffende Punkte. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Kl. Bd. 50, S. 302. 1864. — WOOD, JONES FREDERIC: The Hair Slope in the Frontal Region of Man. Journ. of anat. Bd. 59, S. 80—82. London 1924.

#### Abschnitt VII.

BRUHNS, F.: Der Nagel der Halbaffen und Affen. Ein Beitrag zur Phylogenie des menschlichen Nagels. Morphol. Jahrb. Bd. 40, S. 501—609. 1910. — EBNER, V. v.: Über ein Blutextravasat im Nagelkörper. Anat. Anz. Bd. 48, S. 128—133. 1915/16. — KÖLLIKER, A. v.: Über die Entwicklung der Nägel. Sitzungsber. d. Würzburg. physik.-med. Ges. 1888, S. 1—8. — b) Die Entwicklung des menschlichen Nagels. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 47, S. 1—25. 1888. — MARTINOTTI, L.: Della corneificazione dell' unghia. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 31, S. 359—378. 1914. — MURNAKOW, P.: Die Nägel der menschlichen Hand. Russ. anthropol. Journal 1900, Nr. 1. (War mir nicht zugänglich.) — SCHAFFER, J.: Histologie und Histogenese. 2. Aufl. Leipzig 1922. — SCHIEFFERDECKER, P.: Über das Auftreten von quer verlaufenden Furchen und Wällen auf den Nägeln nach Krankheiten. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilkunde. Bonn 1905. — STÖHR u. MÖLLENDORFF, v.: Lehrbuch der Histologie. 19. Aufl. 1922. — VIGENER, J.: Ein Beitrag zur Morphologie des Nagels. SCHWALBES morphol. Arbeiten Bd. 6, S. 555—604. 1896. — ZANDER, R.: Untersuchungen über den Verhornungsprozeß. Die Histogenese des Nagels beim menschlichen Fötus. Arch. f. Anat. 1886.

#### Abschnitt VIII.

BARTELS, P.: Das Lymphgefäßsystem. Handb. d. Anat. d. Menschen. IV. 1909. (Ausführliche Literaturangaben.) — BAUM, G.: Können Lymphgefäße direkt in das Venensystem einmünden? Anat. Anz. Bd. 49, S. 407—414. 1916/17. — BECK: Beiträge z. Kenntnis d. elastischen Fasern und ihres Verhältnisses zu d. Lymphgefäßen der Haut. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 38, S. 401—405. 1897. — BELLOCQ, PHILIPP: Etude anatomique des artères de la peau chez l'homme. (Etude radiographique.) Strasbourg méd. Bd. 2, Nr. 21, S. 63—82. 1925. — BLASCHKO: a) Beiträge z. Anatomie d. Oberhaut. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 30, S. 502—506. 1887. — b) Zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Oberhaut. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt. 1884. — BOURCERET, P.: Circulations locales. I. La main. Paris 1885. — BRUNN, V. v.: Haut. Handb. d. Anat. d. Menschen. V. 1897. — CLEMENSIEWICZ: Artikel: Haut in EULENBURGS Realencyklopädie. 1896. — CHOU, S. S. u. DIETER, W.: Zur Physiologie der Capillaren am Nagelwall gesunder Personen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 193, S. 459—462. 1922. — DARIER: Anatomie de la peau in Pratique dermatologique. Paris 1900. — DOGIEL: Über ein Lymphgefäße umspannendes Netz von Blutcapillaren. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 17, S. 335—342. — DORENDORF: Über die Lymphdrüsen und Lymphgefäße der Lippe. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 17, S. 201—243. 1900. — EHRMANN u. FICK: Einführung in das mikroskop. Studium der normalen und kranken Haut. Wien 1905. — GÉRARD, G.: a) *Lex canaux anastomotiques artério-veineux chez l'homme et chez le singe*. Arch. per le science med. I. 1896. — b) Les anastomoses di-

rectes entre les artères et les veines. *Ibid.* II. 1897. — GROSSER, O.: Über arterio-venöse Anastomosen an den Extremitätenenden beim Menschen u. den krallentragenden Säugetieren. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 60, S. 191—217. 1902. — HOYER, G.: Über unmittelbare Einmündungen kleinster Arterien in Gefäßäste venösen Charakters. *Ebenda* Bd. 13, S. 603—645. 1877. — HOGGAN, G. u. F.: On the minute structure and relationship of the lymphatics of mammalian skin and in the ultimate distribution of nerves to the epidermic and subepidermic lymphatics. *Proc. of the royal soc. of med.* Teil 26, Nr. 182. 1877. — HOGGAN: Etude sur les lymphatiques de la peau. *Arch. de l'anat. et physiol.* 1877. — KEY u. RETZIUS: a) Studien in der Anatomie d. Nervensystems und des Bindegewebes. *Biol. Untersuchungen.* 1. Hälfte S. 6, 2. Hälfte S. 84. 1873—1876. — b) Zur Kenntnis der Saftbahnen in der Haut des Menschen. *Nord. Arch.* Bd. 8, Nr. 5. 1876. — KROGH, A.: Anatomie und Physiologie der Capillaren. Deutsche Übers. von U. EBBEKE. Berlin: Julius Springer 1924. — KROMAYER: a) Über d. Lymphbahnen der Haut und Vorschlag zu einer neuen Einteilung der Haut. 1892. — b) Lymphbahnen und Lymphzirkulation der Haut. *Monatsschr. f. prakt. Dermatol.* Bd. 22. 1891. — LAUTH: *Essai sur les vaisseaux lymphatiques.* Straßburg 1823. — MAC CALLUM: Die Beziehung der Lymphgefäße zum Bindegewebe. *Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt.* Bd. 1, S. 273 bis 292. 1903. — MANCHOT: Die Hautarterien des menschl. Körpers. 1899. — MAYER, K. M.: Observations on the capillaries of the normal infant. *Americ. journ. of dis. of childr.* Bd. 22. 1921. — MAYER, S.: Die Muskularisierung der capillaren Blutgefäße. *Anat. Anz.* Bd. 21, S. 442. 1902. — MÜLLER, O.: Die Capillaren der menschlichen Körperoberfläche. Stuttgart 1922. — NEUMANN, J.: Zur Kenntnis der Lymphgefäße der Haut des Menschen und der Säugetiere. Wien 1873. — NIEKAU, B.: Ergebnisse der Capillarbeobachtung an der Körperoberfläche des Menschen. *Ergebn. d. inn. Med. u. Kinderheilk.* Bd. 22. 1922. — PARRISIUS, W.: Zur Frage der Contractilität der menschlichen Hautcapillaren. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiologie.* — POIRIER u. CHARPY: *Traité d'anatomie humaine.* Teil 2, S. 2. Bearb. v. DELEMARE. Lymphgefäße, Teil 5, S. 2. 1900. — RABL: a) Artikel „Haut“ in MERKEL-BONNETS Ergebnissen. Bd. 8, S. 339—400. 1897. — b) Histologie der normalen Haut d. Menschen aus MRAZEK, *Handbuch d. Hautkrankheiten.* Wien 1901. — RANVIER: *Etude histologique des capillaires lymphatiques des Mammiferes.* *Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences.* — ROSENBERGER, F.: Zur Formenlehre der Nagelfalzgefäße. *Zentralbl. f. inn. Med.* Bd. 42, S. 67. 1921. — ROUGET, CH.: a) Mémoire sur le développement de la tunique contractile des vaisseaux. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* Bd. 79, S. 559. 1873. — b) Sur la contractilité des capillaires sanguins. *Ibid.* Bd. 88, S. 916. 1879. — SAPHIER, J.: a) Die Dermatoskopie. *II. Mitt.* *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis* Bd. 132, S. 69—87. 1921. — b) Dasselbe. *I. Mitt.* *Ebenda* Bd. 128, S. 1—20. 1920. — c) Dasselbe. *III. Mitt.* *Ebenda* Bd. 134, S. 314—323. 1922. — SCHENK: Beitrag z. Lehre über d. Lymphgefäße in der Haut des Neugeborenen. Aus dem embryologischen Institut Wien I. H. 1877. — SCHIEFFERDECKER: Die Ernährung der Blutgefäßwand und die Lymphbahn derselben. *Niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk., Dtsch. med. Wochenschr.* Bonn 1897. — SCHREINER, F.: Über Capillarbeobachtungen am Nagelfalz. *Zentralbl. f. Gynäkol.* Bd. 48, S. 618—621. 1924. — SCHUR, H.: Haut u. Hautcapillaren im mikro-episkopischen Bilde. *Zeitschr. f. angew. Anat. u. Konstitutionslehre* Bd. 5, S. 193. 1920. — SPALTEHOLZ: Verteilung der Blutgefäße in der Haut des Menschen. *Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt.* S. 1—54. 1893. — STEINACH, E. u. KAHN, R. H.: Echte Contractilität und motorische Innervation der Blutcapillaren. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* Bd. 97, S. 105. 1903. — SUCQUET, J. P.: *D'une circulation dérivative dans les membres et dans la tête chez l'homme. Avec atlas.* Paris 1862. — TOMSA: Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Haut. *Arch. f. Dermatol. u. Syphilis.* Bd. 1873. — UNNA: Das subcutane Fettgewebe. *Monatsh. f. prakt. Dermatol.* Bd. 1, H. 5. 1882. — UNNA, K. jr.: Untersuchungen über die Lymph- und Blutgefäße der äußeren Haut. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 72, S. 161—209. 1908. — VERMEULEN, H. A.: Können Lymphgefäße direkt in das Venensystem einmünden? *Anat. Anz.* Bd. 49, S. 583. 1913/17. — VIMTRUP, BJ.: Beiträge zur Anatomie der Capillaren. I. Über contractile Elemente in der Gefäßwand der Blutcapillaren. *Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 65, S. 150—182. 1922. — b) II. Weitere Untersuchungen über contractile Elemente in der Gefäßwand der Capillaren. *Ebenda* Bd. 68, S. 469—483. 1923. — WEISZ, F.: a) Beobachtung und mikrophot. Darstellung der Hautcapillaren am lebenden Menschen. *Dtsch. Arch. f. klin. Med.* Bd. 119. 1916. — b) Die Strömung in den Capillaren und ihre Beziehung zur Gefäßfunktion. *Verhandl. d. dtsh. Kongr. f. inn. Med.* 1921. — WEISZ u. HOLLAND: Zur Morphologie und Topographie der Hautcapillaren. *Zeitschr. f. exp. Pathol. u. Therapie.* Bd. 22. 1921. — ZIMMERMANN, K. W.: Der feinere Bau der Blutcapillaren. *Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 68, S. 29—110. 1923.

# B. Die Milchdrüse<sup>1)</sup>.

Von

H. VON EGGELING

Breslau.

Mit 19 Abbildungen.

Die Einrichtung, von welcher die Säugetiere ihren Namen haben und die sie vor allen anderen Wirbeltieren auszeichnet, dient der Nahrungsversorgung des Jungen in der ersten Zeit, nachdem es in noch sehr hilfbedürftigem Zustande das Licht der Welt erblickt hat.

## 1. Stammesgeschichte.

Bei den drei großen Gruppen der Säuger, den Monotremen, den Didelphiern oder Marsupialiern und den Placentaliern zeigt diese Einrichtung sehr erhebliche Unterschiede, abgesehen von einer Fülle von Verschiedenheiten in den einzelnen Untergruppen nach Aufbau, Zusammensetzung, Zahl, Lage und Größe. Die für die Lehre von der stammesgeschichtlichen Entstehung der Säugetiere besonders wichtige Frage nach den ersten Anfängen dieser Ernährungseinrichtung für das neugeborene Tier ist bisher sehr unvollkommen gelöst. Den besten Erklärungsversuch lieferte auf breitester Grundlage BRESSLAU (1902—1920). Er führte aus, daß alle bekannten Zustände dieser Ernährungsvorrichtung auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückzuverfolgen sind. Dieser würde gegeben sein in einer Brutvorrichtung bei den gemeinsamen hypothetischen Vorfahren aller Säuger, in vielen Beziehungen ähnlich den Brutflecken bei manchen heute noch lebenden Vögeln. Es waren dies paarige und unpaarige Bezirke der Bauchhaut, die bei beiden Geschlechtern sich bemerklich machen, ausgezeichnet vor allem durch besonderen Gefäßreichtum, daher wichtig für die Erwärmung der bebrüteten Eier. Mit der Zunahme der Gefäße hängt zusammen eine reichlichere Ernährungszufuhr zu dieser Hautstelle, die dann sich verdickt unter stärkerem Wachstum ihrer Bestandteile hier entfalteten sich bei den ersten Säugern auch Haare, und die sie begleitenden Drüsen nahmen gegenüber denen der Nachbarschaft an Größe zu und lieferten ein Secret, das der Ernährung der Jungen dienen konnte. BROMAN (1920, 1921, 1925) versuchte die Drüsen der Seitenlinie der Amphibien und Fische als Vorläufer des Milchdrüsenapparates der Säuger nachzuweisen. In Übereinstimmung mit PLATE (1922) und MAURER (1922) vermag ich mich dieser Hypothese nicht anzuschließen. Der Umfang der Brutorgane wechselt je nach der Zahl der Eier oder der Jungen. In ihrer Umgebung oder aus den Brutorganen selbst entstanden verschiedene Falten- und Beutelbildungen zum Bergen des Jungen. Sie scheinen den Vorfahren der Placentaliern niemals zu eigen gewesen zu sein. Die das ernährende Secret liefernden Drüsen sammelten sich zu Gruppen, deren Zahl nach der Anzahl der Jungen wechselt, und die Mündungen jeder Gruppe sind vereinigt auf papillenartige Erhebungen der Haut, den Zitzen, deren innerer Bau, Entstehungsweise und Anordnung bei den verschiedenen Ordnungen der Placentaliern sehr mannigfaltige Zustände aufweist. Die ausgedehnten Versuche, die Zitzenbildungen der Placentaliern in ihren verschiedenen Typen auf die Falten und Beutel in der Bauchhaut der Monotremen und Marsupialier zurückzuführen (HUSS 1873, GEGENBAUR 1873, 1876, KLAATSCH 1883) müssen nach den Untersuchungen von BRESSLAU (1907 bis 1912, 1920) als gescheitert angesehen werden. Die Haare, mit denen die Drüsen ursprünglich eng zusammenhängen, gehen im ausgebildeten Organ meist völlig zugrunde, sind aber in der Ontogenese vielfach noch nachweisbar.

---

1) Abgeschlossen am 20. Juli 1926.

Der histologische Charakter der Drüsen ist insofern ein einheitlicher, als alle Drüsen der Brutorgane — soweit sie das zur Ernährung des Jungen dienende Secret liefern — auf einen gemeinsamen Ausgangszustand zurückgehen. Alle gehören zu den vitalsezierenden, mehr oder weniger deutlich mit contractilen Faserzellen (glatten Muskelementen) ausgestatteten schlauchförmigen Hautdrüsen. Es haben sich aber offenbar von einem gemeinsamen Ausgangspunkt die Drüsen der Monotremen einerseits, die der Didelphier und Placentaler andererseits nach verschiedenen Richtungen hin differenziert. Die ersteren werden als Mammarydrüsen, die letzteren als Milchdrüsen bezeichnet. Die Mammarydrüsen sind viel kleiner, einfacher und reichlicher mit Muskulatur ausgestattet als die Milchdrüsen und dadurch den übrigen schlauchförmigen, mit Muskulatur versehenen, meist als Schweißdrüsen bezeichneten Hautdrüsen viel ähnlicher. Die ältere Auffassung, daß die Milchdrüsen den Talgdrüsen näher stünden (GEGENBAUR, KÖLLIKER 1852), kann als endgültig widerlegt gelten (BENDA 1893, UNGER 1898, EGGELING 1899 u. ff.).

## 2. Entwicklungsgeschichte.

Die ontogenetisch früheste Anlage des gesamten Milchdrüsenapparates beim Menschen ist der Milchstreifen, ein breiter Bezirk diffuser Epithelverdickung, der sich bereits bei einem Embryo von 9,5 mm Steiß-Nacklänge an den Rumpfsseiten zwischen Vorder- und Hintergliedmaße nachweisen ließ und sich in das ebenfalls erhöhte Epithel der Gliedmaßen, des Geschlechtshockers und des Sinus praecervicalis fortsetzt (HUGO SCHMIDT 1897, HEINRICH SCHMITT 1898). In dieser Epithelverdickung sieht BRESSLAU den letzten Rest der Brutorgane. HEINRICH SCHMITT (1898) weist freilich darauf hin, daß ein ähnlicher Streif auch bei niederen Wirbeltieren vorzukommen scheint. In seinem mittleren Teil erscheint später beim Menschen unmittelbar hinter der Wurzel der vorderen Gliedmaße eine isolierte lineare Epithelerhebung von meist geringerer Ausdehnung, die Milchleiste, Milchlinie (O. SCHULTZE 1892, KALLIUS 1897, HIRSCHLAND 1899, BROUHA 1905, BERK 1913). Sie ist mehr lang als breit, das Epithel auf dem Querschnitt hügelartig

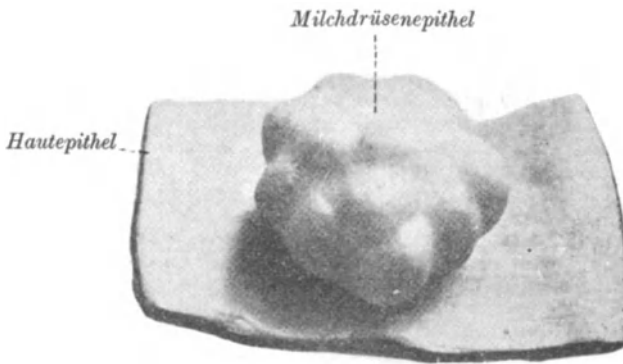


Abb. 1. Rekonstruktionsmodell der epithelialen Milchdrüsenanlage eines 13 cm langen menschlichen Embryo 100/1. Nach BROMAN 1911, Fig. 635.

verdickt oder auch linsenförmig, d. h. mit seinem inneren Abschnitt gegen die darunter gelegene Cutis vorgebuchtet und in eine Cutisdelle eingelagert oder sogar zapfen- oder keilförmig in sie eingesenkt. Bisweilen, offenbar in den älteren Stadien, verbindet sich mit der leistenförmigen Epithelverdickung eine Cutiserhebung. Erst später wuchern die Cutiszellen konzentrisch um die epitheliale Anlage herum. Aus der Milchleiste geht beim Menschen offenbar nur die regelmäßige pectorale Milchdrüse, der Milchpunkt, hervor, dagegen ist höchstwahrscheinlich der Milchstreifen der Ausgangspunkt für überzählige Milchdrüsen, die in den verschiedensten Graden der Ausbildung vorkommen können. Die Bedeutung eines von BROMAN in der Inguinalgegend menschlicher Embryonen beobachteten epithelialen Gebildes (1925) bedarf noch sehr der Aufklärung.

Die anfangs auf dem Querschnitt linsenförmige, dann kugelige, weiter zapfen- und keilförmige epitheliale Anlage der Milchdrüse wird endlich kolbenförmig, indem sie am Ende anschwillt und durch ein verengtes Halsstück mit der Oberfläche in Verbindung tritt. Gleichzeitig hat sich das umgebende Bindegewebe vermehrt unter dichterem Anbau von Zellen und Zunahme des Gefäßreichtums (BENEKE 1903, LUSTIG 1915). Die epitheliale Oberfläche überragt nicht mehr die Nachbarschaft, sondern zeigt eine kleine centrale Einsenkung, in welcher die obersten Zellen vorzeitig verhornen. Das Bindegewebe in der Umgebung des Epithelkolbens besitzt eine konzentrische Anordnung der Zellen,

zwischen denen auch glatte Muskelfasern auftreten. Es ist die Anlage der Warzenzone (REIN 1882), die sich durch ihre Färbung scharf und deutlich von dem angrenzenden weniger dichten Bindegewebe der Subcutis abhebt. Später läßt sich diese Zone in eine

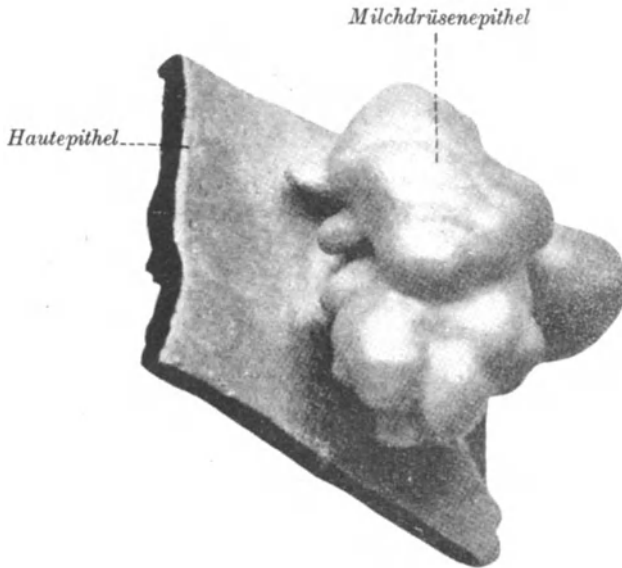


Abb. 2. Rekonstruktionsmodell der epithelialen Milchdrüsenanlage eines 25 cm langen menschlichen Embryo 100/1. Nach BROMAN 1911, Fig. 636.

centrale Warzenzone s. str. und eine periphere Areolarzone teilen (KLAATSCH 1884, BASCH 1893). Während die centrale Vertiefung unter Zugrundegehen der oberflächlichen Zellen deutlicher wird, nimmt die ganze epitheliale Anlage an Breite zu und an Höhe ab,

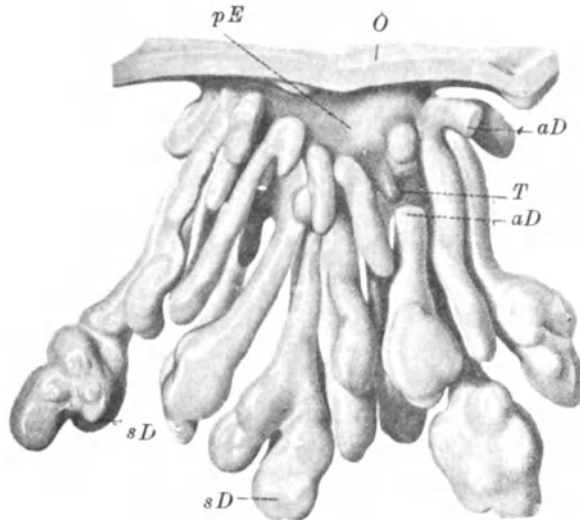


Abb. 3. Modell der Milchdrüse eines 20 cm langen männlichen menschlichen Embryo 35/1. *pE* primäre Epithelanlage; *O* Körperoberfläche; *aD* abgeschnittene Drüsenschläuche; *sD* sekundäre Drüsenschläuche; *T* Talgdrüse von der Primäranlage auswachsend. Nach LUSTIG 1915, Taf. 4, Fig. 10.

der Hals verschwindet und damit auch die Kolbenform. An der Unterfläche bilden sich einzelne Vorwölbungen des Epithels gegen das Bindegewebe, die allmählich zu langen Zapfen auswachsen (Abb. 1—3). Ihre Zahl nimmt immer mehr zu bis auf 20—25 (BROUHA

1905), während die erste Anlage dünner wird und das Bindegewebe sich zu einem starken Polster erhebt. Die größeren Sprossen schwellen am Ende kolbig an. Alle Zapfen sind solide und werden außen von einer Zellenlage begrenzt, die den Charakter des Stratum cylindricum der Epidermis trägt (BENDA 1893). Im Inneren der Sprossen tritt eine Lichtung auf, nach LUSTIG (1915) bereits bei Embryonen von 160 mm Scheitel-Steißlänge, im 7.—8. Embryonalmonat nach BENDA (1893), BERKA (1911), BROMAN (1911). Über die Stelle der ersten Lumenbildung gehen die Meinungen auseinander (vgl. MYERS 1917). Anscheinend kann sie verschieden gelegen sein, entweder nahe dem freien Ende der Sprossen oder mehr in den äußeren Teilen. Nach älteren Angaben (vgl. MYERS 1917) sollen die centralen Zellen verhornen und dann zugrunde gehen, nach neueren dagegen (BERKA 1911, MYERS 1917) das Lumen nur durch Auseinanderweichen der centralen Zellen entstehen. Die Lichtung wird zunächst von einem mehrschichtigen Epithel begrenzt, dessen wenig deutlich gegeneinander abgegrenzte Außenzellen flachere Formen mit dunklerem Kern (BROUHA 1905) zeigen, während die Innenzellen hochcylindrisch (BENDA 1893) oder niedrigcylindrisch sind, sich stark mit Eosin färben und eine deutliche Cuticula besitzen (BROUHA 1905). Die Lumenbildung schreitet allmählich nach außen bzw. nach innen fort. Die Sprossen werden zu Gängen, deren Auskleidung zuerst ein dreischichtiges (BROUHA 1905), gegen Ende des fetalen Lebens im mittleren Teil der Schläuche ein zweischichtiges, bisweilen auch einschichtiges Cylinderepithel bildet. Der Übergang vom dreischichtigen zum zweischichtigen Zustand, der bereits Anfang des 8. Fetalmonats erreicht wird, geschieht durch Schwinden der mittleren Zellschicht. Im 9. Fetalmonat liegt der endgültige Zustand des Neugeborenen vor (BROUHA 1905). Die zu äußerst gelegenen Kerne sind chromatinärmer: Sie gehören keiner Keimschicht mehr an. Die Abgrenzung dieser Zellen gegen das Bindegewebe ist nicht leicht (BROUHA 1905). Die innere Schicht kann durch verschiedene Stellung der Kerne mehrreihig erscheinen (BENDA 1893). BROUHA (1905) schildert, daß einige Zellen der innersten Schicht von cylindrischer Form eine glänzende, doppelt konturierte Cuticula haben (Abb. 4). Andere ragen kuppelförmig vor und geben in die Lichtung ein Secret ab in Gestalt einer formlosen Masse oder feinkörniger Kügelchen (7. Fetalmonat). Gelegentlich findet sich innerhalb des Epithels und in der Lichtung ein Lymphocyt. In der äußeren Zellschicht sah LUSTIG (1915) bisweilen ovale Kerne radiär zum rundlichen Querschnitt des Schlauches stehen. Mehrschichtig bleibt die Wand zunächst in den oberen Teilen der Schläuche und den etwas erweiterten unteren blinden Enden. Von letzteren geht das weitere Wachstum und vor allem auch Teilungen der Sprossen aus. BERKA (1911) fand das Bindegewebe um die Endstücke der Schläuche lockerer als um die Anfangsstücke. Nach den Beobachtungen von BROUHA (1905) werden bei

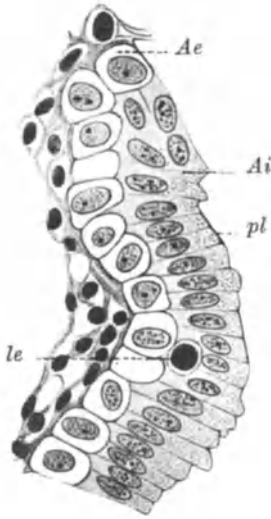


Abb. 4. Epithel eines Milchdrüsen Schlauches aus der Drüse eines Fetus vom Ende der Schwangerschaft. Leitz Apochr. 2 mm. *Ae* äußere Epithelschicht; *Ai* innere Epithelschicht; *pl* Cuticularsaum; *le* Leukocyt. Nach BROUHA 1905, Taf. 19, Fig. 29.

der Sprossung keine massiven Fortsätze gebildet, sondern hohle Follikel ausgestülpt. Anfangs ist das lose Bindegewebe, in welches die Drüsen sprossen einwachsen, gegen die Epithelzellen hin verdichtet. Schon früh bemerkte BROUHA, daß loses Bindegewebe die Verästelungen der Kanäle zu Läppchen sammelt, während dichtere Bindegewebszüge die Läppchen voneinander scheiden. Die funktionellen Beziehungen zwischen Epithel und Bindegewebe in der sich ausbildenden Milchdrüse wurden eingehend von BENEKE (1903) erörtert. Manche der später auftretenden Sprossen der ersten Anlage bleiben kurz und kugelig und zeigen gegen das Bindegewebe eine Schicht kubischer Zellen. Sie werden zu Talgdrüsen.

In den früheren Stadien wurde von LUSTIG (1915), in den späteren von BENDA (1893) beobachtet, daß bei Knaben die Milchdrüsenentwicklung rascher abläuft als bei Mädchen.

Gelegentlich findet man bei älteren menschlichen Feten (EGGELING 1904, BROUHA 1905), daß die von der primären Anlage ausgehenden Gangsprossen je von einer Haarbalg-anlage und einer Talgdrüse begleitet sind. Nach LUSTIG finden sich haarbalgähnliche Sprossen nur in der Peripherie der Anlage. Haarbalg- und Talgdrüsenanlagen zeigen gegen das Bindegewebe eine Schicht von Cylinderzellen, deren ovale Kerne senkrecht auf der Unterlage stehen, während die Anlage der Gänge sich nur aus rundlich-polygonalen Zellen ähnlich den Schweißdrüsenanlagen aufbaut. Diese Beobachtung von EGGELING (1901, 1904) wurde durch LUSTIG nicht bestätigt, während PROFÉ (1898) ähnliche Befunde bei Tieren erhob. Indem die Lumenbildung in den Gängen nach der Oberfläche fortschreitet,



wird der Rest der ersten epithelialen Anlage von ebenso vielen Kanälen durchsetzt. Durch Wucherung des umgebenden Bindegewebes entsteht eine vorspringende Zitze, auf deren Oberfläche die primäre Epithelverdickung sich ausbreitet. Die tiefsten Teile der letzteren werden durch Eindringen von Bindegewebe in Abschnitte zerlegt, welche die Mündungsstücke der Gänge liefern (BROUHA 1905).

Schon frühzeitig (Embryonen von 15—20 cm Länge BROMAN 1911) hebt sich um die Milchdrüsenanlage herum ein kreisförmiger Bezirk durch glattes Aussehen und weiterhin durch seine Färbung ab, die Anlage des Warzenhofes (REIN 1882 a). In diesem Gebiet treten erst später als in der umgebenden Haut Anlagen von Haaren und Hautdrüsen auf. Genauere Angaben über deren Weiterentwicklung bringt BROUHA (1905). Er findet im 6. Embryonalmonat (5. Embryonalmonat BROMAN 1911) die ersten Drüsenanlagen und zwar entweder als schlanke solide Schläuche ähnlich den Drüsengängen der Milchdrüsenanlage und den isolierten Schweißdrüsen der benachbarten Haut oder als Wucherungen der Epidermis, ähnlich der ersten Milchdrüsenanlage, aus deren Grund eine Haarbalganlage, zwei bis drei Schlauchdrüsen sprossen und eine Talgdrüsenanlage hervorgehen. Über den letzteren kombinierten Anlagen bildet sich bisweilen vorübergehend eine kleine zitzenartige Erhebung der Haut des Warzenhofes aus. Alle schlauchförmigen Drüsenanlagen des Warzenhofes entwickeln sich sehr stark, stärker als die Schweißdrüsen der Nachbarhaut unter Auftreten einer Lichtung und wiederholten Verästelungen, die sich unter Windungen auf engem Raum zusammendrängen. Manche Schläuche sind gegen die Zeit der Geburt hin durch reichen Secretinhalt stark ausgedehnt. Die am weitesten peripher gelegenen dieser Drüsen-schläuche möchte BROUHA als hypertrophische Schweißdrüsen, die centraleren als akzessorische Milchdrüsen auffassen. Letztere stellen die als Gland. areolares (MONTGOMERY) beschriebenen Gebilde dar. Sie stimmen in der Art der Entwicklung ihrer Ausführungsgänge und secretorischen Teile ganz mit den Milchdrüsen überein. Während sie nach REIN (1882 a) um die Zeit der Geburt noch solide Zapfen sein sollen, fand sie BROUHA (1905) bereits im 9. Embryonalmonat als teilweise von reichlichen Secretmassen ausgedehnte Schläuche mit zweischichtigem Epithel. Die äußere Zellschicht des Epithels ist schon nicht mehr kontinuierlich (Abb. 5). Die Elemente verlaufen in Spindelform gestreckt nach der Längsrichtung des Schlauches.

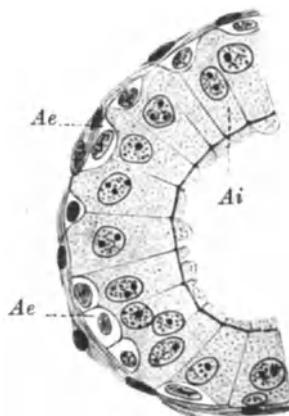


Abb. 5. Teile eines Drüsen-schlauches einer Gl. areolaris aus dem Warzenhof eines Fetus am Ende der Schwangerschaft. Nach BROUHA 1905, Taf. 19, Fig. 30.

### 3. Milchdrüse des Neugeborenen.

Um die Zeit der Geburt verhält sich die Milchdrüse in beiden Geschlechtern ungefähr gleich, abgesehen von nicht sehr bedeutenden individuellen Verschiedenheiten. Diese beruhen zum Teil darauf, daß die embryonale Entwicklung der Brustdrüse eigentlich erst p. p. zum Abschluß kommt.

Die Drüse besteht aus 20—25 Schläuchen (BROUHA), die dicht nebeneinander in der Regel in einer flachen Grube der Haut, seltener auf einer Zitze ausmünden. Die Mündungsgegend ist umzogen von einem schmalen, kreisförmig begrenzten Warzenhof, Areola mammae, mit besonders stark entwickelten, schlauchförmigen Drüsen und im ganzen ebener Oberfläche.

Die Milchdrüsen-schläuche sind teilweise noch nicht völlig mit einer Lichtung versehen. Sie divergieren radienförmig nach allen Richtungen und verästeln sich in der Tiefe mehrfach, meist dichotomisch. CZERNY (1890) fand die Schläuche ziemlich gleichmäßig breit, durch beträchtliche Bindegewebslagen voneinander getrennt. Die aus starker Verzweigung hervorgegangenen Äste verlaufen in unregelmäßiger Weise durcheinander und enden kolbig abgerundet. (Abb. 6.)

Die absolute Größe der Drüsen schwankt zwischen einem Hanfkorn und einem Haselnußkorn. Nach CZERNY (1890) erscheint die Form auf dem senkrechten Durchschnitt sehr verschieden, je nach der Wachstumsrichtung und Ausbreitung der Drüsen-schläuche. Bei Mädchen soll der senkrechte, bei Knaben der quere Durchmesser überwiegen. Dies wird

von GRUBER (1921) bestritten. Nach ihm wechselt die Gestalt unabhängig vom Geschlecht. Sie ist birnförmig oder kugelig, eine breitbasige, niedrige Pyramide oder auch flache Scheibe.

An jedem Drüsenschlauch sind bereits mehrere Abschnitte zu unterscheiden (REIN 1882 a). Er beginnt mit einem trichterförmig erweiterten Mündungsstück (Pars infundibuliformis), dessen Auskleidung wohl auf einen Rest der primären Anlage zurückzuführen ist. Es folgt ein ziemlich langer, enger Gangabschnitt, der Ausführgang, Ductus excretorius, welcher die Warzenzone durchsetzt. Letztere besteht aus einem dichten fibrillären Bindegewebe mit elastischen Fasern, ovalen oder spindelförmigen Zellen und glatten Muskelzellen. Die letzteren durchsetzen, in Bündeln angeordnet, die Warzenzone des Neugeborenen sehr reichlich in verschiedensten Richtungen. Einzelne Züge sind besonders dick, namentlich an der unteren Grenze der Warzenzone und setzen sich seitlich an der Grenze von

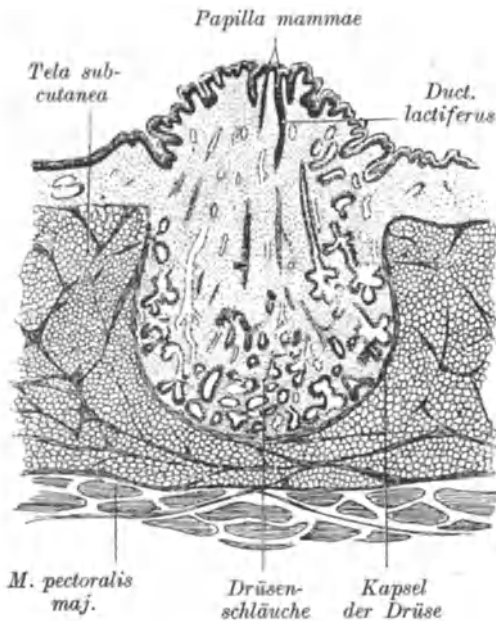


Abb. 6. Senkrechter Schnitt durch die Mamma eines neugeborenen Mädchens. Resoreinfuchsin, Eisenhämatoxylin, v. GIBSON. Nach CORNING 1926, Fig. 654.

Cutis und Subcutis in das Gebiet des Warzenhofes fort. Sie wirken als Sphincteren auf die Ausführgänge. Letztere gehen am unteren Ende der Warzenzone in Abschnitte mit weiterer Lichtung über, die Milchsinus, Sinus lactei. Diese sind eingelagert in eine Schicht von Bindegewebe, welche erst im späteren Entwicklungsstadium zwischen der Unterfläche der Warzenzone und der Oberfläche der Muskulatur aufgetreten ist und sich nicht wesentlich von dem anschließenden Gewebe der Haut unterscheidet, die Stromazone von REIN (1882 a). Aus den Sinus gehen endlich kolbige Endverzweigungen verschiedener Ordnung hervor, welche später die eigentlichen Milchgänge und Drüsenendbläschen liefern, die Ductus lacteri verschiedener Ordnung.

Die Mündungen der Gänge sind in wechselnder Weise von Talgdrüsen und Haarbalganlagen begleitet. Letztere enthalten niemals Haare und bilden sich anscheinend frühzeitig zurück. Das Epithel der Drüsenschläuche ist vorübergehend mehrschichtig und unregelmäßig gegen das Lumen begrenzt (CZERNY 1890), später zweischichtig bzw. einschichtig (GRUBER 1921). Die inneren Cylinderzellen haben chromatinreiche Kerne. Auch Kernteilungen kommen vor. Die Zellen enthalten Secret in Form von Fetttröpfchen (GRUBER 1921). Die äußeren Zellen sind kürzer, platt. Um die Enden der Gänge ist das Bindegewebe schon frühzeitig lockerer und zellreicher als um die Anfangsstücke. CZERNY (1890) fand der Membrana propria der Drüsenschläuche außen platte Zellen mit langen Kernen angelagert. An der Innenfläche sah er keine „Unterepithelialzellen“ (RAUBER 1877).

Die Epidermis der Warzenzone ist beim Neugeborenen stark verdickt (CZERNY 1890), besonders um das zentrale Grübchen herum. Innerhalb der ersten Lebenstage tritt hier eine rasche Verhornung der oberflächlichen Zellschichten ein und dehnt sich bis in die Mündungsstücke der Milchdrüsengänge

hinein aus. Nach der rasch erfolgenden Abstoßung der verhornten Schichten flacht sich das centrale Grübchen ab und von der dritten Lebenswoche an zeichnet sich die Epidermis der Warzenzone nur durch den Mangel (wohl richtiger Spärlichkeit) an Schweißdrüsenmündungen und Haarfollikeln aus. Neben typischen Talgdrüsen und Schweißdrüsen kommen hier vereinzelt Gland. areolares [MONTGOMERY] vor. Letztere umfassen, nach den Beobachtungen von REIN (1882 a), bis zu fünf langgestreckte epitheliale Zapfen. An ihrer Stelle beobachtete BROUHA (1905) durch reichliches Secret ausgedehnte Schläuche und gibt an, daß sie erst einige Wochen nach der Geburt sich zurückbilden. Auch die sie begleitenden Talgdrüsen sollen beim Neugeborenen stark vergrößert sein, während die Haarbälge, die sich an sie anschließen, unausgebildet bleiben.

Über die Struktur des Bindegewebes in der Mamma von Neugeborenen und Feten enthalten zahlreiche Arbeiten einzelne kurze Angaben. Eine ausführlichere Darstellung gab neuerdings GRUBER (1921).

Aus früherer Zeit sind besonders hervorzuheben die Untersuchungen von CZERNY (1900), BENEKE (1903), SCHLACHTA (1904), BROUHA (1905), KURU (1909), BERKA (1911a).

Sehr frühzeitig schon macht sich ein stärkerer Blutzufuß zu der Milchdrüse bemerkbar (BROUHA 1905, GRUBER 1921).

Die makroskopische Färbung der Milchdrüse von Neugeborenen läßt dies schon erkennen. Schnitte zeigen eine außerordentliche Hyperämie der Gefäße (vielfach anastomosierende Capillaren um die Drüsenschläuche und Endbläschen [?], auch präcapillare Gefäße), ausschließlich im Bereich des Drüsenkörpers. Die Hyperämie führt auch in vielen Fällen zu Blutaustritten in das interstitielle Gewebe. Stärkere Blutungen wurden zuerst von BARFURTH (1882) beobachtet und mit Asphyxie in Zusammenhang gebracht. Es können aber wohl auch Blutungen unabhängig von Asphyxie eintreten (SCHLACHTA 1904, GRUBER 1921). BROUHA (1905) glaubt, daß einzelne rote Blutkörperchen durch Diapedese in die Maschen des Bindegewebes gelangen können. Die Blutüberfüllung und Stauung in der Milchdrüse von Feten und Neugeborenen ist offenbar ohne Beziehung zum Geburtsvorgang. Sie ist innig verknüpft mit der Ausbildung und Entwicklung der Milchdrüse von den ersten Anfängen an bis zur Hexenmilchbildung in den ersten Lebenswochen (GRUBER 1921).

KURU (1909) und namentlich BERKA (1911 a) beobachteten, daß bei Neugeborenen sich das lockere Bindegewebe um die Drüsenschläuche mit polychromem Methylenblau metachromatisch färbte. BERKA sah darin keinen tieferen Unterschied dieses Bindegewebsteiles, sondern einen Ausdruck für einen größeren oder geringeren Grad ödematöser oder schleimiger Entartung. Diese Metachromasie ist aber nicht konstant und berechtigt nicht zur Annahme von Schleimgewebe und Degeneration (GRUBER 1921).

In sehr wechselndem Umfang ist das periglanduläre Gewebe von Zellen durchsetzt (SCHLACHTA 1904, HALBAN 1904, BROUHA 1905, KURU 1909, BERKA 1911a).

Es handelt sich dabei vorwiegend um Wanderzellen, meist kleine Lymphocyten, spärlich auch große Lymphocyten (SCHLACHTA 1904), einige polynucleäre Leukocyten, und reichliche eosinophile Leukocyten. Als seltenen, aber normalen Befund beschrieb SCHLACHTA (1904) (auch HALBAN 1904) Riesenzellen mit bis zu 14 Kernen und scheinbar nackte Riesenkernkerne. BROUHA (1905) konnte keine Riesenzellen finden, wohl aber große, unregelmäßige Zellen, gewöhnlich mit einem, bisweilen auch mit zwei bis drei großen, blassen, blasigen Kernen und Zeichen von Fragmentierung. Plasmazellen fehlen (SCHLACHTA 1904 gegen KURU 1909). Mastzellen wurden von KURU (1909) beschrieben. Nach BERKA (1911a) kommen sie wohl bei Säugern vor, sind aber beim Menschen durch eosinophile Zellen ersetzt, die einen phylogenetisch höheren Zustand repräsentieren sollen. Diese Anschauung hält GRUBER nicht für berechtigt. Mastzellen ließen sich auch bei Kindern immer nachweisen.

Genauer wird von GRUBER (1921) geschildert, daß die Zelldurchsetzungen des Milchdrüsenbindegewebes in bald lockeren, bald dichter zusammengedrängten Herden meist um feine Gefäße in nächster Nähe der Drüsenbläschen, oft auch in den schmalen Septen zwischen den Drüsenendstücken oder endlich in den kleinen

Fettgewebsinseln des Mammakörpers vorkommen (Abb. 7). Unter den sehr eingehend beschriebenen Zellen finden sich jugendliche rote Blutkörperchen (Erythroblasten), ferner plasmazellenähnliche Gebilde, eosinophile Myelocyten, neutrophil granulierten Zellen, basophil granulierten Zellen in verschiedenen Formen, Riesenzellen, Histiocyten nach ASCHOFF-KRYONO. Nie beobachtete GRUBER (1921) einen typischen granulierten Leukocyten auf der Durchwanderung durch das Drüsenepithel nach dem Lumen oder umgekehrt. Ein auffallender Gehalt des strömenden Blutes an rundkernigen oder bucht kernigen Leukocyten war nicht nachweisbar. Die Zellansammlungen stammen nach Ansicht von GRUBER nicht aus dem Blut oder aus Lymphgefäßen, sondern sind größtenteils lokal gebildet aus adventitiellen

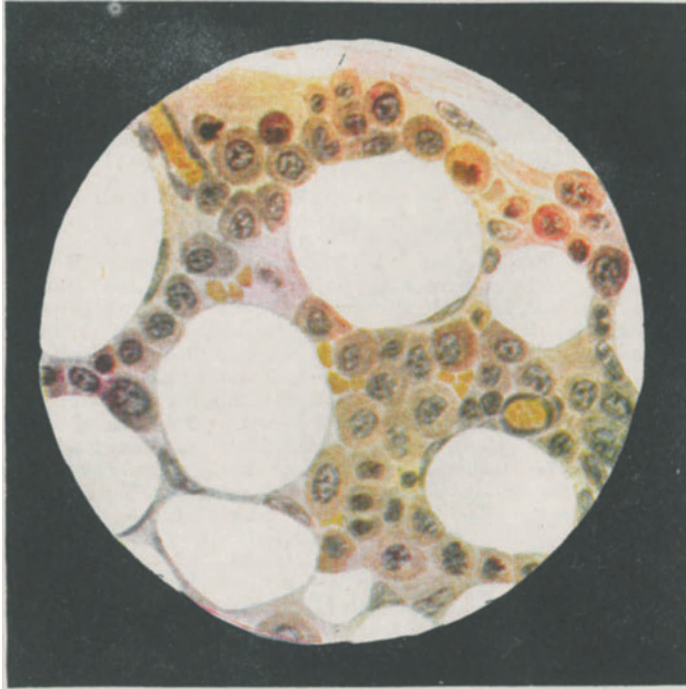


Abb 7. Blutzellbildung im Stroma des Mammakörpers des Neugeborenen. Hämatoxylin-Eosin, Winkel Öl-Imm. 1,8 mm Oc. 5. Nach GRUBER 1921, Fig. 14.

Gefäßwandzellen. Es handelt sich, wie auch an anderen Stellen beim Fetus und Neugeborenen, um extramedulläre Blutbildung. Diese ist nicht durch Entzündung, sondern vermutlich durch Nervenerregung infolge hormonaler Blutreize hervorgerufen.

Anscheinend hat schon KURU (1909) ganz ähnliche Beobachtungen wie GRUBER (1921) gemacht, indem er in der Peripherie der Drüse Zellanhäufungen mit Capillarbildung beschrieb und hier annahm, daß aus epithelähnlichen Zellen sich Blutcapillaren neu gebildet haben.

Bald nach der Geburt verschwinden Blutüberfüllung, Ödem und interstitielle Zellherde.

#### 4. Hexenmilch.

Aus der Milchdrüse aller Kinder, Knaben wie Mädchen, läßt sich in der Zeit kurz nach der Geburt ein mehr oder weniger reichliches Secret auspressen, die Hexenmilch.

Oft sind die Drüsen auch infolge der Ansammlung dieses Secretes, das keinen natürlichen Abfluß findet, stärker oder geringer angeschwollen. Diese Erscheinungen sind seit langer Zeit bekannt. Ältere Angaben darüber sind bei BROUHA (1905) zusammengestellt. Im allgemeinen beginnt die Absonderung am 3. Tage p. p., ist sehr deutlich erst am 4.—5. Tag und hält sich etwa 1 Woche bis zum 10.—20. Tag, selten länger als bis 1 Monat nach der Geburt. Schwankungen hängen offenbar auch mit dem Reifezustand des Neugeborenen zusammen.

Über das Vorkommen von Hexenmilch bei Tieren wurden widersprechende Angaben gemacht. Sie soll vorkommen bei *Fledermaus*, *Kaninchen*, *Katze*, *Meerschweinchen* (BROUHA 1905 gegen BARFURTH 1882). Ihre Beschaffenheit und Absonderungsweise ist nicht näher festgestellt.

Das ausgepreßte Secret wurde von CZERNY (1890) eingehend untersucht und in einer grundlegenden Arbeit beschrieben. Er ist der Ansicht, daß es mehr mit dem Colostrum (siehe unten) als mit der Milch übereinstimmt, worauf auch bereits BARFURTH (1882) wegen der chemischen Zusammensetzung (GENSER 1875) hingewiesen hatte. Mikroskopisch sind folgende Bestandteile nachzuweisen, die in ihren Mengenverhältnissen nach der Art der Untersuchung sehr wechseln können: 1. Milchkügelchen verschiedener Größe, 2. Leukocyten, die teilweise kleine oder große Fettkügelchen einschließen, 3. sogenannte kappentragende Milchkörperchen mit Kernen, 4. „maulbeerförmig zusammengeballte Milchkügelchengruppen“ mit Kernen und in eine Zelle eingeschlossen, 5. typische Colostrumkörperchen. Die Formbestandteile 2—5 fand CZERNY (1890) auf dem heizbaren Objektisch amöboid beweglich. Mit der Dauer der Absonderung sollen die Colostrumkörperchen an Menge zunehmen und schließlich allein vorhanden sein. Letztere Beobachtung von CZERNY läßt sich mit den Befunden anderer Forscher über den Secretinhalt der Milchdrüsengänge junger Kinder in Schnittpräparaten nicht in Einklang bringen.

Über die Bildungsweise der Hexenmilch sind eine Reihe von Untersuchungen angestellt worden, die zu recht verschiedenen Ansichten führten. Die Auffassungen lassen sich in zwei Gruppen teilen. Nach der ersten, jetzt nicht mehr aufrecht zu erhaltenden älteren Auffassung würde die Hexenmilch entstehen aus dem Zerfall centraler Zellen der Milchdrüsengänge, wodurch gleichzeitig die anfangs soliden Sprossen zu Schläuchen würden (A. KÖLLIKER 1852 u. a.).

Dieser Ansicht nähern sich von neueren Autoren nur noch KEIFER (1902, zitiert nach BROUHA 1905) und RAUBITSCHEK (1904). KEIFER meint, daß die Hexenmilch aus der Verflüssigung gewucherter Epithelzellen entsteht und RAUBITSCHEK schließt aus seinen Präparaten, daß von dem anfangs mehrschichtigen Epithel der Milchgänge die meisten Epithelschichten nach der Geburt ausgestoßen würden und dadurch die Hexenmilch darstellten. Die Milchdrüse des Neugeborenen sei also analog einer Talgdrüse. Seine keineswegs überzeugenden Ausführungen können nicht ins Gewicht fallen gegenüber den Untersuchungsergebnissen einer großen Zahl bewährter Forscher aus neuerer Zeit.

Die zweite Auffassung von der Bildungsweise der Hexenmilch, der auch A. KÖLLIKER (1852) teilweise zuneigt, geht dahin, daß hier nicht ein Zerfallsprodukt von Epithelzellen, sondern das Ergebnis wahrer Secretion der Milchdrüsenzellen vorliegt (DE SINÉTY 1875, REIN 1882 a, BARFURTH 1882, CZERNY 1890, BENDA 1893, SCHLACHTA 1904, BROUHA 1905, KURU 1909, BERKA 1911 a).

Die histologischen Vorgänge bei der Bildung der Hexenmilch wurden zuerst von CZERNY (1890) näher beschrieben. Er fand anfangs das Epithel der Milchgänge mehrschichtig und unregelmäßig gegen die Lichtung begrenzt, nach Abschluß der Hexenmilchbildung einschichtig und scharf begrenzt mit großen ovalen Kernen. Eingehender sind die neueren Schilderungen von BROUHA (1905), denen sich BERKA (1911 a) anschließt. BROUHA bemerkte bereits bei Feten von 7 Monaten Secretionserscheinungen an den Zellen der Milchgänge, indem einzelne Zellen kuppelförmig gegen die Lichtung vorragen, den sonst vorhandenen Saum (Cuticula BROUHA) verlieren und ein Secret abstoßen entweder in Gestalt einer formlosen

Masse oder kleiner, feingranulierter Kugeln. Diese Secretionsweise steigert sich gegen Ende des uterinen Lebens und es tritt dann noch ein zweites Secretionsprodukt hinzu durch Bildung von Fetttropfchen von seiten der Milchdrüsenzellen. In der Milchdrüse des Neugeborenen sind die Secretmengen noch gering (SCHLACHTA 1904). Erst einige Tage später erfolgt durch zunehmende Ansammlung von Secret eine Erweiterung der Milchgänge und zwar zuerst im mittleren Abschnitt, dann auch in den tieferen Teilen, so daß zwischen den Drüsenschläuchen nur ganz schmale Bindegewebssepten übrig bleiben. Die Erweiterung der Gänge und Verdünnung des intraglandulären Bindegewebes kann so weit gehen, daß das Schnittbild ähnlich dem einer Lunge wird. Nach der Oberfläche hin dehnt sich die Erweiterung der Gänge nur bis zur ersten Teilungsstelle aus (CZERNY 1890, BROUHA 1905), nach BARFURTH (1882) soll sie bis zur Mündung reichen. Zuerst erscheinen im centralen Teil der cylindrischen Epithelzellen der Milchgänge einzelne kleine Fetttropfen (UNNA 1898), dann wölbt sich die Zelle gegen die Lichtung kuppelförmig vor (SCHLACHTA 1904, BROUHA 1905), die angebliche Cuticula schwindet und der Fetttropfen wird durch eine Kontraktion des Cytoplasma ausgestoßen und zwar ohne anhängende Cytoplasmateile nach BROUHA; dagegen unter gleichzeitiger Abtrennung cytoplasmatischer Bestandteile nach BARFURTH (1882). Während der Secretion vergrößern sich einzelne Epithelzellen auch in der Richtung basalwärts und drängen die anfangs kontinuierlich an der Basalmembran gelegenen flachen Epithelzellen der tiefen Lage auseinander. Auf der Höhe der absondernden Tätigkeit bei stark erweiterten Drüsenschläuchen wird das Epithel niedriger und erscheint weniger regelmäßig. Die in den Zellen enthaltenen Fetttropfen sind meist viel größer als vorher. Stellenweise bemerkt man im Epithel große Vakuolen, die bisweilen typische NISSENSche Körper (siehe unten bei Colostrum), häufiger Zerfallsprodukte von Cytoplasma und Kernen, aber kein Fett einschließen. Auch die Vakuolen öffnen sich gelegentlich, um ihren Inhalt in die Lichtung abzugeben. Bei äußerster Füllung der Kanäle wird das Epithel ganz niedrig, eine weitere Absonderung kann nun nicht mehr stattfinden, und es beginnt die Resorption. Diese setzt in der Peripherie der Milchgänge ein (CZERNY 1890) und hier kehrt dann auch das Epithel zu dem Charakter eines zweischichtigen Cylinderepithels zurück. Allmählich schreitet die Rückkehr zum Ruhestand nach der Oberfläche hin fort.

Mehrfach wurde beobachtet, daß Lymphzellen aus dem Bindegewebe der Drüse durch die Epithelzellen in die Lichtung der Drüsenschläuche einwandern (BARFURTH 1882, UNGER 1890, SCHLACHTA 1904, BROUHA 1905). Beim Beginn der Secretion lagen in der Lichtung der Drüsenschläuche einige Leukocyten, außerdem ziemlich reichlich Epithelzellkerne, bisweilen von etwas Cytoplasma umgeben und auch zugrunde gehende Kerne neben einer geronnenen Secretmasse mit Fetttropfchen und ohne Colostrumkörperchen (BARFURTH 1882, BROUHA 1905). Auf der Höhe der Absonderung fand SCHLACHTA (1904) im Lumen nur wenige Leukocyten und Drüsenzellen, später zwar noch große Secretmassen, aber keine Leukocyten. Etwas abweichend sah BROUHA zur Zeit der beginnenden Wiederherstellung der kindlichen Milchdrüse in den noch erweiterten Abschnitten zahlreiche Zellen im Lumen und zwar in geringer Zahl Epithelzellen mit großen Fetttropfen, dünner Cytoplasmahülle und abgeplattetem Kern oder ohne Fett mit großem degenerierenden Kern und etwas zahlreicher, aber spärlicher als am Beginn der Hexenmilchbildung, Leukocyten, identisch mit denen in den Lymphspalten, ohne Fetteinschlüsse. SCHLACHTA (1904) wie BROUHA (1905) betonen den Widerspruch ihrer Befunde mit der Theorie CZERNYS (1890) von der Herkunft der Colostrumzellen (siehe unten). Die Resorption des gestauten Secretes scheine sich ohne Teilnahme von Leukocyten abzuspielen.

Wie CZERNY (1890) bereits betonte, erfolgt die Bildung der Hexenmilch ohne Neu- und Rückbildung von Drüsenteilen. Mitosen finden sich nicht im Epithel. Seine Ansicht, daß kein Kernzerfall statthabe, ist nach den Beobachtungen von BROUHA (1905) nicht mehr aufrecht zu erhalten, aber jedenfalls wird nur ein geringerer Teil der Hexenmilch durch Nekrobiose von Drüsenzellen oder Teilen solcher geliefert (BARFURTH 1882). BROUHA (1905) glaubt freilich, daß letzterer Vorgang bei der Hexenmilchbildung häufiger vorkommt, als in der absondernden Milchdrüse der Frau.

Die Ursachen der Hexenmilchbildung sind noch keineswegs genügend geklärt. BASCH (1893) meinte, die Absonderung sei hervorgerufen durch den Reiz der Hornpfropfe, die anfangs die Mündungen der Drüsenausführgänge verstopfen, und es sei der Zweck des Secretes, diese festsitzenden Pfropfe zu lockern und auszuspülen. KEFFER (1902, nach BROUHA 1905) ließ die Produktion der Hexenmilch ebenso wie die der Milch hervorgerufen werden durch ein von der Placenta abgesondertes Ferment, wogegen HALBAN (1905) sie mit dem Aufhören eines von der Placenta ausgelösten Reizes in Verbindung bringt. LINDIG (1918) glaubt, daß nicht von der Mutter, sondern vom Fetus Reizkörper zur Anregung der Secretion gebildet werden, wohl durch physiologischen Zerfall von Eiweißkörpern im Blut. Alle diese Erklärungsversuche bedeuten keine endgültige Lösung, und SCHLACHTA (1904) hat noch heute recht, wenn er die Ursachen als unbekannt bezeichnet. Er glaubt beobachtet zu haben, daß auch andere Drüsen, namentlich die Prostata, zur Zeit der Geburt eine lebhaftere Tätigkeit zeigen und faßt alle diese Erscheinungen unter dem Namen einer natalen Secretion zusammen.

Auch die Gland. areolares liefern ein der Hexenmilch gleichendes Secret unter Ausbildung gleichartiger histologischer Erscheinungen. Ihre absondernde Tätigkeit hört aber viel früher auf als die der Milchdrüsen (BROUHA 1905).

## 5. Milchdrüse während der Kindheit.

Im 3.—6. Lebensmonat fand CZERNY (1890) die kindliche Milchdrüse kaum verändert. Kurze Zeit nach dem Stadium der Hexenmilchabsonderung bleiben die starken Ausweitungen der Drüsenräume noch bestehen (BERKA 1911a).

Über die weiteren Entwicklungsvorgänge berichten die klassischen Untersuchungen von LANGER (1851).

Danach wachsen während der Kinderjahre bis zur Zeit der Geschlechtsreife weitere Seitenäste aus dem Hauptstamm heraus in der Richtung nach der Unterfläche der Drüse hin, während der Hauptast nach dem Rand der Drüse weiter wächst. Knaben und Mädchen zeigen zunächst keine Unterschiede. Zur Zeit der Pubertät erfolgt eine weitere Vervielfältigung der Endäste. Sie vollzieht sich bei Knaben langsamer und spärlicher als bei Mädchen. Gänge und Knospen nehmen an Breite zu. Die Enden sind stets ziemlich beträchtlich kolbig angeschwollen. Umfang und Entwicklungsgrad der Gänge unterliegen bei beiden Geschlechtern individuellen Verschiedenheiten. Bei Mädchen schreitet die Verästelung der Gänge um die Zeit der Pubertät viel rascher vorwärts. Sie ist auch viel reicher und die Endzweige feiner. Das Wachstum der Gänge ist in seiner Richtung bestimmt durch regelmäßig angeordnete Züge im Bindegewebe, die LANGER (1851) Scheidenfortsätze nannte. In den peripheren Teilen der Drüse bemerkt man schon bei noch nicht reifen Mädchen nicht nur eine dichotomische Verzweigung der Gänge, sondern ein doldenförmiges Hervortreten mehrerer feiner Zweige auf einmal. Stellenweise treten bereits kurz nach Eintritt der Menstruation, nicht vor diesem Termin, in den Randpartien der Milchdrüse an den feinen Endverzweigungen der Gänge Drüsenbläschen auf. Als solche bezeichnete LANGER (1851) „kolbige Körper, die dicht gedrängt den ganzen Umfang eines Ganges umgaben“. Die meisten neueren Untersucher schreiben ebenfalls der kindlichen Milchdrüse keine Bläschen zu und lassen sie erst zur Pubertätszeit auftreten (MAZIARSKI 1902, BERKA 1911, MORALLER 1912, besonders eingehend DIECKMANN 1925). Die jungfräuliche Milchdrüse fand LANGER (1851) auf dem Durchschnitt ganz gleichförmig. Eine Teilung in Lappen und Läppchen war nicht möglich.

Über eine Gliederung des Milchdrüsenkörpers in einzelne Lappen liegen sehr verschiedene Angaben vor. Am ausführlichsten handelt darüber in neuester Zeit KOLBMANN (1920). Er will in etwa 50 vH aller Fälle bei erwachsenen Frauen variable Lappenabgrenzungen gefunden haben, die nicht den Einzeldrüsen, also den Ausführgängen, entsprechen. Nach GERLACH (1891) dagegen gehört zu jedem Ausführgang ein Lappen.

Neben der Wucherung der epithelialen Bestandteile der Drüsen spielt bei der Umwandlung der kindlichen zur reifen Milchdrüse die Vermehrung des reichlich vorhandenen Bindegewebes eine Rolle, welche BERKA (1911 a) näher untersuchte. Er fand den Gehalt der kindlichen Milchdrüse an elastischen Fasern sehr gering.

In den Milchdrüsen von 3 jungen Mädchen zur Zeit der beginnenden Geschlechtsreife sah GRUBER (1924) das nicht kernarme Bindegewebe der Milchläppchen von, allerdings sehr spärlichen, lymphoiden Zellen durchsetzt. Die Befunde sind geringfügig im Vergleich mit denen bei Neugeborenen und bei Frauen zur Zeit der Lactation.

Die meist erst nach der Geburt erfolgende Erhebung des Mündungsbezirkes der Milchdrüse im Mittelpunkt des Warzenhofes zu einer Warze unter Verwendung sowohl der ursprünglichen epithelialen Anlage wie der angrenzenden Cutisränder schilderte eingehend BASCH (1893). Er schließt sich dabei namentlich an HUSS (1873) und REIN (1882) an und unterstützt seine Darlegungen durch Beifügung einer Anzahl guter Abbildungen. Diesen Entwicklungsvorgängen kommt besondere Bedeutung in vergleichend-anatomischer Beziehung für die Ableitung der verschiedenen Zitzenformen der Säugetiere zu (GEGENBAUR 1873, 1876, KLAATSCH 1883), außerdem für abnorme Zitzenbildungen (BAUER 1906, BASCH 1912).

## 6. Milchdrüse der reifen Jungfrau.

Die Milchdrüse des Weibes baut sich aus 15—20 Einzeldrüsen auf. Jede solche besteht aus einem Ausführungsgang und einer größeren oder geringeren Zahl sich verästelnder Milchgänge, Ductus lactiferi, mit Endbläschen, Acini. Es handelt sich also um eine zusammengesetzte tubulo-alveoläre Drüse.

Die Ausführungsgänge durchsetzen die Brustwarze, Papilla mammae, und münden auf deren Spitze unter trichterförmiger Erweiterung (Pars infundibuliformis) mit den Pori lactiferi. Die Zahl der letzteren ist etwas geringer als die der Ausführungsgänge (8—15, BAUER 1906), da sich vereinzelt ein Ausführungsgang kurz vor der Warzenspitze mit einem Nachbargang vereinigt. In der Tiefe erweitert sich der Ausführungsgang zu einem Milchsäckchen, Sinus lactiferus.

Diesen Abschnitten entsprechend unterschied SCHIEFFERDECKER (1917) an den sogenannten a-Drüsen des Menschen, zu denen auch die Milchdrüse gehört, drei Teile des Ausführungsganges: das innerhalb der Epidermis gelegene, sehr enge, nach oben trichterförmig erweiterte Endstück, das im Corium gelegene enge Mittelstück und endlich das mehr oder weniger weite Anfangsstück, das teils im Corium liegt, teils zusammen mit den secretorischen Abschnitten des Drüsenschlauches innerhalb des Knäuels. Das Anfangsstück kann weiter sein als der Secretionsschlauch und als Secretsammelstelle dienen.

Die trichterförmige Erweiterung der Ausführungsgänge ist nach REIN (1882) besonders ausgeprägt in den ersten Lebensjahren, beim Erwachsenen nicht immer deutlich, höchstwahrscheinlich ein Rest der primären Epithelanlage. Ihre Wandung zeigt in völliger Übereinstimmung mit der äußeren Haut ein verhorntes, mehrschichtiges Plattenepithel (8—10 Schichten, RAUBER-KOPSCH 1923), in welches Bindegewebspapillen eindringen. Der Ausführungsgang selbst soll nach REIN (1882) ebenfalls von mehrschichtigem Plattenepithel ausgekleidet und von dem Trichter nicht scharf abgegrenzt sein. Nach anderen Beobachtungen besteht die Wand der Ausführwege aus einem cylindrischen Epithel, das einer Membrana propria aufsitzt. Nach SCHAFER (1922) ist es einfach bis zweireihig. BENDA (1893) sagt, daß ihm die Klärung der Epithelverhältnisse in den Ausführungsgängen (von ihm als Milchgänge bezeichnet) viel Schwierigkeiten bereitet haben. Sie zeigten bald ein mehrschichtiges Epithel aus inneren Cylinderzellen und äußeren platten Zellen, bald ein einschichtiges Cylinderepithel. Der Gegensatz der Bilder sei nur ein scheinbarer. In Wirklichkeit



seien überall die unter einem oberflächlichen Cylinderepithel liegenden tieferen Epithelschichten aus Lagen glatter Muskelzellen gebildet, die eine feine Basalmembran vom Bindegewebe trennt. Dem entsprechen auch die Schilderungen von SPAMPANI (1899), während nach meinen eigenen Beobachtungen die Ausführungsgänge von einem zweischichtigen kubisch-cylindrischen Epithel ausgekleidet sind. Der Durchmesser der Ausführungsgänge soll sich auf 1,7—2,3 mm belaufen (RAUBER-KOPSCH 1923).

Die Ausführungsgänge setzen sich in der Tiefe in die Sinus lactiferi fort, spindelförmig erweiterte Abschnitte, deren oberes Ende etwa in der Höhe der Warzenbasis liegt. Sie werden nach der Mündung hin durch die Muskulatur der Warze verschlossen. Anscheinend werden sie meist erst deutlich, wenn bei der schwangeren Frau sich hier Secret ansammelt (SEITZ 1924). Der Durchmesser der Sinus

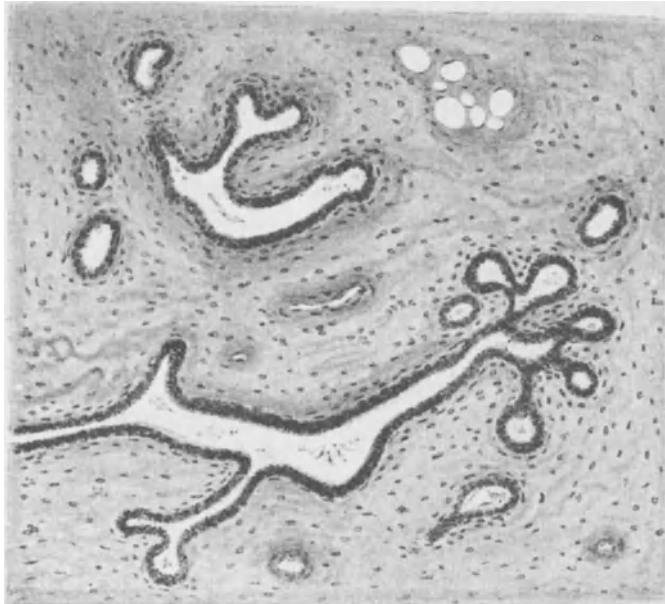


Abb. 8. Aus der Milchdrüse eines jungfräulichen Kaninchens zur Zeit der Brunst, Auftreten der ersten Acini. Nach ANCEL und BOUIN 1911, Fig. 1, S. 35.

kann sich auf 5—8 mm belaufen (RAUBER-KOPSCH 1923). In den Sinus findet sich ein hohes Cylinderepithel, das einerseits durch ein auf eine kurze Strecke vorhandenes Übergangsepithel in das Epithel des Ausführungsganges, anderseits unter allmählicher Abnahme an Höhe in das niedrigere Epithel der Ductus lactiferi sich fortsetzt. Nach außen von den Cylinderzellen ist hier oft deutlich eine kontinuierliche Lage von langgestreckten, schmalen Elementen, übereinstimmend mit den contractilen Faserzellen der Schweißdrüsen sichtbar, also entsprechend BENDAS (1893) Beschreibung der Ausführungsgänge.

Die Milchgänge sind vielfach verästelt und lassen sich in solche verschiedener Ordnung zerlegen nach dem Grad der Verästelung, aber nicht nach ihrem histologischen Aussehen. In dieser Hinsicht sind sie einheitlich gebaut. Sie haben einen rundlichen Umfang und durchweg ein zweischichtiges (einschichtiges v. EBNER 1902) Epithel. Sie zeigen in der Peripherie Sprossungserscheinungen, aber wohl nur ganz spärlich Endbläschen mit einschichtigem Epithel (KURT 1909, BERKA 1911). BENDA (1893) schildert das Lumen in den knopf- oder sack-

förmigen Endstücken als ziemlich unregelmäßig. Das zweischichtige Epithel zeige innen niedrig kubische Zellen und außen von ihnen reichliche längliche Kerne, deren Zellen nicht leicht zu erkennen und zu beurteilen sind (Abb. 8 u. 12).

Die gewunden verlaufenden Kanälchen sind durch Bindegewebe zu Drüsenläppchen, Lobuli mammae, zusammengefaßt und diese wieder durch andersartige Bindegewebsmassen zu den Lobi mammae bzw. Corpus mammae (vgl. S. 102).

Über das Bindegewebe liegen besonders wichtige Beobachtungen von BERKA (1911a) vor. Es sind zwei Arten von Bindegewebe in der Milchdrüse zu unterscheiden (KURU 1903), das Mantelbindegewebe (MORALLER 1912) in der unmittelbaren Umgebung der Drüsenbestandteile und das derbere Stroma- oder Stützbindegewebe (Füllgerüst BERKA 1911a) in den äußeren Bezirken. Das Mantelbindegewebe beteiligt sich vorwiegend an allen Entwicklungsveränderungen des Drüsenparenchyms und gewinnt dabei an Ausdehnung. Es bildet zusammen mit den Drüsengängen auf Durchschnitten durch die Milchdrüse deutlich abgegrenzte Bezirke, die BERKA Drüsenfelder nennt, die Grundlage der späteren Drüsenläppchen. Das Mantelbindegewebe ist gefäß- und zellreich und sein Zellreichtum wächst mit der zunehmenden Gliederung des Drüsengewebes. Die Zellen sind sehr verschiedener Art. Sie verteilen sich auf folgende Gruppen: Capillarendothelien, Lymphocyten und zwar kleine, mittlere und große, darunter auch Plasmazellen, durch fließende Übergänge verbunden, Mastzellen, die viel größer und spärlicher (LOURÉ 1901) als alle Lymphocyten sind, vereinzelte Übergangsformen zwischen Mastzellen und Lymphocyten und endlich Fibrocyten. Es fehlen Leukocyten und Eosinophile (vgl. auch LITTEN 1926). Auch Fettzellen kommen im Mantelbindegewebe nicht vor. Die Hauptmasse der jungfräulichen Brust bildet das sehr zellarme, dichte Stromabindegewebe, dessen Faserverlauf auch ein anderer ist. Es enthält spärliche Fibrocyten, einige Fettzellen und Gefäße. Auch können Mastzellen aus den Drüsenfeldern hierher übergreifen. Das elastische Gewebe ist auch in der jungfräulichen Brust relativ unbedeutend. Es besteht meist aus feinen neben wenigen größeren Fasern.

Beobachtungen bei Tieren zeigten, daß die Milchdrüse unter dem Einfluß der Brunst (Ovar) cyclische Veränderungen erleidet (ANCEL und BOVIN 1911, FRANK und UNGER 1911), indem zur Zeit der Brunst eine Hyperplasie der Acini einsetzt, die später wieder sich rückbildet. Ähnliches nehmen HALBAN (1905) und ROSENBERG (1922, welchem sich ERNST 1925 mit geringer Einschränkung anschloß), für die menschliche Milchdrüse an. Bei jeder Menstruation soll, veranlaßt durch das Corpus luteum, eine Sprossung der Drüsengänge erfolgen. Falls nicht Konzeption eintritt, beginnt die Rückbildung der Drüsengänge noch während der Menstruation, vielleicht in geringerem Grade bei Frauen, die bereits geboren haben. Im Intervall sollen dann nur große Milchgänge vorhanden sein. LITTEN (1926) fand keine Beziehungen zwischen Menstruationscyklus und Drüsenbau. DIECKMANN (1925) schließt sich den Anschauungen ROSENBERGS (1922) bezüglich der epithelialen Bestandteile nicht ganz an, schildert aber cyclische Veränderungen an dem intra- und extralobulären Bindegewebe durch einen Quellungs- und Entquellungsprozeß. Auch die Schweißdrüsen in der Achselhöhle der Frau sollen dem Sexualcyklus entsprechende, der Milchdrüse ähnliche Veränderungen zeigen (LOESCHKE 1925).

## 7. Milchdrüse in der Schwangerschaft.

Schwangerschaftsveränderungen der Milchdrüse sind schon im zweiten Monat äußerlich kenntlich (RAUBER-KOPFSCH 1923). ROSENBERG (1922) nimmt an, daß schon 2½ Monate nach der Konzeption die Milchdrüse voll entwickelt sei, aber noch ständig weiter wachse.

Der gröbere Bau der Milchdrüse am Beginn der Lactation ist in klassischer Weise durch LANGER (1851) beschrieben worden.

Er fand bei Puerperis an allen Verzweigungen der Milchdrüsengänge Endbläschen, aber nur in der Peripherie des Drüsenkörpers, und nicht im Centrum, Drüsenläppchen und Lappen. „Auch die Ramifikationsweise der Gänge, die Verteilung der Drüsenbläschen

um dieselben ist an der Peripherie und dem Centrum verschieden. An der Peripherie sitzen um ein dichotomisch verzweigtes Hauptästchen, von denen jedes dolden- oder trugdoldenförmig sich verteilt, große Gruppen von Drüsenbläschen auf. Im Centrum jedoch lagern auf einem nur wenig verästelten großen Hauptstämmchen nur kleine Gruppen von Endbläschen und häufig, ja an den centralen Ästen der Hauptgänge konstant, liegen sie so dicht am Stamm, daß man versucht ist, zu glauben, sie wären unmittelbar ohne jede Ramifikation des Ganges um eine größere Bucht desselben gruppiert.“ Es beginnt also auch in der Schwangerschaft wie während der Pubertätsentwicklung das Wachstum am Rande der Drüse und schreitet von da gegen das Centrum fort. LANGER (1851) gibt gute Abbildungen seiner durch Isolieren und Zerzupfen gewonnenen Präparate. Noch exakter ist das von MAZIARSKI (1902) hergestellte Wachsplattenmodell (Abb. 9). Es zeigt einen sich verästelnden und dabei enger werdenden Gang, der unmittelbar oder durch Vermittlung kurzer, enger Schaltstücke in weitere Drüsenbläschen sich fortsetzt. Letztere sind meist kugelig, bisweilen kolben- oder sackförmig, seltener längere Schläuche, die jedoch immer durch ein engeres Schaltstück mit dem Ende des Ganges zusammenhängen. Die Größe der Bläschen ist sehr verschieden. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 0,024 und 0,27 mm (im Mittel 0,12 mm RAUBER-KOFSCH 1923). Die Lichtung kann also recht beträchtlich sein, da das sie auskleidende Epithel nicht hoch ist. Den Durchmesser der Gänge gibt MAZIARSKI (1902) mit 0,017—0,026 mm an. Er beobachtete auch, daß oft zwischen den größeren Endbläschen die Wand infolge der Ausdehnung atrophiert und sich dann gleichsam eine Erweiterung des Milchganges bildet, die mit bläschenförmigen Ausbuchtungen versehen ist. LANGER (1851) vermutet, daß die bei der ersten Schwangerschaft noch wenig entwickelten centralen Teile der Milchdrüse sich bei weiter folgenden Schwangerschaften stärker entwickeln.

Die neueren grundlegenden Untersuchungen zur Feststellung der Schwangerschaftsveränderungen in der Milchdrüse wurden von BENDA (1893) und BERKA (1911a) ausgeführt. BENDA (1893) stützt sich hauptsächlich auf Beobachtungen an Tieren, während BERKA (1911a) ein reiches menschliches Material gesammelt hatte. Letzterer schildert, wie die Schwangerschaftsveränderungen vorwiegend die Drüsenfelder betreffen. Sie vergrößern sich unter Wucherung und Zellvermehrung ihrer sämtlichen Bestandteile. Das Stützbindegewebe wird zwar auch kernreicher, tritt aber an Umfang immer mehr zurück. Meist liegen am Ende der Schwangerschaft die Acini dicht nebeneinander nur durch Capillaren voneinander getrennt (Abb. 10). Innerhalb der Drüsenfelder nimmt die Masse des Epithelgewebes fortdauernd zu, während sich das Mantelbindegewebe nur bis zur Mitte der Gravidität ver-



Abb. 9. Modell der tätigen Milchdrüse einer stillenden Frau. 200/1. Nach MAZIARSKI 1902, Taf. 13/14, Fig. 12.



Abb. 10. Lactierende Milchdrüse vom Weibe mit stark ausgedehnten Alveolen. Kochsalz-Sublimat. a Alveolen im Profil; a' im Querschnitt; a'' tangential angeschnitten; g Alveolengang im Längsschnitt; g' im Querschnitt; i interlobuläres Bindegewebe. 110/1. Nach v. EBNER 1902, Fig. 1249.

mehrt und dann abnimmt. Das Drüsenfeld wird durch stärkere Abgrenzung in der zweiten Schwangerschaftshälfte zum Drüsenläppchen. Die Vermehrung der epithelialen Bestandteile beruht hauptsächlich auf der Ausbildung von Endbläschen (Acini, Alveolen). Deren erste Knospen sind solide Gruppen von Epithelzellen mit kleinen chromatinreichen Kernen, ähnlich Lymphocytenkernen, und umgeben von kernloser, faseriger Membrana propria. In der Mitte der Schwangerschaft erscheint in den Knospen der Endbläschen eine rundliche Lichtung (Abb. 11). Manche Untersucher geben an, daß die Lichtung bereits von vornherein in den ersten Anfängen der Endbläschen vorhanden sei (BARFURTH 1882).

Von den beiden Epithelschichten der Milchgänge verliert die äußere in der Schwangerschaft die frühere regelmäßige Anordnung. Das Epithel der Endbläschen wurde in älteren Schilderungen als mehrschichtig, später meist als ein-



Abb. 11. Aus der Milchdrüse eines Kaninchens nach erster, nicht befruchtender Begattung, reiche Ausbildung von Endbläschen. Nach ANCEL und BOVIN 1911, Fig. 2, S. 37.

schichtig bezeichnet (zuerst KEHRER 1871, vgl. BARFURTH 1882, BROUHA 1905) und erst durch BENDA (1893) und verschiedene Nachfolger gezeigt, daß auch hier im Grunde ein zweischichtiges Epithel vorhanden ist, dessen äußere Lage aber oft nur schwierig sich nachweisen läßt.

Die das Lumen begrenzende Zellschicht der Milchgänge und der Acini nimmt in gleichem Maße an der Secretion teil (LANGER 1851, REIN 1882, BARFURTH 1882, UNGER 1898, BERKA 1911 a) und wechselt dementsprechend in ihrem Aussehen und namentlich in der Höhe der Zellen.

Anfangs sind sie niedrig cylindrisch oder kubisch und haben bläschenförmige Kerne mit starker Membran, wenig Chromatin und ein bis zwei Kernkörperchen (BENDA 1893). Oft sind keine Zellgrenzen sichtbar (ARNOLD 1914), nicht selten sind sie undeutlich (BENDA 1893), bisweilen aber können sie auch zwischen ruhenden oder am Beginn der Absonderung stehenden Zellen deutlich sein (ARNOLD 1914). Die Grenze der Zellen gegen das Lumen ist bei guter Fixierung eine scharfe. BARFURTH (1882) sah an der Oberfläche vieler Milchdrüsenzellen bei *Cavia* nicht eine Cuticula (REIN 1882), sondern einen Saum, wohl einen Niederschlag aus dem Alveoleninhalt. Ausgefranzte innere Zellränder hält BENDA (1893)

für ein Zeichen mangelhafter Konservierung. Eigentümlich ist die Bemerkung von ARNOLD (1914), daß wahrscheinlich elastische Fasern aus dem umgebenden Bindegewebe in das Epithel treten und für die Secretionsvorgänge wichtig werden.

Bei dem Schwangerschaftswachstum der Milchdrüsengänge vermehren sich die Epithelzellen durch Mitose, wie zuerst durch SAEFFTIGEN (1881), dann eingehender durch BIZZOZERO und VASSALE (1887) nachgewiesen wurde. Ihnen schließen sich zahlreiche neuere Autoren an (BIZZOZERO und OTTOLENGHI 1900). ARNOLD (1914) meint, daß Mitosen bei Schwangeren nicht so häufig seien, wie andere Autoren angeben.

Nach außen von dem sezernierenden kubisch-cylindrischen Epithel der Milchgänge und Endkammern findet sich eine in der absondernden Milchdrüse nicht mehr wie in der jungfräulichen kontinuierliche Lage von Zellen, die in ihren Form- und Lagebeziehungen nicht leicht zu ergründen und von verschiedenen Forschern sehr verschieden gedeutet sind. BENDA (1893) hat in neuerer Zeit besonders die Aufmerksamkeit darauf gelenkt und sie eingehend in menschlichen und tierischen Drüsen untersucht. Er deutet sie als contractile Faserzellen, aus dem Epithel stammende Muskelemente, in Übereinstimmung mit einzelnen älteren und mehreren neueren Autoren (LACROIX 1894, UNGER 1898, KOLOSSOW 1898, BERTKAU 1907).

Auf Schnittpräparaten erkennt man regelmäßig vereinzelte Kerne an der Innenseite der Membrana propria der Drüsenschläuche. Sie gehören zu Zellen, die sternförmig verästelt mit ihren Ausläufern sich untereinander verbinden und so einen Korb bilden, der die Drüsenzellen umfaßt (LANGER 1871, WINKLER 1877, HEIDENHAIN 1880, SAEFFTIGEN 1881). Zuerst richtig erkannt wurden sie durch LANGHANS (1873). Er entnahm aus Befunden an krankhaft veränderten Milchdrüsen, daß

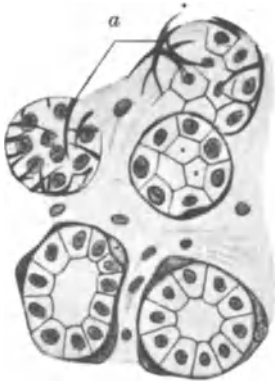


Abb. 12a. Aus der lactierenden Milchdrüse einer Frau, BENDAS Muskelfibrillenfärbung Seibert Ok. III Obj. V, etwa 540/1. a Flächenansicht der Muskelzellen und ihrer Fortsätze. Nach BERTKAU 1907, Fig. 6.

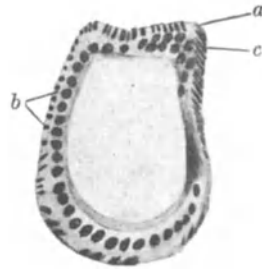


Abb. 12b. Aus der lactierenden Milchdrüse einer Frau, BENDAS Muskelfibrillenfärbung, Zeiss homog. Imm. 2 mm. Apert. 1,04, Komp. Ok. 6, etwa 720/1. Milchgang bei a schräg, im übrigen quer geschnitten; b Querschnitte; c Flächenansicht der Muskelfasern. Nach BERTKAU 07, Fig. 7.

die fraglichen Zellen nicht der Membr. propria der Drüsenschläuche selbst angehören, sondern der Innenfläche einer strukturlosen Membr. propria anliegen, sich also nach außen vom Epithel befinden. Sie sind von ihm auch zum erstenmal gründlich abgebildet und beschrieben als sternförmige, verästelte oder spindelförmige Zellen, die als glatte Muskelfasern gedeutet werden. LACROIX (1894) gelang es mit einer besonderen Methode, das Netzwerk dieser verästelten Zellen in der Milchdrüse schwangerer Frauen deutlich darzustellen. Sie bilden an dem tieferen Teil der Drüsengänge ziemlich regelmäßig runde Maschen. Nach den Ausführungen zu sind die Maschenräume in die Länge gezogen, ebenso auch die Zellen mit ovalen, stark färbbaren Kernen. Die Ausläufer der Zellen sollen einen besonderen Glanz und eine zarte fibrilläre Struktur besitzen. Wenn auch eine Contractilität dieser Zellen nicht nachgewiesen ist, so darf sie doch angenommen werden. BENDAS Schüler BERTKAU (1907) bediente sich ebenfalls einer besonderen Färbungsmethode, um die fraglichen Zellen als Muskelemente deutlich nachzuweisen. Er zeigte sie auf Querschnitten durch Alveolen sezernierender Drüsen (Abb. 12a und b) als schmale sichelförmige Gebilde und kam bezüglich ihrer Form zu ähnlichen Ergebnissen wie LACROIX (1894). BROUHA (1905) beobachtete zwar, daß die Basalzellen der jungfräulichen Milchgänge sich im Verlauf der Schwangerschaft in die Länge strecken und diskontinuierlich werden, aber er sieht in ihnen nicht

wirkliche glatte Muskelzellen, wenn sie auch contractil sein mögen. Die Membr. propria hält er für keine selbständige Bildung, sondern für eine Hülle von feinen Bindegewebsfibrillen mit platten Kernen. Manche Autoren bringen die verästelten Zellen in nähere Beziehungen zur Membr. propria und auch zu den umgebenden Bindegewebsbündeln (KOLESSNIKOW 1877, STICKER 1899 in einer sehr eigenartigen, oft nicht verständlichen Arbeit, BIZZOZERO und OTTOLENGHI 1900). Nach RAUBER (1879) liegt außen und innen von der Membr. propria eine Endothelschicht. Mehrere Lagen platter, konzentrischer verästelter Zellen will JAKOWSKI (1880) um die Drüsenschläuche gesehen haben. BERKA (1911a) fand an den menschlichen lactierenden Drüsen Korbzellen weder innerhalb der Membr. propria noch nach außen oder innen davon. KURU (1909) glaubt die sogenannten Korbzellen von den die Drüsenschläuche umspinnenden Capillaren ableiten zu können.

Das von ZOCHER (1869) beschriebene System glatter Muskulatur, das die ganze Milchdrüse durchsetzen soll, hat mit den sogenannten myoepithelialen Bildungen nichts zu tun und hält gegenüber den modernen Untersuchungsmethoden nicht stand.

Die funktionellen Beziehungen zwischen Epithel und Bindegewebe beim Wachstum auch der funktionierenden Milchdrüse wurde von BENEKE (1903) näher erörtert. Die Annahme von LANGER (1851), daß die während der Schwangerschaft sich vermehrenden Milchgänge aus dem Bindegewebsstroma entstehen und daß durch Verschwinden des letzteren, zugleich mit der Ausbildung von reichlicherem Fettgewebe, die Drüse in Lappen und Läppchen zerfällt, hat nur noch historische Bedeutung.

Das Bindegewebe des Drüsenläppchens nach außen von der Membr. propria ist sehr zellreich, besonders am Anfang bis um die Mitte der Schwangerschaft (BERKA 1911). Das Infiltrat betrifft namentlich die Umgebung der Gefäße und der wachsenden Drüsenschläuche. Außer Capillarendothelien, die der Außenseite der Membr. propria der Drüsengänge und Alveolen dicht angelagert sind, finden sich vorwiegend Lymphocyten (kleinste, größere und größte „von Plasmazellengestalt“ BERKA 1911). Sie stehen in nahen Beziehungen zu Gefäßen und bilden sich wohl nicht in loco, sondern werden zu- und abtransportiert. Die lymphocytären Zellen wirken auflockernd auf das Bindegewebe zur Bildung neuer Alveolen (UNGER 1898, BERKA 1911 a). Bedeutend vermehrt ist auch die Menge der Fibrocyten. Überall finden sich Mastzellen (LOURÉ 1901), auch in den regionären Lymphknoten. Sie haben Beziehungen zu eosinophilen Zellen, aber nicht zum Fetttransport und zu Colostrumkörperchen (s. unten). Polymorphkernige neutrophile Leukocyten sind nicht vorhanden, weder im Parenchym der Drüse noch in den regionären Lymphknoten. Auch im Stützbindegewebe sind sehr zahlreiche Lymphocyten aufgetreten. Auch Mastzellen sah hier UNGER (1898).

In der zweiten Hälfte der Schwangerschaft vergrößern sich die Drüsenfelder weiter unter stärkerer Abgrenzung der Endbläschen. Die die Läppchen trennenden Septen des Stützbindegewebes werden schwächer, ihr zelliges Infiltrat nimmt ab, und sie enthalten nur noch größere Milchgänge und größere Gefäße. Gegen Ende der Schwangerschaft sind die Zellen des Infiltrates größtenteils verschwunden. Ihre Verringerung ist individuell verschieden. Vorwiegend handelt es sich dabei um Lymphocytenformen, auch um Mastzellen. Die Fibrocyten bleiben reichlicher erhalten. In der Zeit des Stillens fand hier BERKA (1911 b) auch Eosinophile.

Eine sehr eingehende Beschreibung der zelligen Infiltration des Bindegewebes der Milchdrüse von Schwangeren und Puerperis lieferte neuerdings GRUBER (1924) in wesentlicher Übereinstimmung mit BERKA (1911). Die auch bezüglich der Farbreaktion genau geschilderten Zellen des peri- und intralobulären gefäßreichen Bindegewebes waren im wesentlichen Lymphzellen untermischt mit Plasmazellen. Sie lagen teils sehr nahe den feinen Gefäßen, teils unabhängig davon. Außerdem fand GRUBER (1924) ein- und rundkernige Wanderzellen, manchmal mit feinwabigem Cytoplasma und verstreute Mastzellen. Eosinophile waren sehr spärlich. Polymorphkernige Leukocyten fehlten fast ganz.

BERKA betont, daß bei Tieren, z. B. bei *Cavia*, das Schwangerschaftsinfiltrat der Milchdrüse ganz anders ist als beim Menschen. Hier waren reichlich Eosinophile und nur sehr wenig Mastzellen vorhanden. (Beim Kaninchen vgl. MAXIMOW 1925).

Zahlreiche ältere Angaben über den Zellgehalt des Milchdrüsenbindegewebes während der Schwangerschaft sind von BIZZOZERO und OTTOLENGHI (1900) zusammengestellt. Sie

betreffen namentlich auch das Vorkommen von Mastzellen und Eosinophilen in tierischen Drüsen. UNGER (1898) fand Mastzellen in größerer Zahl auch im Fettgewebe hinter der Drüse. Sie nehmen in den letzten Monaten der Schwangerschaft zu und sollen am zahlreichsten sein, wenn Milch schon gebildet, aber noch nicht entleert wird. Ihr Vorkommen wurde entschieden bestritten durch HOHLFELD (1907) und BERKA (1911b). Kernteilungsfiguren in den Bindegewebszellen wurden von BIZZOZERO und VASSALE (1887) beobachtet. BRUGNATELLI (1913, 1914) schilderte sehr eingehend im Zwischengewebe der Milchdrüse schwangerer Frauen und auch in der Warze verschiedene Zellen mit Granulis und Einschlüssen von sehr verschiedenen Farbreaktionen, Mastzellen, Mastzellen mit Fettkörnchen und Zellen ausschließlich mit Fetttropfchen (vgl. dazu auch CORSY 1925). Er schrieb diesen Zellen, die er von der Adventitia herleitete, innere Secretion zu, ähnlich den Zwischenzellen des Hodens. GRUBER (1921) lehnte diesen Gedanken durchaus ab.

Fetttropfchen kommen nach BERKA (1911) nur ganz vereinzelt als kleinste Granula in Bindegewebszellen vor.

Die Menge elastischer Fasern ist in den Milchdrüsen schwangerer Frauen sehr verschieden, anscheinend ohne direkte Beziehung zum Schwangerschaftsstadium. Meist finden sie sich in der näheren Umgebung röhrenförmiger Abschnitte, fast nie zwischen den Endbläschen.

## 8. Absonderungserscheinungen.

Mit der Bildung von Secret zusammenhängende gewebliche Veränderungen zeigen in geringerem Grade die Milchgänge beim Neugeborenen, Knaben wie Mädchen (Abb. 13), ferner vereinzelt von Jungfrauen und jungfräulichen Tieren

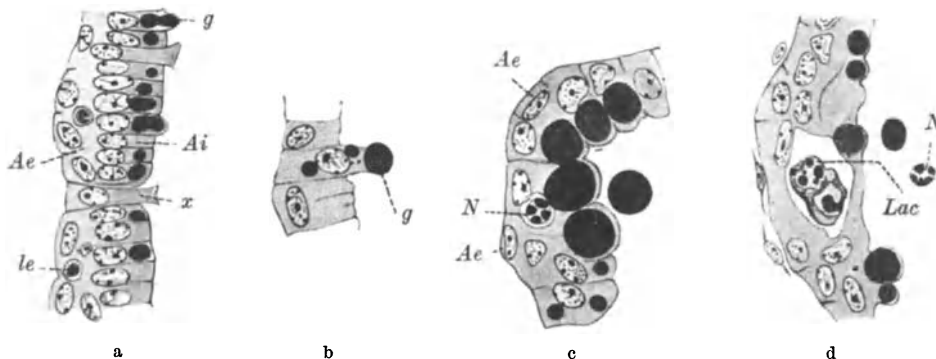


Abb. 13 a—d. Aus der Milchdrüse eines reifen Neugeborenen. FLEMMINGSche Lösung, Leitz Apochr. 2 mm. *Ae* äußere Epithelschicht; *Ai* innere Epithelschicht; *le* Leukocyt; *g* Fetttropfen; *x* Zelle, die eben einen Fetttropfen ausgestoßen hat; *N* NISSENSche Körperchen; *Lac* Lacune. Nach BROUHA 1905, Taf. 19, Fig. 31—34.

(BARFURTH 1882, KURU 1909, ANCEL und BOUIN 1911, LITTEN 1926), in vollem Umfang erst die Milchdrüsen während der Schwangerschaft und in der Säugeperiode nach der Geburt des Kindes. Die dabei beobachteten Erscheinungen sind am besten im Zusammenhang zu behandeln.

Über die Art der Absonderung in den Zellen der Milchdrüse sind im Laufe der mikroskopischen Forschung, Hand in Hand mit deren Fortschreiten, sehr verschiedenartige Anschauungen geltend gemacht worden. Am besten sind sie in drei Gruppen zu sondern (BIZZOZERO und OTTOLENGHI 1900). Nach der ältesten Auffassung (VIRCHOW 1858, KÖLLIKER 1852[?]) sollte die Milch durch fettige Entartung der Epithelzellen entstehen, die fortwährend ersetzt würden. Dieser Ansicht schlossen sich noch wenige Forscher in der folgenden Zeit an (FÜRSTENBERG 1868, KEHRER 1871, COEN 1888, KEIFFER 1902, GUILLEBEAU 1916 [?]). Neuerdings ist sie in den Lehrbüchern mit wenigen Ausnahmen (SZYMONOWICZ-KRAUSE 1924, CORNING 1925) völlig verschwunden.

Ganz allein bleibt RAUBER (1878/1879) mit dem Versuch, die Milch als das

Produkt der Degeneration und Zerstörung von Leukocyten und Lymphocyten zu erweisen. Mit der Arbeit von PARTSCH (1880), welche unter Führung von HEIDENHAIN die Ansicht RAUBERS entschieden bekämpfte, beginnt eine neue Periode in der Auffassung der Milchabsonderung. Sie geht dahin, daß die Milch von den Epithelzellen abgesondert wird. Dieser Ansicht hängen fast alle neueren Forscher an, obgleich im einzelnen noch sehr erhebliche Meinungsverschiedenheiten bestehen. Einen Übergang zwischen älterer und neuerer Anschauung lieferte SCHMIDT (1877) mit der Darstellung, daß die Epithelzellen zwar die Alveole ausfüllen, bei der Bildung von Fett aber nicht zugrunde gehen, sondern dieses als Secret ausstoßen

Bereits in frühen Stadien der Schwangerschaft wurden Zeichen der Absonderungstätigkeit in den Epithelzellen festgestellt. Gegen den Zeitpunkt der Geburt werden sie immer lebhafter. Es handelt sich um das Auftreten von Fetttröpfchen in den Zellen (JAKOWSKI 1880, STEINHAUS 1892, SZABÓ 1896, UNGER 1898, BERKA 1911a), deren Cytoplasma im übrigen meist als feinkörnig beschrieben wird. Daneben wurden aber auch größere Granula nach der ALTMANNschen Methode nachgewiesen, die sich später zu Fäden und Stäbchen umgestalten (STEINHAUS 1892, DUCLERT 1893, UNGER 1898), oder sogenannte Secretvacuolen und Secretkugeln in wechselnder Form, Größe, Zahl, Lage (ARNOLD 1914). Die Zellen enthalten bisweilen, aber nicht häufig (ARNOLD 1914), zwei oder auch mehrere Kerne. Die Kerne werden im Lauf der Schwangerschaft größer, heller und umschließen wenige (drei bis fünf) Nucleolen. Mitosen kommen während der Schwangerschaft vor, scheinen aber zu verschiedenen Zeiten, vielleicht auch bei verschiedenen Tieren, an Häufigkeit zu wechseln (ANCEL und BOUIN 1911, ARNOLD 1914). Feinste Fetttröpfchen treten meist im inneren Abschnitt der Epithelzellen auf, der kuppelartig in die Lichtung vorspringen kann (STEINHAUS 1892). Die Fetttröpfchen werden bereits in der schwangeren Drüse teilweise in das Lumen des Milchganges entleert durch Contraction des Cytoplasmas (UNGER 1898). Das Auftreten von Fransen am inneren Zellrand wurde von SPAMPANI (1899) bestritten. Nur ausnahmsweise erfolgt fettige Degeneration der ganzen Zelle (UNGER 1898). Degenerative Vorgänge an Kern und Zelleib brachte BROUHA (1905) in Beziehung zur Bildung von Colostrumkörperchen.

Sehr viel eingehender sind die Untersuchungen über das Verhalten der Milchdrüsengänge und Alveolen während des Säugens, also auf der Höhe der Absonderungstätigkeit. Wenn auch die neueren Forscher übereinstimmend der Ansicht sind, daß die Milch nicht durch nekrobiotische Zerstörung der Zellen, sondern durch einen vitalen Absonderungsprozeß erzeugt wird, so bestehen doch im einzelnen noch zahlreiche Meinungsverschiedenheiten, die nicht allein auf verschiedenartiges Untersuchungsmaterial und Unvollkommenheit der Technik zurückzuführen sind. Wir können die Autoren in zwei Gruppen teilen: Die einen nehmen an, daß bei dem Secretionsprozeß und namentlich der Ausstoßung des Secretes Zellbestandteile verloren gehen, also die Secretion mit einer partiellen Nekrobiose einhergeht (PARTSCH 1880, HEIDENHAIN 1880, NISSEN 1886, FROMMEL 1892, STEINHAUS 1892, DUCLERT 1893, MICHAELIS 1898, LIMON 1902, BROUHA 1905), die anderen lassen die Milch von den Epithelzellen gebildet werden, ohne daß auch nur Teile der Zellen dabei zerstört werden (LANGER 1871, SCHMID 1877, BIZZOZERO und VASSALE 1887, KADKIN 1890, vor allem BENDA 1893, UNGER 1898, BERTKAU 1907, HOVEN 1912). Auch hier gibt es aber vermittelnde Stimmen, die zwar die Milch in der Hauptsache durch einen Secretionsprozeß entstehen lassen, aber daneben einen umfangreichen Untergang von ganzen Zellen (evtl. unter Fettbildung) durch gesteigerte Inanspruchnahme oder von Zellteilen durch starkes Saugen als regelmäßigen Befund ansehen (OTTOLENGHI 1899, BROUHA 1905, ARNOLD 1914).

Um die eine oder andere Ansicht zu begründen, wurden verschiedene Punkte besonders ins Auge gefaßt, die einzeln zu besprechen sind. Zunächst die Form und Höhe der Zellen in ihren Beziehungen zum Secretionsstadium und zur Füllung der Alveolen. Alle Untersucher sind darin einig, daß Form und Höhe der Zellen beträchtlichen Schwankungen unterliegen zwischen hohen Cylinderzellen, die, kuppelförmig ihre Nachbarn überragend,



in die Lichtung einzeln vorspringen können (Abb. 14), und ganz flachen Elementen, die die Alveolen auskleiden, ohne sich scharf voneinander abzugrenzen. Die ersten genaueren histologischen Angaben rühren von PARTSCH (1880) her. Er glaubte nachgewiesen zu haben, daß die Zunahme der Zellhöhe in stark durch das Saugen beanspruchten Drüsen teilen nur der reichlicheren Bildung von Secret dient und unabhängig vom Füllungs zustand der betreffenden Gänge und Alveolen ist. Ihm schlossen sich an: HEIDENHAIN (1880), DUCLERT (1893), TRICOMI-ALLEGRA (1901) und LIMON (1902). Dagegen wurde zuerst von BIZZOZERO und VASSALE (1887) die Ansicht vertreten, daß die Höhe der Milchdrüsenepithelien vom Füllungs zustand der Alveolen und nicht von dem Absonderungsstadium der Zelle abhängig sei. Sie fanden in engen Alveolen hohes, im weiten Drüsenbläschen plattes Epithel. Ihnen schlossen sich an MORI (1892), BENDA (1893), UNGER (1898), mit einiger Einschränkung auch MICHAELIS (1898). Wahrscheinlich sind beide Auffassungen berechtigt, indem die Zellhöhe teils von ihrer Füllung mit Secret, teils von der Dehnung des Acinus und dem Contractionszustand seiner Wand abhängt (BROUHA 1905, ARNOLD 1914).

Viele Untersucher machten Angaben über Mehrkernigkeit hoher Epithelzellen der Milchgänge und Bläschen, die zwei bis drei Kerne einschließen können (HEIDENHAIN 1880, BIZZOZERO und VASSALE 1880, DUCLERT 1893, LIMON 1902, HOVEN 1912). UNGER (1898) und ARNOLD (1914) sahen nur selten mehrkernige Zellen und glauben, wie auch BENDA, daß solche Bilder auf Täuschungen durch die Schnitttrichtung oder Faltungen zurückgehen. OTTOLENGHI (1899) zeigte, daß zweikernige Zellen bei manchen Tieren häufiger sind.

Sehr lebhaft wurde die Frage erörtert, ob und in welcher Weise bei der Secretion Kerne zugrunde gehen. Einen regelmäßigen und umfangreichen Zerfall von Kernen als wesentlichen Bestandteil des Secretes (Eiweiß der Milch) nahmen an: HEIDENHAIN (1880), NISSEN (1886), MICHAELIS (1898), OTTOLENGHI (1899). Bei dem Untergang der Kerne wurden sehr verschiedene Möglichkeiten in Betracht gezogen (Karyolyse, Karyorhexis, Pyknose, Auflösung innerhalb der Epithelzelle oder Ausstoßung aus derselben). Grundlegend wurden die Beschreibungen von NISSEN (1886). Die nach ihm benannten NISSENSCHEN Körper wurden von den folgenden Untersuchern sehr verschieden bewertet. Sie scheinen bei verschiedenen Tierarten verschieden häufig zu sein (BIZZOZERO und VASSALE 1887). Ihre Beziehung zur Secretion ist keineswegs erwiesen (OTTOLENGHI 1899). Offenbar sind sie sehr verschiedener Herkunft, Bruchstücke von Kernen oder Zellen, aus dem Epithel wie von Wanderzellen (MORI 1892, SPAMPANI 1899), vielleicht auch Kunstprodukte (BENDA 1893). BROUHA (1905) läßt nur Chromatinkörnchen aus dem Kern ausgestoßen werden. Keine nennenswerte Zerstörung von Kernen findet statt nach den Anschauungen von BIZZOZERO und VASSALE (1887), DUCLERT (1893), BENDA (1893), SZABÓ (1896), UNGER (1898), TRICOMI-ALLEGRA (1901), LIMON (1902), HOVEN (1912), ARNOLD (1914).

Das Aussehen der Kerne im Milchdrüsenepithel erschien SZABÓ (1896) charakteristisch für sezernierende Drüsen. Er beschrieb sie als sehr groß, rund mit rundem Nucleolus und kleinen Chromatinkörperchen an der Peripherie. Weitere Schilderungen gaben namentlich UNGER (1898), LIMON (1902), ARNOLD (1914): Letzterer stimmte den Angaben der Voruntersucher zwar im ganzen zu, stellte aber einen großen Wechsel in Größe und Struktur der Kerne fest. Er hält eine gesetzmäßige Beziehung zwischen Aussehen des Kernes und Funktionszustand der Zelle nicht für sicher. Manche Befunde seien auch wohl Kunstprodukte. Das von UNGER (1898) behauptete, wenn auch seltene Vorkommen von Fett in Kernen konnte ARNOLD (1914) nicht bestätigen.

Sehr widersprechend sind auch die Beobachtungen über Kernteilungen. Zahlreiche Mitosen sah nur STEINHAUS (1892), wenige KRAUSE (1881), DUCLERT (1893), OTTOLENGHI (1899), ARNOLD (1914), MAEDER (1922). OTTOLENGHI (1899) glaubt, daß die Häufigkeit der Kernteilung bei verschiedenen Tierarten verschieden ist. TRICOMI-ALLEGRA (1901) fand Mitosen nur in den relativ ruhenden Teilen der Drüse. Amitosen wurden gesehen oder angenommen von NISSEN (1886), MICHAELIS (1898), OTTOLENGHI (1899), LIMON (1902), BROUHA (1905). Nach Ansicht von LIMON schließt sich an die Amitose keine Zellteilung an; sie ist auch keine degenerative Erscheinung, sondern ein Teil des Secretionsvorganges. Zahlreiche Autoren betonen ausdrücklich das Fehlen von Mitosen und Amitosen (HEIDENHAIN 1880, BIZZOZERO und VASSALE 1887, BENDA 1893, STICKER 1899, SPAMPANI 1899), oder das Fehlen von Amitosen neben wenigen Mitosen (ARNOLD 1914, MAEDER 1922).

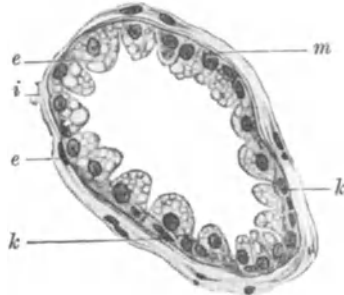


Abb. 14. Eine Alveole der Milchdrüse bei 360/1. *e* sezernierende Epithelzellen; *k* Kerne der Korbzellen; *i* Bindegewebe zwischen den Alveolen; *m* Membrana propria. Nach v. EBNER 1902, Fig. 1251.

Danach darf angenommen werden, daß während der Secretion eine Neubildung von Kernen nicht in dem Maße stattfindet, daß sie für den Secretionsvorgang eine entscheidende Bedeutung besitzt.

Einen sehr breiten Raum nehmen naturgemäß die Auseinandersetzungen über die Struktur des Zellkörpers ein. Schon frühzeitig wurden in den Zellen feinere und gröbere fibrilläre oder lamelläre Strukturen (RAUBER 1878, 1879, BIZZOZERO und VASSALE 1887, STEINHAUS 1892, BENDA 1893) oder körnige bzw. tropfige Bildungen beschrieben und namentlich im Anschluß an ALTMANN (1894) eingehend mit verschiedenen Färbemitteln untersucht (STEINHAUS 1892, DUCLETT 1893, MICHAELIS 1898, UNGER 1898, OTTOLENGHI 1899, 1900). Besonders eingehend und wichtig sind aus neuester Zeit die Untersuchungen von LIMON (1902), BROUHA (1905), ARNOLD (1914), DOUBROW (1925). LIMON schilderte ausführlich (Abb. 15) im basalen Abschnitt der Zellen basisch färbbare Fäden, stärker lichtbrechend als das übrige Cytoplasma, zur Seite der Kerne in sehr wechselnder

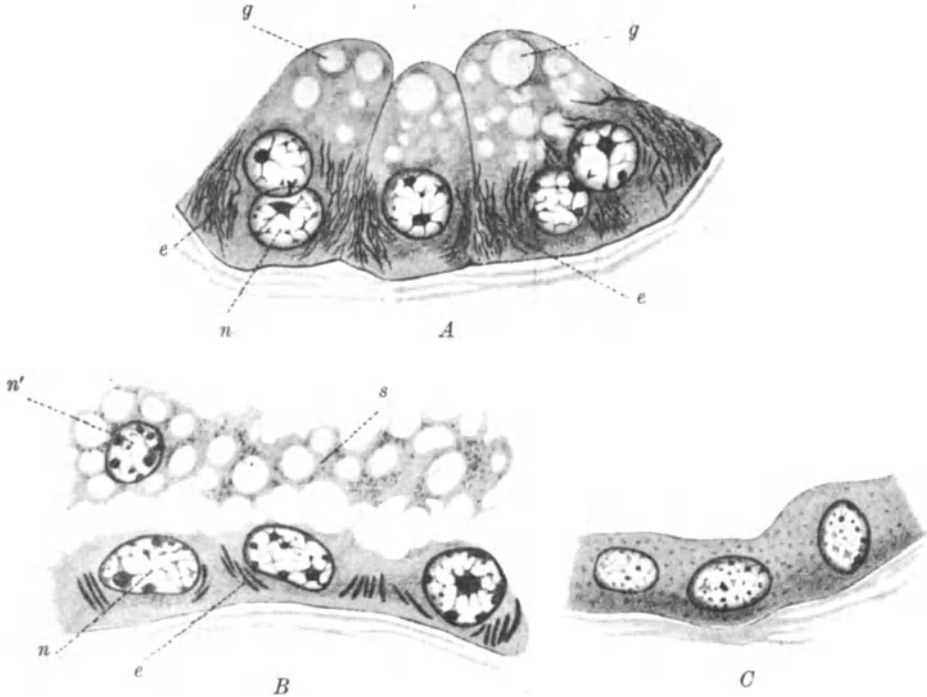


Abb. 15. Epithel aus der Milchdrüse des Meerschweinchens. *A* Stadium der Absonderung: *n* Kern, *g* Fetttröpfchen, *e* ergastoplastische Fäden. *B* Stadium der Ausstoßung: *s* Secret, *n'* ausgestoßener Kern. *C* Stadium der Rückbildung. Nach LIMON 1902, Taf. 1, Fig. 1—3.

Zahl und Form. Er schreibt diesen ergastoplastischen Bildungen eine wichtige Rolle bei der Secretbildung zu, worin ihm BROUHA (1905) nur zweifelnd zustimmt. Stäbchen sowohl wie Körnchen bemerkten BROUHA und ARNOLD (1914) in den sezernierenden Epithelzellen als Vorstufen des Secretes, zu denen sich weiter Fett in Form von Tröpfchen oder Körnchen gesellt. Diese Bildungen wurden namentlich von ARNOLD (1914) sehr genau untersucht und beschrieben.

Als Sitz der Secretbildung wurde anfangs der innere, dem Lumen benachbarte Teil der Zellen angesehen (PARTSCH 1880), dann zuerst durch BENDA (1893) betont, daß die ganze Zelle an der Secretion sich beteiligt. Ihm schlossen sich in gründlichen Untersuchungen ANGER (1898) und vor allem LIMON (1902), BROUHA (1905), HOVEN (1911) und ARNOLD (1914). Letzterer schildert das Cytoplasma der ruhenden lebenden Zelle als gleichmäßig fein granuliert. Am Beginn der Absonderung erscheinen im basalen Zellabschnitt und in der Umgebung des Kernes größere Granula in verschiedener Anordnung oder Stäbchen. Hier finden sich auch die ersten Fetttröpfchen an einzelne Granula, Fadenkörner und Stäbchen oder an Granulagruppen (Mitochondrien) gebunden, die auch an der Eiweißsecretion beteiligt sind. Im weiteren Verlauf des Absonderungsvorganges treten auch im centralen Zellabschnitt Granula auf und in ganz späten Stadien enthalten die

Epithelzellen regelmäßige, scharf abgegrenzte, verschieden große, Fett in wechselnder Menge umschließende Sekretkugeln bzw. ihnen entsprechende Secretvacuolen, meist zwischen Kern und innerer Zelloberfläche, selten basal vom Kern. Nur die größeren Kugeln haben Einfluß auf die Form des Kernes und der Zelle und veranlassen eine Vorwölbung der Zellkuppe in die Lichtung. Die Kugeln enthalten in wechselnder Menge und Verteilung Fett, außerdem unter sehr verschiedenen histologischen Bildern Eiweißsubstanzen. Sie können Kerne und karyolytische Figuren (NISSEN 1886, MICHAELIS 1898, OTTOLENGHI 1900) vortäuschen. Außerdem kommt in den meisten absondernden Zellen auch Fett in Form von Tröpfchen verschiedener Größe und Verteilung vor, wie es auch Secrettropfen nur aus Eiweiß ohne Fett gibt.

Nach der Darstellung von BROUHA (1905) nehmen die Epithelzellen nach dem Absaugen der Drüse an Höhe zu durch Nahrungszufuhr aus den Gefäßen, die nicht mehr durch den Druck der secretgefüllten Alveolen zusammengepreßt sind. Die Zellen wachsen allmählich zu Papillenform heran, und es tritt in ihnen Secret auf. Nach dessen Ausstoßung füllen sich die Lumina mit Secret. Die Zunahme des Alveoleninhalts führt zur Abplattung des Epithels, das schließlich ganz flach wird und nun kein Fett mehr absondert. Da durch die Dehnung der Alveole die Gefäße zusammengedrückt und keine Nahrungsstoffe mehr zugeführt werden, folgt eine Ruheperiode der Zellen bis zum nächsten Absaugen des Alveoleninhalts.

Über die Herkunft des Fettes der Milch stehen sich zwei Meinungen gegenüber. Nach der einen wäre das Fett intracellulär aus Umbildung des Cytoplasmas entstanden (UNGER 1898, MICHAELIS 1898), nach der anderen würde es nur von außen, wahrscheinlich in gelöster Form (Seifenlösungen) zugeführt und durch das Cytoplasma in Fetttropfen umgewandelt (v. BEHRING 1904, BROUHA 1905, ARNOLD 1914, BENOIT 1922). BENOIT glaubt nachgewiesen zu haben, daß bei der weißen Maus typische Fettzellen des tiefen subcutanen Fettgewebes, in welches während der Schwangerschaft die Milchgänge einwachsen, sich in fettbildende Zellen umwandeln, welche aus den vermehrten Blutgefäßen das Material entnehmen, das sie in gelöster Form an die Epithelzellen weitergeben.

Große Bedeutung für die Frage nach der Art der Ausstoßung des Secretes aus der Zelle hat das Aussehen des inneren Zellrandes. Bei weitem die meisten Untersucher haben beobachtet, daß bei der Abgabe des Secretes in die Lichtung der innere Zellrand mehr oder weniger ausgefranst erscheint, sogar mehr oder weniger beträchtliche Teile der centralen Zellabschnitte gleichzeitig mit dem Secret abgestoßen werden (PARTSCH 1880, HEIDENHAIN 1880, FROMMEL 1892, DUCLERT 1893, MICHAELIS 1898, TRICOMI-ALLEGRA 1901, LIMON 1902, BROUHA 1905). Eine bei der Abgabe des Secretes durch Cytoplasmacontraction stets scharfe Abgrenzung der Zelle ohne Verlust von Zellteilen bei diesem Vorgang hat namentlich BERTKAU (1907) im Anschluß an BENDA (1893) und UNGER (1898) sowie an BIZZOZERO und VASSALE (1887) und SPAMPANI (1899) nachzuweisen gesucht. Kuppenbildungen der Zellen, Einschnürungen, Ausfransungen des Zellrandes bleiben nach seinen Versuchen bei sorgfältiger Fixierung aus, sind also Kunstprodukte. Die neuesten Untersuchungen (ARNOLD 1914, SCHIEFFERDECKER 1922) stimmen nicht voll bei. In derselben Alveole kann der freie Zellrand sehr verschiedene Zustände zeigen, die wohl keine Artefakte sind und auf Abstoßung von Zellteilen deuten, wenn auch außerdem geformte und gelöste Secretbestandteile wohl ohne Veränderung der Zellform abgegeben werden können.

Über den Inhalt der Lumina lactierender Drüsen in den verschiedenen Stadien wurden von sehr vielen Untersuchern einzelne Angaben gemacht, die nach der Zeit, dem Zustand der Drüse und der Tierart wechseln. Die letzte sorgfältige Zusammenfassung rührt von ARNOLD (1914) her. Er fand von zelligen Bestandteilen Leukocyten und Lymphocyten in wechselnder Zahl, bisweilen abgestoßene Epithelien und Colostrumkörperchen (siehe S. 140). Freie Kerne waren nicht häufig, meist von einem Plasmasaum umgeben. ARNOLD (1914) faßte sie nicht als ausgestoßene Kerne, sondern als Reste degenerierter Epithelzellen oder Leukocyten bzw. Lymphocyten auf. Endlich fanden sich als Secret Eiweißmassen, fuchsinophile Granula und Fetttropfen, unter denen die größeren überwogen. Die meisten waren einheitlich, manche aber zeigten Andeutungen von Eiweißgehalt.

Keineswegs alle Teile der lactierenden Drüse sind gleichmäßig in Tätigkeit, vielmehr findet man oft besondere Drüsenabschnitte, die nach einer Zeit der Funktion in Ruhe bleiben bis zum Wiederbeginn der Tätigkeit (OTTOLENGHI 1899, auch HEIDENHAIN 1880, JAKOWSKI 1880). MAEDER (1922) fand bei der Ratte ziemlich konstant um funktionierende Drüsen herum einen schmalen, mehr oder weniger kontinuierlichen Streifen von Drüsengewebe, in welchem die Läppchen kleiner, die Acini enger sind, das Secret spärlicher ist oder ganz fehlt. In den Acini sind hier die Zellen höher. MAEDER (1922) schreibt dieser Zone eine besondere morphologische Bedeutung zu. Vielleicht handelt es sich um eine unvollkommen entwickelte Schicht, um Reservealveolen, die nicht regelmäßig zur

Funktion beansprucht werden. Vielleicht ist auch hier die Ernährung weniger günstig. Nach MAEDER (1922) sollen auch andere Drüsen eine atrophisch erscheinende Randzone besitzen.

### 9. Colostrum.

Das Secret, welches die Milchdrüse der schwangeren Frau in der letzten Zeit vor der Geburt des Kindes und unmittelbar nach diesem Zeitpunkt absondert, unterscheidet sich von dem Secret auf der Höhe der Funktion chemisch wie morphologisch. Es wird Colostrum genannt. Ihm ähnlich ist das Secret der Milchdrüse der Neugeborenen und auch das der Frau nach dem Absetzen des Kindes. Bei Frauen, die geboren haben, kann es sich oft lange nach der Beendigung des Säugegeschäftes erhalten. Auch bei Frauen, die nicht Mütter wurden, kann es auftreten, teilweise als Begleiterscheinung von Erkrankungen, besonders im Senium (GÄRDLUND 1917, LITTEN 1926).

Das Colostrum ist von zahlreichen Forschern nach seinen morphologischen Bestandteilen eingehend untersucht und beschrieben worden (CZERNY 1890, BIZZOZERO und OTTOLENGHI 1900, LOURIÉ 1901, WEILL und THÉVENET 1903, BAB 1904, POPPER 1904, HOHLFELD 1907, BERKA 1911b, ARNOLD 1914, GRUBER 1924). Der meist spärliche Gehalt an solchen wechselt zu verschiedenen Zeiten und Funktionszuständen ziemlich stark nach feinerer Beschaffenheit und Zahl. Auch stimmen die Beobachtungen der Untersucher nicht ganz überein über manche Einzelheiten, zumal bei verschiedenen Tieren. Von Einfluß sind auch die Untersuchungsmethoden, namentlich ob das Secret nach dem Auspressen aus der Drüse oder auf Schnittpräparaten durch die konservierte Drüse untersucht wurde.

Am besten unterscheiden wir drei Gruppen von morphologischen Bestandteilen des Colostrum, nämlich: 1. Fetttropfen sehr verschiedener Größe, 2. zellige Elemente, 3. Zerfallsprodukte von solchen, wie z. B. freie Kerne und Cytoplasmaresten.

Unter den zelligen Elementen sind als charakteristisch hervorzuheben die

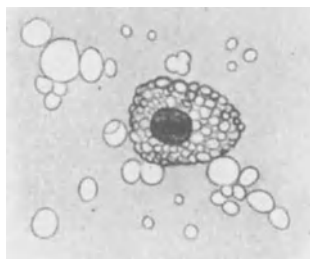


Abb. 16. Gut erhaltenes Colostrumkörperchen, Färbung und Fixierung MAY-GRÜNWARD, eosinsaures Methyleneblau in Methylalkohol. Nach BERKA 1911 b, Fig. 2.

Colostrumkörperchen (HENLE 1841, zuerst von DONNÉ 1837 als *corps granuleux* beschrieben), besonders große, kugelige oder ovale, glänzende Gebilde, die, im frischen Zustand im ausgepreßten Secret untersucht, aus einer sehr großen Menge größerer oder kleinerer Fetttropfen zusammengesetzt zu sein scheinen (Abb. 16), während sie bei der Untersuchung im fixierten Ausstrichpräparat, oder noch besser auf Schnitten durch Drüsen im Colostrumstadium mancherlei wichtige Einzelheiten darbieten. Neben den Col.-Körp. sind vorhanden an zelligen Elementen Leukocyten (POPPER 1904, BERKA 1911 b), Lymphocyten (WEILL und THÉVENET 1903, BERKA 1911b), welche in größerer oder geringerer Menge mit Fett be-

laden sind, selten Epithelzellen der Milchgänge und Alveolen (BERKA), namentlich bei gesteigertem Saugen (ARNOLD 1914) und endlich auch vereinzelt Talgdrüsenzellen (UNGER 1898). Die Formelemente können vorgeschrittene Zerfallserscheinungen (Plasmolyse und Karyorhexis) aufweisen.

Von Einzelheiten im Verhalten der Col.körp. ist schon frühzeitig den Untersuchern aufgefallen, daß sie auf dem heizbaren Objektisch amöboide Bewegungen zeigen (STRICKER 1866). Sie enthalten einen Kern (BEIGEL 1868, HENNIG 1871), der sich mitotisch teilen kann (BIZZOZERO und VASSALE 1887), oder auch mehrere (ein bis drei) ovale oder kugelige, aber auch durch Fetttropfen eingedrückte Kerne (LOURIÉ 1901, POPPER 1904). Eingehende Angaben über die Kernstruktur bringt POPPER (1904). Nach BERKA (1911b)

ist der Kern sehr variabel, meist einfach, rundlich, chromatinreich, identisch mit Lymphocytenkernen, häufig infolge Zerfall (Karyorhexis) ähnlich dem multinucleärer Leukocyten. Manche Kerne fand BERKA (1911b) von Epithelkernen nicht leicht unterscheidbar. Der Zelleib kann nach LOURIE (1901) einen Durchmesser bis zu  $40 \mu$  haben. Sein Aussehen wechselt erheblich. POPPER (1904) unterscheidet danach zwei Hauptformen, nämlich solche, deren Zelleib nur aus einer reichlichen Menge von gekörntem oder wabigem Cytoplasma ohne Fett besteht, und solche, die nur als eine Anhäufung von Fetttröpfchen ohne Cytoplasma und Kern erscheinen. Beide Extreme sind durch Übergänge verbunden, BIZZOZERO (1887) unterschied kleinere Körperchen mit sehr feinen, gelblich gefärbten Fetttröpfchen, die den Kern nicht völlig verdecken, und große Körperchen, die mit kleineren und größeren ungefärbten Fetttröpfchen ( $8-10 \mu$  Durchmesser) dicht gefüllt sind. Die kleineren gelben überwiegen in den Tagen vor der Geburt des Kindes, die großen ungefärbten in den Tagen nachher. BAB (1904) fand das Fett in den Colostrumkörperchen meist in Form größerer Kugeln und Tropfen, während ARNOLD (1914) in Übereinstimmung mit BIZZOZERO (1887) das Vorkommen kleiner Tropfen und sehr oft eine gleichmäßige Granulierung aus feinen und feinsten Fettkügelchen betont. POPPER (1904) führte die gelbliche Färbung auf einen Farbstoff zurück.

Im Cytoplasma der Col.-Körp. wurden zuerst durch COHN (1900) neutrophile Granula nach EHRLICH nachgewiesen. Ausführliche Untersuchungen über die Granulationen nebst Farbreaktionen schilderte dann LOURIE (1901). Die sogenannten Kappen der Col.-Körp. sind wohl verschiedener Herkunft. ARNOLD (1914) deutete sie als Ringe, die bei der Mischung von Fett und Eiweiß entstehen, oder als abgesprengte Zellkuppen, oder als den verdrängten Zelleib der Mutterzelle.

In der Frage nach der morphologischen Bedeutung und Herkunft der Col.-Körp. gehen noch heute die Meinungen auseinander. Besonders wichtig ist, daß die Col.-Körp. immer dann im Secret der Milchdrüse auftreten, wenn die Secretbildung eine unvollkommene ist (OTTOLENGHI 1890). Anfangs wurden die Körperchen für Epithelzellen der Milchdrüse gehalten, die, mehr oder weniger verfettet, in das Lumen fallen und später sich auflösen, also eine noch unvollkommene Art der Milchbildung darstellen (REINHARDT 1847 u. a., vgl. BIZZOZERO und OTTOLENGHI 1900). Auch von einigen neueren Autoren werden die Col.-Körp. noch auf Epithelien der Milchgänge bzw. Alveolen zurückgeführt, wenn auch nicht als Wurzeln der Milchbildung angesehen (HEIDENHAIN 1880, DUCLERT 1893, PALAZZI 1897, POPPER 1904, BAB 1904 [?], BROUHA 1905, GUILLEBEAU 1916). Die Auffassung, daß die zelligen Elemente des Colostrums in der Hauptsache weiße Blutkörperchen seien, wurde zuerst von RAUBER (1879) ausgesprochen. Danach deuteten zuerst BIZZOZERO und VASSALE (1887) die nach dem Absetzen des Säuglings im Alveoleninhalt beobachteten contractilen Zellen als Organe für die Resorption stagnierender Secretes, besonders von Fetttröpfchen, in den Milchdrüsenalveolen und brachten sie in Zusammenhang mit phagocytär tätigen Zellen in verschiedenen Organen des Körpers. Von entscheidender Bedeutung wurden die Untersuchungen von CZERNY (1890). Er ging von Beobachtungen bei der Bildung der Hexenmilch aus und wies durch eine Reihe interessanter Experimente nach, daß die Col.-Körp. mit Fetttropfen beladene Leukocyten sind, die die Fähigkeit haben, das aufgenommene Fett zu zerlegen. Die Leukocyten wandern bei Secretstauung in die Milchgänge ein und besorgen den Rücktransport der aufgenommenen Secretreste in die Lymphknoten. In der folgenden Zeit fanden die Anschauungen von CZERNY vielfältige grundsätzliche Zustimmung (UNGER 1898, MICHAELIS 1898, COHN 1900, WEILL und THÉVENET 1903, LEVY 1903, BAB 1904, HOHLFELD 1907, BERKA 1911b, THOMAS 1913, ARNOLD 1914), aber auch Erweiterungen und Ergänzungen. Zurückhaltend äußern sich LOURIE (1901) und WALLICH (1904).

Bei den Ergänzungen der Lehre CZERNYS (1890) handelt es sich einmal um die Frage, welche Rolle den mononucleären und den polymorphkernigen Wanderzellen zukommt und ferner, ob sie hämatogenen oder histiogenen Ursprungs sind.

Alle neueren Untersucher sind darin einig, daß mononucleäre Wanderzellen bei weitem die Hauptrolle bei der Bildung der Col.-Körp. spielen. Zeitweise sollen nach WEILL und THÉVENET (1903) (auch BAB 1904) polymorphkernige Elemente in größerer Zahl vorkommen, aber nicht prinzipiell verschieden, sondern durch Übergänge verbunden sein. Die meisten Autoren fanden Polynucleäre nur vereinzelt (MICHAELIS 1898, HOHLFELD 1907, BERKA 1911b, THOMAS 1913, ARNOLD 1914, GRUBER 1921, 1924).

Das Durchwandern von Leukocyten und Lymphocyten aus dem interstitiellen Bindegewebe in das Lumen durch das Epithel wurde mehrfach beobachtet (OTTOLENGHI 1899, EGGELING 1899, 1905, BROUHA 1905, BERKA 1911b, ARNOLD 1914). Ein Teil dieser Wanderzellen halten BAB (1904) und HOHLFELD (1907) für hämatogenen Ursprungs, ohne dabei einen teilweise histiogenen Ursprung auszuschließen. GRUBER (1921, 1924) lehnt den von BAB (1904) herangezogenen Vergleich der Colostrumbildung mit einer Entzündung ab; es handelt sich nicht um eine Exsudierung farbloser Blutkörperchen. Die Elemente sind

zum Teil im interstitiellen Gewebe der Drüse, namentlich der adventitiellen Umgebung der Gefäße, entstanden (Histiocyten nach ASCHOFF-KIYONO), zum Teil zugewandert. Nach HAYASHI (1925) und MURAKAMI (1925) sind die Col.-Körp. Histiocyten.

Die Aufgaben und weiteren Schicksale der zelligen Elemente, besonders der Col.-Körp. in der Milchdrüse, sind noch nicht völlig geklärt. Alle Arten von Zellen können in der Lichtung zerfallen (LOURIÉ 1901). ARNOLD (1914) deutete die Befunde an den Zellen als Stadien der Fettumsetzung und Fettaufnahme sowohl durch Phagocytose wie durch Synthese. Nach LOURIÉ fanden sich niemals Col.-Körp. zwischen den Epithelzellen, und auch BERKA (1911b) hält ein Durchwandern der fettbeladenen Col.-Körp. durch die Mamma für unwahrscheinlich und unerwiesen. Er fand niemals im Stroma der Drüse fetterfüllte Lymphocyten, überhaupt niemals Fett in den Zellen des Stroma mit Ausnahme ganz seltener kleiner, spindelförmiger Bindegewebszellen vom Typus der Adventitiazellen, die mit staubförmigem Fett gefüllt waren. Dem gegenüber stehen die Beobachtungen EGGE-

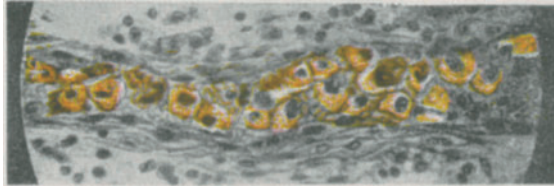


Abb. 17. Colostrumzellen im Innern eines kleinen Blutgefäßes auf dem Fettücktransport, aus der Mamma einer Wöchnerin. Winkel 7 a, Ok. 3. Nach GRUBER 1924, Fig. 9.

LINGS (1899, 1905) von fettbeladenen, damals als Mastzellen bezeichneten, Gebilden zwischen den Epithelzellen und im Stroma der Drüse bei *Echidna* und einer Colostrumzelle im Epithel und anderer fettbeladener Zellen im Stroma bei *Hypsiprymnus* und *Phalangista*. Vor allem aber sah GRUBER (1924) in einem günstigen Fall beim Weibe Col.-Körp. sehr deutlich in präcapillaren Blutgefäßen (Abb. 17). Danach ist anzunehmen, daß die in die Lichtung eindringenden Wanderzellen die Aufgabe haben, überflüssige, teils gelöste, teils körnige bzw. tropfige Stoffe aufzunehmen, zu zerlegen und fortzuschaffen. Der Abtransport der secretgefüllten Zellen kann unmittelbar durch das Epithel auf den Wege der Lymph- oder Blutbahn zu Lymphknoten, Milz oder Leber geschehen (GRUBER 1924). Es kann aber auch durch die Tätigkeit der Lymphocyten das Fett wieder in ähnliche unsichtbare Form zurückgeführt werden, wie beim Antransport (BERKA 1911b). Den Zellreichtum des interstitiellen Bindegewebes der Colostrumdrüse sieht GRUBER (1924) als ein Zeichen für Wiederverwendung der abgefangenen und abgeführten Milchstoffe an.

## 10. Rückbildung der Milchdrüse nach beendeter Lactation.

Nach dem Absetzen des Kindes verändert sich, wie bereits erwähnt, das Secret der Milchdrüse und gleicht in seinem morphologischen Verhalten dem Secret vor Beginn des Säugegeschäftes, es wird zum Colostrum.

Die Veränderungen der Drüse selbst wurden zuerst von LANGER (1851, 1871), in ihren größeren Zügen weiter von BIZZOZERO und VASSALE (1887), DUCLERT (1893), MICHAELIS (1898), ANCEL und BOUIN (1911), MAEDER (1922), ERNST (1925), dann besonders genau von BERKA (1911 a) an menschlichem Material beschrieben. Anfangs werden die Endbläschen der Drüsengänge durch Secretstauung gedehnt, und zwar stellenweise so stark, daß benachbarte Acinuswände zugrunde gehen und durch Verschmelzung mehrerer Acini größere Hohlräume entstehen (Abb. 10). Dann beginnt, wohl unter der Wirkung der Colostrumzellen, das Secret zu schwinden. Die Lichtung wird immer kleiner und geht endlich ganz verloren. In den Epithelzellen der Acini und im Lumen der Milchgänge können Fetttropfchen oft lange erhalten bleiben. Je mehr die Lichtung schwindet, um so mehr platten sich die Epithelzellen ab und rücken zusammen zu einem central gelegenen Haufen von Zellen und Kernen. Es schwindet dann die Membr. propria und der scharfe Kontur des Bläschens. An Stelle der verschwundenen Epithelzellen finden sich nur noch einige Fetttropfchen und schließlich geht jede Spur der Endbläschen verloren. Von den Milchdrüsenläppchen erhalten sich nur noch Reste in der

Gestalt von Milchgängen. LANGER (1851) bemerkte, daß die Rückbildung der Drüsenbläschen sowie der Endverzweigungen der Milchgänge zuerst und stärker in der Peripherie des Drüsenkörpers einsetzt und danach in langsamerer Weise auch in dessen Centrum sich verbreitet.

Über die feinsten Einzelheiten im Bau der sich rückbildenden Milchdrüsenepithelien berichtete LIMON (1902) nach Untersuchungen am Meerschweinchen. Er fand hier die Zellen niedrig, scharf abgegrenzt gegen das Lumen, aber nicht an den Seiten, mit einem runden oder ovalen Kern von ganz anderem Aussehen als während der Secretion. Die Kernmembran war weniger deutlich, das Chromatin feinkörnig und gleichmäßig verteilt, kein Nucleolus vorhanden. Amitosen und Kerndegenerationen fehlten. Das Cytoplasma erschien ganz homogen, Basalfilamente fehlten.

MAEDER (1922) entnahm aus seinen Beobachtungen bei Ratten, daß die Milchabsonderung nach der Beendigung des Säugens individuell zu verschiedenen Zeiten aufhört und daß sich darin auch einzelne Abschnitte der Drüse verschieden verhalten. Die gesamte Involution der Drüse unterliegt großen Schwankungen bei verschiedenen Tieren und in verschiedenen Teilen derselben Drüse. Möglicherweise hängt dies zum Teil mit dem Geschlechtszyklus zusammen.

Das intralobuläre Bindegewebe nimmt zu und erfährt eine neuerliche Infiltration, wie zur Zeit des Beginnes der Schwangerschaft, nur in geringerem Grade. Nach dem Untergang der Epithelzellen verliert sich die Infiltration wieder zum größten Teil und bleibt nur um die Milchgänge herum erhalten, charakteristisch für die Stellen, auf welchen früher Alveolen waren und als Ausgangspunkt für eine Zellwucherung bei neuerlicher Schwangerschaft (BERKA 1911 a). Sie bereitet neues Gewebe vor und dient dem Zu- und Abtransport von Material (Bildung von Colostrumzellen). Die derben Bindegewebssepten zwischen den Drüsenläppchen nehmen an Breite wieder zu, teils durch Ausdehnung nach dem Nachlassen der durch die vergrößerten Läppchen hervorgerufenen Kompression, teils auch durch Neubildung von Gewebe. Das Verhalten des elastischen Gewebes zeigt in der sich rückbildenden Drüse nichts Charakteristisches.

## 11. Ruhende Brüste von Frauen, die geboren haben.

Nach TH. KÖLLIKER (1880) hat in neuerer Zeit nur BERKA (1911 a) das Verhalten der Brustdrüse bei Frauen, die geboren haben, näher untersucht. Er stellte fest, daß die Rückbildung der Drüse nach dem Absetzen des Kindes eine vollständige sein kann, d. h. bis zum Zustand der jungfräulichen Brust zurückführt, oder eine unvollständige, derart, daß die Milchdrüse sich ähnlich darstellt, wie zur Zeit des Puerperium. Sie zeigt dann noch stellenweise typische Drüsenläppchen mit Endbläschen. Der Zustand mangelhafter Involution findet sich nach mehrfachen, rasch aufeinander folgenden Schwangerschaften, namentlich bei älteren Frauen. Hier wurde auch ein größerer Reichtum an elastischem Gewebe festgestellt, nicht nur in der Umgebung der Milchgänge und größeren Gefäße sowie in den interlobulären Bindegewebssepten, sondern auch im zellreichen intralobulären Bindegewebe.

## 12. Milchdrüse im Klimakterium und Senium.

Im Klimakterium bildet sich nach LANGER (1851) und ZOCHER (1869) das Drüsengewebe zurück bis auf eine Anzahl weiter, variköser, am Ende kolbig angeschwollener Gänge. Das Fettgewebe der Drüse ist oft vermehrt. Eingehender ist die neueste Darstellung von BERKA (1911 a). Er fand das Drüsengewebe bei Greisinnen fast nur aus Milchgängen bestehend. Gelegentlich waren aber auch noch spärliche Acini mit einschichtigem Epithel und regelmäßiger Aneinanderlagerung zu sehen. Sie blieben erhalten infolge unvollständiger Involution und zeigten im einzelnen verschiedenes Aussehen, teilweise noch Fett in den Epithel-

zellen und ein wechselndes Verhalten der Lichtung. Manchmal bot das Epithel Proliferationserscheinungen, Mehrschichtigkeit des Epithels der Milchgänge, Teilung des Lumen in Unterabteilungen, Verlust des Lumen, starke Vergrößerung der Alveolarepithelien — Übergangsbilder zu pathologischen Zuständen.

Das Bindegewebe, sowohl das intralobuläre wie das interlobuläre, verhält sich im Senium ähnlich wie in jugendlichen und schwangeren Drüsen. Das elastische Gewebe ist aber stark vermehrt, besonders in der Umgebung der Milchgänge (vgl. auch KURU 1909 u. RIEDEL 1925). BERKA (1911a) hat gefunden, daß seine Menge vom Schwangerschaftsstadium unabhängig ist und eher Beziehungen zum Alter der Frau aufweist. Es scheint auch mit der Zahl der Schwangerschaften zuzunehmen und damit gehen fortschreitende degenerative Veränderungen des Gewebes Hand in Hand, die ihren höchsten Grad im Alter erreichen. Damit stimmt auch RIEDEL (1925) überein. Die Vermehrung des elastischen Gewebes in der Milchdrüse ist wohl weniger als eine Zweckmäßigkeit, sondern vielmehr als eine Minderwertigkeitserscheinung aufzufassen (BERKA 1911a).

### 13. Brustwarze und Warzenhof.

Die mehr oder weniger vorragende Brustwarze, *Papilla mammae*, ist von einem etwa kreisförmig begrenzten Hof, *Areola mammae*, von wechselnder Breite umgeben, dessen Haut sich von der umgebenden Brusthaut ziemlich scharf absetzt durch stärkere Pigmentierung und besonders zarte Beschaffenheit. Die Haut der Warze und im geringeren Grade des Warzenhofes ist mehr oder weniger runzlig, abhängig vom Contractionszustand der Muskulatur dieser Teile. BAUER (1916) fand die Epidermis männlicher Mamillen doppelt und dreifach höher als die weiblicher. Besonders zart und niedrig war sie bei stillenden Frauen. Andererseits aber stellte er fest, daß die Verhornung bei Frauen stärker war als bei Männern und Kindern. Hohe einfache oder auch zusammengesetzte Papillen der Lederhaut greifen in die Epidermis ein. Im Warzenhof finden sich einzelne, meist zarte Haare und eine wechselnde Zahl von kleinen Höckerchen, vorwiegend in der Peripherie.

Ausführlichere Angaben über den Bau der Brustwarze finden sich bei BAUER (1916), BRACK (1924) und SEITZ (1925). BRACK unterschied drei Altersstadien, die kindliche Warze bis zur Pubertät, die reife und endlich die senile Warze. In der kindlichen Warze ist der drüsige Anteil unbedeutend gegenüber dem Zwischengewebe. Die Milchgänge haben ein feines, rundliches Lumen, Milchsinus fehlen. Das Zwischengewebe ist zunächst feinfaserig, kernreich, wenig differenziert. Erst im 3.—5. Lebensjahr soll eine Weiterdifferenzierung, deutlichere Sonderung von Bindegewebe und glatter Muskulatur erfolgen. Letztere ist entweder pericanaliculär um die Milchgänge angeordnet oder interstitiell im Zwischengewebe verteilt. Bis zur Pubertät bleibt in der Brustwarze Bindegewebe in wenig differenziertem Zustand erhalten. Sehr feine elastische Fasern sind reichlich vorhanden. Mastzellen sind spärlich oder fehlen ganz.

In reifen Mamillen treten die drüsigen Bestandteile stärker hervor. Neben den Ausführgängen kann gelegentlich auch Drüsengewebe bis in die Papille hineinreichen (BAUER, SEITZ). Aber auch das Zwischengewebe ist vermehrt, das Bindegewebe derber geworden, die Muskulatur in ihren beiden Gruppen (pericanaliculär und interstitiell) verstärkt (Abb. 18). Die elastischen Fasern sind viel größer geworden. Sie finden sich teils perimuskulär, teils periglandulär oder pericanaliculär, häufiger im Längs-, weniger im Ringsverlauf (BAUER). Mastzellen sind kaum vorhanden. Nach Ansicht von E. und Th. SAVINI (1909) ist elastisches Gewebe und Muskulatur bis zur Pubertät kaum entwickelt. Erst mit der Lactation sollen beide Gewebe sich vermehren und danach wieder still-



stehen oder sich rückbilden. Die sehr ausgedehnten Beobachtungen von SEITZ lehrten, daß große individuelle Verschiedenheiten in Ausbildung und Mächtigkeit der elastischen Fasern bestehen. Sie sind im allgemeinen dichter in der Subcutis angesammelt und von da gehen Züge zu den Milchgängen. Die feinere Anordnung wechselt. Nach den tieferen Teilen der Drüse zu nimmt das elastische Gewebe stark ab. Im Senium treten nach BRACK (1924) die drüsigen Bestandteile zurück, die Muskulatur wird atrophisch, das immer derber gewordene Bindegewebe steht im Vordergrund. Die groben elastischen Fasern haben auch abgenommen, dagegen sind Mastzellen, besonders bei alten Frauen oft sehr reichlich vorhanden. Nach SAVINI (1909) soll das elastische Gewebe im Klimakterium sich noch weiter

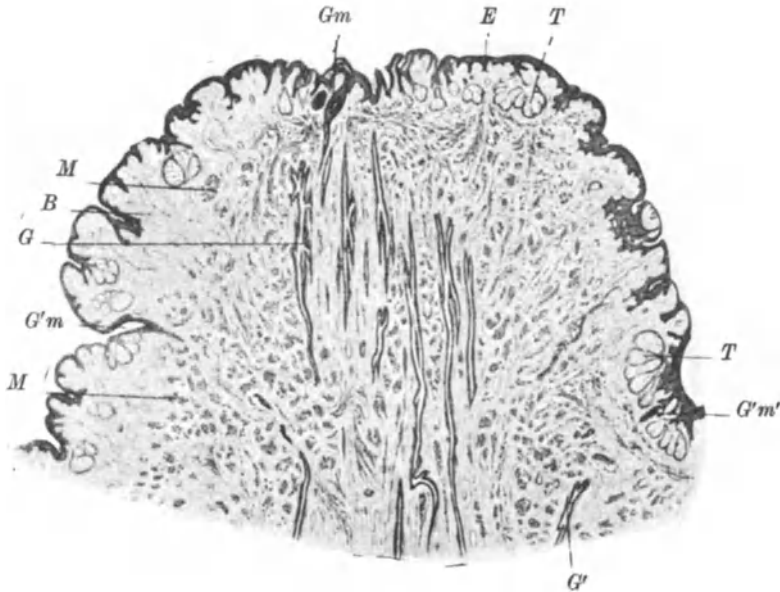


Abb. 18. Weibliche Brustwarze am senkrechten Durchschnitt. ZENKERS Flüssigkeit. *B* bindegewebiges Stroma; *E* Epidermis; *G* längsgetroffene Milchgänge mit angeschnittenen Falten; *G'* ein seitlich ausmündender Milchgang, dessen Mündung bei *G'm'* angeschnitten ist; *G'm* seitlich, *Gm* an der Spitze ausmündende Milchgänge; *M* quergetroffene (circuläre) glatte Muskelfaserbündel; *T* Talgdrüsen ohne Haare. Etwa 6/1.  
(Nach SCHAFFER 1922, Fig. 559.)

vermehrten können. BAUER (1916) beobachtete häufig im kernarmen fast sklerotischen Bindegewebe der reifen Brustwarze pericanaliculäre und perivascularäre Rundzelleninfiltrate.

Die Muskulatur der Warze ist am genauesten geschildert bei SEITZ (1925). Sie läßt sich nicht wohl getrennt vom Warzenhof betrachten, da die in diesem sich ausbreitende Muskulatur, der *M. subareolaris*, mit der Papillenmuskulatur morphologisch und genetisch (BASCH 1893) eng zusammenhängt. Der *M. subareolaris* ist eine aus mehreren Schichten zusammengesetzte Platte, die sich im Bereich der Papille leicht kuppelförmig vorwölbt. Diese Muskelplatte wird von den Ausführungsgängen der Milchdrüse derart durchsetzt, daß der oberflächliche verjüngte Abschnitt der Milchsinus innerhalb der Muskulatur etwa in gleicher Höhe mit der Haut des Warzenhofes liegt. Im eigentlichen Warzenhof sind die Muskelbündel vorwiegend radiär und transversal angeordnet. Im Gebiet der Papille liegt zu äußerst eine Lage circulärer Fasern von individuell wechselnder Stärke. Sie entspricht in der Höhe gewöhnlich der sogenannten Papillarfurche, einer flachen, ringförmigen Furche, die oft die Wurzel der Warze vom Warzenhof trennt, liegt aber gelegentlich schon im Bereich der Papille selbst. Im tiefsten

Teil der letzteren durchflechten sich die Fasern in im ganzen transversaler Richtung. Zwischen den circulären und transversalen Fasern liegen solche, die parallel den Drüsenausführgängen verlaufen, und sich in die Papille weiter fortsetzen (Abb. 19). In dem Hauptteil der Papille finden sich longitudinale und circuläre Faserbündel in mannigfaltiger Gruppierung, circuläre namentlich an der Basis, weniger an der Spitze. Jeder Ausführgang wird zwar von ringförmigen Zügen umgeben, ist von diesen aber durch Bindegewebe getrennt. Eine Eigenmuskulatur schreibt SEITZ den Ausführgängen nicht zu. An zwei Stellen, nämlich an der Papillarfurche und an der Warzenspitze tritt die Muskulatur in innigere Beziehungen zur Haut. An der Spitze sah SEITZ Muskelzüge durch elastische Fasern zur Haut fortgesetzt.

Vergleichend-anatomisch behandelte NICOLA (1904) die Muskulatur von Warze und Warzenhof. Er fand, daß beim Menschen die Ringmuskeln über die Längsmuskeln überwiegen, viel mehr als bei *Anthropoiden*. Erstere liegen näher der Oberfläche, letztere mehr in der Achse der Warze. Bei *Anthropoiden* und Mensch ist die Muskulatur am stärksten unter den *Säugetieren* und am wenigsten in einzelne Bündel gesondert.



Abb. 19. Verteilung von Muskulatur und elastischem Gewebe an der Mündung eines Ausführganges, Sagittalschnitt. (Nach SEITZ 1925, Fig. 4.)

Die Fortbewegung des Secretes geschieht nach den Ausführungen von SEITZ (1925) in den tieferen Teilen der Drüse durch den sogenannten Secretionsdruck. Eine Secretabgabe durch aktive Wirkung der Milchdrüse wird ausgeschlossen. Auch die Muskulatur der Papille dient nicht der Fortbewegung des Secretes, sondern der Umformung der Brustwarze. An letzterem Vorgang sind die Blutgefäße nicht beteiligt. Niemals ließ sich eine schwellkörperähnliche Entwicklung derselben erkennen.

Mit der Vorbereitung zur Lactation erfolgt eine Auflockerung des Stützgewebes und der Muskulatur von Papille und Warzenhof, die einzelnen Muskelbündel nehmen an Volumen zu, ihre Verlaufsrichtung wird deutlicher.

Die Mündungen der Ausführgänge der Drüsen auf der Spitze und an den Seitenflächen der Warze sind vielfach von großen Talgdrüsen begleitet. Im übrigen ist die Haut der Warze frei von Drüsen und Haaren. Die Haut des Warzenhofes enthält dagegen in sehr wechselnder Zahl und Stärke Haare, Talgdrüsen, Schweißdrüsen und accessorische Milchdrüsen (Glg. areolares MONTGOMERY).

Wie SCHIEFFERDECKER (1922) berichtet, kamen bei einer jungen Frau Haare im Warzenhof vor; die wiederholt bei Schwangerschaft verschwanden und nach Beendigung des Stillgeschäftes wieder erschienen.

BAUER (1916) meinte, daß die Talgdrüsen im Warzenhof bei Erwachsenen zwar stärker als bei Jugendlichen, aber meist rudimentär seien. Andere Untersucher fanden einen großen Wechsel in der Ausbildung der Talgdrüsen (TH. KÖLLIKER 1880) oder große Talgdrüsen (RAUBER-KOPSCH 1923), welcher Befund wohl der häufigere ist. Sie sind stets

vereinigt mit Haarbälgen oder Mündungen von Schweißdrüsen (EGGELING 1904). Wenn BAUER (1916) auch nur spärliche und kümmerliche Schweißdrüsen im Warzenhof fand, so steht er auch mit dieser Beobachtung im Widerspruch zu anderen Autoren, die im Warzenhof zahlreiche und größere Schweißdrüsen feststellten (RAUBER-KOPSCH 1923, STÖHR-V. MÖLLENDORFF 1924). Die Schweißdrüsen treten in sehr verschiedenen Formen auf (EGGELING 1904).

Die Glg. areolares, deren Zahl auf etwa zwölf angegeben wird, sind verkleinerte Abbilder von Milchdrüsen. Ihre Ausmündungen im Bereich des Warzenhofes erscheinen als mehr oder weniger vorragende Höckerchen, die den Brustwarzen vergleichbar sind. Die meist nahe der Warzenbasis gelegenen trichterförmigen Mündungen vereinigen oft mehrere Ausführgänge und sind begleitet von Talgdrüsen, feinen Haarbälgen oder Resten von solchen. Die Drüsen selbst stellen Bindeglieder zwischen Schweiß- und Milchdrüsen dar (EGGELING 1904). Höckerbildungen des Warzenhofes können durch die verschiedensten Drüsen hervorgerufen sein.

#### 14. Die Milchdrüse des Mannes

ist ein verkleinertes Abbild der jungfräulichen Milchdrüse. LANGER (1851) beobachtete eine beträchtliche Variabilität in der Ausbildung der Drüsen. Er fand sie niemals gelappt. Spärlich verästelte Gänge enden kolbig. Diese blinden Enden sind nicht mit Drüsenendbläschen zu vergleichen. Sie sind viel größer als diese. Bisweilen waren die Verästelungen so gering wie beim Neugeborenen. LANGER vermutet, daß hier die Folgen von Rückbildungerscheinungen nach der Pubertät vorliegen. Stärkere Verästelungen der Gänge kommen nur bei Gynäkomastie vor. Eine klimakterische Rückbildung der männlichen Milchdrüse ist nicht beobachtet.

#### 15. Gefäße der Milchdrüse.

Die von verschiedenen Seiten her in die Milchdrüse eindringenden Arterien verzweigen sich zuerst in den größeren interlobären und interlobulären Bindegewebssepten und bilden dann im intralobulären Bindegewebe ein Capillarnetz, das mit mäßig engen Maschen die Verzweigungen der Schläuche und Endbläschen umspinnt (v. BRUNN 1897, v. EBNER 1902, PRENANT 1911, STÖHR 1924). Während der Tätigkeit der Drüse ist die Blutversorgung eine gesteigerte. BASCH (1893) fand den Gefäßreichtum der Brustwarze nicht größer als den der umgebenden Haut.

Über die Lymphgefäße der Milchdrüse liegen aus älterer Zeit grundlegende Untersuchungen von LANGHANS (1875) vor. Neuerdings wurden sie wieder von REGAUD (1894, 1900) bearbeitet. Danach fanden sich im Innern der Drüsenläppchen nur Bindegewebspalten. Geschlossene Lymphcapillaren entspringen erst im interlobulären Bindegewebe. Die Gefäße haben die Form von Säcken, oft beträchtlichen Umfangs, oder von engen Kanälen in unregelmäßiger Gestalt. Je nach der Tierart sind erhebliche Unterschiede in der Anordnung der Lymphgefäße nachweisbar. Diese sind mit einer wechselnden Textur des Bindegewebes verknüpft.

#### 16. Nerven der Milchdrüse.

Die Nerven der Milchdrüse wurden zuerst von ECKHARD (1858) aufgefunden, dann von WINKLER (1877), VAN TUSSEN BROEK (1887), BASCH (1893), ARNSTEIN (1895), BRUN (1900) näher untersucht. Die ausführlichsten Beschreibungen lieferte in neuerer Zeit TRICOMI-ALLEGRA (1903b, 1904). Er fand die ruhende Drüse arm an Nerven, während in der tätigen Drüse sehr reichliche Nervenfasern nachzuweisen waren. Die Fasern folgen teilweise dem Lauf der Blutgefäße oder sind auch davon unabhängig. Sie bilden einen reichen weitmaschigen Plexus im interlobulären Bindegewebe. Davon ausgehende feine Fäden dringen in die Läppchen ein, verästeln sich und anastomosieren zu einem epilemmalen interalveolären Netz mit sehr vielen feineren, gekrümmten, varicösen Fäden. Davon gehen wieder noch viel feinere Fädchen aus, die gleich nach ihrem Ursprung oder nach einer gewissen Verlaufsstrecke die Membr. propria durchbohren. Auch sie sind gewunden und varicös und bilden unter weiterer Teilung und Anastomosierung ein hypolemmales Netz. Aus dessen ersten Maschen laufen einige Fädchen zur Außenfläche der sogenannten Korbzellen, andere laufen durch diese hindurch noch weiter nach innen und wenden sich zum Teil nach kurzem Verlauf zurück, um mit den vorgenannten Fäden zu anastomosieren. Die folgenden Maschen des hypolemmalen Netzes bilden zuerst zwischen den Basen der sezernierenden Zellen und der inneren Oberfläche der Korbzellen ein subcelluläres Netz. Dann treten die Fäden als intercelluläres Netz zwischen die Drüsenzellen, umgeben diese von allen Seiten und gelangen zum Teil auch gegen das Lumen. Zwischen den Maschen des subcellulären und intercellulären Netzes finden sich Knöpfchen

von sehr verschiedener Form und mannigfaltigen gegenseitigen Beziehungen. Diese scheinen durch ein unregelmäßiges, sehr feinmaschiges Netz feinsten Fädchen untereinander in Verbindung zu stehen, bei deren schwacher und mangelhafter Färbung Nervenendigungen in Form von Knöpfchen, Platten, Trauben hervortreten, wie sie von ARNSTEIN und seinen Schülern beschrieben wurden. Durch dieses letztere pericelluläre Netz scheint jede Epithelzelle in einem Korb von Nervenfasern geborgen. Einige Fäden des Netzes treten in das Innere der Zellen ein, wo sie vielleicht ein endocelluläres Netz bilden, und hier finden sich auch deutliche Knöpfchen mehr oder weniger nahe dem Kern. An den Ausführgängen verhalten sich die Nerven in gleicher Weise. Im interlobulären und interalveolären Bindegewebe wurden Endplatten beobachtet. In den Verlauf der Nervenfasern und Netze sind keine Nervenzellen eingeschaltet. Die Blutgefäße werden bis zu ihren letzten Verzweigungen von einem weitmaschigen, oberflächlichen Nervenplexus umgeben. Auch das Endothel scheint ein sehr feines Netz zu besitzen, dessen Maschen nicht nur jede Zelle umgeben, sondern von dem auch Schlingen hier und da in die Zellen eindringen und in verschiedener Weise in der Umgebung des Kernes sich anordnen. Wahrscheinlich ist das secretorische und vasomotorische Netz der Milchdrüse bis zu seinen letzten Verzweigungen anatomisch selbständig.

Nervenendkörperchen sind verschiedentlich in der Milchdrüse und Brustwarze beschrieben worden. Schon LANGER (1851) fand PACINISCHE Körperchen beim Kind unter der Drüse und auch beim Manne. Bei der Frau konnte er sie zwar nicht nachweisen, nimmt aber auch dort ihr Vorkommen an. Zahlreiche PACINISCHE Körperchen fand DE SINÉTY im Stroma der Drüse (CZERNY 1890). A. KÖLLIKER (1889) hat sie auch in der Brustwarze gesehen. Tastkörperchen wurden von A. KÖLLIKER und W. KRAUSE in den Papillen der Brustwarze nachgewiesen (v. EBNER 1902). BRACK (1924) fand MEISSNERSCHE Endkolben im Papillarkörper der Brustwarze nur bei erwachsenen Frauen, und zwar mit Schwierigkeiten, gar nicht bei Kindern und Greisinnen.

### 17. Überzählige Milchdrüsen.

Gar nicht selten finden sich bei beiden Geschlechtern, namentlich an der Ventralfläche des Körperstammes, aber auch an entfernteren Körperstellen [z. B. Trochanter major, (FUCHS und GROSS 1916), Innenseite des Oberschenkels (FORSTER 1917)] von der Haut ausgehende Organbildungen, die nur als überzählige Milchdrüsen gedeutet werden können. Vielfach sind solche Bildungen mikroskopisch untersucht und in ihnen typisches Milchdrüsenengewebe in größerem oder geringerem Umfang festgestellt worden. Sicher sind aber bei nur makroskopischer Betrachtung auch Fehlgriffe begangen worden in der Deutung kleiner Pigmentflecke und Ansammlungen von Fettgewebe als überzählige Milchdrüsen. Oft liegen derartige Bildungen in der Verlaufsrichtung des embryonalen Milchstreifens und dehnen sich namentlich in die Achselhöhle hinein aus (JOHN 1925 im Gegensatz zu ANDREEWA 1925). Man bezeichnet als Hypermastie (Micromamma) verkleinerte Abbilder der ganzen Milchdrüse mit Drüsenkörper, Ausführgängen, Warze und Areola, als Hyperthelie mehr oder weniger vollständig ausgebildete Brustwarzen ohne Drüsenengewebe. Hier ist oft die Identifizierung makroskopisch wie mikroskopisch sehr schwierig (vgl. BURCKHARD 1897). Endlich wäre als dritte Art überzähliger Milchdrüsenbildung das Vorhandensein von Milchdrüsenengewebe ohne Warze unter selbständiger Ausmündung der einzelnen Drüsen auf der Hautoberfläche, wie es namentlich in der Achselhöhle öfters vorkommen scheint, aufzuführen, wofür ich den Namen Hyperadenie vorschlage.

Sehr ausgedehnte Massenuntersuchungen betreffen das zahlenmäßige Verhalten überzähliger Milchdrüsen bei verschiedenen Geschlechtern, Konstitutionen und Rassen (vgl. BOENHEIM 1918, KAJAVA 1921).

### Literatur.

ALTMANN, RICHARD: Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. 2. Aufl. Leipzig: Veit u. Co. 1894. — ANCEL, P. und BOURN, P.: Recherches sur les fonctions du corps jaune gestatif. II. Sur le déterminisme du développement de la glande mammaire au cours de la gestation. Journ. de physiol. et de pathol. gén. Bd. 13, S. 31—41. 1911. 1. Taf., 3 Abb. — Dies.: Sur le déterminisme des phénomènes utérins préparatoires à la nidation de l'œuf et du développement gravidique de la glande mammaire. Cpt. rend. de l'ass. anat. 19. Réun. Strasbourg, 1—12. 1924. — ANDREEWA, Z. A.: Beobachtungen über den Prozeß der Differenzierung der Schweißdrüsen der Achselhöhle in „Milchdrüsen“ während der Schwangerschaft und der Lactationsperiode. Bull. de l'inst. rech. biol. Perm Bd. 3, S. 273. 1925. — ARNOLD, JULIUS: a) Die Morphologie der Milch- und Colostrumsekretion. Ziegler's Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 38, S. 421—448. 1905. 1 Taf. — b) Die Bedeutung der Fettsynthese, Fettphagocytose, Fettsekretion und Fett-

degeneration für die Milch- und Colostrumbildung. Münch. med. Wochenschr. 1905. — c) Über Plasmastrukturen und ihre funktionelle Bedeutung. Jena: G. Fischer 1914. — ARNSTEIN, C.: Zur Morphologie der sekretorischen Nervenendapparate. Anat. Anz. Bd. 10, S. 410—419. 1895. 12 Abb. — BAB, HANS: Die Colostrumbildung als physiologisches Analogon zu Entzündungsvorgängen. Berlin: Hirschwald 1904. — BARFURTH, DIETRICH: Zur Entwicklung der Milchdrüse. Med. Inaug.-Diss. Bonn 1882. — BASCH, KARL: a) Beiträge zur Kenntnis des menschlichen Milchapparates. Arch. f. Gynäkol. Bd. 44, S. 15—54. 1893. 10 Abb., 2 Taf. — b) Über Ammenwahl und Ammenwechsel. Vom Standpunkte einer Physiologie und Pathologie des Milchapparates. Prakt. Ergebn. d. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 4, S. 293—341. 1911. 18 Abb., 3 Taf. — BAUER, THEODOR: Zur normalen und pathologischen Anatomie und Histologie der menschlichen Brustwarze. Zieglers Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol. Bd. 62, S. 233—264. 1916. 15 Abb. — v. BEHRING, E.: Phthisiogenese und Tuberkulosebekämpfung. Dtsch. med. Wochenschr. Bd. 30, S. 193—198. 1904. — BEIGEL, H.: Über die mikroskopische Zusammensetzung der Milch des Weibes. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 42, S. 442—444. 1868. — BENDA, C.: Das Verhältnis der Milchdrüse zu den Hautdrüsen. Dermatol. Zeitschr. Bd. 1, S. 34—110. 1893. 16 Abb. — BENEKE, R.: Zur Histologie der fetalen Mamma und der gutartigen Mammatumoren. Pathol.-anat. Arb. Geheimr. JOH. ORTH z. Feier seines 25jähr. Prof.-Jubil. Berlin: A. Hirschwald 1903. S. 570—606. 1 Taf. — BERK, FRANZ: a) Beitrag zur Kenntnis der ersten Anlage der menschlichen Brustdrüse. Med. Inaug.-Diss. Greifswald 1903. 30 S. 3 Taf. — BERKA, F.: Die Brustdrüse verschiedener Altersstufen und während der Schwangerschaft. Frankfurt. Zeitschr. f. Pathol. Bd. 8, S. 203—256. 1911. 3 Abb. — b) Untersuchungen über menschliches Colostrum. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 205, S. 59—70. 1911. 4 Abb. — BERTKAU, F.: Ein Beitrag zur Anatomie und Physiologie der Milchdrüse. Anat. Anz. Bd. 30, S. 161—180. 1907. 7 Abb. — BIZZOZERO, G.: Handbuch der klinischen Mikroskopie. Erlangen 1887. — BIZZOZERO, G. u. OTTOLENGHI, DONATO: Histologie der Milchdrüse. MERKEL-BONNETS Ergebnis. d. Anat. u. Entgesch. Bd. 9, S. 253—296. 871—872. 1900. — BIZZOZERO, G. e VASSALE, G.: a) Sulla produzione e sulla rigenerazione fisiologica degli elementi ghiandolari. Arch. per le scienze med. Bd. 11, S. 195—254. 1887. — b) Über die Ergänzung und die physiologische Regeneration der Drüsenzellen bei den Säugetieren. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 111, S. 155—214. 1887. — BOENHEIM, FELLY: Über das Vorkommen überzähliger Mamillen und Kombination derselben mit anderen Degenerationszeichen. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 57, S. 583—609. 1918. 2 Abb. — BONNET, R.: a) Die Mammарorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebnis. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 2, S. 603—658. 1893. — b) Die Mammарorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ebenda Bd. 7, S. 937—976. 1898. — BRACK, E.: Über histologische Erscheinungen an der Mamma, speziell an den Mamillen, in den verschiedenen Lebensaltern. Arch. f. Gynäkol. Bd. 122 (3), S. 711—717. 1924. 4 Abb. — BRESSLAU, ERNST: a) Die Entwicklung des Mammарapparates der *Monotremen*, *Marsupialier* und einiger *Placentalier*. I. Entwicklung und Ursprung des Mammарapparates von *Echidna*. SEMON, Zool. Forschungsr. Australien, Mal. Arch. Bd. 4, Jen. Denkschr. Bd. 7, S. 455—518. 1907. 3 Taf., 24 Abb. — b) Der Mammарapparat (Entwicklung und Stammesgeschichte). Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebnis. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 19, S. 275—349. 1910. 11 Abb. — c) Die Entwicklung usw. wie 1907. II. Der Mammарapparat des erwachsenen *Echidna*-Weibchens. SEMON usw. Bd. 4, Jen. Denkschr. Bd. 6, S. 627—646. 1912. 1 Taf., 8 Abb. — d) Die Entwicklung usw. III. Entwicklung des Mammарapparates der *Marsupialier*, *Insectivoren*, *Nagetiere*, *Carnivoren* und *Wiederkäuer*. SEMON usw. Bd. 4, Jen. Denkschr. Bd. 6, S. 647—874. 1912. 10 Taf., 122 Fig. — e) The mammary apparatus of the *Mammalia*. London: Methuen and Co. 1920. — BROMAN, IVAR: a) Normale und abnorme Entwicklung des Menschen. Wiesbaden: J. F. Bergmann 1911. — b) Über rudimentäre Hautorgane beim menschlichen Embryo und über die Phylogenese von Milchdrüsen und Tastaahren. Verhandl. d. anat. Ges., 29. Vers. Jena 1920. S. 27—38. 10 Abb. — c) Weitere Argumente für die Abstammung der Milchleiste aus der Seitenlinie. Verhandl. d. anat. Ges., 30. Vers. Marburg 1921. S. 40—46. 3 Abb. — d) Über die Phylogenese der Milchdrüsen und der Tastaahre. Anat. Anz. Bd. 59, S. 132—138. 1925a. — e) Über ein rätselhaftes Inguinalorgan beim menschlichen Embryo. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 76, S. 106—112. 1925. 6 Abb. — BROUHA: a) Sur la signification morphologique de la mamelle. Anat. Anz. Bd. 27, S. 311 bis 317. 1905. — b) Sur la bande et la crête mammaires et sur les prétendues ébauches hyperthéiales chez l'homme et le murin. Ebenda Bd. 27, S. 462—464. 1905. — c) Les phénomènes histologiques de la sécrétion lactée. Ebenda Bd. 27, S. 464—467. 1905. — d) Recherches sur les diverses phases du développement et de l'activité de la mamelle. Arch. de biol. Bd. 21, S. 459—605. 1905. 3 Taf. — BRUGNATELLI, ERNESTO: a) Cellule lipoidifere e Mastzellen nella mammella. Boll. d. soc. med.-chirurg. di Pavia, Anno 25, S. 357—361.

1913. — b) Ulteriori osservazioni sul tessuto interstiziale della mammella. *Ebenda* Anno 26, S. 87—91. 1913. — c) Cellules interstitielles et sécrétion interne de la mammelle. *Arch. ital. de biol.* Bd. 61, S. 337—354. 1914. 1 Taf. — BRUN, ARTURO: Die Nerven der Milchdrüsen während der Lactationsperiode. *Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. III*, Bd. 109, S. 99—102. 1900. — v. BRUNN: Über eine den interstitiellen Zellenmassen des Hodens ähnliche Substanz in der Milchdrüse und Unterkieferdrüse. *Nachr. v. d. Kgl. Ges. d. Wiss., Göttingen, Math.-physik. Kl. Nr. 19*. 1874. — v. BRUNN, A.: Haut (Integumentum commune). In: K. v. BARDELEBEN, *Handb. d. Anat.* Bd. 5, 1. Jena: Gustav Fischer 1897. — BURCKHARD, GEORG: Über embryonale Hypermastie und Hyperthelie. *Anat. Hefte Ab. 1, H. 26* (Bd. 8, H. 3). 1897. 2 Taf. — COEN, E.: Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie der Milchdrüse. *Zieglers Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Physiol.* Bd. 2, S. 83—100. 1888. — CORSY, F.: Sur les cellules interstitielles et leur argent-affinité dans les néoplasies mammaires chez la *chienne*. *Cpt. rend. des séances de la soc. de biol.* Bd. 92 (2), S. 86—88. 1925. 1 Abb. — CZERNY, A.: a) Über die Brustdrüsensekretion beim Neugeborenen und über das Verhältnis der sogenannten Colostrumkörperchen zur Milchsekretion. In: *Pädiatr. Arbeiten. Festschr. f. EDUARD HENOCH*. Berlin: Hirschwald 1890. S. 194—226. — b) Über das Colostrum. *Prager med. Wochenschr.* Bd. 15, S. 401—402, 416—418. 1890. — DIECKMANN, K.: Über die Histologie der Brustdrüse bei gestörtem und ungestörtem Menstruationsablauf. *Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.* S. 256, 321—356. 1925. — DONNÉ, ALEX.: a) Du lait et en particulier de celui des nourrices. Paris 1837. — b) Die Milch und insbesondere die Milch der Ammen. Weimar: Landes-Industrie-Komptoir 1838. — DOUBROW, S.: Rapports entre les caractères des tumeurs mammaires et les phases sécrétoires de la glande normale. *Bull. histol. appl.* Bd. 2 (2), S. 51—64. 1925. 7 Abb. — DUCLERT: Etude histologique de la sécrétion lactée. Thèse Montpellier 1893. — v. EBNER, VICTOR: A. KÖLLIKERS *Handb. d. Gewebelehre d. Menschen* Bd. 3. Leipzig: W. Engelmann 1902. — ECKHARDT, C.: Die Nerven der weiblichen Brustdrüse und ihr Einfluß auf die Milchsekretion. In: ECKHARDT, C., *Beitr. z. Anat. u. Physiol.* Bd. 1, S. 1—22. 1858. 3 Taf. — EGGELING, H.: a) Über die Hautdrüsen der *Monotremen*. *Verhandl. d. anat. Ges.*, 14. Vers. Pavia 1900. S. 29—42. 6 Abb. — b) Über die Stellung der Milchdrüsen zu den übrigen Hautdrüsen. I. Die ausgebildeten Mammar-drüsen der *Monotremen* und die Milchdrüsen der *Edentaten* nebst Beobachtungen über die Speicheldrüsen der letzteren. SEMON, *Zool. Forschungsr. Australien, Mal. Arch.* 4. Jen. *Denkschr.* Bd. 7, S. 77—104. 1899. 1 Taf. — c) Über die Stellung usw. II. Die Entwicklung der Mammar-drüsen, Entwicklung und Bau der übrigen Hautdrüsen der *Monotremen*. SEMON usw. S. 173—204. 1901. 1 Taf., 3 Abb. — d) Über die Drüsen des Warzenhofes beim Menschen. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.* Bd. 39, S. 423—444. 1904a. 2 Abb. — e) Über ein wichtiges Stadium in der Entwicklung der menschlichen Milchdrüse. *Anat. Anz.* Bd. 24, S. 595—605. 1904b. 1 Abb. — f) Über die Stellung usw. III. Die Milchdrüsen und Hautdrüsen der *Marsupialier*. SEMON usw. S. 299—332. 1905. 1 Taf., 1 Abb. — g) Über die Stellung usw. *Nachr. z. II. Mitteilung*. Neue Beobachtungen über die Mammar-drüsenentwicklung bei *Echidna*. SEMON usw. S. 335—340. 1906. — v. EGGELING, H.: Über die Form des Milchdrüsenkörpers beim menschlichen Weibe. *Anat. Anz.* Bd. 45, S. 33—38, 4 Abb. 1913. — EHRLICH, P.: Beiträge zur Kenntnis der Anilinfärbungen und ihrer Verwendung in der mikroskopischen Technik. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 13, S. 263—277. 1877. 1 Taf. — ERNST, MAX: Die physiologischen Rückbildungserscheinungen in der weiblichen Brustdrüse nach Gravidität und Menstruation. *Frankfurt. Zeitschr. f. Pathol.* Bd. 31, S. 500—506. 1925. — FORSTER, A.: Ein Fall überzähliger rudimentärer Mammabildung an der Innenseite des Oberschenkels eines Mannes. *Anat. Anz.* Bd. 49, S. 529 bis 535. 1917. 1 Abb. — FRANK, ROBERT T.: Zur Frage der experimentellen Milchauslösung. *Arch. f. Gynäkol.* Bd. 97, S. 183—184. 1912. — FRANK, ROBERT, T. and UNGER, A.: An experimental study of the causes which produce the growth of the mammary gland. *Arch. of internal med.* Bd. 7, S. 812—838. 1911. 27 Abb. — FROMMEL: Zur Histologie und Physiologie der Milchdrüse. *Verhandl. d. dtsh. Ges. f. Gynäkol.*, Bonn 1891. S. 391—393. 1892. — FUCHS, A. and GROSS, S.: Incontinentia vesicae und Enuresis nocturna. *Wiener klin. Wochenschr.* Bd. 29, S. 1483—1487. 1916. 2 Abb. — FÜRSTENBERG, M. H. F.: Die Milchdrüsen der Kuh. Leipzig 1868. 215 S. — GÄRDLUND, W.: Über das Vorkommen von Colostrum in weiblichen Brustdrüsen und dessen Bedeutung als diagnostisches Hilfsmittel. *Arch. f. Gynäkol.* Bd. 106, S. 289—307. 1917. — GEGENBAUR, CARL: a) Bemerkungen über die Milchdrüsenpapillen der *Säugetiere*. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.* Bd. 7, S. 204—217. 1873. — b) Zur genauen Kenntnis der Zitzen der *Säugetiere*. *Gegenbaurs morphol. Jahrb.* Bd. 1, S. 266—281. 1 Taf. 1876. — v. GENSER, TH.: Untersuchungen des Sekrets der Brustdrüse (*Galactostase*) eines neugeborenen Kindes. *Jahrb. f. Kinderheilk.* 1875. — v. GERLACH, JOSEPH: *Handbuch der speziellen Anatomie des Menschen in topographischer Behandlung*. München u. Leipzig: R. Oldenbourg 1891. — GRUBER, GEORG B.: a) Über die Milchdrüsenanschwellung bei Neugeborenen. (Zugleich über extramedulläre Blutbildung.) *Zeitschr.*

- f. Kinderheilk. Bd. 30, S. 336—362. 1921. 14 Abb. — b) Beitr. z. Histologie u. Pathologie der Mamma. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 248, S. 397—426. 1924. 9 Abb. — GUILLEBEAU, ALFRED: Die Neubildung von Drüsenzellen in der Milchdrüse ist ein wichtiger Vorgang bei der Sekretionstätigkeit dieses Organs. Ebenda Bd. 221 (1), S. 1—14. 1916. 9 Abb. — HALBAN, JOSEF: a) Schwangerschaftsreaktionen der fetalen Organe und ihre puerperale Involution. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 53, S. 191—231. 1904. — b) Die innere Sekretion am Ovarium und Placenta und ihre Bedeutung für die Funktion der Milchdrüse. Arch. f. Gynäkol. Bd. 75, S. 353—441. 1905. — HAYASHI, SAKAYE: Über die Colostrumkörperchen. II. Ein Beitrag zur Kenntnis über ihr Wesen. Japan. J. med. Sc. Abstr. 2 Nr. 34. 1925. — HEIDENHAIN, R.: Die Milchabsonderung. HERMANN'S Handb. d. Physiol. Bd. 5, Teil 1, S. 374—406. Leipzig. 1880. — HENLE, J.: Allgem. Anatomie. In: SÖMMERING, Vom Baue d. menschl. Körpers. 2. Aufl. Leipzig: L. Voss 1841. — HENNIG, C.: Ein Beitrag zur Morphologie der weiblichen Milchdrüse. Arch. f. Gynäkol. Bd. 2, S. 331—352. 1871. — HIRSCHLAND, LEO: Beiträge zur ersten Entwicklung der Mammorgane beim Menschen. Anat. Hefte Bd. 11, S. 221—242. 1899. 1 Taf. — HOHLFELD, MARTIN: Über die Bedeutung des Colostrums. Arch. f. Kinderheilk. Bd. 46, S. 161—227. 1907. 1 Tf. — HOLMGREN, EMIL: Lärobota i Histologi. Stockholm: P. A. Nordstedt & Söners 1920. — HOVEN, HENRI: a) Du rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de sécrétion de la glande mammaire. Anat. Anz. Bd. 39, S. 321 bis 326. 1911. 4 Abb. — b) Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécrétion. Arch. f. Zellforsch. Bd. 8, S. 555—611. 1912. 2 Taf., 13 Abb. — HUSS, MAX: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Milchdrüsen beim Menschen und bei *Wiederkäuern*. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 7, S. 176 bis 203. 1873. 2 Taf. — JAKOWSKI, S. M.: Über die Milchdrüse der Menschen und der *Tiere*. Abh. u. Sitzungsber. d. naturw.-math. Kl. d. Akad. d. Wiss. Krakau Bd. 7, S. 158—190. 1880; Arb. a. d. laborat. d. med. Fak. d. Univ. Warschau Bd. 6, S. 159—184. 1880. — JOHN, CARL: Über accessorische Milchdrüsen und Warzen, insbesondere über milchdrüsenähnliche Bildungen in der Achselhöhle. Arch. f. Gynäkol. Bd. 126 (2/3), S. 691—708. 1925. — KADKIN, P. K.: Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Milchdrüse und ihrer aktiven Periode. Inaug.-Diss. St. Petersburg 1890. — KAJAVA, YRJÖ: Über das Vorkommen von Haaren an überzähligen Brustwarzen. Anat. Anz. Bd. 55, 323—333. 1921. 2 Abb. — KAJAVA, YRJÖ, SCHRODERUS, MAUNI, WALLENIUS, MATTI u. WICHMANN, S. E.: Das Vorkommen überzähliger Milchdrüsen bei der Bevölkerung in Finnland. Acta soc. med. Fenn. „Duodecim“ T. 2, 163 S. 1921. 3 Taf. — KALLIUS, E.: Ein Fall von Milchleiste bei einem menschlichen Embryo. Anat. Hefte Bd. 8, S. 153—164. 1897. 2 Taf. — KEHRER, F. A.: Zur Morphologie des Milchcaseins. Arch. f. Gynäkol. Bd. 2, S. 1—28. 1871. — KLAATSCH, HERMANN: Zur Morphologie der Säugetierzitzen. Gegenbaurs morphol. Jahrb. Bd. 9. 1883. — KÖLLIKER, A.: a) Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen. Leipzig: Engelmann 1852, Bd. 2, 1. — b) Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 1. Band: Die allgemeine Gewebelehre und die Systeme der Haut, Knochen und Muskeln. Ebenda 1889, 409 S. 329 Abb. — KÖLLIKER, THEODOR: Beiträge zur Kenntnis der Brustdrüse. Verhandl. d. phys.-med. Ges., Würzburg. N. F. Bd. 14, S. 141—158. 1880. 3 Taf. — KOLBMAN, FANNY: Lappenbildung des Corpus mammae und ihre Bedeutung. Zeitschr. f. angew. Anat. u. Konstitutionslehre Bd. 7, S. 166—185. 1920. 8 Abb. — KOLESSNIKOW, N.: Die Histologie der Milchdrüse der *Kuh* und die pathologisch-anatomischen Veränderungen derselben bei der Perlsucht. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 70, S. 531—546. 1877. — KRAUSE, W.: Nachträge zum Band I des Handb. d. menschl. Anat. von C. F. TH. KRAUSE, Hannover 1881. — KURU, H.: Beiträge zur Geschwulstlehre. IV. Beiträge zur Pathologie der Mammageschwülste, mit besonderer Berücksichtigung der carcinomatösen Umwandlung des Fibroadenoms. Dtsch. Zeitschr. f. Chirurg. Bd. 98, S. 415—463. 1909. 20 Abb. — LACROIX, E.: De l'existence de „cellules en panier“ dans l'acinus et les conduits excréteurs de la glande mammaire. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 119, S. 748—751. 1894. — LANGER, C.: Die Milchdrüse. In: S. STRICKER, Handb. d. Lehre von den Geweben. Leipzig: Engelmann 1871, S. 627—634. 1871. 6 Abb. — Ders.: Über den Bau und die Entwicklung der Milchdrüse bei beiden Geschlechtern. Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Bd. 3, Abt. II, S. 25—38. 1851. 3 Taf. — LANGHANS, THEODOR: a) Zur pathologischen Histologie der weiblichen Brustdrüse. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 58, S. 132 bis 160. 1873. 1 Taf. — b) Die Lymphgefäße der Brustdrüse und ihre Beziehungen zum Krebse. Arch. f. Gynäkol. Bd. 8, S. 181—193. 1875. 2 Taf. — LÉVY, GASTON: Cytopronostic de la lactation. Thèse Lyon 1903. — LIMON, M.: Phénomènes histologiques de la sécrétion lactée. Journ. de l'anat. et de la physiol. Bd. 38, S. 14—34. 1902. 1 Taf. — LINDIG, PAUL: Die Brustdrüsensekretion beim Neugeborenen. Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 47, S. 534—543. 1918. — LITTEN, LUDWIG: Die histologischen Grundlagen der Sekretion nichtgravidier Mammae. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.

Bd. 259 (1), S. 126—146. 1926. — LOESCHKE, H.: Über cyklische Vorgänge in den Drüsen des Achselhöhlenorgans und ihre Abhängigkeit vom Sexualzyklus des Weibes. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 255. S. 283—294. 1925. — LOURRIÉ, RACHEL-ROSA: Contribution à l'étude des éléments figurés du colostrum et du lait. Thèse Paris 1901. — LUSTIG, H.: Zur Entwicklungsgeschichte der Mamma beim Menschen. Sitzungsber. d. Ges. dtsch. Naturforsch. u. Ärzte, Wien 85. Vers. 2. Teil. 2. Hälfte. B. Gr. III, S. 973—974. 1913. — LUSTIG, HILDA: Zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Brustdrüse. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 87, Abt. 1, S. 38—59. 1915. 3 Taf. — MAEDER, LE ROY, M. A.: Changes in the mammary gland of the *albino rat* (*Mus norvegicus albinus*) during lactation and involution. Americ. Journ. of anat. Bd. 31, S. 1—26. 1922. 10 Abb. — MAURER, FRIEDRICH: *Säugetiere* und Tastflecke. Anat. Anz. Bd. 56, S. 71—82. 1922. — MAXIMOW, ALEXANDER: Über krebsähnliche Verwandlung der Milchdrüse in Gewebskulturen. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 256. S. 813—845. 1925. 27 Abb. — MAZIARSKI, STANISLAUS: Über den Bau und die Einteilung der Drüsen. Anat. Hefte Bd. 18, S. 171—237. 1902. 4 Taf. — MICHAELIS, L.: Beiträge zur Kenntnis der Milchsekretion. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 51, S. 711—747. 1898. 2 Taf. — MORALLER, FRANZ, HOEHL, ERWIN und MEYER, ROBERT: Atlas der normalen Histologie der weiblichen Geschlechtsorgane. Leipzig: J. A. Barth 1912. — MORI, A.: Sulle variazioni di struttura della ghiandola mammaria durante la sua attività. Sperimentale Bd. 46, S. 444—456. 1892. 1 Taf. — MURAKAMI, KIYOSHI: Über die vitale Färbung der Milchdrüse, insbesondere über das Wesen sowie die Funktion der Colostrumkörperchen s. Japan J. med. Sc. Abstr. 2 Nr. 69. 1925. — MYERS, J. A.: Studies on the mammary gland. II. The fetal development of the mammary gland in the female *albino rat*. Americ. Journ. of anat. Bd. 22, S. 195—223. 1917. 12 Abb. — NICOLA, BENIAMINO: Sulla musculatura liscia del capezzolo e dell' areola mammaria nell' Uomo ed in altri *Mammiferi*. Arch. ital. di anat. et di embriol. Bd. 3, S. 341—369. 1904. 2 Taf. — NISSEN, F.: Über das Verhalten der Kerne in den Milchdrüsenzellen bei der Absonderung. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 26, S. 337—342. 1886. 1 Taf. — OTTOLENGHI, S.: I corpuscoli del colostro ed i globuli lattei in rapporto alla medicina legale. Giorn. d. accad. med. di Torino 1889. Nr. 8, S. 1—7. 1890. — OTTOLENGHI, DONATO: a) Contribution à l'histologie de la glande mammaire fonctionnante. Arch. ital. de biol. Bd. 32, S. 270—273. 1899. — b) Contributo all' istologia della ghiandola mammaria. Mem. d. R. accad. d. scienze di Torino, Ser. 2, Bd. 50, S. 179. 1900a. — c) Zur Histologie der tätigen Milchdrüse. Verhandl. d. anat. Ges., 14. Vers., Pavia 1900b, S. 148—149. 1900b. — d) Beitrag zur Histologie der funktionierenden Milchdrüse. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 58, S. 580—608. 1901. 2 Taf. — PALAZZI, G.: a) Sopra alcune differenze microscopiche fra la secrezione mammaria durante la gravidanza e quella finito l'allattamento. Ann. di ostetr. e di ginecol. 1897. 31 S. — b) Sui leucociti nel latte umano. Rif. med. I, S. 800. 1897. — PLATE, L.: Über die phylogenetische Entstehung der Milchdrüsen und Haare. Anat. Anz. Bd. 56, S. 65—71. 1922. 2 Abb. — POPPER, RUDOLF: Über die Formelemente des Colostrum, ihre Entstehung und ihre Bedeutung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 105, S. 573—613. 1904. — PRENANT, A., BOUIN, P. et MAILLARD, L.: Traité d'histologie. Tome II: Histologie et anatomie microscopique par PRENANT, A. et BOUIN, P. Paris: Masson & Cie. 1911. 1199 S., 572 Abb. — RAUBER, A.: a) Über die Absonderung der Milch. Sitzungsber. d. naturforsch. Ges., Leipzig Jg. 5, S. 30—34. 1878. — b) Bemerkung über den feineren Bau der Milchdrüsen. Schmidts Jahrb. Bd. 182, S. 7—8. 1879. — RAUBER-KOPFSCH: Lehrbuch und Atlas der Anatomie des Menschen. 12. Aufl. 1923. Abt. 1, S. 222—231. — RAUBITSCHER, HUGO: Über die Brustdrüse menschlicher Neugeborener. Zeitschr. f. Heilk., Abt. f. pathol. Anat. Bd. 25, S. 16—24. 1904. 3 Taf. — REGAUD, CL.: Etude histologique sur les vaisseaux lymphatiques de la glande mammaire. Journ. de l'anat. et de physiol. Année 30, Nr. 6, S. 716—730. 1894. 1 Taf. — b) Origine des vaisseaux lymphatiques de la glande mammaire. Relation entre la richesse des radicules lymphatiques et la facilité plus ou moins grande du drainage de la lymphé dans le tissu conjonctif. Bibliogr. anat. Fasc. 4, S. 261—265. 1900. — REIN, G.: Untersuchungen über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 20, S. 431—501. 1882. 2 Taf.; Bd. 21, S. 678—694. 1882. 1 Taf. 2 Abb. — REINHARDT, B.: Über die Entstehung der Körnchenzellen. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 1, S. 52—64. 1847. — RIEDEL, GUSTAV: Die Entwicklung und Entartung des elastischen Gewebes in der senilen Mamma. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 256. S. 243—267. 1925. — ROSENBERG, ALBERT: Über menstruelle, durch das Corpus luteum bedingte Mamma-Veränderungen. Frankfurt. Zeitschr. f. Pathol. Bd. 27, S. 466—506. 1922. 3 Abb. — SAEFFTIGEN, A.: Anatomie des glandes lactifères pendant la période de lactation. Bull. de l'acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg Bd. 27, S. 78—97. 1881. 2 Taf. — SAVINI, EMIL und SAVINI-CASTANO, THERESE: Über das elastische Gewebe der Mamilla im normalen und pathologischen Zustande. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 198,



- S. 459—472. 1909. 1 Taf. — SCHAFFER, JOSEPH: Lehrbuch der Histologie und Histogenese. 2. Aufl. 1922. S. 459—462. — SCHICKELE, GUSTAV: Beiträge zur Morphologie und Entwicklung der normalen und überzähligen Milchdrüsen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 1, S. 507—546. 1899. 19 Abb. (auch Med. Inaug.-Diss. Straßburg i. E. 1900). — SCHIEFFERDECKER, PAUL: a) Die Hautdrüsen des Menschen und der *Säugetiere*. Biol. Zentralbl. Bd. 37, S. 534—562. 1917. — b) Über morphologische Sekretionserscheinungen in den ekkrinen Hautdrüsen des Menschen. Arch. f. Dermatol. u. Syphilis Bd. 112, S. 130 bis 132. 1921. — c) Die Hautdrüsen des Menschen und der *Säugetiere*, ihre biologische und rassenanatomische Bedeutung, sowie die Muscularis sexualis. Zoologica Bd. 27, H. 72, S. 1—154. 1922. 8 Taf., 1 Abb. — SCHIL, L.: Recherches sur la glande mammaire. Nancy: Gerber & Petitcolas 1912. — SCHLACHTA, JULIUS: Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Prostata und Mamma des Neugeborenen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 64, S. 405 bis 483. 1904. — SCHMID, HEINRICH: Zur Lehre von der Milchsekretion. Med. Inaug.-Diss. Würzburg 1877. — SCHMIDT, HEINRICH: Über die Entwicklung der Milchdrüse und die Hyperthelie menschlicher Embryonen. Schwalbes morphol. Arb. Bd. 8, S. 236—303. 1898. 3 Taf., 4 Abb. — SCHMIDT, HUGO: Über normale Hyperthelie menschlicher Embryonen und über die erste Anlage der menschlichen Milchdrüsen überhaupt. Ebenda Bd. 7, S. 157—199. 1897. 2 Taf. — SCHULTZE, O.: Über die erste Anlage des Milchdrüsenapparates. Anat. Anz. Bd. 7, S. 265—270. 1892. — SCHUMACHER, PAUL: Über den Mechanismus der Erigierbarkeit der weiblichen Mamille. Zentralbl. f. Gynäkol. Bd. 47, S. 465 bis 468. 1923. — SEITZ, A.: Über die Beziehungen zwischen Bau und Funktion der Mamma mit besonderer Berücksichtigung des Entleerungsmechanismus. Arch. f. Gynäkol. Bd. 123, S. 46—56. 1924. — DE SINÉTY, M.: Recherches sur la mamelle des enfants nouveaux-nés. Arch. de physiol. norm. et pathol. Bd. 2, S. 291—302. 1875. — SPAMPANI, G.: Sopra la glandula mammaria nella segregazione del latte. Monit. zool. ital. Bd. 10, S. 228—236. 1899. 1 Taf. — STEINHAUS, JULIUS: Die Morphologie der Milchabsonderung. Arch. f. Anat. u. Physiol., Suppl. physiol. Abt. 1892. S. 54—68. 3 Taf. — STICKER, ANTON: Zur Histologie der Milchdrüse. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 54, S. 1—23. 1899. 2 Taf. — STRÖHR, PH.: Lehrbuch der Histologie, herausg. v. MÖLLENDORFF. 20. Aufl. 1924. S. 405 bis 408. — STRICKER, S.: Über contractile Körper in der Milch der Wöchnerin. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. II, Bd. 53, S. 184. 1866. — SZABÓ, JOZEF: Die Milchdrüse im Ruhezustande und an Hand ihrer Tätigkeit. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt. 1896. S. 352—359. 1 Taf. — SZYMONOWICZ, LADISLAUS und KRAUSE, RUDOLF: Lehrbuch der Histologie. 5. Aufl. Leipzig: Kabitzsch 1924. — THOMAS, ERWIN: Zur Biologie der Colostrumkörperchen. Zeitschr. f. Kinderheilk. Bd. 8, S. 291—297. 1913. — TRICOMI-ALLEGRA, GIUSEPPE: a) Studio sulla mammella. Atti d. R. accad. pelorit. di Messina Bd. 17, 57 S. 1901. 3 Taf. — b) Studio sulla mammella. Anat. Anz. Bd. 23, S. 220 bis 223. 1903. — c) Terminazione nervose nella glandola mammaria. Anat. Anz. Bd. 23, S. 315—317. 1903. — d) Come terminano i nervi nella glandola mammaria. Ric. d. labor. anat. norm. d. R. univ. di Roma ed in altri laborat. biol. Bd. 10 (2), S. 109—135. 1904. 2 Taf. — VAN TUSSENBRÖECK, A. PH. C.: Over normale en abnormale Melkafscheiding. Proefschrift Utrecht 1887. 72 S., 1 Taf. — UNGER, ERNST: a) Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Milchdrüse. Anat. Hefte Bd. 10, S. 151—224. 1898. 2 Taf. — b) Das Colostrum. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 151, S. 159—175. 1898. 1 Taf. (auch med. Inaug.-Diss. Berlin). — WALLICH, V.: Les leucocytes dans le lait. Ann. gynécol. obstétr. Bd. 31, S. 240—248. 1904. — WALTER, H. E.: On transitory epithelial structures associated with the mammary apparatus in Man. Anat. Anz. Bd. 22, S. 97—111. 1902. 14 Abb. — WEILL, E. et THÉVENET, V.: Les éléments figurés du colostrum et du lait chez la femme. Arch. de méd. des enfants 1904. S. 470—486. — WINKLER, F. N.: Beitrag zur Histologie und Nervenverteilung in der Mamma. Arch. f. Gynäkol. Bd. 11, S. 294 bis 303. 1877. — ZOCHER, F. A. L.: Ein Beitrag zur Anatomie und Pathologie der weiblichen Brust. Inaug.-Diss. Leipzig 1869. 24 S.

# C. Geschmacksorgan<sup>1)</sup>.

Von

WALTER KOLMER  
Wien.

Mit 40 Abbildungen.

## 1. Allgemeines.

Mit dem Namen Geschmacksorgan müssen wir alle jene Nervenendgebiete an den Schleimhäuten des Kopfes bezeichnen, welche die charakteristischen Geschmacksempfindungen zu vermitteln imstande sind.

Sah man ursprünglich nur in der Zunge und im Gaumen das Geschmacksorgan, so wissen wir heute, nachdem die physiologische Untersuchung außer den altbekannten Lokalisationen des Geschmacks noch weitere Gebiete für diese Empfindung nachgewiesen hat, und dort wenigstens teilweise auch die für die Aufnahme der Geschmacksempfindung charakteristischen Geschmacksknospen gefunden worden sind, daß wir den Begriff weiter fassen müssen. Bei der physiologischen Untersuchung hat es sich ergeben, daß die Aufnahme der Geschmacksreize nicht nur auf die mit Geschmacksknospen versehenen Stellen beschränkt ist, sondern auch in deren Umgebung vorkommt. Wir müssen also das Gebiet der Endausbreitungen des Glossopharyngeus als Endorgan des Geschmacks im allgemeinen auffassen, aber auch der des Nerv. lingualis, der der Vorderzunge die aus dem Facialis stammenden Chorda tympani-Fasern zuführt.

Das Vorkommen der Geschmacksknospen ist nicht ausschließlich auf die Zunge beschränkt. Während der hintere obere Teil des weichen Gaumens kein Geschmacksvermögen besitzt, scheint der vordere Teil des Gaumensegels geschmacksempfindlich zu sein. Bei den meisten Individuen, besonders Kindern ist auch der Arcus glosso-palatinus nach KIESOWS (a—d 1902) Beobachtungen mit Geschmacksvermögen ausgestattet, dagegen die Uvula nicht. Auch die hintere Rachenwand in der Höhe der Zungenwurzel zeigt Geschmacksempfindung, während die Gegend der Gaumenmandeln und des Arcus pharyngopalatinus diesbezüglich umstritten ist. Bei Kindern soll auch der harte Gaumen Geschmacksempfindung besitzen, die den Erwachsenen fehlt.

Beim Kinde konnte KIESOW (l. c.), auch PONZO (1907), an der Unterseite der Zunge, an der keine Geschmacksknospen entwickelt sind, Geschmacksempfindlichkeit feststellen. PONZO (l. c.) bemerkt hierzu, daß sich hier embryonal Geschmacksknospen finden.

VERSON (1868) entdeckte zuerst Geschmacksknospen an der Hinterfläche des Kehldeckels. KRAUSE (1870), der sie ebenfalls fand, hielt sie für ein „Organ für den intensiven Nachgeschmack“. Bei verschiedenen *Säugetieren* fanden sie auch HÖNIGSCHMIED (1873) und SHOFIELD (1876). Während HOFFMANN (1875) sie

---

<sup>1)</sup> Abgeschlossen am 15. Juni 1926.

hier vermißt, hat sie DAVIS (1877) bei verschiedenen *Säugetieren*, aber auch beim Menschen gefunden. Auch HEYMANN (1889) fand sie hier. Nach KANTHACK (1889, 1890) sollen sie erst in den ersten Lebensjahren auftreten, bei den Neugeborenen noch fehlen.

MICHELSON (1891) hat an 25 Personen durch Betupfen mit Chinin und Saccharin und durch elektrische Reize den Nachweis erbracht, daß an der hinteren Fläche des Kehldeckels auch Geschmacksempfindungen ausgelöst werden können. Während HOFFMANN (1875) regelmäßig in der Gegend des weichen Gaumens, welche etwas oberhalb der Uvula gelegen ist, Geschmacksknospen findet und angibt, daß sie beim Embryo und Neugeborenen ähnlich wie auf der Oberfläche der Papillae fungiformes noch häufiger sind, hat SCHAFFER (1897) davon nichts finden können, während PONZO (1907) am weichen Gaumen vereinzelt sogar am hinteren Teil des harten Gaumens beiderseits der Mittellinie solche nachwies.

PATZELT (1923) fand an der hinteren Fläche der Epiglottis Geschmacksknospen von kleinen Partien von Plattenepithel umgeben mitten in Flimmerepithel tragenden Partien.

Die späteren Untersucher haben die von DISSE (1895) an den hinteren oberen Riechwülsten und an der Nasenscheidewand beschriebenen Geschmacksknospen beim Menschen nicht finden können, KAMON (1904) leugnete auch ihr Vorkommen bei *Tieren*. Sie sollen nur durch Faltenbildungen des Epithels vorgetäuscht sein.

Wir finden sie aber am Eingang des Schlundkopfes, am Gaumen insbesondere auf der Uvula, an der Vorder- und Hinterseite der Epiglottis sowie an der Spitze der Aryknorpel des Kehlkopfes, wie aus beistehender Abbildung nach den Untersuchungen von GROSSMANN (1921) hervorgeht. Die in der Vorderwand des Pharynx befindlichen Geschmacksknospen sitzen meist Papillen auf, und sind breit und tonnenförmig, während die an der Spitze der Aryknorpel gelegenen die ganze Dicke des Epithels einnehmen und von schmaler langgestreckter Form sind. Die genannten Vorkommen sind ziemlich häufig, aber keineswegs konstant. Sie sind am häufigsten und reichlichsten beim Neugeborenen und in den ersten Lebensmonaten, werden mit zunehmendem Alter immer spärlicher und finden sich später nur in geschützten Stellen in den Schleimhautfalten. Gelegentlich sind in der vorderen Pharynxwand Geschmacksknospen bis zum unteren Rande der Ringknorpelplatte vorhanden, also in der Gegend, wo SCHAFFER (1914) bei *Spitzmäusen* zu beiden Seiten der Mittellinie im Ösophaguseingang gelegene, Geschmacksknospen tragende Schleimhautplacoden gefunden hat (PATZELT 1921). Da an den verschiedenen hier genannten Fundstellen sich in der Umgebung der Geschmacksknospen keine serösen Drüsen finden sollen, so ist es, wie SCHAFFER meint, nicht sicher, daß diese Geschmacksknospen mit denen der Papilla circumvallatae und foliatae, dem Hauptsitz der Geschmacksempfindung gleichwertig sind. Allerdings besitzen auch die Knospen auf den Papillae fungiformes keine engere Beziehung zu serösen Drüsen.

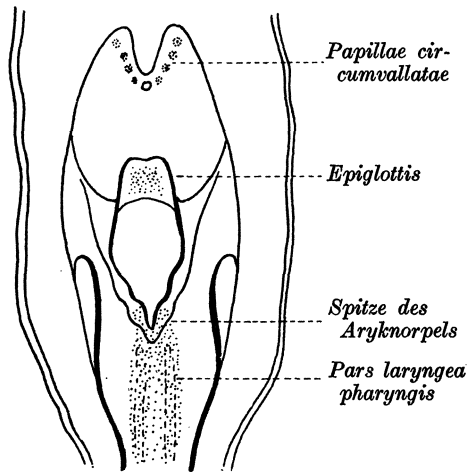


Abb. 1. Schematische Darstellung des Vorkommens von Geschmacksknospen an der Hinterfläche des Kehldeckels am Rande des Kehlkopfes und der Vorderfläche des Pharynx. (Nach GROSSMANN.)

Jene Stellen auf allen Papillen der Zungenschleimhaut, die Geschmacksknospen tragen, zeichnen sich durch geringere Dicke des Epithels aus und weisen geringere Verhornung als die Umgebung auf, was bei Tieren mit stark verhornenden Papillen, wie *Katze* und *Löwe* besonders hervortritt.

Während die Papillae fungiformes, ein ausgedehnter Sitz der Geschmacksempfindung bei Neugeborenen und Kindern, am vorderen Anteil der Zunge

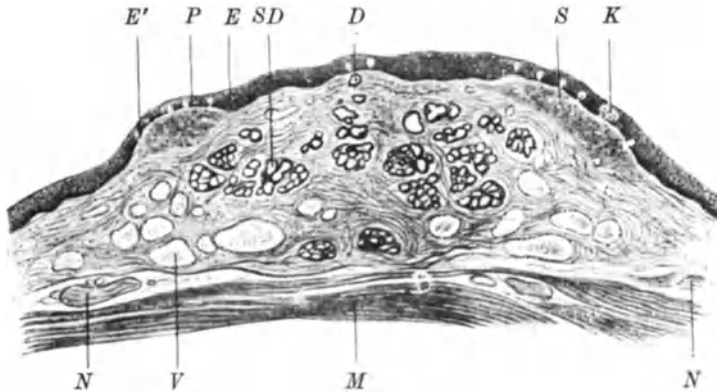


Abb. 2. Schleimhautwulst der Pars laryngea pharyngis einer 47 cm langen Frühgeburt. (Nach GROSSMANN.) R Placode 828  $\mu$  breit. Vergr. 30fach. M Quergestreifte Muskulatur; D Ausführungsgang einer Schleimdrüse in der Medianlinie; SD Schleimdrüsen; E dickes Pflasterepithel in der Umgebung der Geschmacksplacode P; E' niedriges Epithel der Geschmacksplacode; K eine Gruppe wachsender Geschmacksknospen; N stärkere Nervenäste; V Venenplexus; S verdichteter Sockel der Placode.

regelmäßiger verteilt sind, und annähernd von gleicher Größe, sind sie beim Erwachsenen von ungleicher Größe und Form und stehen am Zungenrande viel gedrängter, während die Zungenmitte sie nur spärlich aufweist (v. SKRAMLIK 1926). Beim Erwachsenen findet sich die größte Anzahl der Knospen an den Papillae

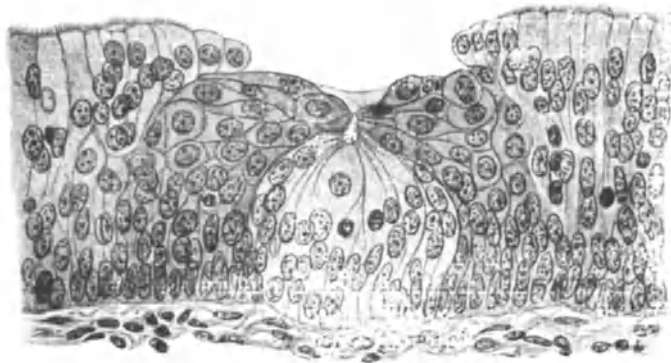


Abb. 3. Geschmacksknospe mit einem Mantel von Pflasterepithel innerhalb des 90  $\mu$  hohen mehrschichtigen Flimmerepithels des Kehldeckels einer 75 Jahre alten Frau. Vergr. 433fach. (Nach PATZELT.)

circumvallatae und foliatae, viel weniger an den Papillae fungiformes, in wechselnder Anzahl am weichen Gaumen, an der hinteren Fläche des Kehldeckels und an der Innenfläche der Gießbeckenknorpel.

DISSE (1895) beschrieb epitheliale Knospen nach Art der Geschmacksknospen in der Regio respiratoria der Nasenschleimhaut. Ich konnte ebensowenig wie KALLIUS (1905) irgendwelche typische Bildungen dieser Art beim Menschen in entsprechenden Serien finden.

Die Geschmacksknospen stehen in vielen Reihen auf der Innenwand des Grabens, vereinzelt auch auf der Außenseite des Grabens der Wallpapille. Auf Radiärschnitten der Papille werden von den Autoren maximal 12 Reihen ange-



Abb. 4. Längsschnitt einer Papilla fungiformis eines 10jährigen Knaben mit Geschmacksknospen. Vergr. 50fach.

geben, ich habe selten so viele beim Erwachsenen angetroffen, wohl aber beim *Schimpanse*. W. KRAUSE (1870) schätzt die Anzahl der Knospen, die in einer ganzen Papille vorkommen können, auf 2500. Im allgemeinen scheinen sich die



Abb. 5. Längsschnitt einer Papilla circumvallata einer 37jährigen Frau. Eine Speicheldrüse in den Graben einmündend. Vergr. 23fach.

Papillen, was ihre Anzahl in der Tiefe der Gräben betrifft, mit dem Wachstum der Wallpapillen im postembryonalen Leben zu vermehren, dagegen verschwinden die beim Neugeborenen auf der Papillenoberfläche und nahe dem Grabenrand gelegenen Knospen besonders im späteren Alter. Nach GRABERG

findet man beim Erwachsenen höchstens 100—150 Knospen in einer Papille. Ich konnte an meinem Material seine Angaben, daß im Durchschnitt beim Erwachsenen viel weniger Knospen vorkommen, die Anzahl jedenfalls sehr variiert, durchaus bestätigen (auch für ältere *Tiere*).

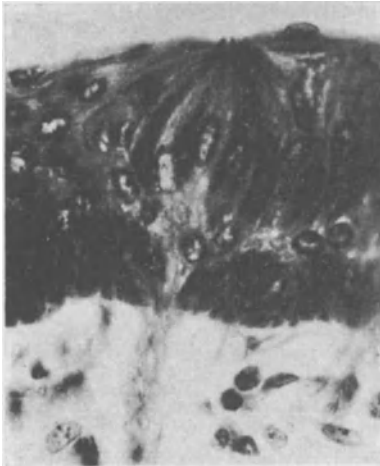


Abb. 6. Oberflächliche Geschmacksknospe der Papilla circumvallata eines neugeborenen Menschen mit zutretendem Nervenast. Molybdänhämatoxylin. Vergr. 500fach.

In den Papillae fungiformes stehen die Knospen nach KALLIUS (l. c.) in der dünnsten Partie des Epithelüberzuges. Es finden sich 3—4, selten bis 8 Knospen auf einer Papille. Für die Papillae fungiformes ist es charakteristisch, daß auf ihnen im Gegensatz zu den P. vallatae und foliatae die Geschmacksknospen dauernd an der Oberfläche vorhanden sind, nie an den Abhängen, und eine nähere Beziehung zu Drüsen fehlt.

Die Anordnung der Knospen auf dem weichen Gaumen ist ganz unregelmäßig.

Während bei neugeborenen Menschen und Tieren das Vorkommen von Geschmacksknospen auf der Mitte der Papilla circumvallata als Regel anzusehen ist, und auch im Wall der Papille sich viele Knospen finden, treten für gewöhnlich erstere in den Papillen beim Erwachsenen ganz, letztere zumeist zum größten Teil zurück und werden im höheren

Alter für gewöhnlich nicht mehr angetroffen. Die überaus zahlreichen Varianten dieses Vorkommens bei Tieren finden sich in der Bearbeitung des Gegenstandes in OPPELS Handbuch zusammengestellt.

## 2. Die Geschmacksknospen.

Die Geschmacksknospen (LOVEN 1868), Caliculi gustatorii, Epithelknospen (W. KRAUSE 1870), Endknospen (K. MERKEL 1892), Geschmackskolben (HENLE), Schmeckbecher (SCHWALBE 1867), Bourgeons (SAPPEY 1847), Taste goblets (GRAY) sind eine Spezialform der im Wirbeltierreiche weit verbreiteten epithelialen Sinnesknospen.

Die Geschmacksknospen sind Organe, welche wir in der gesamten Wirbeltierreihe in irgendeiner Modifikation antreffen. Es sind im allgemeinen tonnenförmig gestaltete, im Querschnitte annähernd kreisförmige Gebilde, die gegen die freie Epitheloberfläche zu verjüngt erscheinen, während jene Fläche, welche sie der Basis des Epithels zuwenden, stets etwas schmaler als ihr größter Durchmesser, meist aber wesentlich breiter als ihre freie Oberfläche gefunden wird. Die Zellen, welche diese Gebilde zusammensetzen, sind ganz eigenartige Abkömmlinge des Epithels, indem sich eine Gruppe von Epithelzellen erst in den späteren Abschnitten des Fötallebens in diese spezifischen Epithelien umwandelt. Und zwar finden sich innerhalb einer und derselben Geschmacksknospe eine ganze Anzahl von Zelltypen vertreten, alle diese Formen sind dadurch charakterisiert, daß sie mit einem Ende basal auf der Basalmembran des Epithels aufsitzen, von diesem gegen die freie Oberfläche zu die Zelle sich verbreitert, um in ihrem breitesten Abschnitt einen runden oder meist ovalen Kern zu umschließen. Jenseits der kerntragenden Partie verjüngt sich dann die Epithelzelle, um schließlich in einen feinen Fortsatz auszulaufen. Dieser Fortsatz trägt eine zarte cuticulare Platte, über welche hinaus sich ein ebenfalls cuticulares Gebilde, ein kleines Kegelchen oder Stiftchen fortsetzt, welches die Eigenschaft hat, sich

überlebend mit basischen Farbstoffen intensiv zu färben, im fixierten Zustande bei Färbung mit vielen Farbstoffen besonders Beizhämatoxylinen diese Farben kräftig festzuhalten, auch saure Vitalfarbstoffe, wie Trypanblau speichert es ein wenig. Es ist dies eine Erscheinung, die bei vielen, auch primären Sinneszellen beobachtet wird, etwa an den intensiv färbbaren Stifftchen der Sinneszellen bei *Cladoceren*, worauf KELLER (1925) und GICKLHORN (1925) hingewiesen haben, und was nach PETERFI (1925) auf der elektrischen Ladung dieser Zellen beruht. Die von HERMANN (1885—87) als Neuroepithelstifte bezeichnete Bildung wird durch Osmiumsäure geschwärzt, auch durch Goldchlorid dunkelrot bis schwarz, nimmt auch manche Anilinfarben besonders stark im fixierten Zustande auf.

Beim erwachsenen Menschen überragen die Stifftchen den Rand des Knospengrübchens, also den inneren Geschmacksporus niemals, gelegentlich aber beim Neugeborenen. (Abb. 6.)

Im allgemeinen liegen die Zellen, die die Geschmacksknospen zusammensetzen, einander sehr dicht an, nur die mittleren Zellen passen ihre Form ungefähr der Achse des Knospenhohlraumes an und einzelne erscheinen dabei annähernd regelmäßig spindelförmig, die andern liegen um diese mittlere Gruppe herum so angeordnet, daß sie sich gegenseitig zwiebelschalenartig überdecken, so daß jede Zelle eine dem Centrum der Knospe zugewendete konkave und eine der Peripherie zugewendete mehr konvexe Oberfläche erkennen läßt. Durch Isolation mit RANVIERSchem Drittelalkohol, verdünnter Osmiumsäure und ähnlichen Macerationsmitteln, aber auch durch die isolierte Imprägnation mit Farbstoffen, wie beispielsweise Methylblau oder die Silhouettenmethode der

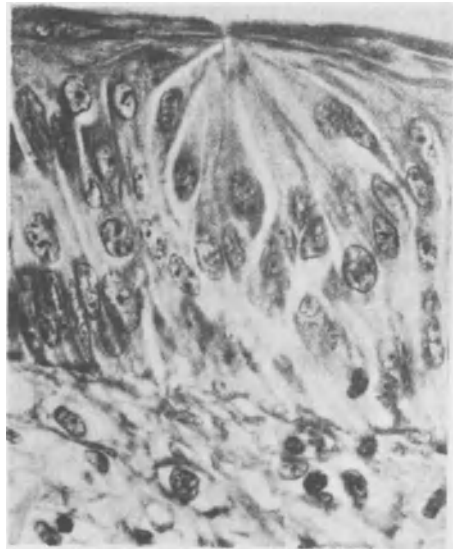


Abb. 7. Geschmacksknospe der Papilla circumvallata eines erwachsenen Mannes im axialen Schnitt. Vergr. 739 fach.

Chromsilberimprägnation lassen sich die geschilderten Zellformen sehr deutlich darstellen. Den früheren Autoren ist es besonders aufgefallen, daß man unter den so zur Ansicht gelangenden Zellformen voluminösere, bauchigere Elemente neben dünnen stiftförmigen häufig erkennen kann und sie versuchten, in Analogie mit den Zellformen, welche in anderen Sinnesepithelien sich leicht unterscheiden ließen, auch hier die breiteren Zellen als Stützzellen, die schmäleren Zellen als Sinneszellen zu bezeichnen. Diese Unterscheidung von zweierlei Zellarten wird besonders durch den Vergleich mit den ganz ähnlich geformten Gebilden in den Sinnesknospen der Körperhaut, Kopfhaut, der Mundschleimhaut, der Seitenlinie und der Kiemenregion der *Amphibien* und *Fische*, und den Sinnesendstellen des Seitenkanalsystems der *Fische* nahegelegt, da alle diese, wenn auch im einzelnen besondere Formeigentümlichkeiten aufweisenden Sinnesorgane eine große prinzipielle Übereinstimmung mit den Geschmackorganen der *Säugetiere* zeigen. In diesen Sinnesorganen aber lassen sich zwanglos zwei recht verschieden geformte Elemente unterscheiden, die durch ihre Form, aber auch durch ihre Färbbarkeit differieren, und somit als Stütz- und Sinneszellen mit einem gewissen Recht bezeichnet werden dürfen. Vor allem ergibt sich hier

aber der Unterschied, daß die als Stützelemente zu bezeichnenden Zellen stets die Basis der epithelialen Knospe mit ihrem Fußteil erreichen, während die als Sinneszellen gedeuteten Elemente für gewöhnlich oberhalb der Basalmembranen enden, und so mehr minder deutlich von den Stützzellen getragen werden. Bei dieser Unterscheidung von Stütz- und Sinneszellen hat in früherer Zeit auch noch die engere oder weniger enge Beziehung zu den Nervenendigungen eine Rolle gespielt, indem man besonders enge Beziehungen der Kontinuität oder Kontiguität zu der einen Zellart, den Sinneszellen erkennen zu können glaubte.

Aus der Form, welche die Sinneszellen in Isolationspräparaten zeigen, läßt sich nicht viel schließen, da bei den Isolationsmethoden offenbar immer auch Schrumpfungen im Spiel sind. Diese Schrumpfungen treten bei sonst scheinbar sehr gut fixierenden Reagentien besonders in Erscheinung. Dadurch, daß die an der Oberfläche offenbar klebrigen, aneinanderhaftenden Zellen bei der Gerinnung an manchen Stellen sich stärker, an anderen schwächer kontrahieren, entsteht das Bild von Intercellularbrücken, worauf KALLIUS (a 1905) im Anschluß an die Untersuchungen von KOLOSSOW (l. c.) hinweist. In gut fixierten Präparaten

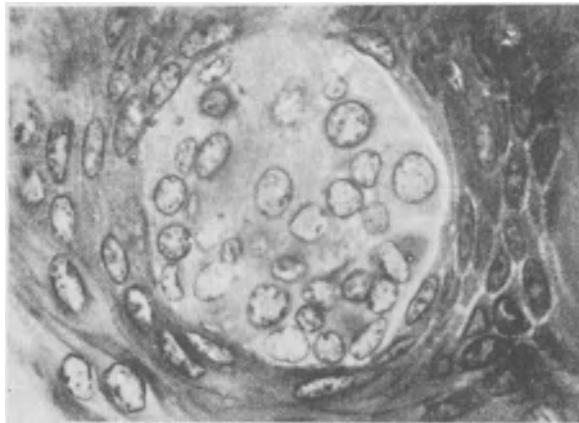


Abb. 8. Querschnitt einer Geschmacksknospe eines neugeborenen Menschen. Die Zellen und ihre Kerne zeigen verschiedenen Turgor, liegen aber zumeist ohne Zwischenräume so dicht aneinander, daß nicht überall die Zellgrenzen erkennbar, im Gegensatz zum Epithel der Umgebung, wo die Intercellularräume und die sie durchsetzenden Brückenfasern sehr deutlich. Vergr. etwa 880fach.

sehen wir deutlich, daß die unmittelbar die Knospe umgebenden Epithelien, wie alle Zellen des geschichteten Epithels sehr deutliche Intercellularbrücken aufweisen, auch lassen sich häufig in diese Zellbrücken Epithelfibrillen hineinverfolgen, das Brückenkorn ist allerdings nicht immer sehr deutlich zu erkennen. Die Elemente der Geschmacksknospen zeigen diese deutlichen Cytoplasmabrücken bei wirklich guter Fixation niemals, was man besonders nach Fixierung durch Gefäßinjektion beobachten kann. Die basalen Zellen zeigen sie gelegentlich, gleichzeitig mit deutlichen Epithelfibrillen.

Bei der Durchsicht der Zelltypen in den Geschmacksknospen gewinnt man den Eindruck, daß die einen Elemente von ihrer Umgebung zusammengedrückt erscheinen, die anderen größeren auf diese infolge ihres Turgors drücken. Es kann sich dabei möglicherweise um verschiedene Alters- oder Funktionszustände der Zellen handeln. Dieser von mir ausgeprochenen Anschauung stimmte auch RETZIUS (1912) bei.

Die Geschmacksknospen besitzen beim Neugeborenen eine Länge von  $60 \mu$ , eine Breite von  $42 \mu$  im Durchschnitt. Sie liegen in einem  $54-60 \mu$  dicken Epithel, die Zellen die sie zusammensetzen, zeigen  $5-6 \mu$  lange Sinnesstiftchen,



die Zellachse selbst ist  $45-50 \mu$  lang. Die Kerne sind langgestreckt,  $12 \times 5 \mu$ . Beim Erwachsenen beträgt die Breite des Epithels  $75 \mu$ , die axiale Länge der Knospen  $72 \mu$ , ihr Querschnitt  $36-40 \mu$ , die Kerne der Zellen erscheinen aber zumeist rundlicher  $9 \times 6 \mu$ .

Die Breite des Grabens der Papilla circumvallata beträgt  $30-40 \mu$ .

Die Fortschritte, welche die Methylenblaufärbung, die Chromsilberimprägnation und die neueren Silberimprägnationsmethoden mit sich gebracht haben, haben uns erkennen lassen, daß ein gewisser Unterschied zwischen dem Verhalten der Sinneszellen und der Stützzellen zu den Nerven bei den *Fischen* und *Amphibien* wohl zu konstatieren ist. Zwar verbinden sich freie Endigungen der Nerven, und nur solche kommen nach meiner Erfahrung hier in Betracht, bei keinem der *Wirbeltiere* im Bereiche der Geschmacksknospen ausschließlich mit den Stiftchen tragenden Sinneszellen. Immerhin kann man bei den niederen *Wirbeltieren* sehen, daß in den genannten Sinnesknospen die Nerven erst an der Basis der Sinneszellen einen Plexus bilden und von diesem aus Endfäserchen an der Außenseite der Sinneszellen vorzugsweise sich emporranken. Immer aber finden wir einzelne Nervenendigungen auch an der Längsseite der als Stützzellen bezeichneten Epithelien, ja zwischen ihnen oft bis nahe an die freie Oberfläche emporlaufen. Für die *Säugetiere* und für den Menschen läßt sich aber eine derartig verschiedene Beziehung der Nervenendigungen zu den Zellen nicht mehr feststellen. Ziemlich wahllos werden die dickeren succulenteren Zellen, die Zellen, welche an ihrem freien Ende in ein deutliches Stiftchen übergehen, und Zellen, die selbst ganz schmal sind, von den Endfäden der Nerven umwunden.

Von den erwähnten außen gelegenen turgescenten Zellen mit voluminösem ovalem Kern und mehreren Kernkörperchen zu den fadenförmigen Zellen im Innern, mit feingekörntem oder feingestreiftem Cytoplasma, schmalen längs-ovalen Kernen und ähnlichen Elementen mit dunkel färbbarem Cytoplasma und undeutlich strukturiertem dunklem Kern lassen sich allerlei Übergänge finden. Je besser die Fixation der Knospe ist (am besten bewährte sich Kaliumbichromat-Formol-Eisessig nach HELD), um so weniger sehen wir Zwischenräume zwischen den Elementen der Knospe und um so dichter gedrängt füllen sie auf einem Querschnitt deren Hohlraum aus. Man erkennt bei guter Fixation deutlich, daß Übergänge zwischen all den Typen vorhanden sind, welche als Sinneszellen und Stützzellen genau zu beschreiben alle früheren Untersucher bemüht waren, und es erübrigt also heute diese Typen, die teilweise doch nur durch Schrumpfung zustande kommen, zu schildern.

Auch R. MAY (1925) hat neuestens auch bei den Sinnesknospen der Barteln des *Zwergwels* *Amiurus* betont, daß sich alle Übergänge von einem zum anderen Zelltypus finden.



Abb. 9. Querschnitt des Walle und des Grabens einer Papilla circumvallata des *Schimpanse*n in der Höhe der Geschmacksknospen. Vergr. 158fach.

Die Kerne der Geschmackszellen zeigen niemals ein deutliches Kerngerüst, sondern nur fein diffus verteiltes Chromatin, sie sind fast alle oval. Nucleolen treten nicht deutlich hervor. Mitotische oder amitotische Vorgänge scheinen sehr selten zu sein, oder ganz zu fehlen (HERMANN 1885).

So wie die Zellen, verhalten sich auch ihre Kerne, indem die Form und der Inhalt des Kernes, das Hervortreten des Kerngerüsts abhängig ist von dem Altersstadium, in welchem sich das Element befindet. Die ältesten Elemente besitzen gelegentlich pyknotische Kerne.



Abb. 10. Verschiedener Turgor u. Alterszustand der Zellelemente einer menschlichen Geschmacksknospe im Axialschnitt. Kaliumbichromat-Formol-Eisessig. Mikrophot. Vergr. 750 fach.

Der Netzapparat der von DE CASTRO (1916) zum erstenmal in diesen Elementen dargestellt wurde, besteht aus einigen, wenigen miteinander verbundenen Bälkchen dicht oberhalb des Kernes der Geschmacksknospenelemente. Bei günstiger Fixation und starker Cytoplasmafärbung, wie sie besonders mit Molybdänhamatoxylin gelingt, erkennt man an dessen Stelle ausgesparte helle Räume.

Bei den gewöhnlichen Präparaten ist nichts oder fast nichts davon zu sehen. BEIGEL-KLAFTEN (1917) hat in den Sinnesknospen der *Fische* und *Amphibien* das Verhalten der Plastosomen beschrieben, das im wesentlichen mit dem Verhalten der Plastosomen in den Geschmacksknospen der höheren *Wirbeltiere* übereinstimmt. Die feinen

Körnerfasern folgen im allgemeinen der Zellachse und sind um den Kern herum etwas dichter angeordnet. Auch in bezug auf diese Elemente und ihre Anordnung lassen die verschiedenen Zelltypen alle möglichen Übergänge und Verhalten erkennen.

Die Epithelzelle enthält auch beim Menschen in ihrem Cytoplasma in der Richtung der Längsachse der Zelle angeordnete dicht aneinander gereihete Plasto-



Abb. 11. Netzapparat in den verschiedenen Zellelementen einer Geschmacksknospe des *Kaninchens*. Vergr. 598 fach.



Abb. 12. Negativbild des Netzapparates in Geschmackszellen des *Igels*. Molybdänhamatoxylinfärbung. Vergr. 880 fach.

somen, man kann diese außer mit den dafür spezifischen Färbungsmethoden auch mit der Silber-Uran- und Silberkobaltmethode (RAMON Y CAJAL, DA FANO) klar beobachten, in seltenen Fällen besonders deutlich bei vitaler Methylenblaufärbung, wo es manchmal Schwierigkeiten machen kann, Plastosomenreihen von feinsten zerfallenen Nervenfasern zu unterscheiden.

Bezüglich der Mitosen in Geschmacksknospen kann ich die Angaben von HERMANN (1887) und RETZIUS (d 1912), daß sie zu den größten Seltenheiten gehören, bestätigen, wogegen man Zellteilungen in den epithelialen Scheidewänden zwischen den Knospen nicht so selten antrifft.

Die sogenannten Basalzellen besitzen mehrere verzweigte Fortsätze, mit denen sie untereinander zusammenhängen, und bilden somit ein Netzwerk im tiefsten Teil der Knospe. HERMANN (1885) hat in diesen Zellen Mitosen gefunden.

Die Größe der Basalzellen soll nach KALLIUS (a 1905) sehr stark variieren, nach GRÄBERG (1899) liegen sie teilweise unterhalb der Basislinie des benachbarten Epithel, was ich nie deutlich beobachtete.

v. EBNER (c 1902) glaubt nicht an das Vorhandensein von Basalzellen.

Auch RETZIUS (1912) fand keine Basalzellen beim *Kaninchen* und glaubt nur das Schrägschnitte der unteren Enden von lokal verschmälerten Stiftchenzellen solche vortäuschen.

Ich habe sie nicht mit Sicherheit in jeder Knospe beim Menschen finden können, nur in größeren Knospen kommen mehrere von ihnen vor. Sie sind mit den auf ihnen stehenden Zellen der Geschmacksknospe durch Cytoplasma-  
brücken verbunden.

Von GRÄBERG (1899) wurden am mittleren und oberen Drittel der Knospen im perigemmalen Epithel sogenannte „extrabulbäre Zellen“ beschrieben, welche KALLIUS (l. c.) als leicht verhornte, zum Schutze der Papille dienende Elemente ansieht. Ich habe sie nur selten gesehen. Nach v. LÉNHOSEK (c 1894) sind auf der Oberfläche der Knospen gelagerte schmale Zellen, die er als „Epi-gemmium“ bezeichnet, an denen intergemmale Nerven endigen, leicht verhornt. Der Nachweis, daß Zellen in den Geschmacksknospen vollkommen zugrunde gehen und durch andere im Verlaufe des Lebens ersetzt werden, ist allerdings nicht leicht, wir müssen aber in Anbetracht der außerordentlich hochgradigen Abnutzung, welche die Auskleidung der Mundhöhle durch chemische, mechanische, beim Menschen thermische Einwirkungen erleidet, unbedingt annehmen, daß ein Zugrundegehen und ein Wiederersatz der so entfallenden Zellen durch neue, wie im gesamten Mundepithel auch hier in ausgiebigem Maße stattfindet. Man findet zwischen den Zellen einzelner Knospen unregelmäßig atypisch polymorphe Individuen, die meist nahe der Basis der Knospe liegen und die vielfach als Ersatzzellen angesprochen worden sind. Ein Beweis, daß solche Zellen sich in typische Sinnes- oder Stützzellen umwandeln, ist bisher noch ausständig. Mitosen sind ebenfalls außerordentliche Seltenheiten, auch alle Bilder, welche daran denken ließen, daß sich Elemente des außerhalb der Sinnesknospen gelegenen Epithels in solches des Epithels umwandeln, wenn man von der Embryonalzeit und von experimentellen Regenerationsbildern absieht.

Dennoch ist auch ein solcher Ersatz aus ursprünglich indifferenten Zellen nicht ganz von der Hand zu weisen, da wir wissen, daß einerseits an den Stellen, wo wir Geschmacksknospen treffen, in früherer Entwicklungsperiode ein indifferentes Epithelüberzug vorhanden war, daß ferner durch allerlei Schädigungen Geschmacksknospen verschwinden und wiederauftauchen können, was insbesondere infolge Degeneration oder Durchschneidung der Nerven stattfinden soll und experimentell von VINTSCHGAU und HÖNIGSCHMIED (1877) am *Kaninchen*, an den homologen Organen der Barteln von *Welsen* von OLMSTEDT (1920), zuletzt von MAY (1925), studiert wurde, von WHITESIDE (a, b, 1926) bei der *Ratte* nach Zerstörung der Papillen und Nervendurchtrennung bestätigt wurde.

In den anderen Sinnesepithelien lassen die Sinneszellen, wenn sie primäre, manchmal auch wenn sie sekundäre Sinneszellen sind, Neurofibrillen unterscheiden. Die Stützelemente lassen Tonofibrillen erkennen. In den Geschmacks-

knospen der *Säugetiere* und des Menschen ist es nur möglich, mit Hilfe der gleichen Färbungs- und Differenzierungsmethoden zarte gewundene Fädchen zu erkennen, welche der Längsachse der Zelle entsprechend in ihr aufsteigen. Während es beispielsweise mir beim *Igel* und der *Ziege* gelungen ist, ein ganzes Bündel solcher stark gewundener Fibrillen mit Molybdänhämatoxylin nachzuweisen, konnte ich beim Menschen nur vereinzelte derartige Fädchen erkennen, wobei wohl auch der weniger gute Erhaltungszustand, in dem wir zumeist das menschliche Material bekommen, mit eine Rolle spielen dürfte. Sehr deutlich sind die Fasern bei der *Ziege*.

Als ein anderes Charakteristikum der verschiedensten Sinneszellen kann man es ansehen, daß bei ihrer spezifischen Ausbildung das Diplosom an das eine Ende der Zelle rückt, und die von ihm ausgehende Zentralgeißel verbunden mit umhüllenden cytoplasmatischen Strukturen eine spezifische Zellstruktur bildet, welche als Sinneshaar oder Sinnes-



Abb. 13. Tonofibrillenbündel in Geschmackszellen des *Igels*. Kallumbichromat-Formol-Eisessig, Molybdänhämatoxylin. (Nach HELD.) Vergr. 1100fach.



Abb. 14. Tonofibrillenbündel in Geschmackszellen einer jungen *Ziege*. Behandlung wie Abb. 13. Vergr. 2860fach.

stiftchen jenen Punkt der Zelle darstellt, auf den wahrscheinlich der spezifische Reiz, im vorliegenden Falle die chemischen Substanzen der Geschmacksstoffe einwirken, und so finden wir auch in den Geschmacksknospen, die mit kleinen kegelförmigen Spitzchen besetzten Zellen, und gerade diese Spitzchen sind gegeneinander geneigt so angeordnet, daß sie den Punkt darstellen, an welchem die Reizsubstanzen zuerst mit der Zelle und dem Inhalt der Geschmacksknospe überhaupt in Beziehung treten müssen (HERMANN b 1887, KOLMER 1910, HEIDENHAIN b 1914). Diese feinen Fortsätze der Zellen stehen meistens dicht zusammengedrängt und ragen bei manchen Tieren durch kleine meist kreisrunde im Epithel der Papillenschleimhaut ausgesparte Öffnungen, Pori gustatorii hindurch. Diese Öffnungen von EBNER (b 1897) als Geschmacksporus bezeichnet, sind nicht nur in den Längsschnitten der Geschmacksknospen deutlich zu erkennen, sondern besonders auch an Schnitten, welche die Oberfläche der verschiedenen Papillenformen tangential treffen. Wenn man auf dünnen Serienschnitten eine Geschmacksknospe untersucht, erkennt man, daß in einem

Schnitt bloß diese Sinnesfortsätze inmitten des Geschmacksporus angetroffen werden.

Machen wir Serienschnitte, die eine Knospe quer auf ihre Achse treffen, so sehen wir am Eingange zuerst 2—3 Reihen von Deckepithelien mit etwas verstärktem cuticularem Rande die Öffnung des Geschmacksporus begrenzend, tiefer stiftchenartige im Kreis gestellte Gebilde, älterer stützender Epithelien, noch tiefer die Stiftchen der mittleren zum Teil turgescenten zum Teil schmalen von ersteren zusammengepreßten Elemente, und auf den tieferen Quer-

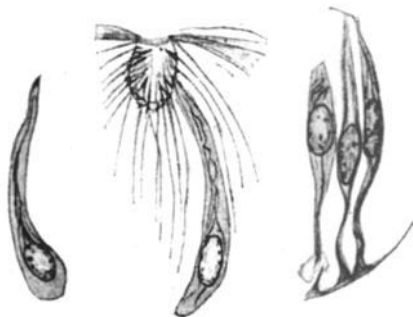


Abb. 15. Stütz fibrillen in Geschmackszellen des menschlichen Neugeborenen. Vergr. etwa 700fach.

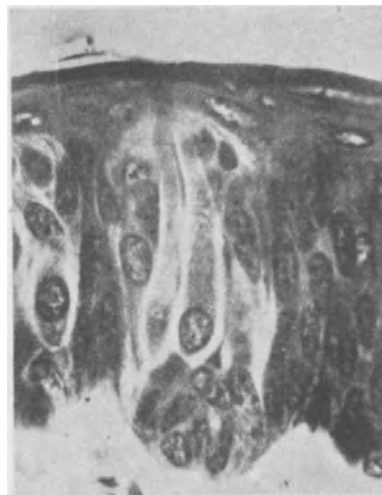


Abb. 16. Fibrillärstruktur der Geschmackszellen einer Knospe der Papilla circumvallata des *Igels*. Kaliumbichromat-Formol-Eisessig. Mikrophot. Vergr. 668fach.

schnitten die bald runden, bald polygonalen Querschnitte der Geschmackszellen, in deren Mitte wir die Querschnitte der Fibrillen finden. Bei guter Konservierung sind kaum erkennbare Zwischenräume vorhanden, und auch die Kerne der Zellen zeigen keinerlei für verschiedene Zellarten typische Unterschiede.



Abb. 17. Flachschnitt durch die Ausmündung eines Geschmacksporus des neugeborenen Menschen. Vergr. 500fach.



Abb. 18. Innenfaser und Diplosom im Zusammenhang mit den Geschmacksstiftchen einer Zelle der Geschmacksknospen des *Igels*. Vergr. 875fach.

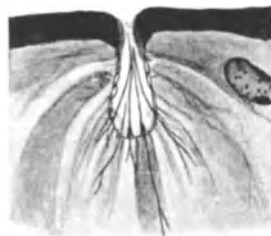


Abb. 19. Geschmacksstiftchen des *Igels* im Geschmacksporus, eine modifizierte Zentralgeißel enthaltend. Vergr. 1410fach.

Auch BOEKE (1926) hat neuerdings betont, daß man auf Querschnitt der Knospen sieht, daß die sie zusammensetzenden Elemente bei bester Fixation unmittelbar dicht aneinander liegen. Man kann allerdings bei weniger günstigen Fixationsmitteln verschiedengradige Schrumpfung und damit verschieden weite Zwischenräume zwischen ihnen gelegentlich sehen.

Die von GRÄBERG (l. c.) innerhalb und in der Nähe der Knospen gesehene

capillaren Safräume dürften mehr minder als durch Fixationswirkung entstandene Schrumpfräume anzusehen sein. Man sieht sie bei bester Fixation fast gar nicht.

Die Ansicht GRÄBERGS, daß durch Gewebssaftcirculation in diesen Räumen schmeckende Stoffe resorbiert werden können, gilt hier nicht mehr als in allen geschichteten Epithelien.

Kann man doch beispielsweise auch an der menschlichen Fingerbeere durch Auftropfen von Wasserstoffsuperoxyd gasgefüllte Räume zwischen den Epithelzellen zu Gesicht bekommen, und unter einer starken Lupe beobachten, wie von innen her langsam aus diesen Räumen, die vielleicht gar nicht präformiert sind, sondern erst unter der Wirkung des Reagens sich ausbilden, durch einen von innen nach außen vordringenden Flüssigkeitsstrom das Gas allmählich verdrängt wird, wie ich oft beobachtete.

KALLIUS (l. c.) hat darauf hingewiesen, daß der Geschmacksporus gewöhnlich eine flache Delle, in anderen Fällen einen längeren Kanal darstellen kann, an dem man wiederum einen „äußeren“ und „inneren“ Geschmacksporus unterscheiden könne. Dieses Verhalten scheint besonders an oberflächlich liegenden Geschmacksknospen hervorzutreten, und es dürfte so aufzufassen sein, daß nach der Bildung der ursprünglich die ganze Dicke des vorhandenen Epithels durchsetzenden Knospe ringsum ein Zuwachs des Epithels erfolgt, wodurch es zur Kanalbildung kommt. Knospen, die auch beim Erwachsenen frei in einer seichten Vertiefung ausmünden somit dem Embryonaltypus nahestehen, habe ich beim Menschen in jedem Alter angetroffen. Das Epithel der Papillenüberzüge unterscheidet sich in nichts Wesentlichem von dem der anderen Papillen, und entspricht dem geschichteten Pflasterepithel, das wir sonst auf dem Zungenüberzuge finden. Diese Konstatierung ist deshalb wichtig, weil wir uns fragen müssen, ob denn die Geschmacksknospen allein als Träger der Geschmacksempfindung aufzufassen sind.

Diese Frage ergibt sich bei der noch zu erörternden Betrachtung der Verteilung der Nervenendigungen im Gebiete der Geschmackspapillen.

Auch beim Menschen, häufiger bei *Tieren*, insbesondere beim *Kaninchen* finden wir Doppelknospen, d. h. daß zwei Knospen teilweise mehr minder miteinander verwachsen sind, ihre Elemente aber zwei getrennten Geschmacksporen zugeordnet sind, was bereits HERMANN und KALLIUS beschrieben. Die Einzelheiten dieses Teilungsprozesses, den ich auch beim menschlichen Neugeborenen in den Wallpapillen beobachtete, hat HEIDENHAIN (a, b, c 1914) an der Papilla foliata des *Kaninchens* zum Gegenstand eingehender Studien gemacht.

Die Anzahl der Geschmacksknospen auf den Wallpapillen allein wird beim *Hund* auf 8000, beim *Rind* auf 35000, bei *Antilocapra americana* sogar auf 48000 geschätzt (PLATE 1925).

Es scheinen nach HERMANN (1887) fortwährend Geschmacksknospen zugrunde zu gehen, und neue zu entstehen. Ob dies unter Mitwirkung der Leucocyten geschieht, die wir oft einzelne Knospen und deren unmittelbare Umgebung in Mengen infiltrieren sehen, ist noch immer zweifelhaft. Ich fand diese Erscheinung ebensowohl beim reifen Neugeborenen, wie beim Erwachsenen, ohne daß sonstige Zeichen von Entzündung im benachbarten Gewebe vorhanden gewesen wären. Mitosen sind auch dann in den Zellen selten, am ehesten noch in den Basalzellen. In den anderen Knospenelementen habe ich sie nicht gesehen. Diese kleinzellige Infiltration ist in normalen Individuen ausschließlich auf ver-einzelte Knospen beschränkt. Beim Menschen beobachtet man aber häufig am Leichenmaterial, daß gerade das Bindegewebe unterhalb der Geschmacksknospen kleinzellig infiltriert ist, wenn auch das übrige Gewebe der Papillen, auch der

benachbarten, von dieser Erscheinung frei ist. Es kommt selbst vor, daß in einer durch Teilung hervorgegangenen Doppelpapille beim Menschen der eine Anteil mit Leucocyten durchsetzt, der andere davon vollkommen frei ist, so daß zwischen beiden Hälften eine gewisse Unabhängigkeit in bezug auf die die Infiltration veranlassenden Vorgänge angenommen werden darf.

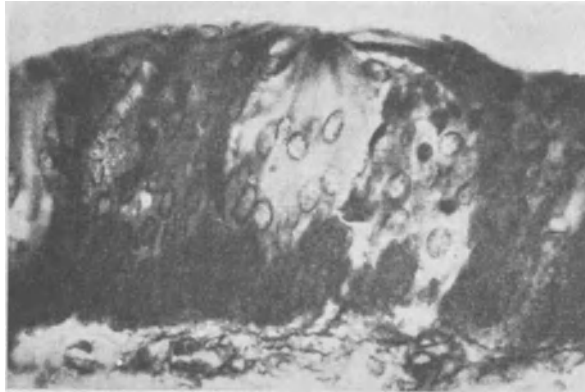


Abb. 20. Doppelpapille der Papilla circumvallata eines 10jährigen Knaben, von der bloß die eine Hälfte von Leucocyten infiltriert ist. Vergr. 475 fach.

### 3. Submucosa, Blut- und Lymphgefäße.

Der Bau der Submucosa unter den Geschmacksknospen unterscheidet sich nur unwesentlich von dem der Papillen der übrigen Zungenoberfläche. Die von früheren Untersuchern beobachteten angeblichen Ganglienzellen unmittelbar unter den Geschmacksknospen haben sich später nur als Bindegewebszellen erwiesen. Beim *Maulwurf* liegen allerdings kleine Pakete von Ganglienzellen ganz nahe unter dem Epithel. In die die Papille umgebenden Gräben oder in der Papilla foliata an dem Grund der Falten münden die Ausführungsgänge besonderer seröser Drüsen aus, welche v. EBNER als Spüldrüsen bezeichnete, indem er annahm, daß sie die Bestimmung haben, durch Erneuerung der Flüssigkeit in den Gräben dafür zu sorgen, daß neue Geschmacksstoffe mit den Geschmacksknospen in Beziehung treten können (siehe Kapitel Drüsen). (Sind beim *Säugetier* die Drüsen Anhänge der Papillen, erscheinen die Geschmacksknospen beim *Vogel* als Anhang der Drüsenausführungsgänge.)

Eine besonders enge Beziehung von Capillargefäßen zu den Geschmacksknospen fällt nicht auf, so daß diesbezüglich gegenüber anderen Sinnesorganen ein gewisser Unterschied besteht. Die Geschmacksknospen tragenden Papillen besitzen keine von den übrigen Papillen

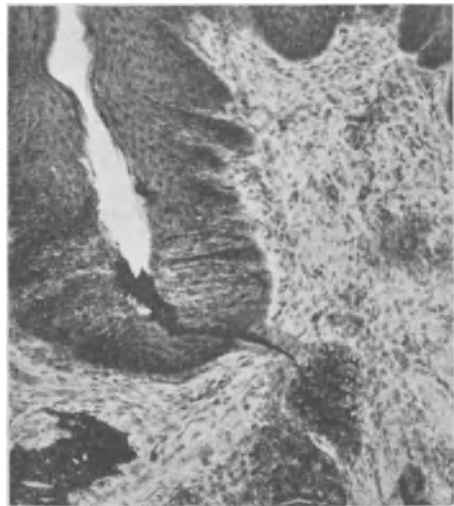


Abb. 21. Ausführungsgang einer Spüldrüse, in der die Sekretkanäle imprägniert sind, in den Gräben der Papilla circumvallata eines *Meerschweinchens* einmündend. Chromsilber nach GOLGI-KOPSCH. Vergr. 728 fach.

wesentlich verschiedene Gefäßversorgung. Das elastische Gewebe, welches in den benachbarten Bindegewebspapillen auch der Geschmackspapillen gut entwickelt ist, scheint in der unmittelbaren Nähe der Geschmacksknospen vollkommen zu fehlen, auch das Bindegewebe der Papille ist unter den Knospen lockerer.

Die Lymphgefäße unterscheiden sich nicht wesentlich von denen der sonstigen Zungenepithelpartien. Vielleicht sind die Geschmackspapillen, wie aus injizierten Präparaten zu schließen ist, in geringem Grad erektil.

#### 4. Die Papillae foliatae.

Die Papillae foliatae sind beim Menschen nur etwas weniger deutlich entwickelt als bei manchen Tieren und ihre Ausbildung variiert ziemlich stark individuell. Gelegentlich sind auf den ziemlich breiten Schleimhautfalten der Kante des mittleren Zungenabschnittes, die diese Papille bilden, noch kleine, Papillae filiformes aufgesetzt. Die Geschmacksknospen liegen durchwegs in der Tiefe der Falten, am Grunde derselben münden Spüldrüsen aus.

M. HEIDENHAIN (l. c.) hat die Geschmacksknospen der Papilla foliata des *Kaninchens* im Rahmen seiner Untersuchungen zur Teilkörpertheorie zum Gegen-

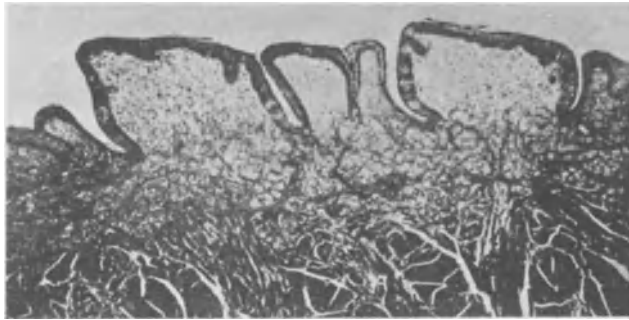


Abb. 22. Querschnitt der Papilla foliata eines neugeborenen Menschen. Einzelne Knospen auch an der Oberfläche der Papille. Vergr. 60fach.

stand einer eingehenden Studie gemacht, und dabei gefunden, daß sich häufig eine Fortentwicklung und Vermehrung der Geschmacksknospen in der Weise beobachten läßt, daß eine ursprünglich vorhandene Knospenanlage durch Einwachsen eines Spornes indifferenten Epithels in zwei Teilknospen zerlegt wird, und diese dann auseinanderweichend als gesonderte Knospen gefunden werden. Er sieht deshalb in den Geschmacksknospen eine teilungsfähige anatomische Einheit, wie in den Endknospen der Speicheldrüsen u. dgl.

Nach den Untersuchungen von HEIDENHAIN wird jede die Knospen tragende Leiste der Papilla foliata des *Kaninchens* durch eine in der Form und Komplikation variierende Mittellamelle getrennt. Die Seitenlamellen sind verschieden hakenförmig gekrümmt.

Die zwischen den Knospen liegenden Anteile des Plattenepithels erscheinen gleichsam zwischen ihnen eingeklemmt, da die Knospen sehr dicht stehen. In den tieferen zylinderförmigen Zellen des Epithels sieht man in der Längsrichtung eine deutliche Faserung. Am Geschmacksrübchen unterscheidet HEIDENHAIN den Raum, in welchem die Sinnesfortsätze der Geschmackszellen gelegen sind, als Ampulle, es scheint, daß dieser Raum eine schleimartige Grundsubstanz die gelegentlich als Porf aus dem Porus hervorragend kann, enthält. Die Wandung dieser Ampulle wird von einer Membran mit einem Schlußleistennetz ausgekleidet. Diese Ampulle und ihren Inhalt faßt HEIDENHAIN als eine Schutzvorrichtung



für die Sinneshaare auf. HEIDENHAIN findet in den *Kaninchenknospen* auf einem Querschnitt bis zu 28 Kerne, woraus er schließt, daß einzelne Zellen sich gegen die Basis zu äußerst verdünnen müssen. Er findet unter der Knospe eine nach

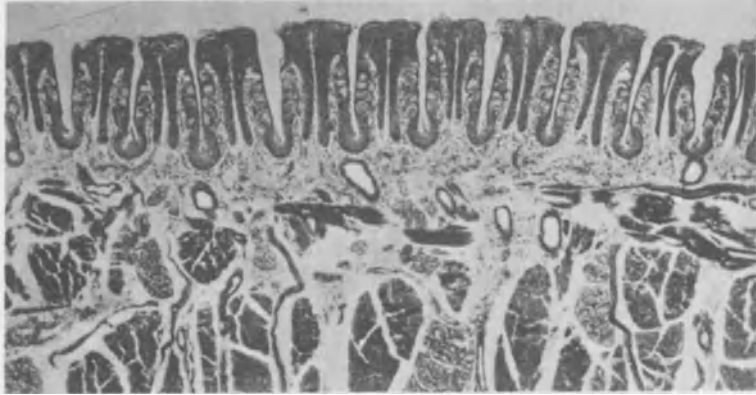


Abb. 23. Übersichtsbild eines Schnittes quer durch die Leisten der Papilla foliata eines *Kaninchens*. Ausführungsgänge der Spüldrüsen im Schrägschnitt. Vergr. 54 fach.

MALLORY gut färbbare Basalmembran und meint, daß die in der Nähe gelegenen Kerne kernhaltigen Teilen von Sinneszellen angehören. Es kommen hier auch besondere indifferente Epithelzellen vor, die von derselben Art sind, wie die Epithelzellen der intragemmalen Scheidewände und die HEIDENHAIN als Basalzellen bezeichnet.

Beim *Kaninchen* findet HEIDENHAIN (1914) die Knospen innerhalb der Sinnesfläche jeder Falte in Reihen, welche auf der Zungenoberfläche senkrecht stehen, angeordnet. Er bezeichnet diese als „Stäbe“, die sich aus genetisch zusammengehörigen Knospen zusammensetzen.

Er findet, daß die größeren Knospen zwei, die größten drei und mehr Poren besitzen, und nimmt an, daß sie in der Richtung gegen die Oberfläche sich teilen. Oft zeigen die zusammengehörigen Knospen eines solchen „Stabes“ eine durch Convergenz der Knospenachsen bedingte Fächerstellung. Bei einer Zählung fand er auf 400 zweiporige Knospen 368 einporige, 129 dreiporige, 7 vierporige, 1 fünfporige und 4 sechsporige.

Er stellt dar, wie bei einem bestimmten Wachstum der Knospen zuerst eine Teilung des Porus, dann eine Trennung der Knospen zustande kommen muß. Für ihn sind die Geschmacksknospen genetische, auf Teilung regulierte Systeme. Die mittlere Größe des Querschnittes der Halbtteile doppelporiger Knospen fand er geringer als das Mittel des Querschnittes einporiger. Ebenso die mittlere Größe des Durchschnittes der Dritteile dreiporiger geringer, als den bezüglichen Querschnitt der Halbtteile doppelporiger.

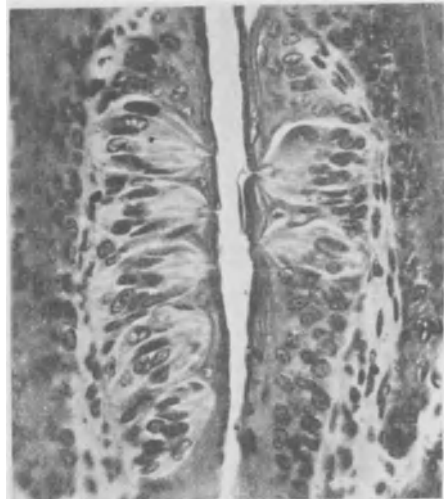


Abb. 24. Details einer Gruppe von Geschmacksknospen aus der Papilla foliata des *Kaninchens*. Vergr. 240 fach.

Als innere Teilung der Knospen bezeichnet er Bilder, bei denen die Scheidewandbildung ausbleibt, während die Geschmacksgrübchen bzw. die Ampullen sich zerlegen. Da nach Inhalt und Oberfläche das individuelle Größenwachstum ein eng begrenztes ist, muß die Knospe sich teilen, sobald die Zahl der Sinneszellen durch Mitose über ein gewisses Maximum zunimmt. HEIDENHAIN (b 1914) nimmt an, daß die Entwicklung vom späteren Oberrand des Sinnesfeldes ausgehen muß,

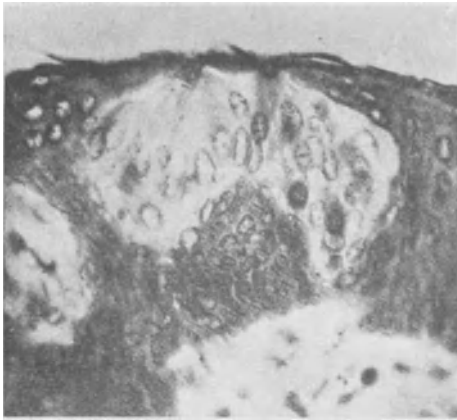


Abb. 25. Doppelknospe eines Neugeborenen, in Teilung begriffen. Vergr. 475 fach.

wo sich die Anlagen gefunden haben müssen, aus deren Wachstum und Teilung die Stäbe hervorgehen. Wie weit die von HEIDENHAIN für die Papilla foliata des *Kaninchens* ermittelten Tatsachen auch für die Papillae circumvallatae und foliatae der menschlichen Zunge gelten, darüber sind wir besonders aus technischen Gründen noch nicht genügend unterrichtet.

Nach allen Untersuchungen über die Innervation erscheinen übereinstimmend die Geschmacksknospen als nervenbedingte Gebilde. Es ist noch nicht festgestellt, ob bei ihrer Vermehrung zuerst eine Teilung der das Epithel erreichenden und beeinflussenden Nervendäste oder nach Bildung der ersten Knospen durch Vermehrung der Sinneszellen eine sekundäre Teilung der zutretenden Nervenäste hervorgerufen wird, was wir nach HEIDENHAIN'S Anschauung vermuten müssen. Es müßten dann die Sinneszellen die Nerven topographisch nach sich ziehen.

Es ist noch nicht festgestellt, ob bei ihrer Vermehrung zuerst eine Teilung der das Epithel erreichenden und beeinflussenden Nervendäste oder nach Bildung der ersten Knospen durch Vermehrung der Sinneszellen eine sekundäre Teilung der zutretenden Nervenäste hervorgerufen wird, was wir nach HEIDENHAIN'S Anschauung vermuten müssen. Es müßten dann die Sinneszellen die Nerven topographisch nach sich ziehen.

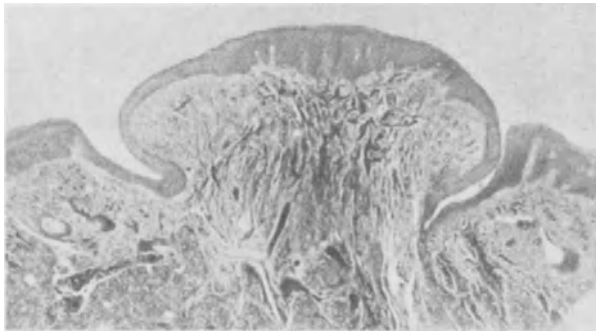


Abb. 26. Radiärer Schnitt durch eine Papilla circumvallata eines Greises. Fast keine Geschmacksknospen vorhanden. Vergr. 22 fach.

Nahe der Basis der Knospe finden sich gelegentlich wie erwähnt unregelmäßig gestaltete, vielleicht auch mehrpolige Zellen, die von den Autoren als Ersatzzellen gedeutet wurden, indem sie annehmen, daß in irgendeiner Weise die Knospenelemente zugrunde gehen und durch solche Zellen ersetzt werden. Dieses hätte zur Voraussetzung, daß wir diesen Zellen eine weitgehende amöboide Umformbarkeit zumuten, denn nur so könnten sie an die Stelle ausfallender Elemente treten und deren Form annehmen. Ein sicherer Beweis, daß auf diese Weise der Ersatz der Zellen stattfindet, scheint mir nicht erbracht, mitotische und amitotische Vorgänge innerhalb der Knospen sind, wie erwähnt, zumindest zweifelhaft. Von den erwähnten Zellen müssen natürlich die Wanderzellen, die häufig wie überall im Mundepithel auch in den Geschmacksknospen gefunden werden, unterschieden werden, und die besonders bei alten Individuen in großer Anzahl innerhalb der Knospen angetroffen

werden, aber auch ganz fehlen können. Bei Menschen und *Tieren*, welche eine längere Agonie durchgemacht haben, kann das Epithel der Knospen ganz von solchen meist polymorphkernigen Wanderzellen durchsetzt sein, und wird scheinbar gleichzeitig stark aufgelockert. Eine Erscheinung, die bei Kindern und Neugeborenen in dieser Form kaum gefunden wird.

Verschiedene Untersucher haben darauf aufmerksam gemacht, daß, wie besonders OPPEL (b 1900) betont, beim Neugeborenen und beim Kinde die Anzahl der in der Mundhöhle gefundenen Geschmacksknospen eine größere ist, als beim geschlechtsreifen Menschen oder in noch höherem Alter. Von dieser Tatsache konnte ich mich an meinem Material wiederholt überzeugen, es scheint dies aber auch für die größeren *Säuger* wie *Rind*, *Elefant*, *Hippopotamus* usw., die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, zu gelten. Insbesondere sind beim neugeborenen Menschen Geschmacksknospen im Gebiet der Papilla fungiformes häufiger und auf der Oberfläche der Papillae circumvallatae sowie deren Wällen.

### 5. Innervation.

Sehr zahlreiche Nervenfasern der so reichlich innervierten Geschmacksregionen treten in Beziehung zu den Geschmacksknospen. Es lassen sich diese zarten markhaltigen Fasern bis nahe an den Eintritt ins Epithel verfolgen, wo man bemerkt, daß sie sich vielfach aufspalten. Aber nicht alle Fasern dieser Bündel und auch nicht alle Verästelungen eines und desselben Achsencylinders treten in die Geschmacksknospe selbst ein, sondern wir bemerken, daß ein Teil der Fasern speziell auch die Partien des indifferenten Plattenepithels versorgt, die zwischen den Geschmacksknospen oder, wo sie vereinzelt angetroffen werden, in ihrer unmittelbaren Umgebung vorhanden sind.

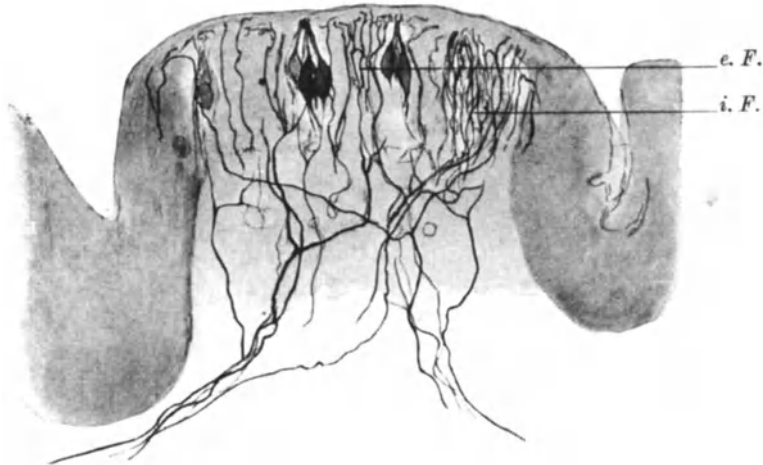


Abb. 27. Innervation einer Papilla fungiformis der *Katze*, vitale Methylenblaufärbung durch Gefäßinjektion, Gefrierschnitt. Vergr. 100fach. *e. F.* extragemmale Fasern; *i. F.* intragemmale Fasern.

Man unterscheidet demnach Fasern, die wir innerhalb der Knospe selbst endigen sehen, sogenannte intragemmale Fasern von sogenannten extragemmalen Fasern welche außerhalb der Geschmacksknospen endigen.

Da es nun gelingt, gelegentlich Äste eines und desselben Achsencylinders zu verfolgen, von denen die einen intragemmal, die anderen extragemmal endigen, so ist es nicht ganz leicht sich vorzustellen, daß die beiden Anteile eines und desselben Achsencylinders verschiedenartige Reize zu leiten bestimmt sind, und man muß sich daher fragen, ob die Erregung, die den Nerven durch die Vermittlung der Sinneszellen in der Knospe übermittelt wird, spezifisch oder nur der

Intensität nach verschieden ist, von jener, die er innerhalb des indifferenten Epithels extragemmal empfängt. Es ist diese Frage von Wichtigkeit, wenn wir entscheiden wollen, ob nur die Geschmacksknospe selbst der Sitz der Geschmacksempfindung sein kann, oder ob wir vielmehr den ganzen Ort der Endausbreitung des Glossopharyngeus als Sinnesfeld des Geschmackssinnes aufzufassen gezwungen sind. Die beste Übersicht für die



Abb. 28. Basale blattartige Endigungen an einer Knospe einer Papilla fungiformis des Erwachsenen. Vergr. 500 fach. CAJALS Methode.

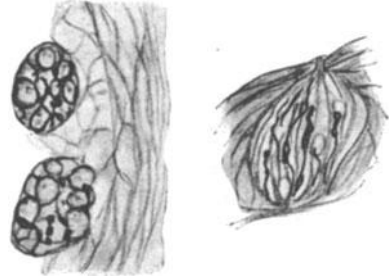


Abb. 29. Innervation der Geschmacksknospen der Papilla circumvallata von *Vesperugo noctula* im Längs- und Querschnitt. Vergr. 850 fach. CAJALS Methode.

Endigungsweise der Nerven gewinnt man mit der vitalen Methylenblaufärbung, die allein einen Überblick über regionäre Verteilung in dickeren Schnitten ermöglicht. Man sieht dann die Achsencylinder in die Geschmacksknospe eintreten, und ihre Äste und deren in unregelmäßiger Weise mit Varicositäten versehene Endfäserchen den verschiedenen Elementen, die die Knospe zusammensetzen, anliegen; ohne daß man, wie schon erwähnt, eine häufigere Beziehung zu einer



Abb. 30. Intra- und extragemmale Nervenendigungen einer Papilla fungiformis der *Katze*, vitale Methylenblaufärbung durch Gefäßinjektion. Molybdänsaures Ammon, Formalinnachfixierung. Vergr. 305 fach. *e. F.* extragemmale Fasern; *i. F.* intragemmale Fasern.



Abb. 31. Nervenendigung an einer Geschmackszelle einer Papilla fungiformis des erwachsenen Menschen. Färbung nach BIELSCHOWSKY. Vergr. 1000 fach.

besonderen Zellform bemerken könnte. Die letzten Endigungen, die nur ausnahmsweise bis nahe zur Epitheloberfläche ziehen, sind zumeist oval oder blattförmig. In Isolationspräparaten erhält man Bilder, in denen einzelne Sinneszellen von den Endfasern teilweise umwunden werden, die ihnen so innig anliegen, daß sie beim Isolieren mit ihnen verbunden bleiben.

Wenn wir im Methylenblaubilde innerhalb der Knospen Varicositäten an

den Nerven beobachten, so entspricht ein Teil von ihnen sicher kleinen Teloendrien und Durchgangsvaricositäten von Neurofibrillennetzen, wie wir es auch an Silberpräparaten feststellen können. Erst nach längerer Fixation entstehen dagegen die zahlreichen, als Kunstprodukte zu deutenden Varicositäten mancher Methylenblaubilder.

Methoden, die die Neurofibrillen darstellen, zeigen in den Verbreiterungen kleinste Netze und in den letzten Endigungen (CAJAL 1904, KOLMER 1910, BOEKE 1926) Terminalnetze. Das gleiche gilt von jenen Fasern, welche extragemmal endigen. Während man bei den entsprechenden Sinnesknospen der *Fische*, *Amphibien* und *Reptilien* häufig das Bild einer Art von Grundplexus am Boden der Sinnesknospe erhält, von dem aus erst die Terminalfasern zwischen die Zellen aufsteigen, vermissen wir einen solchen bei *Vögeln* und *Säugetern* (KALLIUS l. c., BOTEZAT 1910). Beim Menschen finden sich allerdings gelegentlich basale blättchenartige Verbreiterungen. (Abb. 28.)

DOGIEL (1879) hat in den Sinnesknospen der Mundregion mancher *Fische* einen basalen Nervenplexus, in den mehrere markhaltige Nervenfasern eingehen, als „Cupula“ den anderen intra- und extragemmalen Fasern gegenüber hervor gehoben. Es ist schwer darüber ins Klare zu kommen, ob etwas derartiges auch bei anderen *Wirbeltieren* und in den Geschmacksknospen der Zunge vorkommt, und ob diese Fasern selbst basal endigen, oder von ihnen aus erst intragemmale Endfasern ausgehen. Beim *Hund* und Menschen habe ich vereinzelt Nervenendigungen mit kleinen Endnetzen in der basalen Region von Knospen gesehen.

In einer neuesten Mitteilung ist BOEKE (1926) dafür eingetreten, daß die Nervenendigungen an den Zellen der Geschmacksknospen nicht interepithelial, sondern innerhalb des Cytoplasmas dieser Zellen sich nachweisen ließen und hat dies durch Abbildungen belegt.

Nach meinen bisherigen Erfahrungen kann es sich höchstens um lokales Eindringen in Einbuchtungen der Epithelien handeln, denn schon bei der geringgradigsten Schrumpfung beobachtet man die Endvaricositäten der Nerven außen oder zwischen den Epithelien liegend.

HERRICK (c 1925) beschrieb in jüngster Zeit bei den Geschmacksknospen des *Axolotls* im Gaumen eigenartige dichte Faserzüge, welche jede einzelne Knospe an ihrer Peripherie umspinnen, ohne daß anscheinend deren Fasern etwas mit den Fasern der sogenannten Cupula oder der eigentlichen Sinnesendigungen zu tun haben. Er konnte nicht feststellen, ob sie spinaler oder sympathischer Natur sind und stellte für beide Fälle theoretische Erwägungen auf, ob es sich etwa um „einen die Sinneswahrnehmung fördernden Apparat“ handelt, ähnlich wie er in den centrifugalen Fasern der Retina oder des Bulbus olfactorius aufgefunden wurde. Nahe unter dem Epithel der Papilla circumvallata, aber meist doch etwas unter dem Niveau der Grabensohle finden sich Anhäufungen von Ganglienzellen, welche in den Verlauf der zur Papille ziehenden Nerven eingelagert sind.

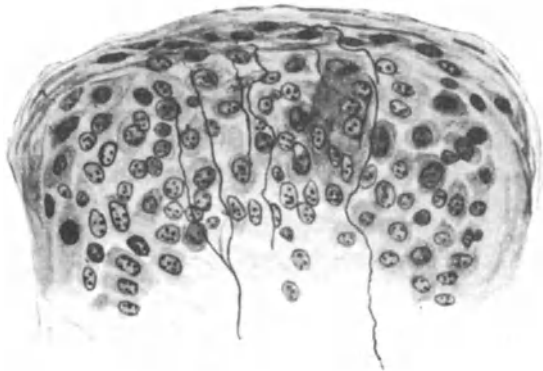


Abb. 32. Marklose Nerven in einer Papilla filiformis eines jungen Hundes. BIELSCHOWSKYS Methode. Vergr. 500fach.

Es ist schwer festzustellen, ob es sich bei diesen in der Zahl recht variablen Elementen nicht auch um einzelne bipolare an die Peripherie vorgeschobene Ganglienzellen des Glossopharyngeus handelt. Tiefer liegen größere kompakte Ganglien bei den meisten *Säugetern*, auch den *Affen* und Menschen. Die Tatsache, daß sich beim *Igel* zahlreiche Nervenfasern, die mit Aufzweigungen diese Ganglienzellen umspinnen, im Ganglion verfolgen lassen, läßt der Annahme Raum, daß wenigstens ein Teil von ihnen sympathischer Natur ist, wofür sich schon seinerzeit v. LÉNTHOSSEK (c 1894) aussprach. Sie könnten etwa nur zu den in und um die Papille gelegenen Drüsen in Beziehung stehen, also zu diesen Elementen etwa die gleichen Beziehungen haben, wie die bekannten Ganglien in den Speicheldrüsen. Hierüber wären spezielle Untersuchungen nötig.



Abb. 33. An der Basis der Papilla circumvallata des *Igels* gelegenes, wahrscheinlich sympathisches Ganglion, Zellen samt umspinnenden Fasern. Vergr. 437 fach.

Nach STEWARD (1920) stammen Zellen aus dem Glossopharyngeus, die einzelne kleine Ganglien in der Wand des Pharynx im hinteren Drittel der Zunge im Plexus tympanicus und noch dazu im Ganglion oticum bilden. Es könnten also die unter den Geschmacksknospen gefundenen Ganglienzellen möglicherweise auch zum Teil aus dieser Quelle stammen.

Die Innervation erfolgt vom Lingualis des Trigeminus für die Papillae fungiformes und vom Glossopharyngeus für die Papillae circumvallatae und foliatae.

Wie ZANDER (1897) und SCHULZ (1909) feststellten, enthält die Chorda tympani Bahnen die die Geschmacksperception an den zwei vorderen Dritteln der Zunge vermitteln.

Auch nach KANDER (Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. 68) ist die Chorda tympani der Geschmacksnerv für die vorderen  $\frac{2}{3}$  der Zunge.

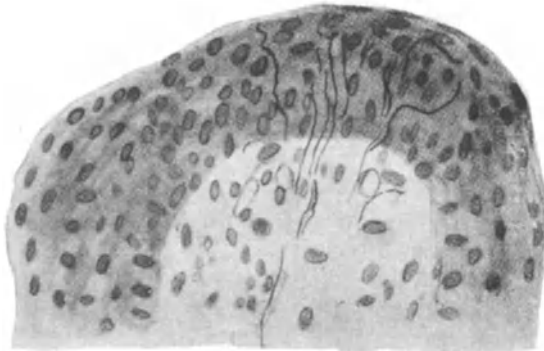


Abb. 34. Nerven in der Papilla circumvallata einer neugeborenen *Ratte* vor der Differenzierung der Geschmacksknospen. Vergr. 400 fach.

Auch der Plexus tympanicus versorgt nach KANDER das hintere Zungendrittel, den weichen Gaumen, den Arcus palatoglossus und die hintere Rachenwand mit Geschmacksfasern. Beide Nerven sind reine Geschmacksnerven, otogene oder operative Schädigungen dieser Nerven erweisen sich beim Menschen als irreparabel.



eine gewisse vielleicht nicht nur physikalische Besonderheit in der Lage und Zugänglichkeit dieser Nerven, sondern auch chemische Differenz unseren Reagentien gegenüber schließen dürfen.

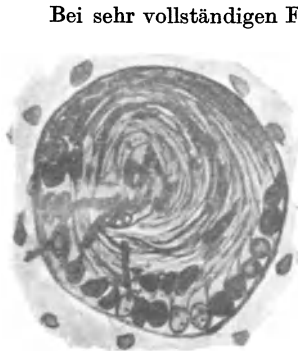


Abb. 36. Auffallend dicke Nerven in einer Epithelperle der Papilla circumvallata eines Neugeborenen. Vergr. 558fach.

Bei sehr vollständigen Färbungen, besonders mit der AGDUHRschen Modifikation der BIELSCHOWSKY-Färbung, beobachtet man recht grobe Fasern, welche sich plötzlich verjüngen und einzeln in die Geschmacksknospe sich verfolgen lassen, andere wieder außerordentlich feine, manchmal kaum meßbar zarte in großen Mengen, gleichzeitig etwa 20 in eine Geschmacksknospe eintretend. Man beobachtet dabei, daß entweder die einen dunkel und die anderen hell oder umgekehrt gefärbt erscheinen, niemals beide in der gleichen Weise. Bei dem außerordentlichen Reichtum der in der Basalpartie der Papille vorhandenen Ganglienzellen, die, wie schon auseinandergesetzt, als sympathische Elemente mit großer Wahrscheinlichkeit anzusehen sind (LÉNHOSSÉK l. c.), darf man die Vermutung aussprechen, daß zumindest ein Teil der erwähnten Fasern dem Sympathicus angehört, und somit möglicherweise, wie wir es von anderen Sinnesorganen wissen, auch im Geschmacksorgan eine doppelte Innervation in Frage kommen kann. Den exakten Beweis hierfür zu erbringen, etwa mit isolierter Ausschaltung der einen oder der anderen Nervenart, wie es etwa BOEKKE (1916) für die motorischen Nerven der Zunge getan hat, dürfte allerdings mit großen Schwierigkeiten verbunden sein. Markhaltige Nerven medianstehender Wallpapillen sollen sich unter diesen überkreuzen (VASTARINI-CRESI a 1915).

## 6. Vitalfärbung.

Unter den basischen Farbstoffen wird das Methylenblau sehr leicht, sowohl von der Zungenoberfläche aus, als auch bei Applikation auf dem Wege der Gefäße in den Elementen der Geschmacksknospen gespeichert, und führt zu einer Vitalfärbung der Sinneszellen und der Nervenendigungen an und zwischen ihnen, wie zuerst in der *Froschzunge* von EHRLICH (1886) entdeckt wurde. Bei der gewöhnlichen Art der Behandlung solcher Präparate erkennen wir in frischen Rasiermesserschnitten zuerst das Auftreten gefärbter Nervenendigungen, meist etwas später das Hervortreten einzelner gefärbter Sinneszellen. Es kann auch das eine ohne das andere auftreten. Erst nach einiger Zeit, zumeist infolge der Fixationsmaßnahmen, treten Varicositäten an den Nervenendfasern auf. Über die Färbung mit sauren Farbstoffen fand ich in der Literatur nichts vor. Bei hochgetriebener Trypanblauverleibung beobachtete ich in den Elementen der Papilla foliata des *Kaninchens* eine sehr reichliche Färbung von Bindegewebszellen der submucösen Papillen in den Falten auch bis ans Ende der sekundären Falten. In den Elementen der Geschmacksknospen finden sich nicht allzu reichlich kleinste Granula. Bei einzelnen Knospen nehmen die Stäbchen der Zellen im Porus intensive Färbung an, wie nach basischen Farbstoffen.

## 7. Physiologische Bemerkungen.

Die **Physiologie des Geschmackssinnes** ist vor kurzem im Handbuch der vergleichenden Physiologie von BETHE in Aufsätzen von K. v. FRISCH und E. v. SKRAMLIK (b 1926) und HENNING (1926) eingehend behandelt worden, sowie in einem neuen Buche von SKRAMLIK (a 1925), auf welche hier verwiesen werden soll.

Zwischen den Geschmacksknospen welche auf den Papillae fungiformes und den Blatt- und Wallpapillen stehen, besteht funktionell insoferne ein Unterschied, als erstere direkt mit schmeckenden Substanzen, welche die Zungenoberfläche passieren, in Berührung kommen, während bei den letzteren die schmeckenden Substanzen erst in der Flüssigkeit, die die Falten der Papilla foliata oder den



Graben der Wallpapillen ausfüllt, sich lösen müssen. Diese Flüssigkeit wird dann durch eigene Spüldrüsen erneuert, während etwas Ähnliches an den pilzförmigen Papillen nur durch Zungenbewegungen bewirkt werden dürfte. Der Druck der Zunge gegen den Gaumen preßt aus den Bissen mehr Saft hervor, daher das besondere Schmecken am Zungengrund.

Irgendwelche sonstige Unterschiede zwischen den Geschmacksknospen, welche wir auf den Papillae fungiformes und auf den Papillae circumvallatae und foliatae finden, sind nicht zu konstatieren. Auch für die Tatsache, daß die Physiologie bei genau lokalisierender Prüfung der einzelnen Regionen der Zunge, bestimmte Stellen feststellen konnten, an denen nur bitter, andere an denen nur süß empfunden wurde, fehlt vorläufig irgendeine histologische Erklärung, da morphologisch alle in Betracht kommenden Endapparate, sowohl was die Nerven als was die Sinneselemente betrifft, übereinstimmen. Die Physiologie wird immer auch berücksichtigen müssen, daß an den Orten in denen wir die Geschmacksempfindung lokalisieren, oder in unmittelbarer Nähe auf den benachbarten Papillen die äußerst zahlreichen und variablen Nervenendigungen der Zungenschleimhaut sich befinden, die die verschiedenen Arten der Tastempfindung der Zunge vermitteln, die in bezug auf Feinheit und genaue Lokalisation von keinem anderen Gebiet des Tastsinnes übertroffen werden, so daß wir auf der Zunge die Empfindung von sehr kleinen Niveauunterschieden bekommen, die gegenüber unserem sonstigen Tastvermögen „wie eine Lupenvergrößerung wirken“. (BRAUS 1924.)

Eine eigentliche isolierte Geschmacksempfindung dürfte kaum jemals zustandekommen, sondern ist stets von anderen Komponenten, wie Tast- und Wärmeempfindungen, in vielen Fällen von leichten Schmerzempfindungen begleitet. Diese Empfindungen werden wahrscheinlich durch die Reizung der zahlreichen interepithelialen Nerven der Geschmackspapillen und der Nerven der übrigen Zungenoberfläche insbesondere der Papillae filiformes hervorgerufen. Eine große Rolle spielen wohl hierbei die äußerst wechselnd gestalteten zumeist subepithelial gelegenen Nervenendigungen, welche in den schönen Tafeln von CECHERELLI (l. c.) eingehend beschrieben worden sind.

Welche von den zahlreichen, in diese Kategorie gehörenden, im Bindegewebe der Papillen gelegenen höchst variablen Endapparaten für das eigentliche Tasten und welche für den Schmerzsinne verantwortlich gemacht werden können, ist bisher nicht genau festgestellt. (Vergleiche die Untersuchungen von KIESOW, l. c., CECHERELLI). Bei der normalen Nahrungsaufnahme werden natürlich stets die tactilen Apparate der verschiedensten Kategorien gleichzeitig mit den eigentlichen Organen des Geschmackssinnes erregt.

Wie wir bei der Lokalisation einzelner Empfindungsqualitäten in bezug auf Nervenendigungen, auch bei der Haut und den Schleimhäuten noch im Dunkeln tappen, das haben die überraschenden Resultate von KNÜSEL und VONWILLER an der Cornea und Conjunctiva genauer als die bisherigen Untersuchungen gezeigt. Das Vordringen der schmeckenden Teilchen gegen die Geschmackszellen findet offenbar in den meisten Fällen durch Diffusion statt, und wird durch Zungenbewegungen unterstützt und beschleunigt. Trotzdem viele schmeckbare Substanzen chemisch nur sehr wenig aktiv sind, ist von einigen Autoren das Schmecken als chemischer Prozeß aufgefaßt worden, RENQVIST (1910) glaubt, daß Absorptionsvorgänge im Geschmackssystem eine Rolle spielen.

LASAREFF (1925) nimmt an, daß bestimmte Geschmackssubstanzen, die sich in den Papillen bzw. in den Geschmacksknospen befinden, durch schmeckende Stoffe zersetzt werden, was aber noch nicht genügend experimentell geprüft ist. Einzelne Papillen scheinen in verschiedener Weise Geschmacksempfindungen zu vermitteln. Unter 125 Papillen an der Zungenspitze, die OEHRWALL (1891) unter-

suchte, war bei 27 keine Geschmacksempfindung auszulösen. Von den übrigen 98 reagierten 91 auf Weinsäure, 79 auf Zucker, 71 auf Chinin. 12 reagierten nur auf Weinsäure, 3 nur auf Zucker, keine nur auf Chinin. Für salzig ergaben sich keine sicheren Beobachtungen. KIESOW (l. c.) beobachtete ähnliche Verhältnisse (zitiert nach v. SKRAMLIK 1926). Man unterscheidet von alters her vier verschiedene Geschmacksqualitäten, die Empfindung des Süßen, Bitteren, Sauren und Salzigen. Nach HENNING (1926) liegen viele Qualitäten der Geschmacksempfindungen zwischen diesen Kategorien, manche physiologische Versuche deuten darauf hin (VINTSCHGAU 1880, KÖSTER l. c.), daß für jede Geschmacksqualität, wie etwa Zucker, Weinsäure, Chinin, besondere pilzförmige Papillen und deren spezifische Nerven erregbar sind, nicht aber für die anderen der genannten Kategorien. Auch lokale elektrische Reizung einzelner Papillen kann bitteren, salzigen oder süßen Geschmack erregen. Bei Lähmung der Chorda tympani können nach KÖSTER einzelne Geschmacksqualitäten ausfallen. Nach HENNING (l. c.) finden sich süß empfindende Elemente gehäuft an der Zungenspitze, sauer empfindende an der Mitte der Ränder, die bitter empfindenden im Bereich der Papillae vallatae.

Nach RENQVIST (l. c.) bildet die Absorption der zu schmeckenden Substanz den adäquaten Reiz für das Geschmacksorgan. Bei dem bitteren Geschmack soll es sich nur um diesen Adsorptionsvorgang, bei den anderen Qualitäten noch um die Bildung elektrischer Potentialdifferenzen handeln (zitiert nach LANDOIS-ROSEMANN 1921). Am schnellsten wird das Salz geschmeckt, in 0,17 Sekunde, dann süß, sauer und bitter. Die letzten Stoffe erzeugen den längsten Nachgeschmack. Eis auf der Zunge, Cocain und Eucaïn können das Geschmacksvermögen vollständig aufheben, bei schwächerer Einwirkung bloß die bittere Komponente, die Verbindungen der Gymnemasäure bringen süßen und bitteren Geschmack stundenlang zum Verschwinden, wobei saurer und salziger Geschmack erhalten bleibt.

Die Frage, ob spezifische Endapparate oder spezifische Nerven vorhanden, ist nach den experimentellen Resultaten über Regeneration der Geschmacksknospen aus anscheinend indifferentem Epithel unter dem Einfluß regenerierender Nerven wohl eher im Sinne der letzteren Annahme zu beantworten.

## 8. Beziehungen zu pathologischen Vorgängen, Degeneration und Regeneration.

Zuerst beobachteten VINTSCHGAU und HÖNIGSCHMIED (1877), daß nach Durchschneidung des Glossopharyngeus beim *Hund* die Geschmacksknospen der entsprechenden Seite der Zunge verschwinden. VINTSCHGAU (1880) wiederholte diese Versuche und stellte die Veränderungen an den Geschmackszellen fest. Er glaubte, daß die Stützelemente nach anfänglichem Anschwellen und Erfüllung mit Granulis sich in wenigen Tagen in gewöhnliches Epithel umwandeln. RANVIER (1888) stellte fest, daß beim *Kaninchen* 48 Stunden nach der Durchschneidung des Glossopharyngeus man noch keine sicheren Zeichen von Degeneration der Geschmacksknospen nachweisen könne. Im Gegensatz zu VINTSCHGAU (1880) meinte er, daß die Geschmacksknospen durch Wanderzellen zerstört würden. 40 Tage nach der Durchschneidung konnte gewöhnlich keine Spur von Geschmacksknospen gefunden werden. Beobachtungen von DRASCH<sup>1)</sup> (1887) bestätigten die Befunde von VINTSCHGAU und HÖNIGSCHMIED (1877). GRIFFINI (1887) durchschnitt ebenfalls den Glossopharyngeus des *Kaninchens*; die Zerstörung der Geschmacksknospen setzte 23 Stunden nach der Operation

<sup>1)</sup> Abh. d. k. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 29, S. 229—252.

ein, zu welcher Zeit in einzelnen Knospen die intracorporulären Nerven mit schwarzen Tröpfchen besetzt oder vollständig verschwunden waren. Die Sinneszellen unterlagen einer granulären fettigen Degeneration und verschwanden in 4—5 Tagen. Die Nervenfasern, die durch das Bindegewebe der Papillen zogen, zeigten zahlreiche kleine Vacuolen und waren von reichlichen Leucocyten durchsetzt. Der Schwund der Geschmacksknospen vollzog sich fortschreitend, so daß 28 Tage nach der Operation alle verschwunden waren. Die Regeneration begann am 26. Tage nach dem Eingriff und GRIFFINI (l. c.) behauptete, daß die auswachsenden Nerven mit Epithelzellen in Kontinuität träten, welche dann durch Differenziation den Charakter von Geschmackszellen annehmen würden. BAGINSKY (1893, 1894) behauptete, unveränderte Geschmacksknospen bei 9 *Hunden*, denen er den Glossopharyngeus durchschnitt, gefunden zu haben und alle von früheren Untersuchern beobachteten Veränderungen auch bei normalen *Hunden* zu sehen. SANDMEYER (1895) zeigte, daß die Beobachtung BAGINSKYS unzutreffend sei und bestätigte durchaus, daß die normalen Geschmackspapillen des *Hundes* gut mit Knospen versehen sind, und diese nach 21—27 Tagen nach der Durchschneidung des 9. Nerven verschwinden. Auch MEYER (1896) bestätigt die Richtigkeit der ursprünglichen Beobachtungen, 30 Stunden nach der Nervendurchschneidung zeigten die Knospen die ersten Zeichen von Veränderungen, am 7. Tage waren nur spärliche Reste von Geschmacksorganen vorhanden. Da MEYER keine klaren Bilder von Degeneration fand, glaubte er, daß die Geschmackszellen sich in gewöhnliche Epithelzellen umdifferenzieren. BOEKE<sup>1)</sup> zeigt durch die Anwendung seiner Methode der heterogenen Regeneration, daß das Wiedererscheinen der Geschmacksknospen ebenso gut durch das Auswachsen eines motorischen wie eines sensiblen Nerven zustande kommen könne. Die Durchschneidung des Nerv. lingualis beim *Igel* führte zum Verschwinden aller Papillen an der Spitze der entsprechenden Seite der Zunge. Wenn aber der centrale Stumpf des Hypoglossus mit dem distalen Ende des Lingualis verbunden wurde, konnte die Regeneration der Geschmacksknospen drei Monate nach der Operation beobachtet werden. Da es nun aber Hypoglossusfasern waren, welche nun in den alten Lingualiswegen verliefen, schloß BOEKE daraus, daß diese motorischen Fasern den Regenerationsreiz für die Geschmacksknospen bewirkt hatten.

OLMSTEDT (1920) dehnte diese Untersuchungen auf *Kaltblüter* aus und wies am *Zwergwels Amiurus* nach, daß zwischen 11—13 Tagen nach Durchschneidung der zu den verschiedenen Barteln führenden Äste auf diesen die Geschmacksknospen vollständig verschwanden. Die ersten Anzeichen der Degeneration der Nerven fanden sich etwas früher, am 8. Tage und waren am 13. Tage nach der Operation voll ausgebildet. Wie RANVIER (1882) schien es ihm, daß die Geschmacksknospen nicht sich zu gewöhnlichem Epithel dedifferenzieren, sondern degenerieren, und von Leucocyten phagocytiert würden. Es ist somit die Anwesenheit von Geschmacksknospen auf einer Bartel von dem Vorhandensein eines normalen Nerven abhängig, da sie degenerieren und verschwinden, wenn der Nerv degeneriert, und wieder auftreten, wenn der Nerv regeneriert. Er schloß aus der Tatsache, daß der Nerv an der entsprechenden Region sichtbar wird, noch bevor Geschmacksknospen sich entwickeln, daß das Vorhandensein des Nervens für die Bildung der Geschmacksknospen der ursächliche Faktor sei. In einer späteren Untersuchung zeigte OLMSTEDT (l. c.), daß die Durchschneidung des Lingualis beim *Hund* das Verschwinden der Geschmacksknospen am vorderen Teil der Zunge herbeiführt, wobei hier die Degeneration von der Phagocytose durch Leucocyten unterstützt wird (zitiert nach R. MAY 1925).

<sup>1)</sup> Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 151, S. 47—64; Verhandl. d. koninkl. akad. v. wetensch. te Amsterdam Bd. 18, S. 1—120, Bd. 19, S. 1—71.

Die Geschmacksknospen des *Zwergwelses* zeigen nach R. MAY (1925) die Innervation nur durch marklose Fasern. Es besteht immer nur Kontiguität, nicht Kontinuität zwischen den Nerven und den Geschmackszellen. Zwischen den sogenannten Sinnes- und Stützzellen werden alle Übergangsformen gefunden, was die Ansicht stützt, daß bloß eine Zellform vorhanden. Die Nervenverzweigungen zu den Geschmacksknospen degenerieren und verschwinden innerhalb weniger Stunden nach der Nervendurchschneidung. Die Nervenfasern im distalen Stumpf des durchschnittenen Nerven beginnen einige Tage nach dem vollständigen Verschwinden der Nervenendigungen zu degenerieren. Die Degeneration vollzieht sich also centripetal. Die Geschmackszellen selbst bleiben einige Tage intakt, nachdem ihre Nervenverzweigungen verschwunden sind. Bei 20° erfolgt die Degeneration der Geschmackszellen auf der Höhe der Degenerationsvorgänge innerhalb des Nervenstammes. Bei dieser Temperatur ist eine gleichzeitige Degeneration der Markscheiden und des Axons im Nerven. Die Nervenregeneration setzt zu einer Zeit ein, wo Teile des Nerven noch in Degeneration sich befinden. Die Regeneration der Geschmackszellen kommt zustande, wenn regenerierte Neurofibrillen wieder in die Stellen eindringen, wo früher Geschmacksknospen vorhanden waren. Man gewinnt den unmittelbaren Eindruck, daß die Geschmackszellen unter dem Einfluß der neugebildeten Nervenverzweigungen sich regenerieren, und zwar ist es die Zelle des gewöhnlichen Epithels, welche sich zur Geschmackszelle umwandelt. Es läßt sich kein Beweis erbringen, daß die auswachsenden Nervenendigungen von „anziehenden“ Substanzen, welche von undegenerierten Elementen ausgehen, zu ihrem Platze geleitet werden. Die Geschmackszellen werden bei ihrer Regeneration niemals in Kontinuität mit Neurofibrillen angetroffen. Die regenerierten Nervenverzweigungen werden zuerst von weniger Neurofibrillen gebildet, als in normalen Geschmacksknospen sich finden lassen. Nach ein paar Tagen findet man wieder die normale Zahl der Neurofibrillen in den Regeneraten. Bei einer Temperatur von etwa 13° zerfallen die Markscheiden in den durchschnittenen distalen Enden des Nerven langsam, aber die Axone in diesem Nervenstumpf zeigen keinerlei Zeichen von Zerfall. Auch die Geschmacksknospen degenerieren bei dieser Temperatur etwas langsamer als bei 20°. Auch die Regeneration der Geschmacksknospen erfolgt sehr langsam, nachdem die Axone wieder verheilt sind. Wenn der Nervenstamm wieder hergestellt ist und Geschmacksknospen regeneriert, führt eine Temperatur von 24° keine weiteren Veränderungen herbei. Die beobachteten Tatsachen lassen sich am ehesten dadurch erklären, daß irgendeine hormonartige Substanz fortwährend von den Nerven an die Geschmackszellen abgegeben wird. Dies wäre die Ursache des normalen Verhaltens der Geschmacksknospen. Das Fehlen dieser Substanz reicht hin, um den Zerfall der Geschmacksknospen herbeizuführen, auch wenn die Axone im Nerven noch nicht degenerieren.

WHITESIDE (1925) beobachtete nach Durchschneidung der Zungenerven Degeneration der Geschmacksknospen und ihren Ersatz durch indifferentes Epithel, nach Regeneration der Nerven neuerliche Differenzierung von Geschmacksknospen an Stelle der ursprünglichen, durch stufenweise Umwandlung aus indifferenten Epithelien.

Nach WHITESIDE (l. c.) regenerieren sich die umwallten und gefalteten Papillen der *Rattenzunge*, auch wenn sie samt ihrer bindegewebigen Unterlage und den oberflächlichen Muskelschichten mittels eines Thermokauters zerstört werden, rasch, indem bald nach der Vernarbung neue Papillen und Geschmacksknospen auftreten. Dabei ist die Bildung dieser Strukturen ganz ähnlich der embryologischen Entwicklung. Die Geschwindigkeit des Regenerationsvorganges variiert individuell, es werden Varianten in der Struktur der Papillen und in der Zahl und Anordnung der Knospen beobachtet; im allgemeinen schreitet die Neuentwicklung bis zur Bildung normaler Papillae vallatae und foliatae mit der gewöhnlichen Anzahl von Geschmacksknospen dann fort.

Wir finden sehr häufig nicht nur am Menschen, sondern auch am *Tiermaterial* einzelne Geschmacksknospen, mehr minder stark mit Leucocyten infiltriert, diese Erscheinung kann aber auch am Leichenmaterial fehlen. Es ist schwer zu entscheiden, da häufig auch in einer Wallpapille die Infiltration nur auf einzelne Knospen beschränkt ist, ob es sich dabei um etwas Physiologisches oder um eine durch Infektion bedingte Reaktion des Organismus handelt. Die Erscheinung findet sich ebenso bei alten *Tieren* der verschiedensten Art. Beim menschlichen Neugeborenen habe ich sie stets vermißt: Bei Individuen, die nach einer langen

Agone gestorben sind, scheinen sie stärker zu sein, an Operationsmaterial (normale Wallpapillen in geringer Entfernung eines exstirpierten Epithelioms) fand sich die Erscheinung nicht.

Da nach Ansicht einiger Experimentalforscher bei Degeneration der Nerven der Schwund von Geschmacksknospen sich unter dem Bilde der gleichen leucocyären Infiltration vollzieht, könnte man daran denken, daß dieser gelegentlich lokalisierte Befund mit lokalen Degenerationsprozessen, besonders bei älteren Individuen zusammenhängt, und daß vielleicht dafür an anderen Punkten unter dem Einfluß regenerierender Nerven eine Neubildung von Knospen vorkommen kann.

Vollkommenes angeborenes Fehlen des Geschmackssinnes wurde bisher nie beobachtet. Störungen kommen bei Lähmungen der Nerven auch im Anschluß an Mittelohrentzündungen, Parageusien, bei denen die Geschmacksempfindungen nicht der Qualität der dargebotenen Reize entspricht, kommen bei centralen Erkrankungen vor. (FRANKL-HOCHWART: Die nervösen Erkrankungen des Geschmackes und Geruches. Wien, Hölder 1908.)

### 9. Entwicklung der Geschmacksknospen.

Nach JOHNSTON (1910) werden bei den *Urodelen* alle Geschmacksknospen im Entoderm gebildet, indem sich in allen Teilen des Mundes und Pharynx mit Dotter beladene Entodermzellen in spezifischer Weise umlagern. Er hält es bei den Beziehungen zwischen Entoderm und Ectoderm nicht für möglich, daß irgendwelche Knospen vom Ectoderm geliefert würden. Während JOHNSTON auch für die *Cyclostomen* das Auftreten der Geschmacksknospen ins Entoderm verlegt, und angibt, daß sie auch bei *Teleostiern* ursprünglich in sicher entodermalen Regionen auftreten, gibt LANDACRE (1907) an, daß bei *Ameiurus* sie vom Entoderm und Ectoderm gebildet werden könnten. JOHNSTON betont, daß der Haupteinwand gegen eine entodermale Genese der Geschmacksknospen der ist, daß vom Entoderm keine nervösen Strukturen gebildet werden. Da, wie unten ausgeführt wird, die neueren Untersucher darüber einig sind, daß die Elemente der Geschmacksknospen erst durch sekundäre Umwandlung eines vorher vorhandenen, anscheinend indifferenten Epithels durch das Herantreten der Nerven wenigstens bei den *Säugetern* zustande kommen, so kann dieser Einwand, da es sich nicht um eigentliche nervöse Elemente, sondern um eine besondere Form sekundärer Sinneszellen handelt, keine Berücksichtigung mehr beanspruchen.

Nach den neuesten Untersuchungen von THORSTEN HELLMAN (1921) entwickeln sich die Zungenpapillen beim Menschen lange nachdem die drei Zungenerven Lingualis, Glossopharyngeus und hypoglossus ihre Äste in die Zungenanlage entsendet haben. Die erste Anlage der Papillae circumvallatae läßt sich schon bei 20—30 mm Länge der Embryonen bemerken. Sie geht in der Weise vor sich, daß Nervenzweige der Nervi glossopharyngei gegen das Epithel zu wachsen, mit diesem in Kontakt treten und kleine knospenförmige Bildungen aussenden, welche das Epithel ausbuchten. Es kommt nicht zu einer primären Firstbildung mit sekundärer Aufteilung in Papillen in der Weise, daß der First durch Epitheleinwachsung aufgeteilt wird, wie man früher annahm, sondern es entstehen die Papillae circumvallatae von Anfang an als lokale Ausbuchtungen des Epithels, welche durch das Vordringen von Zweigen des Nervus glossopharyngeus gebildet werden und behalten ihren lokalen Charakter ständig bei. Die Epitheleinwachsung hat mit der ersten Ausbildung nichts zu tun, sondern ist eine sekundäre Erscheinung in einer späteren Entwicklungsstufe der Papille. Die Papillae circumvallatae erscheinen mikroskopisch beim 56 mm langen Embryo; eine beginnende Wallbildung kann bei einem 170 mm langen Embryo

beobachtet werden. Die Anlagen der Geschmacksknospen treten hier frühzeitig auf und waren schon bei 18,7 mm-Embryonen nachzuweisen.

HELLMAN schildert auch an der Hand eines Plattenmodells der Ausbreitung des Glossopharyngeus das Auftreten von keulenförmigen Verdickungen „Nervenkeulen“ überall dort, wo größere Äste primär an das Epithel herantreten.

Die Anlage der Papillae foliatae kann man bei Embryonen über 30 mm Länge, also im Beginn des dritten Embryonalmonats, angedeutet finden. Sie bestehen in einer Ausbildung von leistenförmigen Epitheleinsenkungen in das Stratum proprium. Bei der späteren Entwicklung treten im Anschluß an diese Einsenkungen Furchen an der Oberfläche der Zunge auf. Die Anlage ist aber bei Embryonen zwischen 30—70 mm Länge inkonstant, der vom Nervus glossopharyngeus kommende Nervenzweig teilt sich und strahlt gegen die Stelle, wo die Papille angelegt wird, aus. Nur in einem späten Stadium wurden ein paar vereinzelte Geschmackshügelanlagen angetroffen. Diese Beobachtungen lassen sich mit der Auffassung der Papilla foliata als rudimentärer Bildung beim Menschen in Einklang bringen.

Die Anlage der Papillae fungiformes geschieht in einem sehr frühen Stadium schon bevor der Embryo 20 mm erreicht hat. Sie besteht darin, daß der lokal keulenförmig verdickte Nervenast bis zum Epithel vordringt, worauf sich an dieser Stelle eine „Geschmackszwiebel“ zu differenzieren beginnt. Danach entsteht eine Ausbuchtung des Epithels teils auf Grund der eigenen Größenzunahme dieser „primitiven Geschmackszwiebel“, teils auf Grund des Vordringens des Nerven, wodurch die Geschmackszwiebelanlage und die ihr zunächst liegenden Epithelzellen über das allgemeine Niveau des Epithels vorgepreßt werden. Die weitere Ausbildung geschieht in der Weise, daß wahrscheinlich durch das Vordringen des Nerven die Geschmackszwiebel zusammen mit den sie umgebenden Epithelzellen immer weiter über das allgemeine Niveau des Zungenepithels vorgepreßt wird, wodurch eine immer deutlichere Papillenbildung entsteht. Das Epithel liegt dem Nerven zuerst unmittelbar auf, wird aber bald von ihm durch die Entwicklung von Bindegewebe zwischen Nerv und Epithel geschieden. Die Papille bekommt dadurch immer mehr eine halbkugelige oder konische Form. Eine Epitheleinwachsung rings um den Basalteil der Papille grenzt diese erst ab, und vollendet sodann durch die Ausbildung eines Wallgrabens ihre Gestaltung.

Die Papillae filiformes treten beim Menschen im sechsten, die Papille foliatae erst im siebenten Monat deutlich hervor (M. MURRICH 1902). Nach den Ansichten von RAMON Y CAJAL (1904) dürften auch in der Zunge so wie in anderen Endgebieten sensibler Nerven die ersten Achsencylinderenden mit feinen Spitzen bis an die Epithelgrenze heranwachsen, und hier dürfte zuerst ein Umbiegen dieser Fädchen und erst in einer späteren Periode ein Eindringen in das Epithel selbst stattfinden. Zuletzt erfolgt die Ausbildung der definitiven Beziehungen zu den Geschmackszellen und die Bildung der Endvaricositäten.

Die Papillae filiformes werden durch das Einwachsen kleiner Bindegewebspapillen gegen das Epithel zu bei Embryonen von ungefähr 45 mm Länge angelegt. Erst bei ungefähr 70 mm verursachen diese Papillen kleine Ausbuchtungen an der Epithelfläche. Sie wachsen sodann immer mehr in die Länge, scheinen aber bei Neugeborenen noch kürzer als die Papillae fungiformes zu sein.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß das Vordringen der Nervenfasern zum Epithel der Anlage der Geschmackszwiebel vorausgeht, und wie schon GRÄBERG (1899) betonte, die Differenzierung der Geschmacksknospen in direkter Beziehung zu dem Herantreten des Nerven zum Epithel steht.

GRÄBERG fand die ersten Geschmacksknospen an der Zunge in der 15. Woche,

TUCKERMANN (1888) in der 14., PATZELT (1921) findet in der 15. auch am Kehledeckel zwischen blasigen „Glykogenzellen“ vereinzelt eine Geschmacksknospe in der Entwicklung, nur vereinzelt bei älteren Embryonen, erst in der 30. Woche häufiger, während sie bei älteren Embryonen und Neugeborenen häufig sind und nur ganz selten fehlen. Wie an den anderen Stellen geht ihre Anzahl im späteren Leben etwas zurück.

Bei menschlichen Embryonen zwischen 16—30 mm Länge beschreibt HELLMAN (l. c.) Epitheldifferenzierungen, die er als „primitive Geschmackszwiebeln“ bezeichnet, die später wieder vollständig verschwinden. Sie entstehen wahrscheinlich wie die Geschmackszwiebeln durch direkten Einfluß von zum Epithel vorgedrunnenen Nervenfasern und sind Gebilde, welche mit Geschmackszwiebelanlagen gleichzustellen sind. Ihre atypische Ausbildung dürfte durch lokale Verhältnisse bedingt sein, hauptsächlich wahrscheinlich durch die verschiedene Beschaffenheit des Epithels gegenüber anderen Teilen der Zunge.

Die verschiedenen Arten von Zungenpapillen sind nach HELLMAN als vollkommen verschiedene Gebilde anzusehen, weshalb ein Übergang von einer Papillenart in die andere in späteren Stadien nicht stattfinden dürfte. Die Ausbildung der doppelten Papillae vallatae dürfte durch eine schon frühzeitig während des Embryonallebens konstaterbare Doppelanlage oder Aufspaltung der Nervenkeulen bedingt sein, welche das erste Hervortreten der Papillen verursachen.

Beim 5monatigen Fetus beobachtete ich, daß die Papilla circumvallata hauptsächlich an der Oberfläche, manchmal dicht gedrängt, Geschmacksknospen trägt, dagegen die Abhänge des Walles und Grabens noch keine Geschmacksknospen enthalten. Vielleicht handelt es sich auch hier um eine Wiederholung phylogenetisch älterer Zustände. Die Knospen sind dabei schon sehr deutlich ausgebildet und ähneln denen des Erwachsenen.

Da nach allem, was diesbezüglich bekannt ist, die Elemente der Geschmacksknospe sich aus indifferentem Epithel unter dem Einfluß der einwachsenden Nerven entwickeln, müssen wir uns vorstellen, daß sich das Cytoplasma solcher Zellen außerordentlich verändert, wobei vor allem eine Wasseraufnahme einen besonderen Turgor dieser Zellen zu bewirken scheint, da die epitheliale Umgebung der Knospe in ihrer Zellkonfiguration den Eindruck von komprimierten Elementen macht.

Bei der Entstehung der Knospen scheint zuerst an der Basis, dann weiter nach oben in den Epithelzellen eine Cytoplasmaaufhellung und Quellung einzutreten. Auch verschwindet in ihrem Cytoplasma das Glykogen fast vollständig, wodurch sie sich von den glykogenreichen Zellen der Umgebung deutlich abheben, worauf besonders PATZELT (l. c.) hingewiesen hat. Schließlich erreichen die umgewandelten Zellen die Höhe des Epithels und erst sekundär entsteht durch Verdickung des Epithels um die Knospe eine Vertiefung. Man kann verschiedene Grade von Knospendifferenzierung nebeneinander finden (KALLIUS l. c.).

Entwicklungsgeschichtlich müßte man im Anschluß an HEIDENHAIN'S Anschauungen weiter annehmen, daß eine oder mehrere Knospen auftreten und alle weiteren durch Teilung der ersteren entstehen. Die Vorgänge, welche eventuell zur Umwandlung indifferenter Epithelzellen in Geschmacksknospen führen könnten, wären bei Feten und auch gelegentlich von Regenerationen cytologisch genauer zu untersuchen.

Über das Auftreten der Knospen im Kehlkopf finden wir Angaben in den



Abb. 37. Beginn der Differenzierungsvorgänge im Epithel der Zunge eines 14 mm langen menschlichen Embryos, die zur Ausbildung der ersten Geschmackszwiebeln führen. Vergr. etwa 300fach.

Epiglottisuntersuchungen von PATZELT und von GROSSMANN. HUBER und EGGER (1917) stellten fest, daß beim *Kaninchen* die Papillae foliatae bei Embryonen von 18 Tagen als ovale Area, die wenig vorspringt, erkennbar sind. Vom 19.—21. Tage bilden sich die Falten aus und sind am 21. voll ausgebildet. Diese primären epithelialen Falten müssen als Histosysteme aufgefaßt werden, da sie in annähernd konstanter Zahl während der Zeit der Morphogenese dieser Gegend gefunden werden, die Anlage der gesamten gefalteten Area beiderseits ist praktisch gleichzeitig vorhanden. Die serösen Zungendrüsen, die in Verbindung mit der Papilla foliata stehen, treten im Centrum der Region am 24. Tag auf. Die sekundären Falten sind am 24. Tag im Centrum angelegt und zeigen eine erkennbare Entwicklung über die ganze Area am 26. Tag. Die epithelialen und Schleimhautfalten, sowohl die primären als die sekundären, von der Unterseite der Area am 30. Tage betrachtet, zeigen eine Anlage und Entwicklung, die im wesentlichen der vollentwickelten Papille gleichkommt. Die tiefen Klüfte oder Gruben, die die oberflächlichen Falten bei der erwachsenen Area trennen, sind nur erst angedeutet. Die Geschmacksknospen sind in dieser Entwicklungsperiode in geringer Zahl vorhanden und in enger Beziehung zu den Ausmündungsstellen der serösen Zungendrüsen, welche die Oberfläche des Epithels erreichen.

### 10. Zur vergleichenden Histologie des Geschmacksorgans.

Was die Geschmacksorgane in der Tierreihe betrifft, so finden wir bei wirbellosen *Tieren* eine Menge von Einrichtungen, welche möglicherweise auch Wahrnehmungen vermitteln, welche mit den Geschmackswahrnehmungen des Menschen verglichen werden können, ohne daß diese allein in der Mundhöhle lokalisiert wären. Die Sinneszellen sind bei *Wirbellosen* primäre Sinneszellen mit kürzerem oder längerem peripheren Fortsatz, der an der Oberfläche der Haut oder der Mundregion endigt, und deren proximaler Fortsatz als Nervenfasern zu den Kopf ganglien zieht. Gelegentlich werden auch freie Nervenendigungen in dieser Region, die wohl als periphere Fortsätze in die Tiefe gesunkener, zu Ganglienzellen gewordener primärer Sinneszellen mit RETZIUS aufgefaßt werden dürfen, als Endigungen von Geschmacksnerven angesehen. Bei den *Wirbeltieren* gibt es äußerst zahlreiche Varianten von Hautsinnesknospen, die mit allerlei Übergängen zu den in der Mundhöhle gelegenen überleiten. Sie finden sich zahlreich auch besonders an den Kiemenbögen bei *Fischen* und *Amphibienlarven*. Organe, die in mancher Hinsicht mit den Geschmacksknospen der höheren *Wirbeltiere* Ähnlichkeit zeigen, lassen sich bei manchen *Fischen* mit kleinen Modifikationen von der Mundhöhle über deren Grenzen hinüber auf die Außenseite des Kopfes verfolgen. Häufig finden sie sich auch auf den Barteln, wo solche vorhanden sind oder ähnlichen gestützten Anhängen, wie die am Unterkiefer beweglichen, vorstreckbaren Tastfäden von *Mullus*, oder die langen Bauchflossenanhänge von *Osphromenos olfax* beispielsweise. Man hat viele dieser Typen als Wechselsinnesorgane bezeichnet, wobei man die Annahme machte, daß sie wahrscheinlich außer Geschmacksempfindungen auch Tastempfindungen vermitteln könnten. Bringt man beim *Wels Ameiurus* einen Köder neben den rückwärtigen Teil der Rumpfhaut, so dreht sich das Tier um, da es offenbar mit den hier vorhandenen Schmeckknospen entsprechende Sinneswahrnehmungen aufnimmt.

Die Hautsinnesorgane der *Fische* und *Amphibien* unterscheiden sich von den Geschmacksknospen hauptsächlich dadurch, daß in ihnen Zellelemente nicht nur zweireihig, sondern auch zweischichtig angeordnet sein können, so daß die Basis der Sinneszellen, die oft birnförmig sind, den Grund der Sinnesknospe nicht erreichen; so sind auch die Organe des Seitenlinien-



systems gebaut, die wir bei *Fischen* und *Amphibien* finden. (TODARO 1872, RETZIUS 1892.)

Der Übergang zum Landleben bewirkt, daß diese für Aufnahme chemischer Reize in Flüssigkeiten bestimmten Sinnesorgane nur mehr in der Mundhöhle sich erhalten, und man erkennt bei *Amphibien*, daß sie am Ende des Larvenlebens in der Umgebung des Mundes sich rückbilden, ebenso auf der Seitenlinie, im Munde, besonders am Gaumen, aber sich erhalten.

Bei *Salamandern* und *Anuren* findet man auf der Zunge und am Gaumen (NIEMACK [Anat. Hefte 1893]; BETHE [1898]) Endscheiben, die auf einer pilzförmigen Papille angetroffen werden. In dem Epithel derselben findet sich eine ganze Anzahl von verschieden geformten Sinneszelltypen zwischen indifferenten, zum Teil flimmernden Epithelien. Sie haben wenig Ähnlichkeit mit eigentlichen Geschmacksknospen.

Diese Zellen stehen mit marklosen Fasern in innigem Kontakt. Bei einzelnen *Urodelen*, wie *Necturus*, sind auch am Zungenrücken typische Geschmacksknospen von KINGSBURY (zitiert nach PLATE 1924) beschrieben worden.

Bei den *Reptilien* treffen wir Geschmacksknospen an verschiedenen Punkten der Mundhöhle, besonders mesial von den Zähnen im Zahnfleisch, in den Falten der Zunge, am Dach und am Boden der Mundhöhle, sogar an der Scheide der Giftzähne bei

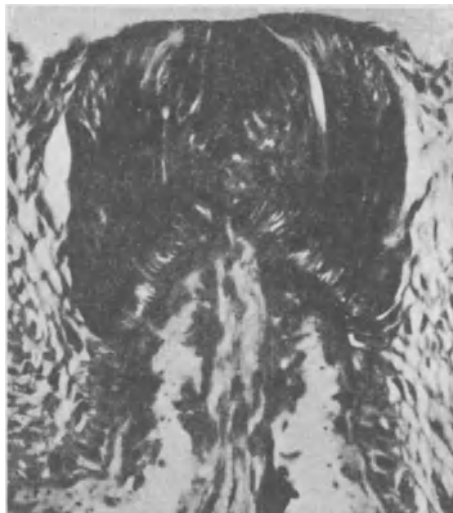


Abb. 38. Sinnesknospe der Lippenregion des Knochenfisches *Gobio fluviatilis*, auf einer Bindegewebspapille mit zutretendem Nerven gelegen. Sinneszellen, im Centrum von einem Mantel zwiebelschalenförmiger Hüllepithelien umgeben. Vergr. 420fach.

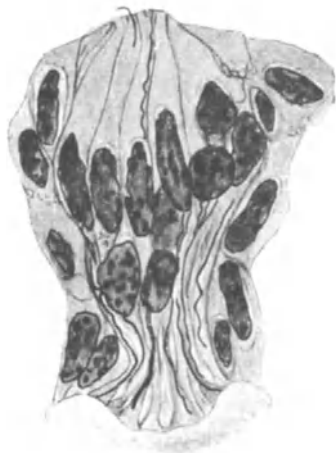


Abb. 39. Tonofibrillen in einer Geschmacksknospe der Lippengegend des Axolotls. Vergr. 539fach.

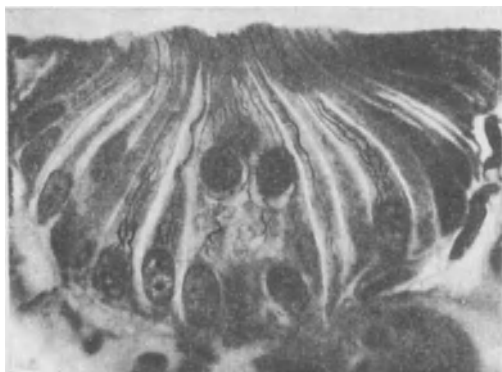


Abb. 39a. Hautsinnesknospe vom Kopfe des Axolotls (*Amblystoma mexicanum*) mit Stütz fibrillen in den Zellen. Mikrophot., überzeichnet. Vergr. 500fach.

*Schlangen*. Bei *Krokodilen* fehlen in der glatten, stark verhornten Zunge Geschmacksknospen und sind nur zahlreiche hochentwickelte Tastorgane in Form von komplizierten subepithelialen Endbäumchen vorhanden. Eigentliche Ge-

schmacksknospen finden sich dagegen innerhalb eines weichen Wulstes der Gaumenschleimhaut unter dem Pterygoid nach BATH (1906). Es sind hier die Geschmackszellen sehr schmal, fadenförmig und in besonderen schmalen Knospen angeordnet. In ähnlicher Weise präsentieren sich auch die Geschmacksknospen der *Vögel* als lange Gebilde, die etwas von der Epithelschichte überragt werden. Gelegentlich werden sie von einem Mantel kleiner Zellen, sogenannter Hüllzellen, den wir bei anderen *Wirbeltieren* nicht finden, wie BATH abbildete, umgeben.

Bei den *Vögeln* liegen Geschmacksknospen meistens nur dort, wo das Epithel wenig verhornt ist, oft neben der Zunge im Mundhöhlenboden oder wie bei *Papageien* in der weichen und drüsenhaltigen hinteren Zungenpartie. Nach BOTEZAT (1910) sind sie meistens, wenn auch nicht ausschließlich, an die Ausführungsgänge der reichlich entwickelten Drüsen gebunden, ganz unabhängig von ihnen sind die zahlreichen Tastkörper in der Zunge lokalisiert.

Bei den *Säugetieren* finden sich sehr große Varianten in bezug auf Menge und

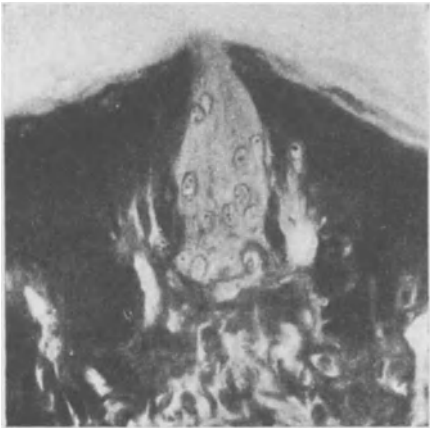


Abb. 40. Schmale Geschmacksknospe aus dem Epithel des Gaumens einer *Eidechse*. Vergr. etwa 450 fach.

Anordnung der Geschmacksknospen tragenden Partien. Finden wir beispielsweise bei *Mäusen*, *Ratten* und *Fledermäusen* nur eine einzige Papilla circumvallata, aber vertieft gelegene Papillae fungiformes, so können andererseits besonders bei den *Wiederkäuern* und beim *Schwein* sehr viele solche umwallte Papillen vorhanden sein, oder neben diesen mehr weniger kleine pilzförmige Papillen, wie aus der ausführlichen Zusammenstellung von HÖNIGSCHMIED, OPPEL (b 1900), TUCKERMANN (1898, 1899, 1890), B. HALLER (1909) und SONNENBERG hervorgeht.

Die Papilla foliata, die am typischsten beim *Kaninchen* ausgebildet ist und hier eine große Ausdehnung besitzt, ist bei vielen anderen Tieren wohl an-

gedeutet, oft aber nur rudimentär entwickelt. Wo viele Wallpapillen vorhanden, stehen sie in Schrägreihen angeordnet, dann fehlt häufig die Papilla foliata.

Bei *Hyrax*, bei *Cricetus* und *Hippopotamus* fehlen die Wallpapillen, dafür sind die Papillae foliatae besonders entwickelt. Die umwallten Papillen der *Monotremen* liegen in besonderen Vertiefungen der Zunge versteckt. Im Gegensatz zu *Echidna* und *Ornithorhynchus* mit 2 Papillen fand ich bei *Proechidna* vier vertieft liegende Papillen. Die Beziehungen zu Spüldrüsen sind bei allen *Säugetern* deutlich ausgebildet.

Das eigentümliche Hervortreten der Papillae fungiformes auf der Zunge der *Giraffe* als schwarze Punkte wird nicht durch eine stärkere Pigmentierung dieser Papillen bedingt, sondern dadurch, daß die allgemein im Corium stark pigmentierte Zunge auf diesen Papillen von viel dünnerem Epithel überzogen nur hier das Pigment durchschimmern läßt, was klar wird, wenn irgendwo das Epithel durch Maceration sich ablöst.

Die Zunge des *Igels*, deren Nerven ja so eingehend experimentell von BOECKE (1913, 1916, 1917) untersucht worden sind, ist auch in bezug auf ihre Geschmacksknospen besonders interessant, da deren Elemente recht groß sind, sich meiner Erfahrung nach leichter als die anderer Tiere gut konservieren lassen und die

fibrillären Gebilde in diesen Zellen mit besonderer Deutlichkeit hervortreten. Das gilt auch von der *Ziege*.

Beim *Igel* finden sich am Übergang vom Gaumen zum Arcus palatoglossus beiderseits 2—3 flache wenig vorspringende unregelmäßig gestaltete Placoden, die zahlreiche Geschmacksknospen enthalten (VASTARINI-CRESI 1915, 1919, eigene Beobachtung), ihr Vorkommen bei *Scoriciden* im Oesophaguseingang (SCHAFFER 1919) wurde erwähnt.

Dem *Tümmler* fehlen Papillen auf der glatten Zunge vollständig, bei anderen *Cetaceen* sind Papillae vallatae beobachtet worden (OPPEL 1900). Auch Geschmacksknospen wurden nicht gefunden, so daß wir annehmen müssen, daß der Geschmackssinn wie der Geruch bei diesen Tieren offenbar keine Rolle spielt.

Die Papilla foliata, das Randorgan, fehlt bei *Wiederkäuern*, wo es durch die zahlreichen Wallpapillen ersetzt wird, bei *Halbaffen* wie *Loris*, *Galago*, *Chromys*, *Tarsius* und beim *Stinktief*. Rudimentär ist es bei den *Kraubtieren* *Putorius vison*, *Lutra canadensis*, *Otaria californiana* und *Felis lynx*. Bei der *Katze* kommt es manchmal nur auf einer Seite vor (PLATE 1925). Beim *Delphin* fehlt es wohl, eben so auch bei den *Walen*.

## Literatur.

[Literaturübersichten auch älterer Arbeiten bei KALLIUS a), JURISCH, OPPEL b), PATZELT b).]

AJTAI: Ein Beitrag zur Kenntnis der Geschmacksorgane. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 8, S. 455—460. 1872. — ARNOLD: Die Demonstration der Nervenendausbreitung in den Papillae fungiformes der lebenden *Froschzunge*. Anat. Anz. Bd. 17, S. 517—519. 1900. — BAGINSKY<sup>1)</sup>. — BARNABÒ: Sopra un ganglio nervoso di senso specifico nella papilla foliata del *Sus scrofa*. Boll. d. soc. zool. ital. Bd. 14, S. 215. 1905. — BATH: Über das Vorkommen von Geschmacksorganen in der Mundhöhle von *Crocodilus niloticus*. Zool. Anz. Bd. 29, S. 359. 1906. — DERS.: Unters. über die Geschmacksorgane einiger *Vögel*. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin Bd. 10. 1905. — BECKER: Über Zungenpapillen. Ein Beitrag zur phylogenetischen Entwicklung der Geschmacksorgane. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 23, S. 537. 1908. — BERLINER: Die Entwicklung des Geruchsorgans der *Selachier*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 60. 1902. — BETHE: Die Nervenendigungen im Gaumen und in der Zunge des *Frosches*. Ebenda Bd. 44, S. 185 bis 206. 1895. — BEIGEL-KLAFFEN: Über Plasmastrukturen in Sinnesorganen und Drüsenzellen des *Avoltils*. Ebenda Bd. 90, S. 39—68. 1917. — BOEKE: Die intracelluläre Lage der Nervenendigungen im Epithelgewebe und ihre Beziehungen zum Zellkern. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Zellforsch. 1926 und Ergebn. d. Physiol. 1921. — BOLDYREW: Beiträge zur Kenntnis der Nerven, Blut- und Lymphgefäße der Kehlkopfschleimhaut. Ebenda Bd. 7, S. 166—174. 1871. — BOTEZAT: a) Morphologie, Physiologie und phylogenetische Bedeutung der Geschmacksorgane der *Vögel*. Anat. Anz. Bd. 36, S. 428—460. 1910. — b) Geschmacksorgane und andere nervöse Endapparate im Schnabel der *Vögel*. Biol. Zentralbl. Bd. 24, S. 722. 1904. — BRÜCHER: Abhandlung über die Verteilung und Anordnung der Geschmackspapillen auf der Zunge der *Säugetiere*, besonders *Huftiere*. Diss. Tübingen 1884. — BURKHARDT: Über den Nervus terminalis. Verh. d. Zool. Ges. Bd. 16. 1906. — DE CASTRO: Nota sobre la disposición de aparato reticular de GOLGI en los botones gustativos. Trabajos del laborat. de investig. biol. de la univ. de Madrid Bd. 14, S. 107, 1916. — CECHERELLI: a) Contributo alla conoscenza delle espansioni nervose di senso nella mucosa del cavo orale e della lingua dell' uomo. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 25, S. 273. 1908. — b) Sulle espansioni nervose di senso nella mucosa di lingua umana. Anat. Anz. Bd. 25, S. 56—69. 1904. — COOK, M. and NEAL, H.: Are the taste-bud of *Elasmobranchs* endodermal in origin? Journ. of comp. neurol. Bd. 33, S. 45—64. 1921. — CREVATIN: Sulle terminazioni nervose nelle papille linguali e cutanei degli uccelli. Rend. d. sess. d. accad. Bologna Bd. 6, S. 90. — CUTORE: Della distribuzione delle glandule sulla lingua. Boll. d. accad. Gioenia Bd. 49, S. 23. 1921.

<sup>1)</sup> Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. 1893, S. 559—560; Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 137, S. 389—409.

— DAVIS: Die becherförmigen Organe des Kehlkopfes. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 14, S. 158. 1877. — DISSE: Über Epithelknospen in der Regio olfactoria der Säuger. Anat. Hefte Bd. 6, S. 21—60. 1895. — DITLEVSEN: Undersøegelse over Småkloegene paa tungen hos patedyrene ok menesket. Kjöbenhavn 1872. — DOGIEL: Über Nervenendigungen in den Geschmacksendknospen der Ganoiden. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 49, S. 769—790. 1879. — DUVAL: L'amœboïsme du système nerveux et la théorie du sommeil. Rev. scient. Mars 1898. — v. EBNER: Die acinösen Drüsen der Zunge und ihre Beziehung zu den Geschmacksorganen. Graz 1873. — b) Über die Spitzen der Geschmacksknospen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Bd. 106, S. 73. 1897. — c) KÖLLIKERS Handb. d. Gewebelehre. 6. Aufl. Bd. 3, S. 17—31. 1902. — EHRLICH: Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Dtsch. med. Wochenschr. 1886, Nr. 4 und Biol. Zentralbl. 1886. S. 214. — ENGELMANN: Die Geschmacksorgane. STRICKERS Handb. von den Geweben 1872. 822. — GICKLHORN: Über Vitalfärbungen. Zool.-bot. Ges. Wien Bd. 75, S. 98. 1925. — GMELIN: Zur Morphologie der Papilla vallata und foliata. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 40, S. 1—28. 1892. — GRÄBERG: a) Zur Kenntnis des cellulären Baues der Geschmacksknospen beim Menschen. Anat. Hefte Bd. 12, S. 337. 1899. — b) Beiträge zur Genese des Geschmackorgans des Menschen. Morphol. Arb. Bd. 8, S. 117—134. 1898. — GRÆSCHIK: Geschmacksknospen auf der Zunge des *Amazonenpapageis*. Anat. Anz. Bd. 50, S. 257—270. 1917. — GRIFFINI: a) Sulla riproduzione degli organi gustatorii. Rendic. Real. Istituto lombard. di scienze e lettere Bd. 20, S. 667. 1887. — b) Sur la reproduction totale ou partielle de l' appareil folié du *lapin* et des papilles calyciformes. Arch. ital. d. Biol. Bd. 5. 1884. — GROSSMANN: Über das Vorkommen von Geschmacksknospen an der Vorderwand der Pars laryngea pharyngis beim Menschen. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 55, S. 1—12. 1921. — HALLER, B.: Die phyletische Entfaltung der Sinnesorgane der Säugetierzunge. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 74, S. 368—467. 1909. — HARRISON, R. G.: Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den *Amphibien*. Ebenda S. 35—149. 1903. — HEIDENHAIN: a) Untersuchungen über die Teilkörpernatur der Geschmacksknospen in der Papilla foliata des *Kaninchens*. Anat. Anz. Bd. 45, S. 358—405. 1914. — b) Über die Sinnesfelder und die Geschmacksknospen der Papilla foliata des *Kaninchens*. Beitr. zur Teilkörpertheorie, III. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 85, S. 365—479. 1914. — c) Über die Geschmacksknospen als Objekt einer allgemeinen Theorie der Organisation. Münch. med. Wochenschr. 1918. — HEIDERICH: a) Die Zahl und die Dimensionen der Geschmacksknospen der Papilla vallata des Menschen in den verschiedenen Lebensaltern. Nachr. v. d. Kgl. Ges. d. Wiss., Göttingen, Math.-physik. Klasse 1905. — b) Über das Vorkommen von Flimmerepithel an menschlichen Papillae vallatae. Anat. Anz. Bd. 28, S. 315—316. 1906. — T. J. HELLMAN: Festschr. f. HAMMAR, Upsala läkareförenings förhandl. S. 1—72. 1921. — HENNING: Physiologische Studien am Geschmackssinn. ABDERHALDENS Arbeitsmethoden S. 6—116. — HERMANN: a) Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Geschmackorgans beim *Kaninchen*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 24, S. 216—229. 1885. — b) Studien über den feineren Bau des Geschmackorgans. Sitzungsber. d. Kl. Akad. d. Wiss. München, math.-phys. Kl. S. 277. 1888. — c) Habilitationsschrift. Erlangen 1887. — HERRICK, C. JUDSON: a) The organ and sense of taste in *fishes*. Bull. of the soc. of the laborat. Denison, univ. Granville, Ohio 1903 und Bullet. U. S. Fish Commission Bd. 22. 1902, sowie Journ. comp. neurol. Bd. 13. 1903 und Americ. naturalist Bd. 37. 1904. — b) On the centres for taste and touch in the medulla oblongata of *fishes*. Journ. of comp. neurol. Bd. 16, S. 403. — c) The innervation of palatal taste buds and teeth of *Amblystoma*. (Dep. of anat., univ. Chicago.) Ebenda Bd. 38, Nr. 4, S. 389—397. 1925. — d) On the phylogeny and morphological position of the terminated buds of *fishes*. Journ. of comp. neurol. Bd. 13, S. 121—138. — HEYMANN: Beitrag zur Kenntnis des Epithels der Drüsen des menschlichen Kehlkopfes im gesunden und im kranken Zustande. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 118, 1889. — HINTZE: Über die Entwicklung der Zungenpapillen beim Menschen. Diss. Straßburg 1890. — HIS: Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1880—1885. S. 97. — HÖNIGSCHMIED: a) Beiträge zur mikroskopischen Anatomie. Über die Geschmacksorgane der *Säugetiere*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 23, S. 414—434. 1873. — b) Kleine Beiträge zur Verteilung der Geschmacksknospen bei den *Säugetieren*. Ebenda Bd. 29, S. 255—262. 1877; Bd. 34, S. 452—459. 1880; Bd. 47, S. 190—200. 1888. — HOFFMAN: Über die Verbreitung der Geschmacksknospen beim Menschen. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 62, 1875. — HOLMGRÉN: Zur Kenntnis der Entwicklung der Geschmacksorgane. Libro in honor de RAMÓN Y CAJAL. 1924. — HOPF und EDZART: Beobachtungen über Verteilung der Zungenpapillen bei verschiedenen Menschenrassen. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 12, S. 545—558. — HUBER, KARL und EGGER, ARNOLD: The papilla foliata of the *rabbit*. Anat. record Bd. 13, S. 341—358. 1917. — JACQUES: Terminaisons nerveuses dans

l'organe de la gustation. Bibl. anat. 1893, S. 200—202. — JOHNSTON: The limit between ectoderm and entoderm in the mouth and the origin of taste-buds. Americ. Journ. of Anat. Bd. 10, S. 41—68. 1910. — JURISCH: Studien über die Papillae vallatae beim Menschen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 66, S. 1—149. 1922. Hier Übersicht über die ältere Literatur. — KALLIUS: a) Geschmacksorgan. BARDELEBENS Handb. d. Anat. Bd. 5, S. 243—265. Jena 1905. — b) Beiträge zur Entwicklung der Zunge der Säugetiere, *Sus scropha*. Anat. Hefte Bd. 41, S. 177 bis 337. — c) Entwicklung der Zunge bei *Amphibien*. Ebenda Bd. 16, S. 531—760. 1901. — d) Entwicklung der Zunge bei *Vögeln*. Ebenda Bd. 28, S. 311—586. 1905. — KANTHACK: Studien über die Histologie der Larynxschleimhaut. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 118. 1889; Bd. 119. 1890; Bd. 120. 1890. Literatur. — KAMON: Über die Geruchsknospen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 64, S. 653. 1904. — KELLER: Die Elektrizität in der Zelle. Verlag Kittel, Mährisch Ostrau. II. Aufl. 1925. — KIESOW: a) Sur la présence de boutons gustatives à la surface linguale de l'épiglotte humaine etc. Arch. ital. de biol. Bd. 38, S. 334. — b) Contributo alla conoscenza delle terminazione nervose delle papille della punta della lingua. Ebenda Bd. 39. — c) Sulla presenza di calici gustativi nella superficie linguale e della epiglottide umana, con alcune riflessioni sugli stessi organi che si trovano nella mucosa della laringe. Arch. ital. de biol. Bd. 37. 1902 und WUNDRS philos. Studien Bd. 10, S. 523, 1894; Bd. 12, S. 255 und 464; Bd. 14, S. 567, 1898 sowie Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 26. 1901; Bd. 36. 1904. — KOLMER: Über Strukturen im Epithel der Sinnesorgane. Anat. Anz. Bd. 36, S. 281—299. 1910. — KOLOSSOW: Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 52, S. 1—43. — KÖSTER: Dtsch. Arch. f. klin. Med. Bd. 68, S. 343 und 505. 1900. — KRAUSE, G.: Über die Papillae filiformes des Menschen. Diss. Königsberg 1908. — KRAUSE, W.: Die Nervenendigungen in der Zunge des Menschen. Nachr. v. d. Kgl. Ges. d. Wiss., Göttingen, Math.-physik. Klasse 1870. Nr. 18, S. 331—349. — KÜTTNER: Über die Lymphgefäße und Lymphdrüsen der Zunge usw. Beitr. z. klin. Chir. Bd. 21. 1898. — KUNITOMO: Über die Zungenpapillen der Japaner. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 14, S. 339. 1911. — KUNZE: Die Zungenpapillen der *Primates*. GEGENBAURS morphol. Jahrb. Bd. 49, S. 569. 1915. — LANDACRE: On the place and origin and method of distribution of taste-buds in *Ameiurus melas*. Journ. of comp. neurol. Bd. 17, S. 1—6. 1907. — LANDOIS-ROSEMANN: Lehrbuch der Physiologie. 1921. — v. LÉNHOSEK: a) Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmacksknospen. Anat. Anz. Bd. 8, S. 121. 1893. — b) Die Endknospen der Barbe und des *Aales*. Beitr. z. Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane. Wiesbaden 1894. — c) Die Nervenendigungen der Riechschleimhaut. Ebenda S. 73. — d) Das Ganglion geniculi nervi facialis und seine Verbindungen. Ebenda S. 147. — e) Die Geschmacksknospen in den blattförmigen Papillen der *Kaninchenzunge*. Verhandl. d. phys.-med. Ges. Würzburg Bd. 27, S. 76. 1894. — LETZERICH: Über die Endapparate der Geschmacksnerven. Virchows Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 45. 1869. — LAZAREFF: Ionen-theorie der Reizung. Cpt. rend. acad. sc. Bd. 180, S. 1526. 1925. — LOBENHOFFER: Über eigentümliche Zellen in d. Gaumenschleimhaut d. *Schafes*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 70. 1907. — LOVELAND: A study of the organs of taste. Transact. of the Americ. microscop. soc. Bd. 19, S. 129—774. 1898. — LOVEN: Beiträge zur Kenntnis vom Bau der Geschmackswärzchen der Zunge. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 4, S. 96—110. 1868. — LUSTIG: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschmacksknospen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Bd. 89, S. 308. 1884. — MARCHAND: Développement des papilles gustatives chez le fœtus humain. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 54, S. 910. 1902. — MAY, ROUL M.: The relation of nerves to degenerating and regenerating taste buds. Journ. of exp. zool. Bd. 42, Nr. 4, S. 371 bis 410. 1925. — MERKEL: Sinnesorgane u. Geschmacksorgane. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 2—3. 1892—93. — MEYER, S.: Durchschneidungsversuche am Nervus glosso-pharyngeus. Diss. Berlin 1896 und Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 48, S. 143—145. 1896. — MICHELSON: Über das Vorhandensein von Geschmacksempfindung im Kehlkopf. Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 123, S. 389—401. 1891. — MÖNCH: Beiträge zur Kenntnis der Geschmacksinervation der Zunge. Diss. Leipzig 1916. — MÜNCH: Die Topographie der Papillen der Zunge des Menschen und der *Säugetiere*. SCHWALBES morphol. Arb. Bd. 6, S. 605. 1896. — MUSTERLE: Zur Anatomie der umwallten Zungenpapillen der *Katze* und des *Hundes*. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. 30, S. 141. 1903. — NÄGEL: Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe usw. Bibliotheca zoologica S. 1—207. 1894, Autoreferat darüber Biol. Zentralbl. Bd. 14, S. 543—555. 1894. — NIEMACK: Der nervöse Apparat in der Endscheibe der *Froschzunge*. Anat. Hefte 5, S. 235—248. 1892. — OEHRWAL: Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 2, S. 10. 1891. — OLMSTED: a) The results of cutting the seventh cranial nerve in *Amiurus nebulosus*. Journ. of exp. zool. Bd. 31, S. 369. 1920. — b) The nerve as a

formative influence in the development of taste-buds. Journ. of comp. neurol. Bd. 31, S. 465. 1920. — c) Effects of cutting the lingual nerve of the *dog*. Ebenda Bd. 33, S. 149. 1921. — d) Taste fibres and the chorda tympani nerve. Ebenda Bd. 34, S. 337. 1922. — D'ONOFRIO: La sensibilità gustativa nella meta anteriore della lingua nei malatti di otite e di mastoidite. Pubbl. d. R. clin. oto-rino-laringolog. d. R. univ. di Napoli Bd. 3. 1923. S. 45—61. Ber. Bd. 26, S. 301. — OPPEL: a) Verdauungsapparat. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 15, S. 237—250. 1905 und Handbuch der vergl.-mikroskop. Anat. Bd. III. 1900. — b) Über die Zunge der *Monotremen*. SEMONS zool. Forschungsreisen. IV. 1899. — PATZELT: a) Die Ergebnisse einer Untersuchung über die Histologie und Histogenese der menschlichen Epiglottis unter besonderer Berücksichtigung der Metaplasiefrage. Anat. Anz. Bd. 54, S. 161—184. 1921. — b) Über die menschliche Epiglottis und die Entwicklung des Epithels in den Nachbargebieten. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 70, S. 1. 1923. — ETTISCH und PETERFI: Zur Methodik der Elektrometrie der Zelle. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 208, S. 454—466. 1925. — PILPOUL: Cellules et terminaisons nerveuses de l'organe gustatif de la *grenouille*. Thèse Lausanne 1905. — PLATE: Allgemeine Zoologie 1925. II. — PONZO: a) Intorno alla presenza di organi gustativi sulla faccia inferiore della lingua del feto umano. Anat. Anz. Bd. 30, S. 529—532. 1907. — b) Sulla presenza di organi del gusto nella parte laryngea della pharinge nel tratto cervicale dell' esofago e nel palato duro del feto umano. Ebenda Bd. 31, S. 510. 1907. — c) Sur la présence de bourgeons gustatifs dans quelques parties de l'arrière bouche et dans la partie nasale du pharynx du fœtus humain. Arch. ital. de biol. Bd. 43, S. 280. 1905. — POULTON: The tongue of *Parameles nasuta* with some suggestions as to the origin of taste bulbo. Quart. Journ. of microscop. science S. 69—86. 1883. — PRENTISS: The nervous structures in the palate of the *frog*. Journ. of comp. neurol. Bd. 14, S. 93. 1904. — PUTSCHKOWSKI zitiert nach STIEDA: Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 9, S. 579. — RABL: Notiz zur Morphologie der Geschmacksknospen auf der Epiglottis. Anat. Anz. Bd. 11, S. 153—156. 1896. — RANVIER: Technisches Lehrbuch der Histologie. Leipzig 1889. — RAUTENBURG: Beiträge zur Kenntnis der Empfindung und Geschmacksnerven der Zunge. Diss. Königsberg 1898. S. 1—44. — RENQVIST: Über den Geschmack. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 38, S. 97. 1910. — RETZIUS: a) Über die sensiblen Nervenendigungen in den Epithelien bei den *Wirbeltieren*. Biol. Unters. Bd. 4, S. 35—36. 1892. — b) Die Nervenendigungen in dem Geschmacksorgan der *Säugetiere* und *Amphibien*. Ebenda Bd. 4, S. 19—26. 1892; Bd. 13. 1906. — c) Über Nervenendigungen in den Zähnen bei *Amphibien*. Ebenda Bd. 5, S. 40. 1893. — d) Zur Kenntnis des Geschmacksorganes beim *Kaninchen*. Ebenda Bd. 17. 1912. — e) Über Geschmacksknospen bei *Petromyzon*. Ebenda Bd. 5, S. 69—70. 1893. — ROSEMANN: Lehrbuch der Physiologie. 1921. — ROSENBERG: Über Nervenendigungen in der Schleimhaut und im Epithel der *Säugetierzunge*. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Bd. 93, S. 164—199. 1886. — SANDMEYER: Über das Verhalten der Geschmacksknospen nach Durchschneidung des N. glosso-pharyngeus. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. 1895. S. 269—276. — SAPPEY: Compt. Rendus Acad. Paris 1847. — SCHAFFER: a) Beiträge zur Histologie menschlicher Organe usw. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Bd. 106, S. 353—455. 1897. — b) Über ein paariges Geschmacksorgan am Eingang der Speiseröhre bei *Spitzmäusen*. 28. Vers. d. anat. Ges., Innsbruck 1914. Anat. Anz. Ergzh. 46. — c) Vorlesungen über Histologie und Histogenese. 2. Aufl. 1922. — SCHULZ: Arch. f. Ohrenhk. Bd. 79, S. 220. 1909. — SCHULZE, F. E.: Über die Geschmacksorgane der *Froschlarve*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 6, S. 407 bis 418. 1870. — SCHWALBE: a) Über das Epithel der Papillae vallatae. Ebenda Bd. 3. 1867. — b) Über die Geschmacksorgane der *Säugetiere* und des Menschen. Ebenda Bd. 4, S. 144—188. 1868. — SHOFIELD: Observation on taste goblets in the epiglottis of the *dog* and *cat*. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 10. 1876. — v. SKRAMLIK: Handbuch der Physiologie der niederen Sinne. Berlin: Julius Springer 1925 u. BETHE, Handb. d. vergl. u. pathol. Physiol. Bd. 11, S. 240. Berlin: Julius Springer 1926. — Physiologie der Mundhöhle: DENKER-KAHLERS Handbuch der Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 484—554 (Literatur!). 1925. — SPERLICH: Beitrag zur Histologie der Mundhöhle der *Cypriniden*. Diss. Tierärztl. Hochsch. Wien 1922. — STAHR: a) Über die Papilla foliata beim wilden und beim domestizierten *Kaninchen*. Anat. Anz. Bd. 21. 1902. — b) Vergleichende Untersuchungen an den Geschmackspapillen der *Orang-Utanzunge*. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 9, S. 344—360. 1906. — c) Über die Ausdehnung der Papilla foliata und die Frage einer einseitigen kompensatorischen Hypertrophie im Bereich des Geschmacksorgans. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 16, S. 179 bis 199. 1903. — d) Über die Papillae fungiformes der Kinderzunge und ihre Bedeutung als Geschmacksorgan. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 4, S. 199—260. 1901. — e) Über gewebliche Umwandlung an der Zunge des Menschen im Bereiche der Papilla

foliata. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 75, S. 375—413. 1910. — STENDELL: Die Schnauzenorgane der *Mormyriden*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 115, S. 650—668. 1916. — STEWART: The development of the cranial sympathetic ganglia in the *rat*. Journ. of comp. neurol. Bd. 31, S. 163—218. 1919 und Bd. 32, S. 93. 1920. — STRONG: The cranial nerves of *Amphibia*. Journ. of morphol. Bd. 10, S. 101. 1895. — TODARO: Die Geschmacksorgane der *Rochen*. Med. Zentralbl. 1872. — TUCKERMANN: a) The anatomy of papilla foliata of the human infant. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 22, S. 135—141. 1888. — b) On the development of the taste organs of man. Ebenda Bd. 23, S. 559. 1889 und Bd. 24. 1890. — c) Observations of the structure of the gustatory organs of the *bat* (*Vespertilio tabulatus*). Journ. of morphol. Bd. 2. 1888. — d) On gustatory organs of *Arctomys monax*. Anat. Anz. S. 334—335. 1889. — e) On gustatory organs of *Edentata*. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. S. 335—339. 1890. — f) On gustatory organs of some of the *Mammalia*. Journ. of morphol. 1891. — VASTARINI-CRESI: a) Chiasma gustativo peripherico nella lingua dell' uomo e di alcuni *mammiferi*. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 31, S. 380 bis 410. 1915. — b) Le papille gustatorie palatine di *Erinaceus europaeus*. Ricerche anat. et organogen. Napoli 1919. — c) Contributo alla conoscenza dell' organo di gusto (papilla vallata retrocaecalis). Mon. zool. ital. Bd. 31, S. 134. 1920. — VERTON: Beitrag zur Kenntnis des Kehlkopfes und der Luftröhre. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Bd. 57. 1868. — VINTSCHGAU: Beobachtungen über Veränderungen der Schmeckbecher nach Durchschneidung des Nervus glosso-pharyngeus. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 23. 1880. — VINTSCHGAU und HÖNIGSCHMIED: Nervus glosso-pharyngeus und Schmeckbecher. Ebenda Bd. 14, S. 443—448. 1877. — WEIGNER: Über den Verlauf des Nervus intermedius. Anat. Hefte Bd. 29, S. 99—162. 1905. — WHITESIDE: a) The regeneration of the gustatory apparatus in the *rat*. Anat. record Bd. 29, S. 377. 1925. — b) Journ. of comp. neurol. Bd. 40, Nr. 1. 1926. — v. WYSS: Die becherförmigen Organe der Zunge. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 6, S. 238. 1870 und Über ein neues Geschmacksorgan auf der Zunge des *Kaninchens*. Med. Zentralbl. Bd. 7, S. 548. 1869. — ZANDER: Über das Verbreitungsgebiet der Gefühls- und Geschmacksnerven in der Zungenschleimhaut. Anat. Anz. Bd. 14, S. 131. 1897. — ZIELER: Zur Anatomie der umwallten Zungenpapillen des Menschen. Anat. Hefte Bd. 16, S. 761. 1901.

# D. Geruchsorgan<sup>1)</sup>.

Von

WALTER KOLMER

Wien.

Mit 55 Abbildungen.

## 1. Lage und Abgrenzung der Riechregion.

Als Geruchsorgan des Menschen wird gewöhnlich ausschließlich eine bestimmte Partie der Nasenschleimhaut bezeichnet, welche im hinteren Anteil der Nasenhöhle gelegen ist. Dieses Epithel, die sogenannte Regio olfactoria,

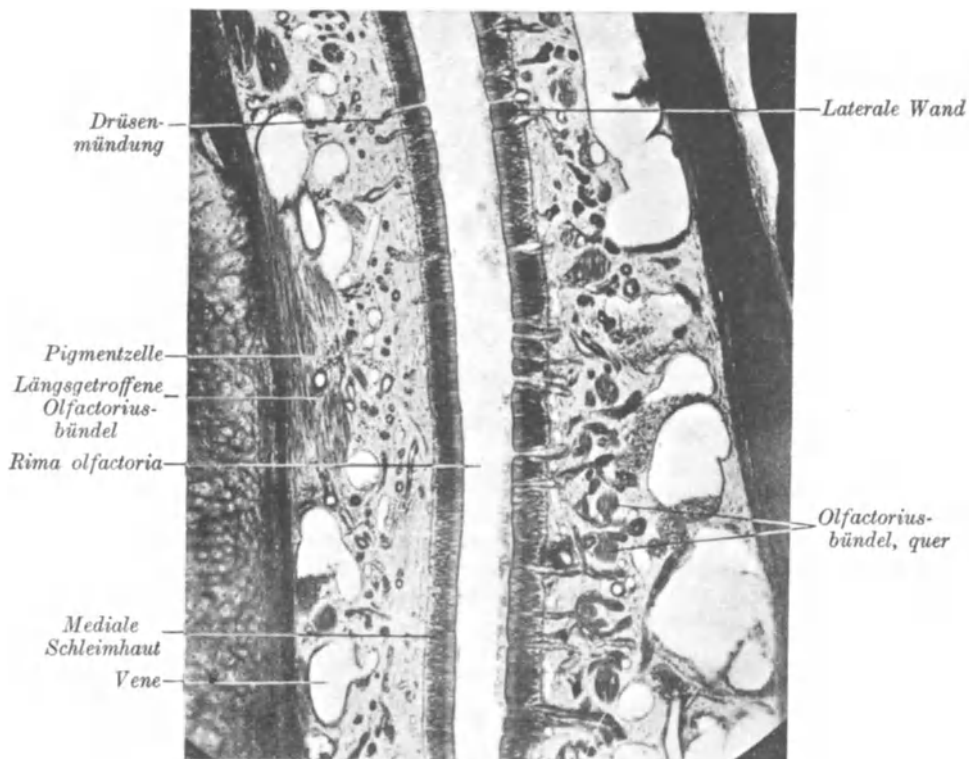


Abb. 1. Regio olfactoria und Rima olfactoria des Affen *Macacus rhesus* als Beispiel eines mikrosomatischen Tieres. Konservierung durch Injektion von Kaliumbichromat-Formol-Eisessig von den Gefäßen aus, welche stark gefüllt erscheinen; an den großen Gefäßen Pigmentzellen. Vergr. 62fach.

unterscheidet sich bei *Tieren* von ihrer Umgebung durch die gelbe Farbe, weshalb von alters her auch dieser Abschnitt der Nasenhöhlenauskleidung als *Locus luteus* bezeichnet wurde.

<sup>1)</sup> Abgeschlossen am 15. Juni 1926.



Besonders in älteren Lehrbüchern finden wir die Angabe, daß die gelbliche Farbe der Riechschleimhaut es erlaube, die Ausdehnung der *Regio olfactoria* auf Grund dieser Färbung festzustellen. BRAUS (1924) bemerkt in seinem Handbuch der Anatomie, daß er den *Locus luteus* auch bei Hingerichteten nicht erkennen konnte und mir selbst war es an frischen Leichen ebenso wie vielen Anatomen nicht möglich, diese Abgrenzung zu machen.

Es ist offenbar diese Abgrenzung gerade beim Menschen nicht leicht, da die gelbe Farbe nach dem Tode mit den rasch einsetzenden Absterbererscheinungen der Schleimhaut jedenfalls schnell verschwindet und damit eine genaue Abgrenzung dieses Gebietes nicht mehr recht gelingen will. Es ist daher ziemlich schwer, einen Begriff von der Ausdehnung des eigentlichen Riechorganes, der spezifischen Schleimhaut der *Regio olfactoria*, beim Menschen zu bekommen, während es bei den übrigen *Wirbeltieren* relativ leichter ist, sie abzugrenzen.

Dabei scheinen nun ziemlich große individuelle Unterschiede vorhanden zu sein, indem manche Menschen eine viel ausgedehntere Riechschleimhaut besitzen, bei anderen Menschen wieder nur ein ganz kleiner Bezirk in der Nasenhöhle der echten Riechschleimhaut angehört, bei anderen wieder Riechschleimhaut und die sonstige Schleimhaut der Nase, die *Regio respiratoria*, sich gegenseitig durchkreuzen und daher eine scharfe Abgrenzung fast nicht möglich ist.

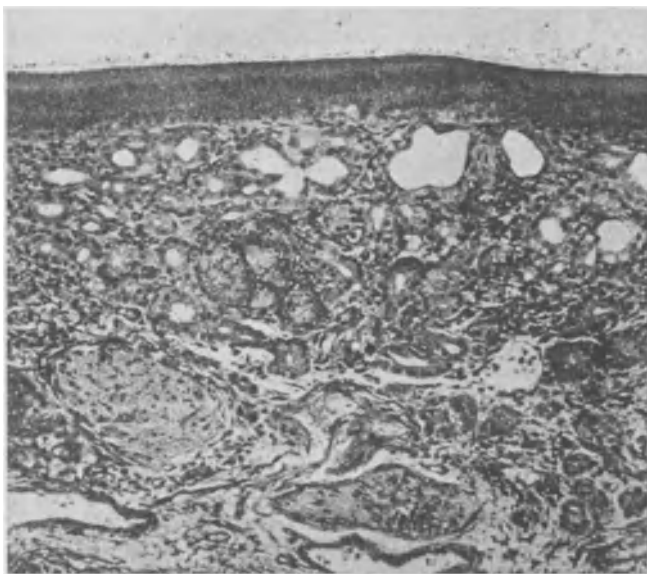


Abb. 2. Übersichtsbild der Schleimhaut der *Regio olfactoria* einer 49jährigen Frau. Vergr. etwa 85fach.

VON BRUNN hat die *Regio olfactoria* durch Rekonstruktion einer Serie dicker Schnitte dargestellt. READ (1908) neuerdings durch präparatorische Verfolgung der Ausbreitung der *Nervi olfactorii* mittels Macerationsverfahren der Schleimhaut *in situ*. (Abb. 3.)

Auch RUGANI (1904) hat in der Mehrzahl der Fälle Riechepithel nur 2—3 cm am Septum und den Seitenwänden nachweisen können. Mein Material zeigte äußerst wechselnde Ausbreitung der *Olfactoria* etwa in dem von READ angegebenen Bereich.

Die *Regio olfactoria* zeigt eine sehr glatte Oberfläche, die nur von zahlreichen kleinen Vertiefungen durchsetzt ist, welche die Ausführungsgänge der *Glandulae olfactoriae* entsprechen, die erst bei stärkerer Vergrößerung erkennbar sind. Die *Regio olfactoria* der *Tiere* zeigt in frischem Zustande eine gelblich-braune Farbe, die wahrscheinlich von einem fettlöslichen Farbstoff herrührt, der in den Epithelien wahrscheinlich in Granulis der Stützepithelien gelöst ist. Der Versuch, die *Regio olfactoria* an sagittal halbierten frischen *Kaninchenköpfen* gegen die *Respiratoria* mit Hilfe der Flimmerbewegung durch Aufstreuen von

feinstem Pulver abzugrenzen, ergab mir keine klaren Resultate. Es ist angegeben worden, daß eine stärkere Pigmentierung mit der Riechschärfe parallel gehen soll, so daß Tiere mit besonders gutem Riechvermögen auch besonders



Abb. 3. Ausbreitung der Riechschleimhaut. (Nach EFFIE A. READ.) Die Nasenscheidewand ist in die Höhe geklappt, die Regio olfactoria auf ihr und auf der lateralen Wand in schwarzer Farbe eingetragen.

stark pigmentierte Riechschleimhäute aufweisen. Amerikanische Autoren geben an, daß speziell auch bei den Negern die Pigmentation dieser Region eine stärkere wäre, als bei den Weißen und bringen das in Zusammenhang mit dem besser entwickelten Riechvermögen der Farbigen, welches letzteres übrigens von Autoren wie HENNING (1923) als fraglich bezeichnet wird.

Das Epithel setzt sich hauptsächlich aus zwei distinkten Zelltypen zusammen, den Stützzellen, die die größeren auffallenden Elemente sind, und den Sinneszellen. Die abweichende Form dieser beiden Zellarten tritt sowohl am Schnitt als auch noch deutlicher am Isolationspräparat hervor, welches überhaupt zuerst zur Erkenntnis der Form der Sinneszellen geführt hat. Die Sinneszellen stehen im Epithel in mehreren Reihen. Es sind deren scheinbar um so viel mehr, je dicker die Schleimhaut ist, was mit dem

Riechvermögen der *Tiere* annähernd parallel zu gehen scheint.

Die Riechschleimhaut besitzt beim Menschen eine Dicke von 480–500  $\mu$ , beim Neugeborenen ist sie schon ebenso dick, ihre Dicke hängt natürlich stark vom Füllungszustand der Venen ab. Das Epithel ist 30–60  $\mu$  dick, erscheint beim Neugeborenen mit 96  $\mu$  oft noch dicker.

Die Dicke der Schleimhaut variiert individuell und regionär außerordentlich. Die Stützzellen haben die gleiche Länge wie die Dicke der Schleimhaut, von der Basalmembran an gemessen. Ihr Breitendurchmesser ist etwa 4  $\mu$ , ihr Kern 3  $\mu$ . Die Basalmembran ist nirgends über 2–3  $\mu$  dick.

## 2. Die Sinneszellen.

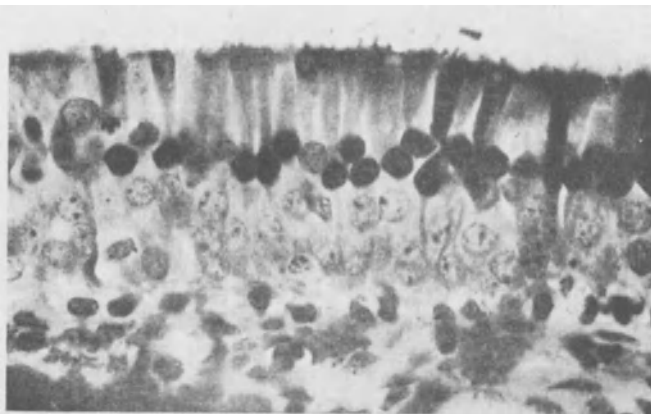


Abb. 4. Epithel der Regio olfactoria eines erwachsenen Mannes. Bichromat-Formol-Eisessig. Celloidin-Paraffinschnitt. Vergr. 861 fach.

Die Sinneszelle der Regio olfactoria läßt sich ihrer Form nach am besten in Isolationspräparaten oder Imprägnationen erkennen. Es handelt sich um Elemente von äußerst wechselnder Länge und Form. Jede Sinneszelle besitzt einen etwa 7  $\mu$  breiten eiförmigen Mittelteil, der den Kern enthält, von diesem erstreckt sich ein bald kürzerer,

bald längerer Sinnesfortsatz, welcher bis an die Oberfläche der Riechschleimhaut reicht und hier durch feinste Kittleisten in der Membrana limitans externa mit den benachbarten Stützzellen verbunden ist. Es finden sich

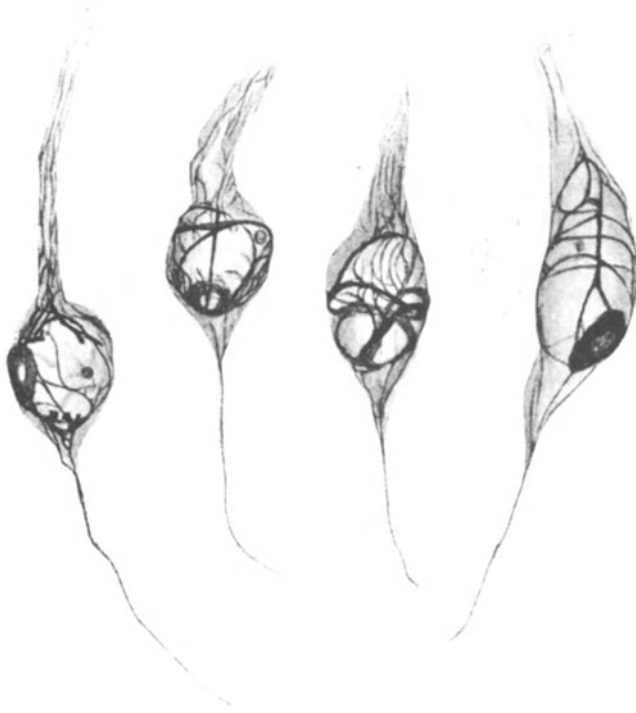


Abb. 5. Neurofibrillen in vier Zellen der Riechschleimhaut von *Gobio fluviatilis*, ein Gitterwerk in der Umgebung des Kernes bildend, in welchem stellenweise ein besonders dicker Fibrillenring hervortritt; von diesem Gitterwerk geht eine starke Fibrille proximalwärts im Achsenzylinder aus, zarte Fibrillenzüge distalwärts in den peripheren Teil der Riechzelle. CAJALS Silbermethode mit direkter Silberfixation. Vergr. 1900fach.

somit kurze, breite gedrungene, neben ganz langen schmalen Zelltypen, so daß von früheren Untersuchern, wie W. KRAUSE (1863), der Ausdruck Riechstäbchen und Riechzapfen an Isolationspräparaten angewendet wurde.

Der periphere Fortsatz ist um so länger, je dicker die Riechschleimhaut einerseits und je tiefer andererseits in deren Schichten der Körper der Riechzelle gelagert ist. Am anderen Pol des Zellkörpers verjüngt sich dieser bei allen Riechzellen zu einem wenig über  $1\ \mu$  dicken Faden, welcher nur bei spezifischen Färbungsmethoden, gelegentlich in glücklichen Isolationspräparaten bis an die Basalmembran des Riechepithels verfolgt werden kann, durch welche er selten isoliert im allgemeinen gemeinsam mit den basalen Fortsätzen anderer Riechzellen nach Durchbohrung der ab-

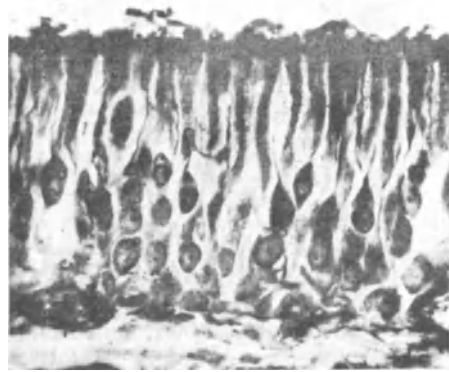


Abb. 6. Erwachsener Mann. Regio olfactoria. Silberimprägnation der Neurofibrillen in den Sinneszellen nach BIELSCHOWSKY-AGDUHR. Paraffinschnitt. Vergr. 590fach.

grenzenden Bindegewebslage als Bündel von Olfactoriusfasern in die Fila olfactoria und mit diesen bis zur Hirnoberfläche im Bulbus olfactorius weiterzieht, um dort in den Glomeruli olfactorii zu enden. Wir haben somit eine Zelle vor uns, deren distaler peripherer Fortsatz den Sinnesfortsatz darstellt, deren proximaler Fortsatz direkt die marklose Faser eines Sinnesnerven liefert.

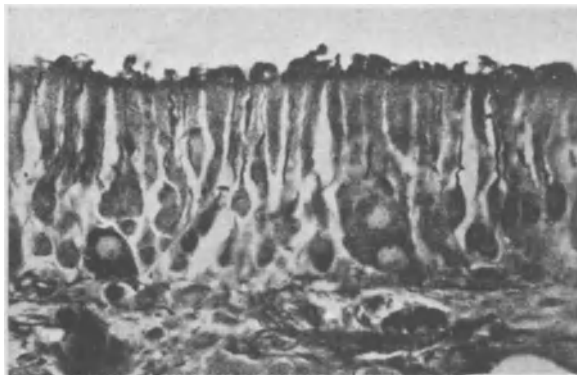


Abb. 7. Zwei große Ganglienzellen, darunter eine doppelkernige, in der Riechschleimhaut des Erwachsenen. Sonst wie Abb. 6. Vergr. 589 fach.

Es entspricht dies dem auch bei *Wirbellosen* sehr weit verbreiteten Typus der primären Sinneszelle. Eine solche primäre Sinneszelle ist als bipolare Ganglienzelle aufzufassen, deren peripherer Fortsatz in diesem Falle unverzweigt dem Dendriten oder den peripheren Fortsätzen etwa von Spinal-



Abb. 8. Distales Ende einer Gruppe von Stützzellen der Regio olfactoria des *Igels* mit Stäbchensaum; dazwischen das Ende einer Riechzelle mit Vesicula olfactoria. Vergr. etwa 700 fach.

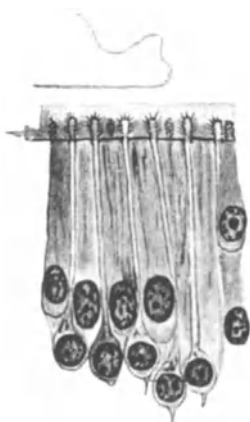


Abb. 9. Oberflächenpartie des Riechepithels einer *Ziege*; zwischen den Stützzellen äußerst dichtstehende Sinneszellen mit langgestreckten Vesiculae olfactoriae, an denen sehr zahlreiche Basalkörperchen mit entsprechend vielen kurzen Härchen zu sehen sind, alles in einer homogenen geronnenen Schicht eingeschlossen, von deren Oberfläche sich auf größere Strecken ein zusammenhängendes zartes Häutchen abgesondert hat. Vergr. 666 fach.

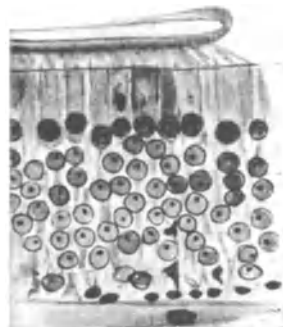


Abb. 10. Regio olfactoria des *Igels* mit abgelöstem, ziemlich dickem Deckhäutchen. Vergr. 333 fach.

ganglienzellen verglichen werden darf, während ihr centraler Fortsatz den Achsenzylindern der bipolaren Spinalganglienzellen, also den Elementen, die die hintere Wurzel bilden, entspricht, mit dem Unterschiede, daß keine Markscheide um sie gebildet wird. Wir sind berechtigt von „Sinnesganglienzellen“ zu sprechen.

Es haben besonders die Darstellungen der bipolaren Riechzellen, mit Hilfe der Chromsilberimprägnation und der vitalen Methylenblaufärbung diese Auffassung derselben als Ganglienzellen uns nahe gebracht. Einen weiteren Beweis für ihre Ganglienzellennatur gelang es mir zuerst bei den *Fischen* 1907, später auch beim Menschen 1924 dadurch zu erbringen, daß ich hier wie in den Ganglienzellen nachweisen konnte, daß eine Neurofibrille im Achsenzylinder bis an den kerntragenden Teil der Zelle aufsteigt, sich darin korbartig aufzweigt, wobei der Kern von einigen Neurofibrillenmaschen umgriffen wird, und dann aus diesem Neurofibrillengitter weitere miteinander gitterförmig verbundene Fibrillenzüge fast bis ans freie Ende der Zelle sich verfolgen ließen.

Der wechselnden Form der Zelle entsprechend, variiert auch die Anordnung der Fibrillen etwas. Häufig bei *Fischen*, seltener beim Menschen beobachtet man eine durch besonders starke Imprägnation auffallende Fibrillenschlinge meist auf der basalen Seite des Zellkörpers (Abb. 5 und 6).

Beim Menschen finden sich bei manchen Individuen in gewissen Regionen der Riechschleimhaut einzelne sehr große Elemente, mit einem, sehr selten auch zwei peripheren breiten Fortsätzen und einem besonders dicken Achsenzylinder.



Abb. 11. Netzapparat in den Zellen der Regio olfactoria einer Ratte. (Uran-Silbermethode nach CAJAL.) Vergr. 829 fach.

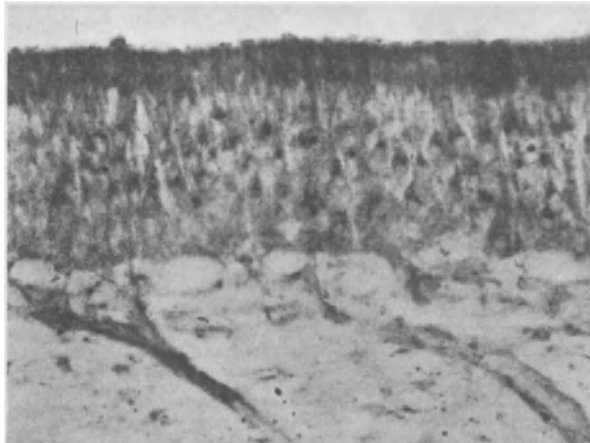


Abb. 12. Netzapparat der Regio olfactoria eines menschlichen Fetus des 5. Monats. (Kobaltnitrat-Silbermethode nach DA FANO.) Vergr. 375 fach.

Diese Elemente enthalten einen, manchmal auch zwei Kerne, und ein sehr reichlich entwickeltes Neurofibrillengitter und zeigen bei geeigneten Färbungen auch an der Peripherie eine Art von Tigroidschollen, der Anordnung nach etwa mit denen in Elementen von Cochlearisganglien vergleichbar. Durch diese Befunde, die übrigens ein Analogon schon in großen, in peripheren Buchten der

Riechschleimhaut mancher *Selachier* gelegenen Zellen haben, ist die Ganglienzellennatur der Riechzellen ganz sichergestellt.

Der Kopf der Riechzelle, die Vesicula olfactoria, enthält eine Anzahl winziger, den Basalkörperchen vergleichbarer Körnchen (VAN DER STRICHT 1909, KOLMER 1910), von denen aus die zarten, beim Menschen kaum  $2\ \mu$  langen Riechhärchen oder Stäbchen ausgehen. Da man in diesen Zellen keinerlei Centalkörper oder Diplosomen bisher nachweisen konnte, so hat die Annahme viel Wahrscheinlichkeit für sich, daß analog dem, was wir in anderen Sinneszellen beobachten, die Härchen an der Spitze der Zelle eine spezifische Umwandlung von Außengeißeln mit Basalkörperchen sind, und also die Stelle der an sonstigen Epithelzellen vorkommenden Außengeißel samt Diplosom einnehmen. Eine Flimmerwurzel oder „Innenfaden“ der Zelle wurde nicht beobachtet. Nach PARKER (1922) soll speziell der besonders zarte äußere Teil der Härchen Lipide enthalten. Ihr Verhalten bei der Mitose ist nicht recht bekannt.

Die obere Abgrenzung des Riechepithels ist je nach dem Reagens,

das man zur Konservierung verwendet, verschieden strukturiert. In den Fällen, wo eine besonders gute Fixation vorzuliegen scheint, etwa bei direkter Einwirkung von HEIDENHAIN'S Susalösung auf die Schleimhaut in situ, manchmal auch bei der Durchspülung von den Gefäßen aus, ist ein etwa  $2\ \mu$  breiter, vollkommen homogener Streifen zu sehen, der nur von den Köpfen der Haarzellen durchbohrt wird. Die Sinneszellenköpfe selbst überragen beim Menschen häufig diesen Saum und scheinen dann als ovale Knöpfchen aus ihm herauszustehen, in anderen Fällen

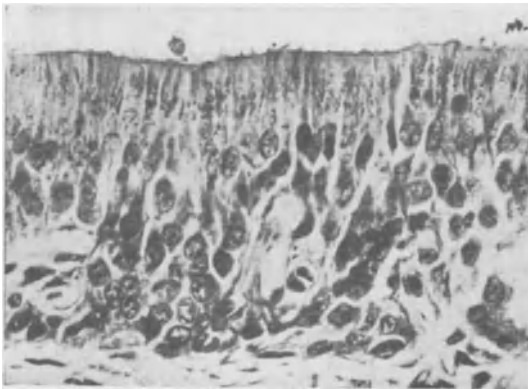


Abb. 13. Epithel der Regio olfactoria des neugeborenen Menschen. Pigmentkörnchen im distalen Anteile der Stützzellen, an der Oberfläche eine durchgetretene Wanderzelle, ins Epithel weit vorgeschobene blutkörperchenhaltige Capillaren im Quer- und Schrägschnitte. Vergr. 443fach.

aber reichen sie nicht über ihn hinaus. Andere Fixationen zeigen besonders bei *Tieren* (*Affe, Maulwurf*) eine auf die Oberfläche des Epithels senkrechte, also der Längsachse der Zelle parallele feinste Streifung, so daß man den Eindruck eines Stäbchensaumes bekommt. Beim Menschen, seltener bei *Tieren*, beobachtet man, daß einzelne dieser Stäbchen, im Zusammenhange mit dem darunterliegenden, dunkleren Cytoplasma der Zelle stehend, dunkler gefärbt neben den anderen hervortreten. Bei ungünstiger Fixierung, auch an überlebenden Präparaten, fast stets aber bei Fixierung nach dem Tode zeigen die Stützzellen kleine kappenförmige Vorwölbungen, die an die Bilder erinnern, die man an Epithelien mit „blasenförmiger“ Secretion sieht, und die zu allerlei tropfigen Formen überführen, bei denen man wohl über das Bestehen eines Kunstprodukts nicht mehr im Zweifel ist.

So wie in anderen Zellen wurde auch in den Riechzellen bei Menschen und *Tieren* ein Netzapparat nachgewiesen, welcher in den Stützzellen distal vom Kern ziemlich weit peripher in verbreiterten Zellanteilen seinen Sitz hat, bei den Riechzellen in jener kegelförmigen Cytoplasmaportion gefunden wird, welche distal vom Kern sich zu dem langen Riechfortsatz verjüngt. Dieser Netzapparat ist sehr einfach gebaut, besteht aus wenigen Gittermaschen. Irgendeine Beziehung

zu den Diplosomen der Zelle, die fern abliegen, ist natürlich nicht vorhanden (FANANAS 1912, eigene Untersuchungen). (Abb. 11 und 12.)

Die Sinneszellen zeigen einen mittleren unregelmäßig kugeligen Teil, dessen Dimensionen von 4–15  $\mu$  variieren, der periphere Fortsatz ist 1–2  $\mu$  dick, der centrale nie über 1  $\mu$ , abgesehen von den erwähnten doppelkernigen Riesenelementen.

Dunkelbraunes stäbchenförmiges Pigment finden wir schon gelegentlich beim ausgetragenen menschlichen Fetus in den distalen Anteilen der Stützzellen, ein Beweis, daß es sich hier wohl keinesfalls um Schlacken oder Abnutzungspigment

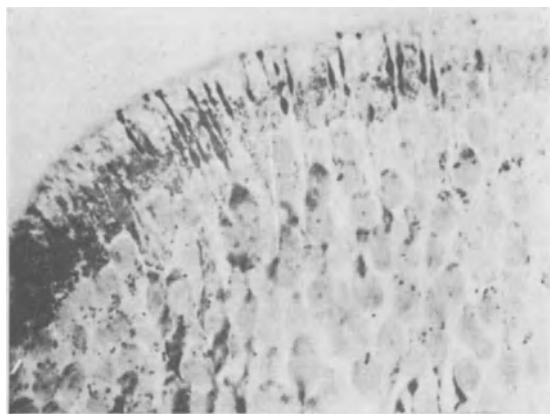


Abb. 14 Rand der Riechschleimhaut vom Meerschweinchen. Kaliumbichromat-Formol nach KOPSCHE-REGAUD. Plastochondrienfärbung durch Eisenhämatoxylin. Auch die distalen Enden der Riechzellen dargestellt. Vergr. 666 fach.

handelt. Dieser Befund konnte bei vielen jungen Tieren nicht gemacht werden. Auch ist der Pigmentgehalt in den einzelnen Bezirken der Regio olfactoria ein ungleicher.

Durch die Behandlung mit Silber nach AGDUHR werden gelegentlich beim Menschen anstatt Neurofibrillen in den Sinneszellen sehr distinkte, ziemlich grobe Körnchen in den Stützzellen dargestellt, die etwas unterhalb der freien Zelloberfläche bis nahe zur Basis reichen können. Der Form und Größe nach stimmen diese Körnchen mit den in anderen Fällen durch Osmiumräucherung darstellbaren im distalen Zellanteil überein. Durch ihr strenges Beschränktbleiben auf die Regio olfactoria erlauben sie eine scharfe Abgrenzung gegen die Respiratoria schon bei schwacher Vergrößerung. Die Strukturen der Riechzellenoberfläche gehören zu den labilsten, die wir kennen und lassen sich wohl überhaupt nicht ganz unverändert konservieren.

### 3. Stützelemente und übrige Bestandteile.

Die Stützfibrillen, die als ein allgemeines Charakteristikum in allen Stützzellen der Sinnesorgane sich nachweisen lassen, wie ich bereits vor längerer Zeit nachgewiesen habe (KOLMER 1910), zeigen auch beim Menschen jene Anordnung, welche man bei den Tieren (natürlich nur aus Gründen der Frische des Materials) relativ leichter zur Anschauung bringen kann. Beim Neugeborenen besonders kann man sie durch starke Überfärbung der Präparate mit Molybdänhämatoxylin nach HELD und vorsichtige Differenzierung mit gesättigter Lösung von molybdän-säurem Ammon gut hervorheben.

Man sieht dann in der an der Basalmembran sich anheftenden fußartigen

Verbreiterung der Stützzelle einen Faden selbst mit einer minimalen Verbreiterung sich ansetzen und durch den schmalen Teil der Zelle ziehen. In der Höhe des kerntragenden Teils der Zelle weicht die Fibrille in 2—3 dünnere auseinander, welche bis zum distalen Ende der Zelle ziehen, wo sie offenbar an der oberflächlichen Grenzschichte enden. Lauter Einzelheiten, die beim Menschen schwer, bei der *Katze* viel leichter zu sehen sind, aber gute Immersionssysteme erfordern.



Abb. 15. Stützfilbrillen in den Stützzellen der Regio olfactoria einer *Katze*. Molybdänhämatoxylin nach HELD. Fixation: Bichromat-Formol-Eisessig. Vergr. 594 fach.

VAN DER STRICHT (l. c.) gibt an, daß auch die Stützzellen ein Diplosom mit einer Geißel enthalten. Der Nachweis dieser Strukturen ist in jüngeren Embryonalstadien nicht schwer, im erwachsenen Tier außerordentlich schwierig. Es werden die einzelnen Stützepithelien miteinander an der Oberfläche durch sehr deutliche Kittleisten verbunden, die sich durch Eisenhämatoxylin isoliert darstellen lassen, und welche nur für den Durchtritt der oberen Enden der Sinneszellen Raum lassen, die ebenfalls durch einen kleinen Ring von Kittsubstanz mit dem Schlußleistennetze enge verbunden sind. Beim Menschen sieht man auf Flachschnitten, die möglichst parallel zur Oberfläche

des nirgends ganz flachen Sinnesepithels geführt werden, dieses Mosaik der Stützzellen- und Riechzellenköpfe, und man erkennt, daß der Mensch relativ wenig Riechzellen gegenüber den Stützzellen besitzt, während makrosmatistische

*Tiere* eine viel größere Anzahl von solchen auch in der Flächeneinheit aufweisen, was ja damit zusammenhängt, daß bei ihnen die Körper der Riechzellen in großen Gebieten der Schleimhaut in vielen Reihen übereinander angeordnet sind.

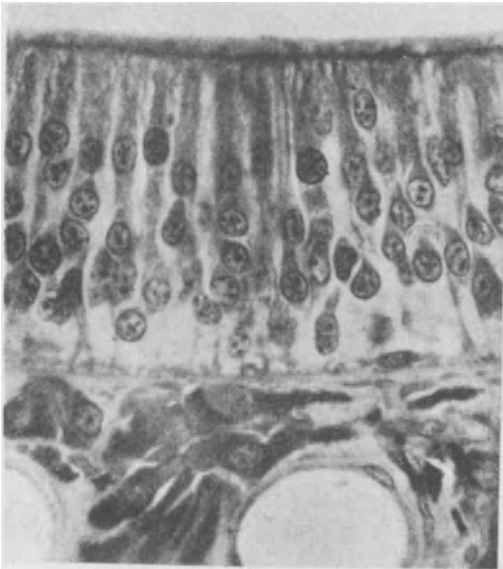


Abb. 16. Regio olfactoria von *Talpa* ( $4\ \mu$  dicker Celloidinschnitt). Limitans externa. Gruppen von verschieden langen Riechzellen mit distalen Fortsätzen. Basalmembran sehr zart. Lebend durchspült. Vergr. 700 fach.

Einzelne Regionen der Schleimhaut unterscheiden sich vor allem durch die Vielreihigkeit der Riechzellen, indem dort, wo die Schleimhaut dicker ist, die Körper der Riechzellen in vielen Schichten übereinander liegen, dort, wo sie dünner ist, nur 2—3 solcher Schichten vorhanden sind. Es handelt sich im Wesen natürlich nur um eine Mehrreihigkeit des Epithels, denn jede Riechzelle erreicht mit ihrem peripheren Fortsatz die Oberfläche der Geruchsschleimhaut und gesellt, die ganze Schleimhaut durchziehend,

ihren centralen Fortsatz den *Fila olfactoria* bei. Sehr deutlich tritt der Unterschied zwischen dem numerischen Verhältnis von Riechzellen und Stützzellen bei makrosmatistischen und mikrosmatistischen Tieren auf Flachschnitten durch die Oberfläche der Schleimhaut hervor. Sehen wir bei den Makrosmatikern die



Abschlußplatte der einzelnen Stützzellen von einem ganzen Kranz der Köpfe der Riechzellen umgeben, so sehen wir dagegen bei den Mikrosmatikern bloß ein nur selten gestörtes Alternieren der Köpfe im Mosaik der Riech- und Stütz-



Abb. 17. Regio olfactoria des *fliegenden Hundes*, *Pteropus medius*, als Beispiel eines makrosomatischen Säugers mit mächtig entwickelter, vielreihiger Epithelschicht, stark ausgebildeter Drüsenschicht und dicken Olfactoriusästen. Vergr. 100 fach.

zellen. Aber auch die Vesicula olfactoria scheint bei den Makrosmatikern etwas besser entwickelt, indem sie mehr Basalkörperchen und von ihnen ausgehende Riechhärchen aufweist.

Betrachten wir die Riechschleimhaut von der Fläche, so sehen wir, daß der Anblick variiert, je nachdem wir mit der

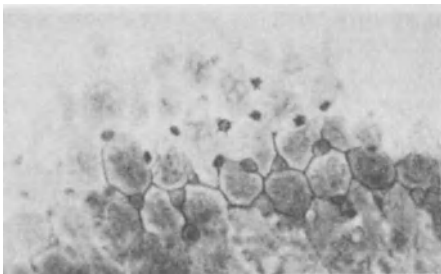


Abb. 18. Flachschnitt durch die Oberfläche der Regio olfactoria des Menschen, teilweise sind die Kittleisten in der *Limitans externa* getroffen, teilweise bloß die Vesiculae olfactoriae mit den kurzen Riechhaaren. Bichromat-Formol-Eisessig. Vergr. 1000 fach.



Abb. 19. Flachschnitt der Oberfläche des Epithels der Regio olfactoria einer jungen Ziege. Köpfe der Stützzellen mit Diplosomen, Riechbläschen der Riechzellen mit sehr zahlreichen Basalkörperchen und kurzen Riechhaaren über die *Membrana limitans externa* hervorragend. Bichromat-Formol-Eisessig. Vergr. 1000 fach.

Mikrometerschraube unmittelbar über der Oberfläche oder die Oberfläche selbst einstellen. Im ersteren Falle sehen wir am optischen Querschnitt die Riechbläschen als kleine rundliche Gebilde, in denen man die Basalkörperchen, von denen die kurzen Riechhaare abgehen, erkennen kann. Stellen wir tiefer ein,

so sehen wir ein von den polygonalen Querschnitten der Stützzellen gebildetes Mosaik und dazwischen die Kittleisten, die die ersten verbinden, unterbrochen durch die Querschnitte der schmalen peripheren Teile der Sinneszellen. Sie bilden miteinander eine Membrana reticularis, welche dem entspricht, was man als Limitans externa bezeichnen kann. Besonders in noch nicht voll entwickeltem Zustand entspricht diese Limitans externa der Regio olfactoria, morphologisch und morphogenetisch durchaus sowohl der Limitans externa der Retinalanlage, als auch der Membrana reticularis des CORTISCHEN Organs und der Vorhofsendstellen. Beim Riechepithel wird diese Membran von den Vesiculae olfactoriae und deren Haaren später überragt, bei der Retina durch die Innen- und Außenglieder der Stäbchen und Zapfen, bei den Labyrinthendstellen durch die Sinneshaare der Sinneszellen und die Geißeln aller Epithelien.

Es ist schwer sich über die Oberflächengebilde der Stützzellen der *Säugeter* eine klare Vorstellung zu verschaffen, da gerade diese offenbar nur von wenigen

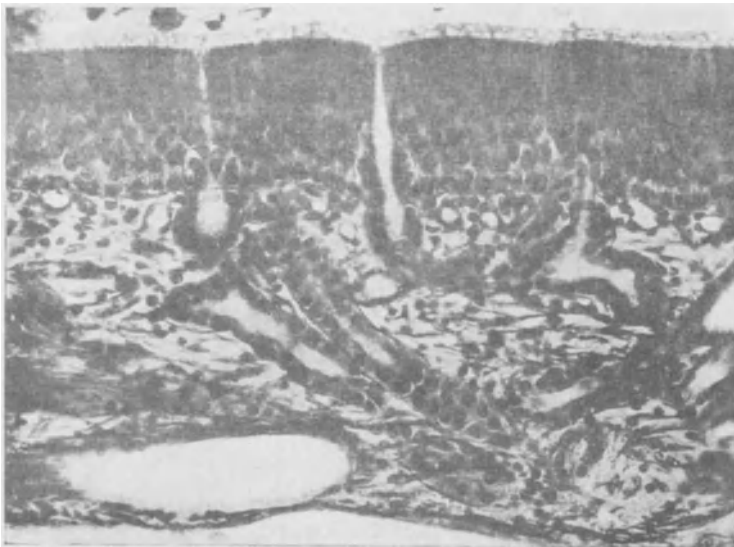


Abb. 20. Regio olfactoria des *Rhesusaffen* mit stark entwickelten Glandulae olfactoriae. Vergr. etwa 250fach.

Reagenzien gut erhalten werden und sehr raschen postmortalen Veränderungen, ähnlich wie die Elemente anderer Sinnesendstellen unterworfen sind. Man erkennt manchmal auf diesen Zellen die Andeutung eines fein gestreiften Saumes, der aber nie echten Flimmerhaaren entspricht, wie wir sie bei den niederen Wirbeltieren an den entsprechenden Zellen finden, in anderen Fällen sieht man eine kolbige Bildung, die als ein postmortales Kunstprodukt um so länger wird, je weniger unmittelbar der Zutritt zur Fixierungsflüssigkeit stattgefunden hat.

Es sind dies Bilder, welche leicht zur Annahme Anlaß geben können, daß sich hier secretorische Vorgänge abspielen, die wir aber wieder in anderen Fällen durchaus vermissen. Bei *niederen Wirbeltieren* finden wir gelegentlich die Stützzellen mit secretartigen Körnchen erfüllt.

Eine Schleimreaktion erzielen wir im Gebiete der Regio olfactoria nur dort, wo respiratorisches Epithel, wie an den Rändern des Riechfeldes, in sie eingeschoben erscheint, und wo Becherzellen vorkommen, natürlich auch dort, wo metaplastische Vorgänge beim Menschen nicht allzu selten im Riechepithel vorkommen. Die feinen Fortsätze der Stützzellen sind jedenfalls die Homologa der

Flimmerbildungen, die wir bei *niederen Wirbeltieren* auf den entsprechenden Zellen antreffen. Bei besonders guter Fixation sehen wir diese Fortsätze der Stützzellen ebensowohl wie die Fortsätze der Riechzellen mit ihren Haaren in einer auffallend geradlinig begrenzten färbbaren Schicht, die der Schleimhaut direkt auflagert, eingebettet. Diese Schicht macht den Eindruck, daß sie ein Gerinnungsprodukt des Secretes der BOWMANSchen Drüsen ist, das im Leben wohl flüssig ist, weil man diese Substanz in die Ausmündungen der BOWMANSchen Drüsen hineinverfolgen kann. Man darf deshalb annehmen, daß diese Flüssigkeit, nach Art PLATEAUScher Figuren zwischen den Fortsätzen und Riechhaaren der Stütz- und Sinneszellen haftend, durch die Oberflächenspannung zu einer Schichte ausgebreitet, auch bei senkrechter Stellung der Oberfläche sich erhält, und so die Köpfe beider Zellarten und deren Fortsätze vor dem Austrocknen geschützt werden. Es würde damit der eigentliche Riechakt nicht in der Luft, sondern in einer dünnen Flüssigkeitsschicht stattfinden, d. h. es müßten die riechenden Substanzen sich erst in dieser Flüssigkeit lösen und gelöst an die Enden der Sinneszellen herankommen (ZWAARDEMAKER 1926). Dadurch würde auch für die *luftlebenden Tiere* (dasselbe gilt auch für die *Amphibien*, die auf den Stützzellen Flimmerhaare besitzen, welche ebenfalls innerhalb einer Flüssigkeitsschicht flimmern), das Riechen letzten Endes ebenso wie bei den *Wassertieren* in einer Flüssigkeit stattfinden. HOPKINS (1926) meint allerdings neuestens, daß beim *Frosch* die Riechhaare über die „Schleim“schicht hinausragen.

Varianten der Schleimhaut, die möglicherweise fließende Übergänge zu pathologischen Metaplasien darstellen, scheinen beim Menschen nicht allzu selten vorzukommen. Nach SUCHANNEK (1891) soll nach entzündlichen Prozessen das Riechepithel nicht nur von Flimmerepithel, sondern auch von Pflasterepithel vertreten werden können.

Ich hatte Gelegenheit, die Regio olfactoria eines 32jährigen an Tuberkulose Verstorbenen zu untersuchen, welche sehr rasch nach dem Tode durch Einträufeln der HEIDENHAINschen Susalösung mittels einer Pipette in den oberen Nasengang fixiert worden war und dann weiter in ZENKERScher Lösung nachbehandelt wurde. An diesem ausgezeichnet fixierten Material konnte man nicht nur die Köpfe der Riechzellen mit den kurzen Riechhaaren, den von den Grenzsäumen der Stützzellen gebildeten Saum überragen sehen, sondern man bemerkte auch allerlei bisher wenig beachtete Einzelheiten im Verhalten der Epithelien. Vor allem wurde der letzte Blindsack der Rima olfactoria nicht nur von olfactorischem Epithel gebildet, sondern es war dieses vielfach von kleinen Streifen vom niedrigen respiratorischen Epithel durchzogen und unterbrochen. In den Stützzellen fanden sich auffallend häufig fast in jedem Schnitt Mitosen und zwar ausschließlich in ganz oberflächlich gelegenen Zellen. Die Lage und Anordnung dieser Mitosen erinnerte durchaus an solche Vorkommnisse, wie man sie im centralen Nervensystem bei Embryonen im Ependym zu sehen gewohnt ist. Sowohl der chromatische als der achromatische Teil der Spindelfiguren war außerordentlich deutlich, Basalkörperchen der Flimmerhaare waren gleichzeitig an diesen Zellen nicht zu unterscheiden. Eine weitere Merkwürdigkeit zeigte sich an den nervösen Elementen der Riechschleimhaut, indem neben den gewöhnlichen Riechzellen nicht selten einzelne, von besonders großen Dimensionen nahe der Basalschicht der Schleimhaut liegend, sich vorfanden, bei denen der Kern nicht nur ein Mehrfaches der Größe der anderen Zellkerne aufwies, sondern auch durch seine Struktur, durch das besonders große kugelige Kernkörperchen vollkommen dem Bild der Zellkerne einer Ganglienzelle, etwa einer kleinen Spinalganglienzelle entsprach. Neben dem Kern war meistens ein größerer Bezirk nicht strukturierter Cytoplasmas. Dagegen fand sich in der Peripherie der Zelle

im Cytoplasma eine Menge von kleinen, an die NISSLSchen Schollen erinnernde Körperchen.

Der Befund von Ganglienzellen in der Riechschleimhaut und das gleichzeitige Auftreten der interepithelial gelegenen zarten Zügen markloser Fasern ist auch deshalb von Interesse, weil wir hier besonders deutlich vor Augen haben, wie wir die Regio olfactoria als einen uralten ancestralen Erbesitz des Menschen zu werten haben. Dadurch, daß wir flimmernde Stützzellen, primäre Sinneszellen,

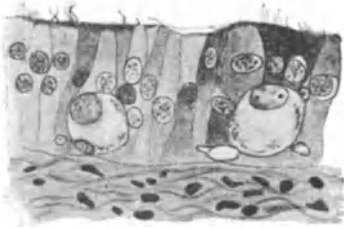


Abb. 21. Zwei Ganglienzellen am Ende der metaplastischen Regio olfactoria einer erwachsenen Frau. Kaliumbichromat-Formol-Essig. Cytochromatinschollen angedeutet. Vergr. 412fach.

schleimproduzierende Zellen und nun auch Ganglienzellen und Nervenfasern in diesem Gebiete aus einer epithelialen Placode hervorgegangen finden, die ursprünglich an der Oberfläche der Embryonalanlage gelegen ist, bietet uns dieses Bild ein vollkommenes Analogon zu den Befunden an ganz primitiven *Wirbellosen*, wo, etwa wie bei *Actinien*, ebenfalls im Ektoderm nicht nur flimmernde Stützzellen und Sinneszellen, sondern auch Ganglienzellen und Nervenplexus produziert werden. Also ist dort im wesentlichen eine ganz ähnliche Zusammenstellung von Elementen vor-

handen, wie wir es hier beim Menschen nachweisen können.

Sehr eigentümliche Bilder, die aber keineswegs konstant sind, finden sich in den Fällen, wo wir Stadien der oftmals sehr weitgehenden metaplastischen Umwandlung von Riechschleimhaut in Respiratoria antreffen. Es handelt sich um das Auftreten von Vakuolen in Elementen des Epithels, welche einseitig oder ringsum von Basalkörperchen umgeben sind, von welchen letzteren in den Vakuoleninhalt, der häufig Schleim enthält, zahlreiche Flimmerhaare hineinragen. Diese



Abb. 22. Flimmertragende Vakuolen in den Epithelzellen, teilweise distal, teilweise basal vom Kern gelegen, in metaplastischen Teilen am Rande der Regio olfactoria einer erwachsenen Frau. Vergr. 370fach.

Vakuolen können nahe der freien Oberfläche, aber auch tief im Innern der Zelle, ja sogar basalwärts vom Kern liegen, und sind oft so groß, daß die ganze Zelle wie eine gespannte Blase erscheint und auch der Kern vom Vakuoleninhalt halbmondförmig an die Zellwand angedrängt wird, ein Vorkommen, das in Schleimhäuten des Respirationstraktes ganz unbekannt, bei Tieren nicht beobachtet ist.

SALMAN LUBAN (1921) berichtet über analoge Befunde an der Uterusschleimhaut. Er findet Flimmerzellen mit deutlichen Flimmerwurzeln und faßt eine Serie von Bildern als Ausdruck von Vorgängen auf, die zum Hineinziehen der Zelloberfläche in Kanalforn bis zur Ab-

schnürung von Cysten in den Zellen, ja selbst zwischen Kern und Basis hinab führen. Das Ganze wird als regressiver metaplastischer Prozeß angesehen. Der Befund in der Regio olfactoria dürfte in ähnlicher Weise zu erklären sein.

Die wenigen bisher genauer untersuchten menschlichen Riechschleimhäute, die mir in einwandfreiem Zustand zur Verfügung standen, haben mich aber auf die auch für den Kliniker wichtige Tatsache neuerdings aufmerksam gemacht, daß gelegentlich unser menschliches Riechorgan, obwohl es embryonal durchaus nicht rudimentär angelegt wird, im späteren Leben durch höchst verschiedenartige individuell abweichende Formen metaplastischer Prozesse in Anteile der Regio respiratoria umgewandelt wird. Es kann dann wahrscheinlich häufig voll-

kommen, in anderen Fällen nur lokal oder nur auf einer Seite bis auf geringe Reste als Sinnesorgan verschwinden, wenigstens soweit echte durch den Olfactorius vermittelte Empfindungen zustande kommen, während diese Partien wie die Respiratoria als Vermittler von Trigemineusempfindungen noch weiter ihre Rolle spielen. Histologisch können wir die Trigemineusfasern unschwer neben den abweichend gebauten Olfactoriusfasern erkennen. Ursachen und klinische Bedeutung dieser außerordentlich häufigen und variablen Rückbildungsprozesse eines unserer nur durch die Kultur weniger wichtig gewordenen Sinnesorgane aufzuklären, dürfte eine interessante und dankbare Aufgabe der künftigen klinischen und pathologischen Forschung sein. Auch das Verhalten des Nervus terminalis in solchen Fällen wäre von Interesse.

Die Glandulae olfactoriae oder BOWMANSchen Drüsen münden im Bereich der Regio olfactoria auf die Schleimhaut aus. Es handelt sich um gewundene alveolotubuläre Drüsen, die nur bei den *landlebenden Wirbeltieren* vorkommen, den *Wassertieren* aber fehlen. Unter den BOWMANSchen Drüsen finden wir auch verzweigte Drüsentyphen.

Das Lumen der Glandulae olfactoriae ist stellenweise 30—60  $\mu$  breit, die Ausführungsgänge innerhalb des Epithels haben ein Lumen von 9  $\mu$ , das an der Schleimhautoberfläche immer etwas verschmälert ist.

Beim Menschen sind es 60  $\mu$  dicke Schläuche, die stellenweise ein kreisrundes Lumen auf Querschnitten aufweisen, stellenweise unregelmäßige ovale Querschnitte zeigen, mit einem viel weiteren Lumen. Auf einer zarten Membrana propria sitzen große Drüsenzellen auf, welche, an ihrer Oberfläche polygonal gestaltet, durch Kittleisten miteinander verbunden sind. Innerhalb dieses Polygons findet man meist in einer Ecke das durch entsprechende Methoden (Eisenhämatoxylin, Silberfärbung nach BIELSCHOWSKY-AGDUHR) leicht nachweisbare Diplosom. Die Kerne sind rundlich bis oval und etwa 7  $\mu$  groß. Man findet feinste Granula gegen die Oberfläche der Zelle zu, die wahrscheinlich als Vorstufe des eigentlichen vermutlich dünnflüssigen Secretes anzusehen sind. Es lassen sich wie in anderen Drüsen Reihen von Mitochondrien und ein am freien Pol gelegener einfacher Netzapparat nachweisen. Der eigentliche Drüsenkörper geht ganz allmählich in einen engen zylindrischen Gang über, der von langgestreckten Drüsenelementen ausgekleidet ist, die mit ihrer schmalen Querdimension sich in das Kiechepithel ziemlich unauffällig einfügen. Der Querschnitt des Ausführungsganges verengt sich an der Oberfläche auf 4  $\mu$ .

Gelegentlich sind Drüsenalveolen bis ins Epithel vorgeschoben, auch schon beim Neugeborenen; bei anderen wieder sind die Drüsen nur ganz schwach entwickelt, so daß man ihre volle Ausbildung erst im postfetalen Alter annehmen muß. In einem besonders frisch konservierten Material fand ich in den Drüsenzellen der BOWMANSchen Drüsen sehr eigentümliche den Kern an Größe übertreffende nebenkernartige Bildungen, die bis dicht an den Kern heranreichend, den basalen Raum der Zelle mit einer kerngerüstartigen intensiv basisch färbbaren Netzstruktur ausfüllten. Diese Bildungen fehlten in den übrigen Fällen vollständig, an ihrer Stelle waren manchmal Cytoplasmastrukturen ausgebildet, die an das „Ergastoplasma“ PRENANTS erinnern. Schon DOGIEL (1886) erwähnte an manchen Zellen eine radiäre Streifung. Besondere Beziehungen zu Capillaren sind an diesen Drüsen ebensowenig bekannt, als eine spezielle Innervation.

KALLIUS (1905) beschreibt BOWMANSche Drüsen, welche seltener aber regelmäßig in mit Flimmerepithel ausgekleidete Krypten münden. Es dürfte sich wohl um Fälle handeln, wo, wie es häufig vorkommt, schmale Streifen des Epithels der Regio respiratoria in die Olfactoria eingewandert sind und dadurch die Mündung einer BOWMANSchen Drüse in das Bereich des Flimmerepithels gelangt ist.

KALLIUS hat hervorgehoben, daß gelegentlich an den Ausführungsgängen der BOWMANSchen Drüsen blasenförmige Erweiterungen vorkommen, ich habe sie nur selten beobachtet, hatte aber ebenfalls nicht den Eindruck eines pathologischen Vorkommnisses, in anderen Fällen fehlten sie gänzlich. Da Schleim niemals im Secret der Drüsen der Regio olfactoria sich nachweisen läßt, so müssen wir sie im Sinne der Autoren zu den serösen Drüsen rechnen. Nur PAULSEN (1886) beschreibt beim *Pferd*, *Hund* und bei der *Ziege* Schleimreaktion in den Zellen.

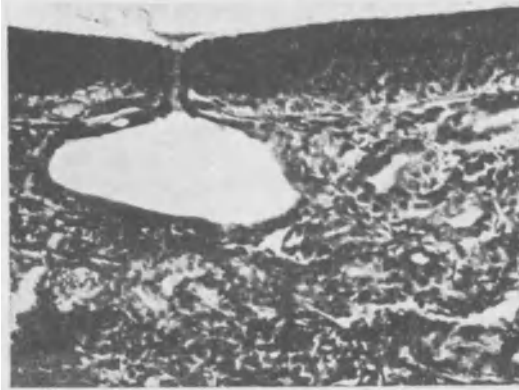


Abb. 23. Cystenförmige Erweiterung des Ausführungsganges einer Glandula olfactoria einer 49-jährigen Frau. Vergr. etwa 180fach.

An den Drüsenschläuchen konnte v. EBNER (1903) Korbzellen nicht nachweisen. Bei den *Tieren* enthalten die BOWMANSchen Drüsen häufig gelbe bis bräunliche Pigmentkörner, beim Menschen habe ich sie ebenso wenig als seinerzeit VON BRUNN (1879) gesehen, dagegen sah SUCHANNEK (l. c.) in 2 Fällen Pigmentierung der Drüsen.

Die sogenannten „Glockenzellen“, die SUCHANNEK beschrieb, scheinen nichts anderes zu sein, als die Schleimhaut in

verschiedener Menge stets durchwandernde Wanderzellen, die bis zur freien Oberfläche gelangen können. Besonders nach vitaler Färbung mit Trypanblau konnte ich diese Zellen massenhaft in allen Schichten der Schleimhaut beobachten, wo sie durch granuläre Speicherung des Farbstoffes deutlich hervortraten. Nicht zu verwechseln sind mit diesen Zellen kleine kugelige Riechzellen, die gelegentlich einmal höher als die Kernreihe der Stützzellen gelegen sind.

Die Basalelemente, die zuerst SIDKY (1877) beschrieb, sind niedrige, kegelförmige, mit kurzen Fortsätzen versehene Elemente, die mit breiter Basis stets in einfacher Schicht dem Schleimhautbindegewebe aufsitzen. Sie gelten als Ersatzzellen nach KRAUSE (l. c.). Es fehlt aber bisher ein Beweis, daß sie die Stützzellen ersetzen können.

Die Basalzellen sind beim Menschen viel weniger auffällig in einer Reihe angeordnet als bei *Tieren*, KALLIUS (l. c.) und frühere Autoren nehmen an, daß sie zum Ersatz der Stützzellen bestimmt sind. Tatsächlich sieht man gelegentlich in ihnen Mitosen. Doch kommen solche auch in den Kernen der Stützzellen vor.

KALLIUS beschreibt in der Tunica propria einen außerordentlichen Reichtum an Zellen bei äußerst geringer Menge von Bindegewebe und erwähnt einen solchen Reichtum an Leucocyten, daß typische Lymphknötchen stellenweise zu finden sind. An dem mir vorliegenden Material war der Reichtum an Leucocyten ein mäßiger und Lymphknötchen habe ich überhaupt nicht beobachtet. In bezug auf die Verteilung von Leucocyten zwischen Regio respiratoria und olfactoria scheinen außerordentlich große individuelle Varianten vorzukommen, und dürften vielleicht auch Reste von katarrhalischen Erkrankungen dabei noch lange Zeit nachher eine Rolle spielen.

Auffällig sind eigenartige bindegewebige Zellen, welche sich einzeln oder in Gruppen dicht unterhalb der Basalmembran des Riechepithels finden. Sie sind ausgezeichnet durch auffallend grobe Granulierung ihres relativ umfangreichen und mit Fortsätzen versehenen Cytoplasmas, so daß sie an

Clasmatoocyten erinnern. Es ist bemerkenswert, daß diese Zellen sich immer nur im Bereich des Riechepithels fanden. An den Grenzen der Regio olfactoria, wo häufig das Sinnesepithel mit respiratorischem auf dem Schnitt streifenweise alterniert, vermissen wir die Zellen immer im Bereich des respiratorischen Epithels, sowie die Glandulae olfactoriae.

KALLIUS betont das Fehlen einer Basalmembran im Bereiche der Regio olfactoria gegenüber dem auffallenden Vorhandensein einer solchen in der Regio respiratoria, welchen Unterschied ich niemals beobachten konnte. — Nur in situ belassene Schleimhäute zeigen richtige Verhältnisse, wie ich beobachtete; abgelöste täuschen eine ganz unverhältnismäßige Dicke der Basalmembranen vor. Vergleiche auch PIETRANTONI (1925) und IWAKIN (1925).

Nach SCHIEFFERDECKER (1900) enthält die Regio olfactoria spärliches elastisches Gewebe nur bis zur lymphoiden Schicht, während RUGANI (1904 und

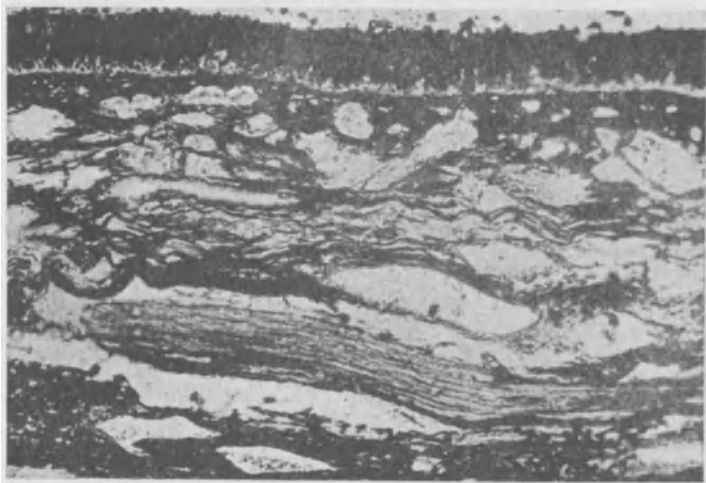


Abb. 24. Bindegewebe in der Schleimhaut der Regio olfactoria des erwachsenen Menschen, durch BIELSCHOWSKYS Silbermethode dargestellt. Vergr. 112 fach.

1906) unmittelbar unter dem Epithel eine Lage elastischer Fasern und annähernd die gleiche Menge elastischen Gewebes in der Regio olfactoria wie in der Respiratoria nachwies.

Im Bindegewebe der subepithelialen Zone sollen sich gelegentlich auch beim Menschen pigmentierte Bindegewebelemente finden, in meinem Material vermißte ich sie, während sie beim *Rhesusaffen* auffällig sind.

Während VON BRUNN (1892) die von F. E. SCHULZE und W. KRAUSE beschriebenen gefäßhaltigen Papillen, die in das Epithel der Regio olfactoria aufsteigen, beim Menschen nicht nachweisen konnte, konnte ich sie bei Neugeborenen regelmäßig finden und diese Capillaren, die mehr als einem Blutkörperchen gleichzeitig den Durchtritt gestatten, liegen, wie man besonders an durch Injektion fixierten Kindern sieht, weit ins Riechepithel vorgeschoben. Vereinzelt feinste Bindegewebsfäserchen begleiten sie. Beim Erwachsenen sind sie normalerweise ganz rückgebildet. Von den reichen Gefäßplexussen, die in der Tunica propria der Regio respiratoria nachgewiesen sind, sehen wir in der Regio olfactoria nur wenig. Bei *Tieren* habe ich Capillaren im Riechepithel nur bei dem *Teleostier Anabas*, der zeitweise das Wasser verläßt, beobachtet. (Abb. 13 und 47.)

#### 4. Innervation.

Ursprünglich war nur eine Form der Innervation in der Regio olfactoria bekannt, die Faserung des Nervus olfactorius. Bald lernte man eine zweite Innervation dieser Region durch Trigeminafasern kennen, später lernte man unter den Riechfasern eine eigene Portion unterscheiden, die als Nervus vomero-nasalis das JAKOBSONSche Organ innervierend erkannt wurde, und schließlich fand man zuerst bei *Protopterus* und *Selachiern* und anderen *niederen Wirbeltieren*, später erst auch bei den *Reptilien* und *Säugetieren*, noch einen vierten Anteil von Nervenbahnen, den Nervus terminalis, so daß für gewisse Abschnitte des Geruchsorganes zumindest drei Arten der Nervenverbindungen mit dem Centrum wahrscheinlich erscheinen, falls sympathische Fasern, vom Plexus caroticus kommend, auch außerhalb der Gefäßmuskulatur sich ver-

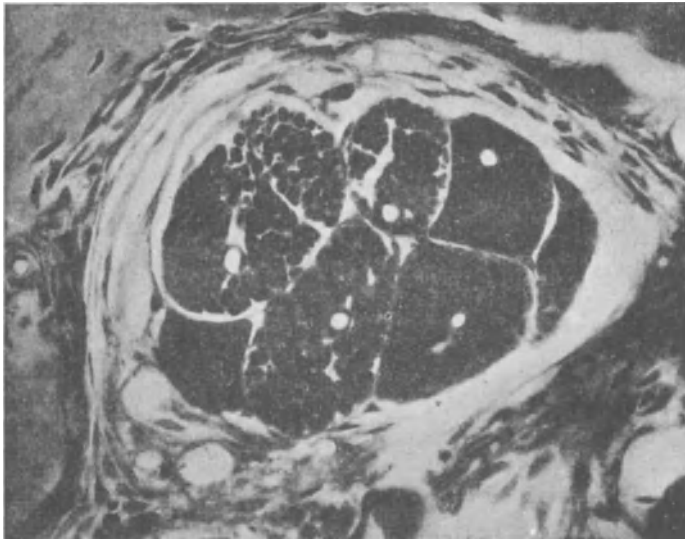


Abb. 25. Querschnitt durch ein Filum olfactorium eines Wiesels, in einer gemeinsamen bindegewebigen Scheide Bündel markhaltiger und verschiedenartiger markloser Fasern, erstere dem Trigeminus, vielleicht auch dem Terminalis angehörig, letztere Olfactoriusfasern vielleicht vermischt mit Terminalisfasern, daneben auch Capillaren. Lymphscheide. Vergr. 362fach.

zweigen sollten, etwa an den Drüsen, so wäre sogar die Möglichkeit einer vierfachen Innervation gegeben.

Beim Menschen lassen sich die Olfactoriusäste im oberen Drittel des Septum und fast zur ganzen oberen Concha ziehend, nachweisen.

READ (1908) hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Nervenzüge des Olfactorius nicht, wie allgemein behauptet wurde, in Form eines Plexus angeordnet sind, sondern daß sie bloß eine fächerförmige Ausbreitung bilden. Die Bündel können einander gelegentlich wohl überkreuzen, bilden aber sowohl beim Menschen wie bei *Hund* und *Katze* keinerlei echten Plexus. Die Blutgefäße und die Bindegewebsstränge, die die Nerven begleiten, zeigen dagegen echte Plexusbildungen.

Die Fila olfactoria zeigen feinste Bündel der Achsenzylinder durch zartes Bindegewebe zusammengehalten. Die stets marklosen Achsenzylinder sind von zahlreichen SCHWANNschen Scheidenzellen begleitet. In den Fila ist ein deutliches Capillarnetz entwickelt. Bei den größeren Ästen kann man beobachten, daß die Oberfläche von ihrer Umgebung durch einen engen Spaltraum getrennt ist. An der Außenseite dieses Spaltraums finden sich endothelartige Zellen und dahinter



Bindegewebe, welches von eigenen Capillaren durchzogen ist. Bei Injektionsversuchen konnte ich beobachten, daß letztere Capillaren wahrscheinlich einem anderen Gefäßgebiet angehören als die innerhalb der Olfactorius-äste selbst gelegenen.

Sind die Fila olfactoria bei den meisten *Wirbeltieren* relativ kurze Bahnen, so können sie bei manchen *niederen Vertebraten*, besonders *Fischen*, beispielsweise *Esox*, sehr lang werden und wurden hier für die physiologische Forschung ein Hauptobjekt zum Studium der Physiologie der marklosen Nerven (GARTEN 1903).

Das Endothel des obenerwähnten Spaltraumes setzt sich beim Eintritt in die Schädelhöhle, in das von mir (KOLMER, Anat. Anz. Bd. 60, S. 49, 1925) neuerdings nachgewiesene Endothel der Dura mater fort.

Es ist schwer, festzustellen, ob die Fila olfactoria nur eine Duralscheide besitzen, keinesfalls läßt sich mit der Klarheit, wie man es am Opticus feststellen



Abb. 26. Bukettartige Anordnung terminaler Endösen an den Achsenzylinderbündeln der Fila olfactoria, welche in dem Riechkolben des *Knochenfisches Scaradinius erythrophthalmus* in einem Glomerulus olfactorius sich aufsplittern. CAJALS Methode. Zeiss Apochr. 2 mm, 1,40 Apertur Komp.-Okular 4. Vergr. 1000fach.

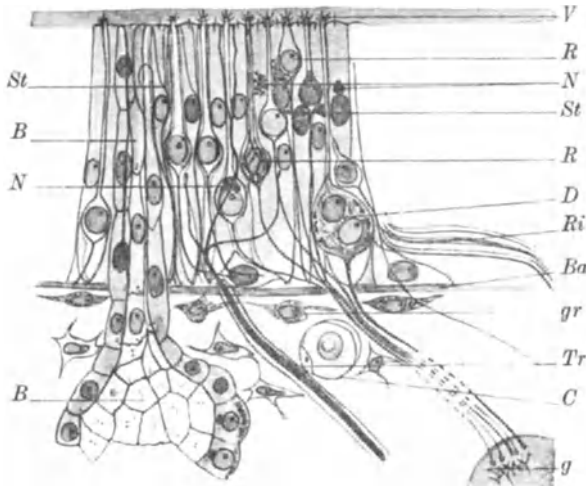


Abb. 27. Schema der bisher dargestellten Einzelheiten der Riechschleimhaut des Menschen. *St* Stützzellen mit Stützfasern, *R* Riechzellen mit Neurofibrillengerüst, dessen netzförmiger Verdichtung, der Vesicula olfactoria *V* mit Riechstäbchen und Basalkörperchen, *D* doppelkernige große Ganglienzelle, *Ri* Riechfasern, verzweigte bis zur Oberfläche aufsteigende Trigeminafasern *Tr*, bis zur Basalmembran markhaltig knöpfchenförmige Endigungen der Riechfasern in einem Glomerulus *g*. BOWMANsche Drüsen mit Diplosomen und Ausführungsgang *B*, granulierten Bindegewebszellen, *gr* unter der Basalmembran, *Ba* homogene Grenzschicht auf der Limitans externa, *N* Netzapparate in Sinnes- und Stützzellen, *C* Capillare.

kann, das Vorhandensein einer Pial- und Arachnoidalscheide nachweisen. Die Verhältnisse beim erwachsenen Menschen sind unklarer als am neugeborenen.

Es ist kein Zweifel, daß die SCHWANNschen Scheidenzellen so gelegen sind, wie es speziell BOEKE auch an anderen Stellen annimmt, daß nämlich Bündel feiner Achsenzylinder im Cytoplasma einer SCHWANNschen Zelle gelegen sind,

da man den Zellkern auf dünnsten Schnitten mit der Immersion ganz isoliert, in einem einzelnen außen glatt abgeschlossenen Querschnitt eines Bündels liegen sieht, ohne daß irgendwo Reste cytoplasmatischer Massen nachweisbar wären. Da aber ursprünglich diese Zellen nicht vorhanden sind, sondern, wie entsprechende Embryonalstadien zeigen, zuerst die Achsenzylinder auswachsen, muß man sich vorstellen, daß das Cytoplasma der SCHWANNschen Zellen sekundär die Achsenzylinder zwischen sich faßt, wie etwa eine *Amöbe*, über ein Bündel feinsten Fasern, sie in sich aufnehmend, hinüberkriechen kann.

Nicht selten finden sich auch beim Menschen kleine Bündel von marklosen Fasern schräg oder horizontal durch die basalen Partien der Schleimhaut ziehend.

Die *Fila olfactoria* setzen sich aus den Achsenzylindern der Sinneszellen zusammen und besitzen keine nachweisbaren Markscheiden. Sie sind zu Strängen vereinigt, die aus mehreren Hunderten von Achsenzylindern bestehen können und werden durch Bindegewebe, dessen zarte Fasern teilweise auch zwischen die Nervenbündel eintreten, zusammengehalten.

Die *Fila olfactoria* treten einzeln oder in Gruppen durch die Löcher des Siebbeines hindurch und werden auf diesem Wege von einer bindegeweblichen Fortsetzung der Dura mater begleitet. Eine Pialscheide ist außerordentlich zart, von einer Arachnoidalscheide kann wohl nicht gesprochen werden.



Abb. 28. Trigeminasfasern, welche in der Regio olfactoria des erwachsenen Menschen, vielfach sich verzweigend, mit den letzten Ausläufern zwischen Riech- und Stützzellen bis unmittelbar an die *Limitans externa* aufsteigen. Markhaltige Trigeminasfasern neben -bündeln markloser Olfactoriusfasern. Formol-Ringer-Instillation in die Regio olfactoria an der frischen Leiche, Färbung BIELSCHOWSKY-AGDUHR. Vergr. 666fach.

Bei *Krokodilen* kommt es vor, daß gröbere Äste markhaltiger Fasern offenbar dem Trigemini angehörig, in einer gemeinsamen Scheide mit Anteilen der *Fila olfactoria* verlaufen. Bei den übrigen *Wirbeltieren*, wo, wie bei den *Säugetern*, die Trigeminasfasern leicht zu erkennen sind, habe ich eine ähnliche Erscheinung nur selten beobachtet, beim Menschen bisher nicht. (Vgl. Abb. 25, 53.)

Die *Fila olfactoria* sollen nach den Angaben der älteren Autoren, welche besonders mit der Chromsilbermethode gearbeitet haben, in den Glomeruli olfactorii mit dendritischen Verzweigungen endigen, oder es nehmen die Anhänger der Theorie

von Nervennetzen an, daß in dieser Neuropil- oder Punktsubstanz die Fibrillen der *Fila* in ein Netzwerk der grauen Substanz übergangen. Ich konnte beobachten, daß speziell bei *Fischen*, wo die Neurofibrillen durch die erste Methode RAMON Y CAJALS (direkte Silberfixation) besonders leicht dargestellt werden, jeder Achsenzylinder eines Filums in eine kleine, neurofibrilläre, einfache Öse oder Schleife übergeht, und daß viele solche Schleifen als buketartige Gruppen im Glomerulus den Dendriten der Mitralzellen gegenüberstehen. (Vgl. Abb. 26.) Collateralen wurden an den Achsenzylindern des Olfactorius niemals nachgewiesen.

Außer durch Nervenfasern, welche als Olfactoriusfasern von Elementen der Riechschleimhaut centripetal in den Bulbus olfactorius entsendet werden, steht die Regio olfactoria ebenso wie die ganze Regio respiratoria auch durch Fasern des Trigemini mit dem Gehirn in Verbindung. Diese Fasern stammen vom Ramus naso-palatinus des Trigemini, der vom Ganglion sphenopalatinum kommt. Ein kleines in der Nähe der Schleimhaut gelegenes Ganglion wurde von RUBASCH-

KIN 1903) beim *Hühnerembryo* beschrieben, bei *Säugetern* ist es nicht beobachtet worden.

Vom Ganglion spheno-palatinum gehen 4—5 stärkere und mehrere feinere Ästchen ab, die die Decke, die Seitenwand und die Siebbeinzellen als Rami nasales posteriores mediales mit Zweigen versehen (KALLIUS l. c.).

Von hier aus verteilen sich die Trigeminasfasern in der Schleimhaut und verlaufen in der Submucosa als mitteldicke markhaltige Nerven, durchbohren dann

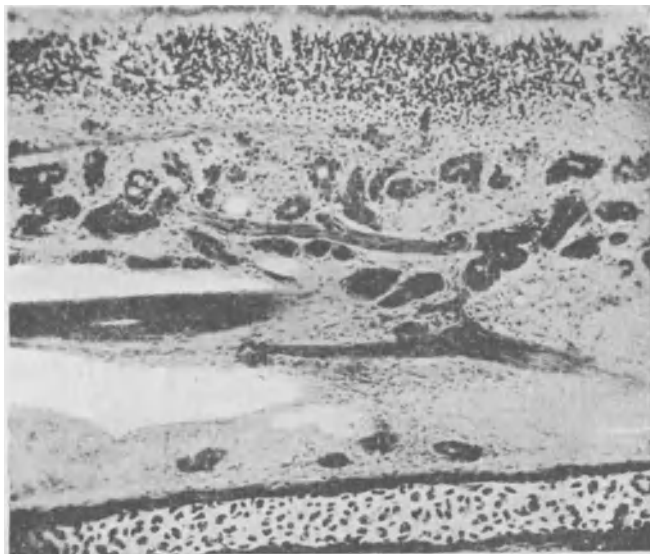


Abb. 29. Trigeminasäste neben Olfactoriusästen in der Riechschleimhaut eines *Meerschweinchens*. Silberfärbung nach CAJAL, die stärker hervortretenden dickeren Bündel sind markhaltige Ästchen des Trigeminas, die zart gefärbten helleren Äste die Olfactoriusverzweigungen. Vergr. 100fach.

die Basalmembran und verzweigen sich innerhalb der Regio olfactoria, um mit feinsten Endästen, die mit kaum wahrnehmbaren Endknöpfchen versehen sind, dicht unter der Limitans externa zu endigen. Eine Beziehung zu irgendwelchen Elementen in der Schleimhaut läßt sich nicht nachweisen. Bei der Behandlung mit Silbermethoden werden nicht selten die Trigeminasfasern isoliert zur Darstellung gebracht; wenn auch die Olfactoriusfasern sich gleichzeitig färben, sind beide Faserarten stets durch verschiedenen Farbton unterschieden.

### 5. Nervus terminalis (Nervus primus).

Der Nervus terminalis wurde zuerst von PINKUS (1894) bei *Protopterus* entdeckt, welcher ihn bei diesem *Fische* als neuen Nerven beschrieb. Erst nach und nach, besonders durch die Untersuchungen von LOCY (1905) wurde man darauf aufmerksam, daß er bei den *Selachiern* auffallend deutlich ist und hier ein makroskopisch sichtbares Ganglion besitzt. Später wurde er nach und nach mehr minder deutlich bei allen *Wirbeltieren* nachgewiesen. (Mit Ausnahme der *Cyclostomen* und *Vögel*.)

Dieser Nerv ist dadurch von besonderem Interesse, daß er eine ähnliche Anordnung zeigt, wie die Spinalnerven, indem man die Fasern dieses Nervus terminalis, welche bei den *Hai*fischen und *Rochen* sich distal leicht makroskopisch in die medial gelegenen Partien der Riechregion verfolgen lassen, proximal zu einem kleinen Ganglion im Bündel ziehen sieht, welches bald näher,

bald weiter vom Olfactorius entfernt, durch Bindegewebe von ihm getrennt liegt, bevor dieser in den Bulbus olfactorius eintritt. Aus diesem Ganglion, das sich aus bipolaren Zellen zusammensetzt, gehen centralwärts den hinteren Wurzeln der Spinalnerven entsprechende Fasern hervor, die sich in den medialen Teil des Bulbus olfactorius einsenken und deren Verlauf bei der Besprechung dieses Hirnabschnittes zur Sprache kommt (siehe Bd. IV dieses Handbuches). Man hat nunmehr das Vorkommen eines entsprechenden Nervenzuges mit Zellen des Nervus terminalis, wenigstens in nachweisbaren Spuren, für alle *Wirbeltiere*, insbesondere deutlich auch für den Menschen, nachgewiesen.

Nach Untersuchungen von FAHRENHOLTZ (1925) über die Entwicklung der Regio olfactoria der *Geburtshelferkröte* (*Alytes obstetricans*) darf man annehmen, daß auch bei den verschiedensten *Wirbeltieren* die Gegend, die später die Regio olfactoria liefert, mit der noch nicht zum Rohr geschlossenen Hirnplatte zusammenhängt wie die Ganglienleiste mit den Rändern der Medullarrinne. Man könnte also dreierlei Systeme olfactorischer Neurone aus dieser Zellplatte hervorgehend sich vorstellen, die alle drei verschiedene Modifikationen verwandter bipolarer Nervenzellformen darstellen würden und zwar a) die Sinnes- und Sinnesganglienzelle der eigentlichen Regio olfactoria, charakterisiert durch einen relativ kurzen peripheren Fortsatz, einen kleinen in seltenen Fällen voluminösen Zelleib und einen langen proximalen Fortsatz (aus letzterem sind die Fila olfactoria zusammengesetzt), ferner b) die Sinnesganglienzellen des JAKOBSONSchen Organs (beim Menschen normalerweise schon im späteren Fetalalter größtenteils rückgebildet), bei *Reptilien*, *Carnivoren*, *Insectivoren* und *Ungulaten* gut ausgebildet, mit relativ längerem peripherem Sinnesfortsatz und längeren proximalen Fortsätzen, die den Nervus vomero-nasalis (JAKOBSONI) zusammensetzen. Schließlich die Ganglienzellen des Nervus terminalis, mit besonders langen peripheren und relativ kurzen proximalen Fortsätzen, nur bei *Selachiern* und *Teleostiern* als getrennter Nerv sichtbar, sonst nur auf Schnittserien als Beimischung des Olfactorius erkennbar. Vorläufig genügen die Tatsachen, die wir über die Entwicklung und die Phylogenie dieser drei olfactorischen Systeme kennen, da offenbar unsere Kenntnisse besonders über die phylogenetisch alten Stadien dieser Sinnesapparate recht lückenhafte sind, noch nicht, um zu entscheiden, ob es sich um schon ursprünglich gleichzeitig entwickelte Anteile einer Anlage handelt oder um drei verschiedene Systeme, ähnlich etwa den drei Nierensystemen, die bei gewissen *Wirbeltieren* nebeneinander funktionieren, bei anderen mehr minder rudimentär entwickelt, zu konstatieren sind.

In den späteren embryonalen Stadien der *Säuger* und des Menschen bleiben die Elemente des Ganglion nervi terminalis durch ihren größeren Umfang immer deutlich kenntlich und entwickeln sich allmählich zu typischen kleinen Ganglienzellen mit wenigen Cytochromatinschollen und 1—2 Satellitzellen. Sie verteilen sich dabei längs der aus dem Riechepithel an der dorsalen und medianen Ecke der Rima olfactoria auswachsenden Olfactoriusfaserzüge, doch bleibt immer eine größere, ein typisches Ganglion bildende Gruppe auf der Medianseite der ganzen Olfactoriuszüge liegen, und lagert sich immer mehr zu beiden Seiten dem Knorpel, der als Primordium der Crista galli anzusehen ist, an. Einzelne dieser charakteristischen Zellelemente wandern längs der Olfactoriusfasern, doch habe ich mit Sicherheit sie selbst nicht weit in die Nähe des JAKOBSONSchen Organes verfolgen können.

Bei *Affen* gelang es mir nicht, Ganglienzellen, die sich als Anteile des Ganglion des Nervus terminalis erkennen ließen, in der Umgebung der Regio olfactoria und der Fila olfactoria zu finden. Sie scheinen beim erwachsenen *Tier* aus diesen Regionen verschwunden zu sein, finden sich dagegen median vom Bulbus.

Nach den Untersuchungen von FAVARO (1891) enden die Fasern des Nervus terminalis beim Menschen teilweise in der Rachenschleimhaut, teilweise in der Haut des Septums gemeinsam mit den Fasern des Nervus ethmoidalis.

BRUNNER (1923) hat speziell beim Menschen am Bulbus olfactorius ein besonderes Bulbuskörperchen beschrieben und spricht den Gedanken aus, es könnten die Ganglienzellen darin dem System des Nervus terminalis angehören, wofür bisher allerdings sich kein Beweis erbringen ließ.

DÖLLKEN (1909) hat centrale Endigungsstätten des Nervus terminalis im Septum pellucidum und Gyrus fornicatus gefunden.

JOHNSTON (1913, 1914) fand den Nervus terminalis beim *Pferd* mit mehreren Wurzeln am Pedunculus olfactorius innerhalb der Pia, im Palseptum zwischen

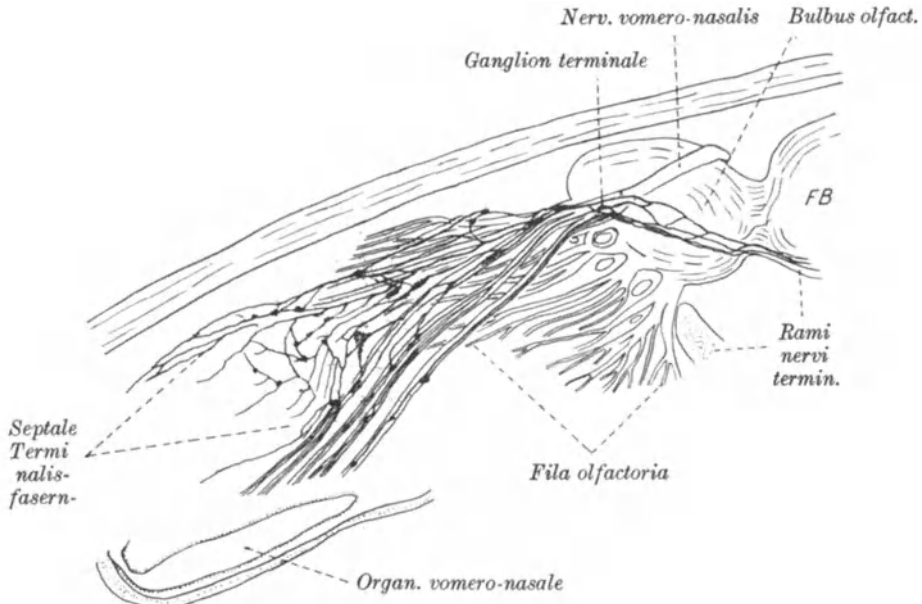


Abb. 30. Graphische Rekonstruktion der rechten Seite des Bulbus olfactorius, des Tractus olfactorius, des Nerv. olfactorius und Nerv. vomero-nasalis. Nach Sagittalserien des Kopfes eines 1 Tag alten *Kaninchens*, gefärbt nach der Pyridin-Silbermethode mit differentieller Hervorhebung des Nerv. terminalis durch die Färbung. Der Nerv. terminalis dunkel dargestellt, begleitet die hell dargestellten Stränge des Olfactorius und Vomero-nasalis, die Punkte entsprechen der Lage der Anhäufungen von Ganglienzellen. FB Vorderhirn.  
(Nach HUBER und GUILD.)

den Hemisphären ziehen. Er enthielt einige gut gefärbte markhaltige Fasern und einzelne unregelmäßig geschwärzte. Auch einige Ganglienzellen fanden sich. Beim *Schaf* war der Nerv nicht ganz konstant, sein Verlauf median vom Bulbus bis zum Trigonum olfactorium mediale zu verfolgen. Überraschenderweise fanden sich fünf entsprechende parallele Züge von Nervenfasern bei *Phocoena* nahe der Medianfissur und ließen sich teilweise bis zum Chiasma verfolgen, wo sie in die Tiefe der Fissura prima sich einsenkten. Es ist also dieser Nerv bei einem *Tier*, dem der Olfactorius vollkommen fehlt, relativ gut entwickelt, was für seine Unabhängigkeit spricht. Auch beim *Affen* fand JOHNSTON (l. c.) feine Fädchen in verschiedener Weise verteilt zum Trigonum olfactorium ziehen. Beim Menschen beobachtete er, sowohl bei älteren Feten als auch bei mehreren Erwachsenen ein bis vier Nervenzüge jederseits, die nahe der Medianfurche ziehend, am Rande des Trigonum olfactorium sich in die Gehirnschubstanz einsenkten. Im intrapialen Verlauf werden keine Ganglienzellen gefunden, sie scheinen unmittelbar vor dem Eintritt des Nerven in die Pia, rostral

vom Bulbus olfactorius gelegen zu sein. Nach Mc COTTER (1914, 1915) lassen sich bei allen *Makrosmatikern* Züge des Nervus vomero-nasalis nachweisen, je nach der Stärke der Entwicklung des JAKOBSONSchen Organs verschieden stark entwickelt, welche getrennt unter der Septumschleimhaut verlaufen, in Strängen oder zu einem Stamm vereinigt längs des Bulbus olfactorius ihn dorso-caudal umgreifend, hinziehen, um hier im Bulbus olfactorius accessorius, der vom Bulbus olfactorius getrennt ist und ihm nur dicht anliegt, zu enden. Dieser Endpunkt scheint homolog zu sein mit dem was BALOGH (1861) „JAKOBSONS Hügel“ genannt hat, SMITH (1895) „Ganglion des JAKOBSONSchen Organs“, DÖLLKEN (1909) „Ganglion terminale“ und er meint auch, daß die mediale Ganglionmasse HER-RICKS (1921) bei *Reptilien* dasselbe Gebilde sei.

Die neueren Autoren sind sich nicht klar darüber, ob das bei *Hühnerembryonen* von RUBASCHKIN (l. c.) beschriebene und als Teile des Trigeminskompleses gedeutete Ganglion, das nach dessen Beschreibung unter der dorsalen und caudalen Portion der Riechschleimhaut gelegen sein soll, als Anteil des Trigemini-

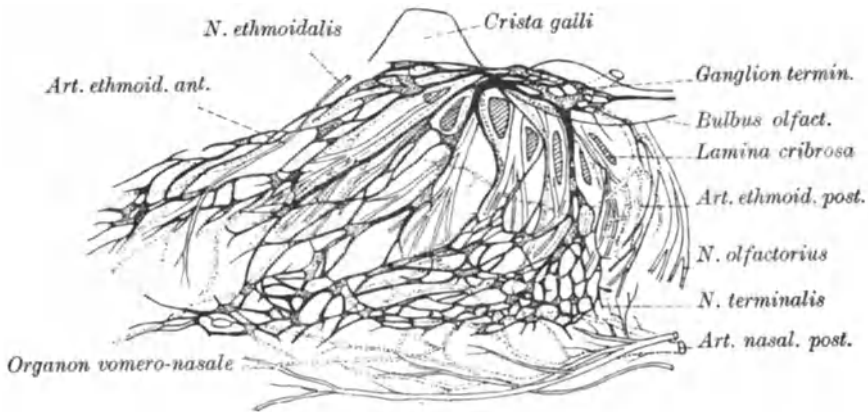


Abb. 31. Halbschematische Darstellung der rechten Seite des Nervus terminalis eines Negerkindes, von median betrachtet und auf den Bulbus und Nervus olfactorius projiziert. Die Punkte bezeichnen die Orte der Ganglienzellenanhäufungen, ohne deren Zahl zu entsprechen. Die Verästelungen des Nervus terminalis sind dick und schwarz wiedergegeben, um sie hervorzuheben. (Nach BROOKOVER.)

anzusehen sei, da RUBASCHKIN seine Fasern einerseits in der Riechschleimhaut endigen fand, die centralen Fortsätze andererseits ins Ganglion semilunare verfolgen konnte, oder ob dieses Ganglion nicht doch dem System des Nervus terminalis angehört.

HUBER und GUILD (1913) fanden die Verästelung des Nervus terminalis in der Submucosa des Septums bei *Nagern* teilweise Stränge, teilweise einen Plexus bilden in dem Gruppen von Ganglienzellen verteilt sind. Die Hauptstränge folgen dem Stamm und den Hauptästen des Nervus vomero-nasalis bis zum Durchtritt durch die Lamina cribrosa; während aber dann das Bündel des Vomero-nasalis zum accessorischen Nebenbulbus hinzieht, ziehen nach weiterer Plexusbildung die Wurzelfasern des Terminalis medial, längs des Bulbus olfactorius, um schließlich in der Gegend des Trigonum olfactorium an der Basis des Vorderhirns zu enden. Die Ganglienzellen sind in allen Embryonalstadien kleiner, als die entsprechenden des Trigemini. Die Autoren halten den Nerven nicht für eine Komponente des Olfactorius oder Vomero-nasalis, sondern für eine unabhängige Bildung.

Der Nervus terminalis wurde bei menschlichen Embryonen von DE FRIES, JOHNSTON (1913, 1914), DÖLLKEN (1909) und Mc COTTER (1915), DALCQ (1920),

zuletzt auch von HOCHSTETTER (1919) genau beschrieben. Nach den Untersuchungen von JOHNSTON und BROOKOVER (1908, 1914) läßt er sich auch beim erwachsenen Menschen nachweisen. Man kann ihn in die Schleimhaut des JAKOBSONSchen Organs, sowie in die Septalschleimhaut verfolgen, welche unmittelbar vor diesem Organ liegt. BROOKOVER (1908, 1914) und LARSELL (1919) fassen die Ganglienzellen, die in seinem Verlauf angetroffen werden, als sympathische Elemente auf. Proximal dringt der Nerv durch die Lamina cribrosa und liegt medial vom Bulbus und Tractus olfactorius im Gewebe der Leptomeninx.

STEWART (1920) findet unter den Zellen des Nervus terminalis reichlich solche multipolare, die an den Zelltyp sympathischer Ganglien denken lassen. Bei der Suche nach der Quelle dieser Zellen, ob sie vom Trigemini oder vom Sympathicus der Cervicalregion geliefert werden könnten, zeigte es sich, daß sie nur aus dem Epithel hervorgehen und bei der Ratte die beiden genannten Quellen hierfür durchaus nicht in Betracht kommen.

BROOKOVER (d 1917) hat beim Neugeborenen an einem Negerkind mit Hilfe der Pyridinsilbermethode das System des Nervus terminalis dargestellt und gibt es, wie beistehende Abb. 31 zeigt, in einer halb-schematischen Rekonstruktion wieder, danach bilden die Nervenzüge einen reich verflochtenen Plexus innerhalb der Riechschleimhaut des Septums, etwa 12 Züge ziehen mit den Fila olfactoria durch die Lamina cribrosa ins Innere der Schädelhöhle und bilden hinter der Crista galli neben dem Bulbus olfactorius median ein gangliöses Geflecht, dessen größte Portion das eigentliche Ganglion terminale darstellt. Er findet unipolare auch vereinzelte bipolare Zellen. Einzelne Faserzüge messen bis 200  $\mu$ . Einzelne Züge gehen auch zum JAKOBSONSchen Organ. Im ganzen zählte er 1578 Ganglienzellen auf der rechten Seite, von denen aber nur eine geringe Anzahl innerhalb der Schädelhöhle, die meisten längs der Plexus in kleineren oder größeren Paketen verteilt, in der Submucosa sich vorfinden. Einzelne Ganglien zeigten auch Lagebeziehungen zu den Gefäßen.

Das sogenannte Ganglion terminale der Autoren ist nichts anderes als eine größere Ganglienzellenansammlung unter den vielen kleineren Ganglien. Die Ganglienzellen zeigen eher die Struktur und das Aussehen kleiner sympathischer Ganglien, nicht das sensorischer Neuronen. Die Autoren vermuten, daß die Nerven des Terminalis zu Blutgefäßen und Drüsen in der Septumschleimhaut in Beziehung treten, was aber schwer zu entscheiden ist, da sie sich hier mit Trigemini-geflechten vermischen.

Auch LARSELL (1919), der den Nervus terminalis bei Kätzchen, Schweineembryonen verschiedener Stadien, an Hirnen von Rindern, Maultieren und Pferden

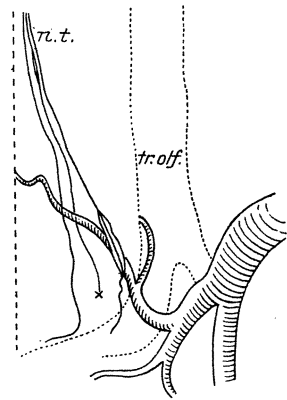


Abb. 32. Verlauf des N. terminalis beim Erwachsenen. Rekonstruktion nach JOHNSTON.

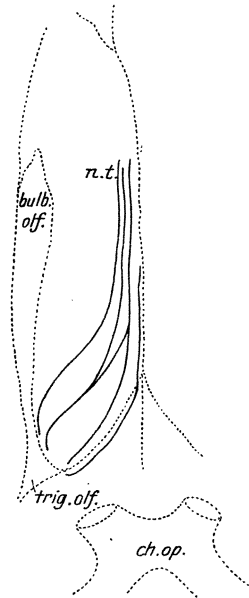


Abb. 33. Wie Abb. 32. Variante nach JOHNSTON.

sowie deren Feten auch mit der Pyridinsilbermethode untersuchte, glaubt, daß der Nervus terminalis teilweise aus sympathischen Fasern besteht und seine Ganglienzellhaufen sympathische Elemente enthalten. Er vergleicht die weite Verteilung und die große Zahl der Fasern im peripheren Plexus und die relativ geringe Größe der centralen Verbindungen mit den Verhältnissen, wie sie die präganglionären Fasern zu den postganglionären im sympathischen System aufweisen. Er unterscheidet Zellen vom sensiblen und vom motorischen Typus. Einzelne der sensorischen Fasern findet er mit Hilfe besonderer Nervenendigungen in der Wandung der vorderen Hirnarterien enden, ferner findet er Verbindungen zum Epithel der Septalschleimhaut und zum JAKOBSONSchen Organ und meint, daß diese frei endigenden Fasern unabhängig von den sympathischen Elementen wären. Er meint, daß der Terminalis ein Teil des visceralen afferenten Systems sei. Er meint auch, daß ein Teil der Fasern die vasomotorische Kontrolle über die vorderen Cerebralgefäße ausübe, wobei möglicherweise ein Centrum für solche Regulationsvorgänge in der Nähe des Nucleus praepopticus vorhanden wäre.

Man müßte demnach das Vorderhirn zu den Teilen des Nervensystems rechnen, die in einer direkten Beziehung zum sympathischen System stünden. Jedenfalls müsse man trotz seiner verhältnismäßigen Reduktion den Nervus terminalis als bei den *Säugetieren* funktionierend ansehen. Die Beziehung zum JAKOBSONSchen Organ erhält er nur für sekundär.

Bei der *Schildkröte* findet LARSELL (1919) die Beteiligung des Nervus terminalis an der Bildung des Nervenplexus im Septum, wobei auch Trigeminafasern sich beimischen. Auch hier finden sich Ganglienzellen mit ausgesprochener Ähnlichkeit im Typus mit sympathischen Elementen. In den Gebieten, wo nur Fasern des Terminalis vorhanden sind, scheinen nur von dessen Anlage eingewanderte Ganglienzellen vorhanden zu sein, an anderen Stellen zeigt der Septalplexus eine Mischung von Zellen, die teilweise möglicherweise aus der Trigeminaanlage eingewandert sind.

## 6. Beziehungen der Blut- und der Lymphgefäße zur Riechschleimhaut.

Die Capillarversorgung der Regio olfactoria ist starken Variationen unterworfen. Fast konstant findet man, wie bekannt, beim Neugeborenen weite Capillaren, die in die Epithellage von spärlichstem Bindegewebe begleitet, vorgeschoben sind, wie wir dies sonst nur an bestimmten Stellen in der Conjunctiva bei *Tieren* lokal finden und konstant im Epithel der Stria vascularis der Gehörschnecke. Beim Erwachsenen scheinen diese Capillaren mit seltenen Ausnahmen rückgebildet zu sein. Ich fand sie in sechs Fällen nicht.

Besonders an Injektionspräparaten erkennt man den großen Gefäßreichtum der Submucosa der Regio olfactoria und die bei manchen *Tieren* besonders auffallend stark erweiterungsfähigen Venen. Werden diese gefüllt, so muß die Oberfläche der Schleimhaut vorgebuchtet werden und dadurch wird die Rima olfactoria verengert, schwellen sie ab, wird sie erweitert. Ob eventuell durch solche Vorgänge die Aufnahme von Luft mit riechenden Substanzen in die Rima beeinflußt wird, darüber ist nichts Wesentliches bekannt, da im klinischen Bilde beim Menschen die wohl stets gleichzeitigen Schwellungsvorgänge der Schleimhaut der Regio respiratoria das Bild beherrschen und wahrscheinlich physiologisch durch Verschluß der Luftzufuhr eine größere Rolle spielen.

Die Frage nach dem Verhalten der Lymphgefäße in der Riechschleimhaut ist durch BAUM und TRAUTMANN (1926) am *Pferd* untersucht worden.



Wie SCHWALBE (1869), später KEY und RETZIUS (1875), feststellten, lassen sich Lymphgefäße der Regio olfactoria vom Arachnoidealraum her injizieren. Es füllen sich dabei nicht nur die perineuralen Scheiden der Olfactoriusbündel, sondern auch von diesen ganz unabhängige in der Schleimhaut liegende Lymphgefäßnetze. KEY und RETZIUS haben die Injektionsmasse sogar bis ins Epithel in feinen Kanälchen und bis zu dessen Oberfläche verfolgen können, besonders längs der Ausführungsgänge der Drüsen, die sie von allen Seiten oder an einer Seite begleiten. Da diese als Lymphräume aufgefaßten Wege keine besondere Wand haben, so wird es sich wohl nur um jene Spalten handeln, welche auch den Durchtritt der durchwandernden Leukocyten ermöglichen, und es ist mir zweifelhaft, ob solche Hohlräume nicht erst im Moment der Injektion entstehen.

In jüngster Zeit hat BAUM, einer der erfahrensten Lymphgefäßforscher, gemeinsam mit TRAUTMANN (l. c.) die schon seinerzeit von KEY und RETZIUS (1875) festgestellten Tatsachen über die Lymphgefäße der Nasenschleimhaut wiedergefunden. KEY und RETZIUS haben für den Menschen und das *Kaninchen*, die neuen Untersucher an *Rind*, *Pferd*, *Schwein* und *Hund* nachgewiesen, daß in der Regio respiratoria auch in der Regio olfactoria dichte Netze von Lymphgefäßen in der Schleimhaut vorhanden sind, besonders ein Netzwerk, das noch näher zum Epithel liegt, als die Capillarnetze (was auch TANTURRI [1913] beschrieb). Diese Netzwerke stehen mit größeren Lymphgefäßen im Zusammenhang, welche zu den Lymphdrüsen an der Seite des Kopfes hinführen. Man kann aber diese Lymphgefäße auch von dem Subarachnoidalraum des Schädelinnern her füllen, wobei sich die injizierte Masse längst Lymphräumen, die die Fila olfactoria begleiten, durch die Siebbeinplatte in das Naseninnere ausbreitet. Ja BAUM und TRAUTMANN ist es sogar gelungen, eine vollständige Injektion der Lymphgefäße der Nasenschleimhaut und der von ihr abführenden Lymphgefäße zu erhalten, wenn sie in den Rückenmarkskanal in der Höhe des vierten Wirbels injizierten. Sie bestätigten dabei auch, daß, wie schon KEY und RETZIUS fanden, feinste Lymphgefäße aus dem Plexus zwischen das Epithel aufsteigen und an dessen Oberfläche ausmünden, so daß auch bei eben getöteten *Tieren* vom Rückenmark her die Masse an die Oberfläche des Nasenhöhleninnern austritt. Wie diese Untersucher beschreiben, soll dies immer an präformierten Stellen der Fall sein, nicht nur ausschließlich, wie RETZIUS angab, längs der Ausführungsgänge der BOWMANSchen Drüsen. Es bestünde somit eine direkte Kommunikation mit Lymphgefäßen des Kopfes einerseits, anderseits mit Lymphräumen des Schädelinneren und mit der freien Oberfläche der Nase, was natürlich für das Zustandekommen von Infektionen vom Nasenraum her von außerordentlicher Bedeutung wäre.

Ohne diese Frage speziell untersucht zu haben, möchte ich doch hier auf Grund meiner eigenen Präparate betonen, daß bei möglichst guter Erhaltung der Regio olfactoria irgendwelche Hohlräume, die als solche offene Kommunikation von Lymphgefäßen bis zur Oberfläche der Schleimhaut verfolgbar wären, sich nicht nachweisen ließen, auch nicht bei unter Druck von den Gefäßen fixierten Schleimhäuten. Schlechtere oder postmortale Fixation, ja selbst bloß jene Zeitspanne nach dem Tode, die offenbar auch bei den Untersuchungen von BAUM und TRAUTMANN in Betracht kommt, können das Auftreten solcher lymphatischer Öffnungen vortäuschen oder begünstigen. Über die Regio respiratoria fehlen mir entsprechend ausgedehnte Erfahrungen.

## 7. Vitalfärbung.

Das Verhalten der Riechschleimhaut gegen von der Oberfläche oder von den Blutgefäßen zugeführten basischen Vitalfarbstoffen, wie Neutralrot oder

Methylenblau, besteht in einer anfänglich diffusen Färbung, die bald einer Granulafärbung in den Stützzellen Platz macht. Später, besonders an der überlebenden und absterbenden Olfactoria treten die Riechzellen deutlich hervor und die von ihnen ausgehenden Olfactoriusfasern, was eine der leichtesten Darstellung dieser marklosen Achsenzylinder darstellt.

Ähnlich wie das Zentralnervensystem und das Labyrinth scheint aber auch die Riechschleimhaut gegenüber manchen dem Blut zugeführten sauren Vitalfarbstoffen abgeschlossen zu sein, indem auch nur bestimmte Stoffe von den Gefäßen aus in nachweisbarem Maße in die Schleimhaut gelangen. Injiziert man einem *Kaninchen* Trypanblau, bis eine deutliche Färbung des Bindegewebes der Schleimhaut und des Periostes erzielt ist, so sieht man die Regio olfactoria selbst ganz ungefärbt. Dagegen nimmt das Bindegewebe der Submucosa den Farbstoff auf und zwar kann man ihn besonders zwischen den Nervenscheiden des Olfactorius verfolgen. Einzelne tiefblau gefärbte Zellen finden sich auch im Innern der Fila olfactoria und zeigen das Bild der Clasmatocyten. Die BOWMANSchen Drüsen sind frei von dem Farbstoff, der in ganz geringen Mengen in einzelnen Bindegewebssepten zwischen ihnen auftritt, ferner finden wir unmittelbar unter der Basalmembran des Epithels den Farbstoff in einer äußerst zarten Schichte des Bindegewebes granulär angereichert. Während, wie gesagt, die eigentlichen Elemente der Riechschleimhaut gänzlich ungefärbt erscheinen, findet man hier und da eine der Wanderzellen, die ihn granulär gespeichert hat und es werden dadurch diese Elemente deutlich hervorgehoben.

### 8. Organon vomero-nasale. Das JAKOBSONSche Organ.

Man findet bei einzelnen *Wirbeltierordnungen* neben der eigentlichen Regio olfactoria einen teilweise geschlossenen, teilweise offenen Kanal zu beiden Seiten der Basis der Nasenscheidewand, der auf der lateralen Seite mit einem der Regio olfactoria sehr ähnlichen Epithel ausgekleidet ist, das sich aber doch durch die außerordentliche Verlängerung der Sinneszellen sowohl, als der Stützzellen wesentlich vom Epithel der Regio olfactoria unterscheidet. Auch die außerordentliche Dicke der Sinneszellenschichte, die bei *Schlangen* und *Eidechsen*, wo dieses Organ am besten entwickelt ist und über 200  $\mu$  betragen kann, ist sehr auffallend. Auch bei den *Säugetieren* treffen wir dieses JAKOBSONSche Organ, Organon vomero-nasale, zu beiden Seiten der Nasenscheidewand an, und hier wird es als langer schmaler Kanal von einem besonderen halbrinnenförmigen Knorpel umscheidet. Von der Medianseite treten die Nerven zu. In den Kanal münden ähnlich wie in der Regio olfactoria besondere zum Teil auch endständige Drüsen ein.

Beim Menschen wird das Organon vomero-nasale ganz ähnlich wie bei den übrigen *Säugetieren* im zweiten und dritten Fetalmonat angelegt, bildet sich aber für gewöhnlich schon gegen Ende des dritten Monats so sehr zurück, daß nur ausnahmsweise Reste davon in späteren Fetalperioden gefunden werden; äußerst selten allerdings erhält sich das Organ beim Neugeborenen, selbst beim Erwachsenen und man kann da einen Porus an der Nasenscheidewand unterscheiden, der in ein mit Flimmerepithel, manchmal auch Sinnesepithel erfülltes schmales Rohr führt. Ob in solchen Fällen stets auch Nerven vorhanden sind, ist, da noch wenig Sektionen vorliegen, schwer zu entscheiden.

Beim 75 mm langen menschlichen Embryo fand ich noch deutliche Nervenfasern vom JAKOBSONSchen Organ ausgehend und besonders am hinteren,

blinden Ende des epithelialen Ganges in der Umgebung kleinste Ganglienzellen, die vielleicht dem System des Nervus terminalis angehören. Größere Exemplare solcher Ganglienzellen fanden sich auch mehr dorsal, dicht am Perichondrium der Nasenscheidewand in größeren Anhäufungen vor. In einzelnen von ihnen konnte man sogar Andeutungen von NISSL-Körpern und eine deutliche celluläre Kapsel wahrnehmen, etwa wie bei den Ganglien des Cochlearis. Die ovalen Elemente sind manchmal bis zu  $18 \mu$  lang, während die in der Nähe des JAKOBSONSchen Organs kaum halb so groß gefunden werden.

Beim Erwachsenen kann gelegentlich, wie MERKEL (1892), später MANGAKIS (1901, 1902) beschrieb, das JAKOBSONSche Organ einen über 6 mm langen, vorn

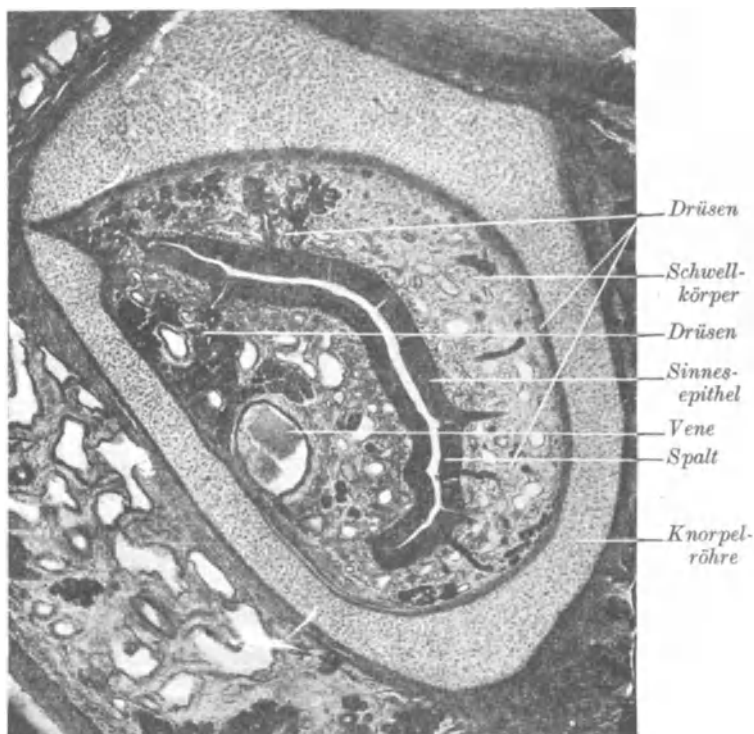


Abb. 34. Organon vomero-nasale (JAKOBSONSches Organ) einer jungen Ziege im Querschnitt, von den Gefäßen aus fixiert, zahlreiche Ausführungsgänge von Drüsen, auf der Schleimhaut ausmündend. Die Schleimhaut, die Drüsen und der sie umgebende Schwellkörper in die hyaline Cartilago vomero-nasalis eingeschlossen. Vergr. 39 fach.

und rückwärts auf der Nasenschleimhaut ausmündenden Kanal darstellen, ja es können die vorderen Mündungen beiderseits durch die Nasenscheidewand mit einer kleinen Öffnung kommunizieren. Doch dürfte dies wohl als Anomalie anzusehen sein.

In diesem plattgedrückten Rohre findet sich dann auf der lateralen Seite nach MERKEL respiratorisches Epithel mit Flimmerbesatz, an der medialen Seite hohe, schlanke Zellen, die dem Riechepithel gleichen, aber wohl nur mangelhaft entwickelt sind. In der ganzen epithelialen Auskleidung fanden sich Kalkkonkremente. ANTON fand unter dem Epithel eine Art  $8 \mu$  dicke Basalmembran. KÖLLIKER fand beim menschlichen Embryo eine kaspelartige Verdickung von Bindegewebe um das Organon vomero-nasale, ANTON eine ähn-

liche Verdickung an der lateralen Seite. An der Stelle des oberen und unteren scharfen Randes münden in beträchtlicher Zahl Drüsen vom Charakter der Nasendrüsen ein. In einiger Entfernung unterhalb des Gebildes liegt an der Seite des unteren Randes der knorpeligen Scheidewand die Cartilago vomero-nasalis, die beim Menschen natürlich nie die hohe Ausbildung zeigt, wie bei den *Tieren*.

Nach JAKOBSON (1811), der zuerst das Organ beschrieb, erwähnte auch LEYDIG (1872), daß es konstant von einem großen Ast des Nervus olfactorius innerviert wird. BALOGH (1861), VON LÉNHOSSÉK (1892), VON BRUNN (1875) und RETZIUS (1892) stellten fest, daß



Abb. 35. Septum, Cartilago vomero-nasalis, JAKOBSONS Organe und längsgetroffene Canales incisivi eines Siebenschliefers (*Myoxus myoxus*). Vergr. etwa 25 fach.

das Epithel des Organs typische Geruchszellen, wenn auch in etwas modifizierter Form, enthält. JAKOBSON, STANNIUS (1854) und andere Autoren zeigten, daß das voll ausgebildete Organ in einer starren, in Jugendstadien von Knorpel, später von Knochen gebildeten Kapsel eingeschlossen ist. JAKOBSON (1811), KLEIN (1891), SEYDEL (1895) erkannten auch die zahlreichen serösen Drüsen, die in den Hohlraum des JAKOBSONSchen Organs einmünden. Weiter wurde von PIANA (1879), KLEIN, später von HERZFELD (1889) festgestellt, daß bei gewissen *Säugetieren* an der lateralen Wand des Organes ein contractiler Schwellkörper vorhanden ist. Schon GRATIOLET (1845) hat gefunden, daß bei den *Säugetieren* das Organ nicht immer in den Ductus naso-palatinus oder Canalis incisivus Stenonis einmündet, sondern bei den *Nagetieren* mit einer engen Öffnung an der Nasenscheidewand ausmündet, was ja auch beim Menschen, wenn es sich erhält, der Fall ist. Ferner, daß die Verbindung des Organs mit der Mundhöhle bei *Pferd, Esel, Kamel, Giraffe*, dadurch verloren geht, daß der unterste Teil des Ductus naso-palatinus verwächst. Von KLEIN wurde festgestellt, daß Flimmerepithel im Organ vorkommt, an dem KÖLLIKER (1877) einen nach außen gerichteten Flimmerstrom feststellen

konnte. Letzterer zeigte auch, daß bei den *Landwirbeltieren*, bei denen das Organ nicht gefunden werden kann, zumindest in der Embryonalentwicklung Rudimente desselben, als Zeugen für ein Vorhandensein des Organs bei den Vorfahren nachzuweisen sind. Das Organ wurde bald als Sekretionsorgan, als chemisches Sinnesorgan, von KÖLLIKER (1877) selbst für ein Organ angesehen, mit dem die *Tiere* sich selbst beriechen, wie wir den Ausführungen BROMANS entnehmen, und nach und nach wurden die Autoren sich darüber klar, daß das Organ niemals Luft enthalte, sondern immer Flüssigkeit.

BROMAN (e 1920), der das Organ an einem großen vergleichenden Material von *Säugetern* und deren Feten untersuchte, fand es bei manchen, wie den *Nagern* und einigen *Xenarthra*, in die Nasenhöhle ausmünden, bei einzelnen *Beuteltieren* in das erweiterte Ende des Ductus naso-palatinus und bei anderen *Tieren* in diesem Gange in verschiedenen Höhen (*Didelphis, Schwein, Hund, Affe, Lemur, Rind, Schaf*). Es finden sich einmündende Enddrüsen, die BROMAN den Spüldrüsen oder EBNERschen Drüsen der Papillae vallatae der Zunge vergleicht. Sie sollen dazu dienen, einmal eingedrungenen Inhalt mit chemischen Substanzen wieder herauszuspülen und so das Organ für neue Eindrücke zu reinigen. Die Skelettkapsel, die das Organ umgibt, ist bei manchen *Tieren* nur

schwach entwickelt und an Stelle des Schwellkörpers finden sich in diesem Falle nur längsverlaufende Venen mit oder ohne Kombination mit kavernösem Gewebe.

Aus Experimenten, welche BROMAN (l. c.) an verschiedenen *Säugetieren* mit Einbringen von Tuschelösung bald in die Nasenhöhle, bald in die Mundhöhle und baldiger Tötung und Konservierung des *Tieres* ausführte, kam er zu folgenden Schlüssen: 1. Daß das JAKOBSONSche Organ selbst bei dem durch Verblutung eingetretenen Tode des *Tieres* immer nur seröse Flüssigkeit und niemals Luft enthält, daß die *Tiere* diese Flüssigkeit sowohl aus der Nasenhöhle wie aus der Mundhöhle aktiv einsaugen können. 2. Daß dies aber durch Kontraktion der glatten

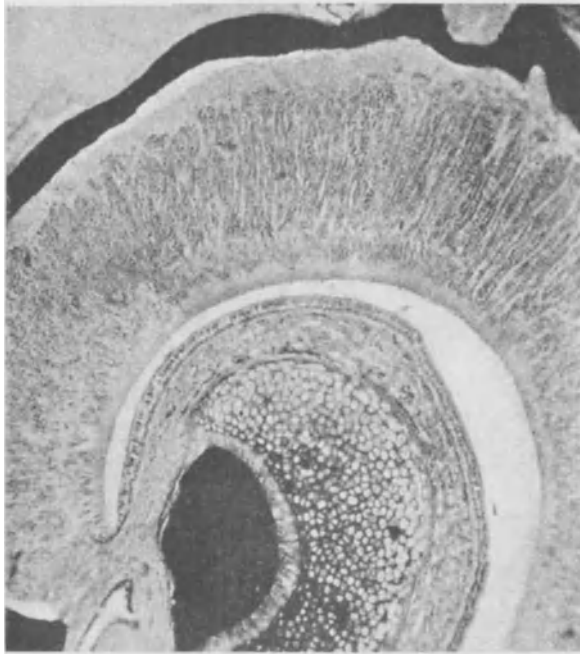


Abb. 36. Querschnitt eines Teiles des hochdifferenzierten Organon vomero-nasale der *Ringelnatter*, *Tropidonotus natrix*, in der knöchernen Muschel der JAKOBSONSche Knorpel mit einem Überzug von Flimmerepithel tragender Schleimhaut konvex der konkaven, sehr dicken, bis 30 Reihen winziger Sinneszellen enthaltenden Sinnesschleimhaut gegenüberstehend. Bichromat-Formol-Eisessig. Vergr. 104fach.

Muskulatur und der lateralen Organwand nur dann geschieht, wenn das *Tier* für einen Geruchsstoff Interesse bekommt. 3. Durch das Anschwellen des Schwellkörpers kann dann rasch wieder das Organ entleert werden. Er erklärt es als ein Präzisionsgeruchsorgan, speziell bei *Tieren*, die mit Spürsinn ausgestattet sind. Je nach der Lage der Mündung holt das JAKOBSONSche Organ die Riechstoffe aus der Mundhöhle oder aus der Nasenhöhle oder von beiden. Es kann also als Mundgeruchsorgan oder als Spürorgan funktionieren. Da zum JAKOBSONSchen Organ Äste des Olfactorius, aber auch des Nervus terminalis verfolgt wurden, und die gleichen Nervenäste auch die Riechgrube der *Fische*, *Selachier* und die larvalen Riechgruben der *Amphibien* versorgen, das JAKOBSONSche Organ sich aber embryonal von der Riechgrube aus abspaltet, nimmt BROMAN an, daß es sich um das Wassergeruchsorgan der niederen *Wirbeltiere* handelt, das zum Riechen von Flüssigkeiten auch bei *Reptilien* und *Säugetern* verwendet wird.

BROMAN beobachtete bei *Eidechsen*, daß, wenn man ihnen mit Tusche feuchtgemachte Gegenstände darbot, sie in der gewohnten Weise die Objekte mit der Zungenspitze berührten und die Zunge rasch einzogen. Wurden danach die *Tiere* getötet, so ließ sich im Innern des JAKOBSONSchen Organs jedesmal die Tusche nachweisen, die offenbar durch die Zungenspitze dahin gebracht wurde.

Im JAKOBSONSchen Organ des *Maulwurfs* fand ich gelegentlich im Epithel vereinzelt große runde Ganglienzellen ganz ähnlich angeordnet wie die großen Ganglienzellen, welche ich in der menschlichen Olfactoria nachweisen konnte, einzelne noch etwas größere zwischen den Fasern der zutretenden Nerven außerhalb der Schleimhaut.

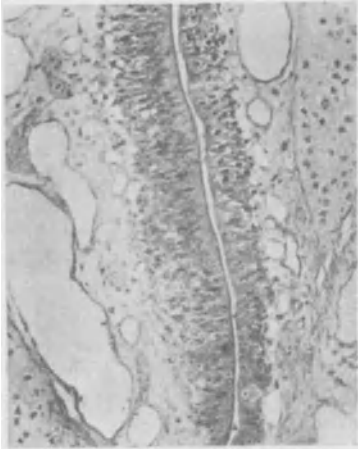


Abb. 37. Querschnitt des JAKOBSONSchen Organ des *Maulwurfs* mit größeren Ganglienzellen, die einerseits im Schleimhautepithel, andererseits in der Submucosa erkennbar sind, und vielleicht zum System des Nerv. terminalis gehören, daneben die weiten Gefäße des Schwellkörpers bei der Konservierung mittels Durchspülung von der Aorta aus stark gefüllt. Vergr. 146fach.

seits das *Pferd* vermöge der Schwellkörper und der zahlreichen Drüsen das Lumen des Organes schnell und vollständig von der eingedrungenen Flüssigkeit befreien könne. Das seröse Drüsensekret, welches das Organ füllt, ist das Medium, welches die Riechstoffe zu den Sinneszellen des Organs transportiert. Er schließt sich somit vollkommen der Meinung BROMANS an, daß das Organ von JAKOBSON, je nachdem es in die Nasenhöhle oder Mundhöhle mündet, als Spürorgan oder als Mundgeruchsorgan funktionieren könne, also daß das Organ vomero-nasale nichts anderes ist als das für das Landleben akkommodierte alte Wassergeruchsorgan der *Wirbeltiere*.

Der Nervus vomero-nasalis steht bei *Tieren* nach McCOTTER (1913) im Zusammenhang mit dem Nebenbulbus, dessen Ausbildung mit der des JAKOBSONSchen Organes parallel gehen soll.

McCOTTER versucht auch bei *Schüdkröten* und beim *Frosch* einen vorne basal in der Nasenhöhle gelegenen Abschnitt des Riechepithels als dem JAKOBSONSchen Organ entsprechend zu deuten, und läßt die von diesem Gebiet entspringenden Nervenfasern nach dem Eintritt des Olfactorius in die Schädelhöhle die eigentlichen Olfactoriusfasern seitlich überkreuzen und im wesentlichen dorsal an den Bulbus olfactorius herantreten.

Bei den *Vögeln* verschwindet das JAKOBSONSche Organ im Embryonalleben. Vergleiche GANIN, PLATE (l. c.).

Nach DONALDSON können die Organe nach dem Charakter ihrer Wachstumskurven gruppiert werden. Mit Beziehung auf die zahlreichen Unsicherheiten, die über das JAKOB-

Nach einer kurzen Übersicht an der Hand der schon von BROMAN zusammengestellten Literatur über das JAKOBSONSche Organ teilt KERKHOFF seine Befunde am *Pferde* mit, wobei er das Verhältnis zwischen dem JAKOBSONSchen Organkanal und dem STENSONSchen Kanal der Nasenseidewand und dem Gaumen an Diagrammen darstellt. Ferner gibt er eine Darstellung des in hyalinem Knorpelgewebe eingeschlossenen Organs, seiner Drüsen und Gefäße, die mit dem bereits bekannten übereinstimmt. Ferner stellte er Versuche mit dem JAKOBSONSchen Organ des *Pferdes* an, bei welchem er konstatierte, daß keine Luft unter Wasser aus demselben auszupressen sei, ferner, daß 5 Minuten vor dem Tode des *Tieres* in die Nasenhöhle eingespritzte Tusche sich nicht im JAKOBSONSchen Organ nachweisen ließ, dagegen fand sich Tusche in dem Organ, wenn ihr etwas Äther beigemischt wurde. Wurde dies 1,5 Minuten vor dem Tode gemacht, so fand sich das Organ zur Hälfte mit Tusche gefüllt. Entsprechende Versuche zeigten, daß es sich nicht um eine Diffusion der Tusche handeln könne, und KERKHOFF (1924) schließt daraus in Übereinstimmung mit BROMAN, daß nur Flüssigkeiten eingesaugt werden, wenn das *Tier* für einen Geruchsstoff Interesse bekommt, daß anderer-

sonische Vomero-Nasalorgan bestehen, schien es von Interesse, seine Wachstumskurve mit der des Auges zu vergleichen. Das Vomero-Nasalorgan ist bei der *Ratte* wie bei anderen *Tieren* ein schmales langes Rohr mit einem halbmondförmigen Lumen. Die paarigen Organe liegen nur wenig oberhalb des Bodens des Nasenraumes zu beiden Seiten des Septumknorpels, das hintere Ende jedes Organs ist geschlossen, mit Ausnahme eines Ausführungsganges einer serösen Drüse. Das vordere Ende öffnet sich durch einen engen Kanal am Grunde der Nasenhöhle dicht hinter dem Foramen incisivum, welches bei der *Ratte* zeitlebens offen bleibt. An Serienschnitten von 10 Altersstadien zwischen der Geburt und dem 150. Tage wurde gezeigt, daß während dieser Zeit der Wachstumsfaktor für die Länge 4,23, für die Fläche 1,77 und für die übliche Volumsberechnung 7,53 beträgt. Wenn die Zahlen für das Volum zusammengehalten werden mit dem Alter, zeigt sich, daß das Organ durch frühzeitiges Wachstum charakterisiert ist und langsamen späteren Zuwachs. Verglichen mit der Wachstumskurve für das Auge, zeigt sich eine weitgehende Übereinstimmung beider Kurven, was somit typisch für die nervösen Strukturen ist, die im Gegensatz stehen zu den typischen Wachstumskurven der Eingeweide. Diese Beobachtungen lassen erkennen, daß das JAKOBSONSche Organ eine wichtige sensorische Funktion bei der *Ratte* besitzt. (ADDISON und RADEMAKER 1926.)

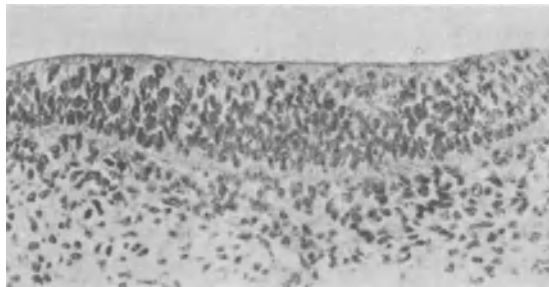


Abb. 38. Riechplacode eines 7,5 mm langen menschlichen Embryos, fixiert in HEIDENHAIN'S Susa-Flüssigkeit. Vergr. 208 fach.

Ich möchte darauf hinweisen, daß im Aufbau des JAKOBSONSchen Organs bei verschiedenen *Säugetern* recht erhebliche Unterschiede insofern auffallen, daß bei manchen größeren direkt in die Schleimhaut des Sinnesorgans Drüsen ausmünden (*Wiederkäuer*), bei anderen nur an den Rändern der eigentlichen Sinnesepithels (manche *Nager*), ferner, daß manchmal an Stelle der weiten Venen ansehnliche Arterien gefunden werden. Ferner, daß die Drüsen, die in die Schleimhaut oder an deren Rande münden, sich durchaus nicht mit den BOWMANschen Drüsen der Riechschleimhaut desselben *Tieres* identifizieren lassen. Dies alles trägt dazu bei, in der Schleimhaut dieses Sinnesapparates etwas Besonderes zu sehen, nicht etwa bloß eine modifizierte Partie der Regio olfactoria. Das Verhalten bei Vitalfärbung wäre noch näher zu studieren. Die Schleimhaut speichert bei Trypanblaufärbung nur in Bindegewebs-elementen den Farbstoff, das Epithel bleibt frei, auf der Seite, wo beim *Kaninchen* respiratorisches Flimmerepithel vorhanden, finden sich viele blaugefärbte Wanderzellen.

## 9. Entwicklung der Regio olfactoria.

Die Regio olfactoria läßt sich beim Embryo des Menschen, aber auch bei den verschiedensten *Wirbeltieren* erst etwas später deutlich erkennen, als die entsprechenden ersten Anlagen des Auges und Gehörorgans. Wir finden nach PETER (l. c.) dann beim Menschen am 25. Tage (4,9 mm Scheitel-Steiß-Länge) eine gut abgegrenzte verdickte Partie des Ektoderms, die zu beiden Seiten des vorderen Randes der Hirnplatte gelegen ist und deren dicht gedrängte mehrschichtige Epithelien den Epithelien der Medullarplatte zum Ver-

wechsell ähnlich sehen. Diese Platte wandelt sich im Stadium von 5—6 mm und etwa 30 Tagen zu einem flachen, später bei 9—10 mm zu einem tiefen Grübchen um, wobei sich das Epithel weiter verdickt. Schließlich senkt sich die Grube samt einem Teil des umgebenden Ektoderms in die Tiefe des inzwischen weiter entwickelten Kopfmesoderms ein und wird bei der weiteren Entwicklung immer mehr von der Oberfläche entfernt (PETER [1902], eigene Beobachtungen).

Relativ spät sind wir in der Lage, aus diesem Riechgrübchen die ersten Nervenfasern, die Axone der Riechzellen, auszuwachsen zu sehen, welche auf den vordersten Anteil des Hirnbläschens zuwachsen. RUFFINI hat dies näher ausgeführt, daß wahrscheinlich während dieser Wachstumsvorgänge in einem gewissen Ausmaß gegenseitige Verlagerung der epithelialen Elemente stattfindet,

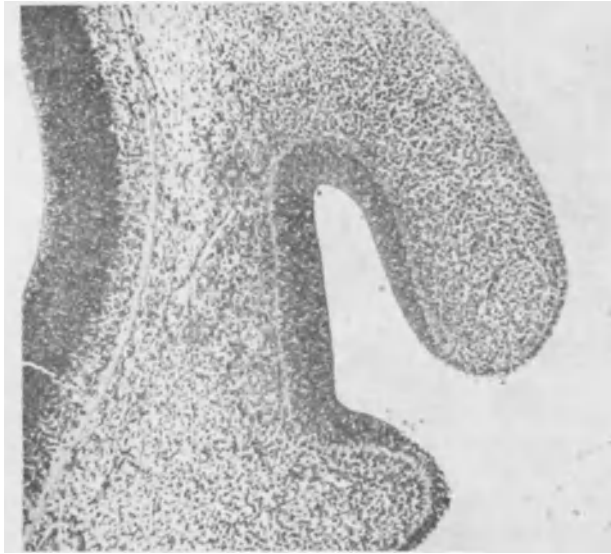


Abb. 39. Riechgrübchen eines menschlichen Embryos von 11 mm N.-St.-L. Fixation ZENKER. Vergr. 79 fach.

was durch eine Art von weitgehender amöboider Plastizität der Placodenzelle sich erklären würde. Es ist dies für manche Umlagerungsprozesse die plausibelste Erklärung. (ALAGNA 1923).

Nach BEDFORD, der die Entwicklung der Regio olfactoria beim *Schwein* studiert hat, gleitet die Geruchsplacode von einer dorsalen in eine mehr ventrale Stellung. Schon in der früheren Periode der Bildung der Nasengrube findet man zwei Zellarten, säulenförmig angeordnete Epithelzellen und runde Elemente am äußeren Rand des Epithels. Besonders letztere zeigen reichliche Mitosen. Die runden Zellen zeigen zuerst das Auswachsen des proximalen Fortsatzes, dann erst wandern sie im Epithel weiter nach innen und wandeln sich dabei in bipolare Zellen um, wobei je nach dem Grad des Fortschreitens der periphere Fortsatz sich entsprechend verlängert. Bald nach der Bildung der Neuroblasten rücken Zellen vom inneren Anteil des Epithels etwas ins Mesoderm hinein, wodurch kleine Erhebungen in der Richtung gegen die Hirnwand entstehen. Man sieht dann vom Epithel aus, sowohl celluläre als fibrilläre Auswüchse hervorgehen, ein Teil von ersteren sind offenbar wandernde Neuroblasten. Elemente der Hirnanlage scheinen bei der Bildung der Regio olfactoria nicht beteiligt zu sein. Die cellu-



lären Elemente bilden in etwas älteren Embryonalstadien Stränge, die überleiten zu einer Art von Kappe auf der Riechhirnanlage. Wenn der Riechnerv erkennbar wird, kann man in ihm eine laterale und mediale Portion unterscheiden.

Die Elemente der Placode, die sich durch Mitose vermehren, weisen die Teilungsfiguren stets an der freien Oberfläche der Grube auf und verhalten sich somit auch in dieser Hinsicht ganz ähnlich wie die Elemente des Medullarrohrs.

Schon bald nachdem, wie wir gesehen haben, daß die Riechplatte sich zu einer Grube einlenkt, beginnt die Bildung nervöser Verbindungen zwischen ihr und der rostralen Spitze der Hirnbläschen, die sich allmählich zur Anlage der Bulbi olfactorii umbildet. Nach COTRONEI (l. c.) wird durch Lithium bei *Anuren* Larven Verschmelzung der Riechgruben verursacht.

Die Mitte der Riechplatte dürfte im undifferenzierten Zustand vor Schluß des Hirnbläschens mit dessen Platte in ähnlichem Zusammenhang stehen, wie die Ganglienleisten mit der Medullarplatte, wenn die Ver-



Abb. 40. Relief der Riechregion eines 10 mm langen menschlichen Embryos mit beginnender Einstülpung des JAKOBSONSchen Organs. Nach dem frischen Objekt gezeichnet. Vergr. etwa 8fach.



Abb. 41. Querschnitt der Anlage des Septums und der Regio olfactoria sowie des kanalartigen Querschnittes des JAKOBSONSchen Organes eines 20 mm langen menschlichen Embryos. Vergr. 62fach.

hältnisse in entsprechend frühen Entwicklungsstadien des Menschen mit denen, die FAHRENHOLZ (1925) bei *Anuren* fand, sich vergleichen lassen sollten.

Die Verbindungen entwickeln sich in den ersten Stadien auf zweierlei Weise: 1. durch Auftreten von centripetalen, als Axone der Riechepithelsinneszellen aufzufassenden Fasern, der Fila olfactoria, welche dadurch charakterisiert sind, daß ihre Menge von Stadium zu Stadium stets zunimmt und sie im allgemeinen gegen die meisten Färbungsverfahren sich ziemlich refractär verhalten und meist nur einen leichten Farbenton auch bei Silberfärbungen annehmen, sehr deutlich dagegen von Chromsilber imprägniert werden.

Zweitens entwickeln sich centrifugal von einer beiderseits zwischen den Riechgruben gelegenen Zellgruppe Fasern, die wir alsbald in das noch vollständig undifferenzierte Riechepithel verfolgen können. Diese Zellgruppe besteht offenbar aus den Neuroblasten des Nervus primus oder terminalis, welche anscheinend eine Homologie zu Spinalganglienbildungen zeigen. Die bipolaren Zellen entsenden einen Fortsatz ins Epithel der Riechgrube hinein, einen weiteren gegen die mediale und untere Fläche der Riechkolbenanlage und die peripheren Fortsätze winden sich zwischen den wenig später aus dem Riechepithel herauswachsenden Olfactoriusaxonen hindurch. Die Ganglienzellen wandern untermischt mit Kernen

der SCHWANNschen Scheiden teilweise gegen die Peripherie. In späteren Entwicklungsstadien bemerkt man unter ihnen einzeln auch zweikernige Zellen. Mitosen sind mir darin nicht aufgefallen.

Die Umwandlung der undifferenzierten Zellen in die charakteristischen Riechzellen ist speziell embryologisch bei *Fledermäusen* und *Katzen* eingehend von VAN DER STRICHT (1909) geschildert worden und dieser Autor hat dargestellt, wie der für die Riechzelle charakteristische Apparat, der Aufnahmeapparat dieser Sinneszellen, die sogenannte Vesicula olfactoria, dadurch zustande kommt, daß das Diplosom nahe der Oberfläche des Epithels gelegen, Teilungen eingeht, und seine Abkömmlinge nach und nach an den Rand der oberflächlichsten verdickten Partie der Zelle treten, aus sich kleine Geißeln hervorgehen lassen, die



Abb. 42. Querschnitt des Septums und des JAKOBSONSchen Organes, das auf der rechten Seite in seiner Ausmündung getroffen erscheint, bei einem 13 mm langen menschlichen Embryo. Fixation Susa. Vergr. etwa 120 fach.

bekanntes Riechhaare, wodurch, wie in anderen Sinnesorganen, in der Netzhaut im Labyrinth und in einigen anderen, Modifikationen des Centrosoms und seiner Geißeln als Aufnahmeapparate der Sinneszelle funktionell ausgebildet werden. (KOLMER 1910.)

DISSE (1900) sah bei *Petromyzon* aus der Riechplatte Ganglienzellen auswandern, die ein Ganglion nervi olfactorii bilden. Andere auswandernde Epithelzellen, die den Stützzellen des ausgebildeten Epithels entsprechen, sollen zu Scheidenzellen des Nerven sich umwandeln, also die Lemmoblasten liefern. Auch bei *Vögeln* hat er zwischen und neben den Fasern der Riechnerven Zellen gefunden, die sich in Golgipräparaten wie Ganglienzellen verhalten (möglicherweise handelt es sich bei diesen Bildungen um Anteile des Nervus terminalis).

RUBASCHKIN (l. c.) hat bei *Hühnerembryonen* nachgewiesen, daß aus dem trigeminus stammende Fasern in der Nähe der Riechschleimhaut aus einem Ganglion entspringen und von hier aus die Schleimhaut innervieren. (Ein Befund, der im Hinblick auf den Nervus terminalis neuerer Nachuntersuchung bedarf.)

Bei einem Embryo von 10,5 mm, bei dem die Riechgrube noch nicht sehr

tief eingebuchtet war, fand ich zwar mit BIELSCHOWSKY-AGDUHR-Färbung noch keine deutlichen Olfactoriusfasern, dagegen erkannte man sehr feine, die ganze Placode durchsetzende Fasern, die stellenweise mit kleinen Knöpfchen die Oberfläche überragten, stellenweise an der Oberfläche angelangt, wieder in die Tiefe umbogen; anscheinend ließen sich einzelne dieser feinsten Fäserchen in die Trigeminiwurzeln verfolgen oder zum Ganglion Nervi terminalis.

In einem späteren Zeitpunkt, etwa der sechsten Woche, entsteht an der medialen Seite des Riechgrübchens eine gegen die Sagittalebene sich vertiefende Grube als erste Anlage des JAKOBSONSchen Organs, das somit mit der Olfactoria aus dem gleichen Mutterboden hervorgeht und auch aus dieser Partie der Schleimhaut sehen wir dann einige wenige spärliche Achsencylinder hervorsprossen, die nicht immer ganz leicht beim Menschen nachzuweisen sind. In einem späteren Zeitpunkt, 10. Woche, entwickeln sich aus der Anlage der Olfactoria die Drüsen, die erst nach und nach die charakteristische Zellform erkennen lassen. Relativ frühzeitig sehen wir Beziehungen des Nervus trigeminus zur Riechschleimhaut auftreten. Man kann dessen Fasern in Silberpräparaten, da sie im Gegensatz zu den braungefärbten Olfactoriusfasern durch ihre intensive Schwärzung hervortreten, schon frühzeitig unterscheiden, schwerer von Fasern, die dem Nervus terminalis angehören, abgrenzen.

Die Gefäße entwickeln sich relativ spät, dabei sieht man, daß die Capillaren von einer Spur von Bindegewebe begleitet, in das Riechepithel hineinwachsen. Die erste Anlage des Olfactorius ist kompakt, erst durch Wachstumsvorgänge des Vorknorpels und Knorpels des Siebbeins wird er sekundär in die Fila olfactoria aufgespalten, bei Embryonen von 60—75 mm S.-St.-L.

Das JAKOBSONSche Organ entwickelt sich beim Menschen als Einbuchtung von der Anlage des Riechepithels bei einer Länge von etwa 13,5 mm zu einem wechselnd langen, von Riechepithelanlage ausgekleideten Kanal mit spärlich angelegten Drüsen.

Bei einem 17 mm langen menschlichen Embryo ist das Ganglion Nervi primi medial von den Bündeln der Olfactoriusfasern, die von der Regio olfactoria zum Bulbus ziehen, schon deutlich zu erkennen und liegt beiderseits diesen Bündeln nahe an.

Bei Embryonen von 40 mm fand ich das JAKOBSONSche Organ häufig schon stark rückgebildet. In manchen Fällen erhält es sich aber bis zur Geburt und darüber hinaus.

Die Flimmerzellen der Regio respiratoria, die sich ringsum an die Olfactoria anschließt, entwickeln sich relativ spät. (Siehe Abschnitt Respirationsorgan.)

Nach HARVEY und BURR (Anat. record Bd. 29, S. 360, b 1924) sollen sich Fortsätze der Leptomeninx, ebenso wie diese selbst im Bereiche der Fila, aus Material der Neuralleisten heraus entwickeln, im Gegensatz zu den aus Mesenchym sich entwickelnden Duraanteilen.

Nach LAFITE-DUPONT und SEKOULITSCH (1924) haben die Nebenhöhlen des Gesichtsschädels ihren Ursprung in Knospen, die aus der Siebbeinanlage hervor-

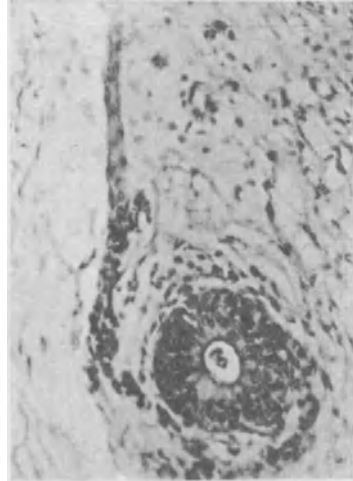


Abb. 43. Querschnitt des Organon vomero-nasale (des JAKOBSONSchen Organes) eines 70 mm langen menschlichen Embryo im Zusammenhang mit einem Nervenast des Nervus vomero-nasalis, in dessen Zug Gruppen von Ganglienzellen, möglicherweise dem System des Terminalis angehörig, gelegen sind. Vergr. etwa 170 fach.

gehen, sie vergrößern sich durch eine eigene Expansionsbewegung, so wie Organe mit fixierter phylogenetischer Entwicklung. Während dieser zentrifugalen Ausbreitung treten sie in Beziehungen mit den benachbarten Skeletteilen, welche sich ihrer äußeren Oberfläche anpassen, sie isolieren und anscheinend ihre ursprüngliche Verbindung mit dem Siebbein, von dem sie ausgehen, in Verlust geraten lassen. Ein Resultat, das an *Schafembryonen* von 18, 24, 30, 45, 60, 95, 130 mm erhoben wurde. Wie weit sich dabei bei manchen *Säugetern* das Sinnesepithel bei diesen Vorgängen beteiligt, wäre mit Rücksicht auf die Befunde solcher Epithelien in der Kieferhöhle von BAST (1924) noch zu untersuchen.

### 10. Zur vergleichenden Histologie der Riechschleimhaut.

Bezüglich der makroskopischen vergleichend anatomischen Verhältnisse sei insbesondere auf die neueste zusammenfassende Darstellung in PLATES Zoologie Bd. 2 verwiesen, ferner auf PETERS Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte im Handbuch von DENKER-KAHLER Bd. I: Krankheiten der Luftwege, 1925.

Alles, was bei *Wirbellosen* und *Wirbeltieren* als Geruchsorgan gedeutet wird, besteht aus primären Sinneszellen, d. h., die an ihrem peripheren Ende mit spe-

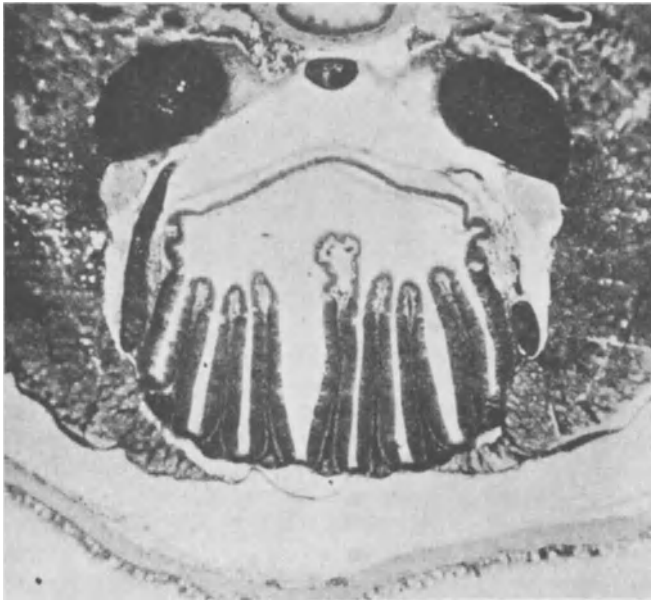


Abb. 44. Querschnitt des Geruchsorgans des *Cyclostomen Myxine glutinosa*. Der unpaare Riechsack trägt parallele, teilweise mit Riechepithel überzogene Falten. Die Mittelfalte ist asymmetrisch. Vergr. etwa 50fach.

cifischen Vorrichtungen versehenen, unmittelbar an die Oberfläche sich erstreckenden Zellen, entsenden selbst einen Fortsatz, der stets als marklose Nervenfasern sich mit den Centren des Gehirnes verbindet. Bei allen *Wirbeltieren* finden wir an der Oberfläche der Riechschleimhaut ein feines Mosaik, das aus den Köpfen der Riechzellen und Stützzellen besteht. Dadurch, daß diese untereinander durch Kittleisten verbunden sind, entsteht eine *Limitans externa*, durch die hindurch sich die äußerste Partie der Riechzelle als kleines Bläschen, *Vesicula olfactoria*, vorbuchtet; in ihr sind mehr oder weniger kleine Körperchen oberflächlich gelegen, Abkömmlinge des Diplosoms, von denen die kürzeren oder

längeren, äußerst feinen Riechhaare ausgehen. Diese Bauprinzipien sind mit geringen Modifikationen allen *Wirbeltieren* gemeinsam.

Die Stützzellen enthalten einfachere oder kompliziertere Züge von Tonofibrillen. Sie sind bei *Cyclostomen*, allen *Selachiern*, *Teleostiern* und *Amphibien*, flimmertragende Zellen, die bei den *Selachiern* außer den Basalkörperchen der Flimmerhaare auch besonders auffallende Flimmerwurzeln zeigen.

Die sogenannte Riechgrube des *Amphioxus* ist nicht sicher als Homologon des Geruchsorgans der *Wirbeltiere* nachgewiesen.

Das Geruchsorgan der *Cyclostomen* stellt eine mit gefalteter Schleimhaut ausgekleidete unpaare Höhle vor, von der manche Autoren annehmen, daß sie

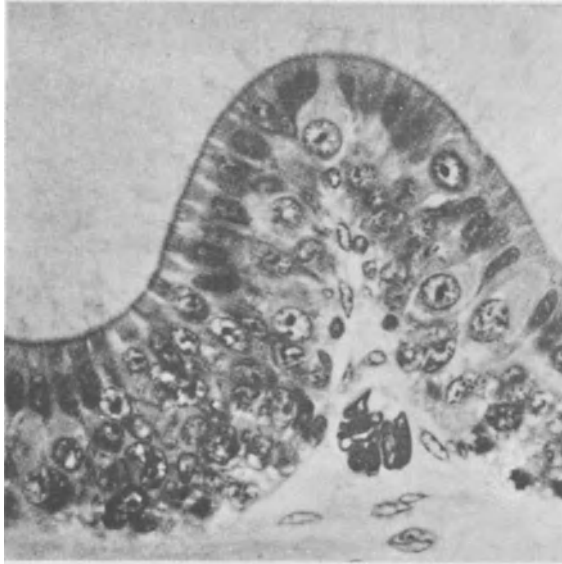


Abb. 45. Epithel einer Falte der Regio olfactoria des jungen *Rochens Raja clavata*, große Riechzellen reichen eben bis zur Oberfläche, die Stützzellen tragen Flimmerhaare, Basalkörper und Flimmerwurzeln. Vergr. 718 fach.

sich aus einer bilateralen Anlage vereinigt. Sie mündet nach hinten blind. Die Riechzellen von *Petromyzon* sind eingehend von RETZIUS (1880) und BALLOWITZ (1904) beschrieben worden.

Neuerdings wurden sie nicht minder ausführlich von TRETJAKOFF (1916) behandelt.

Der Riechschleimhaut ist ein kompliziertes drüsenartiges Hohlraumssystem, mit eigentümlich ausgebildeten Epithelien von einem besonderen Knorpel umhüllt, angeschlossen.

Sehr komplizierte, noch wenig geklärte Verhältnisse zeigt dieser bei *Petromyzon* caudal dem Geruchsorgan angelagerte „Nasensack“, der durch zahlreiche Falten in mit verschiedenartigem Epithel ausgekleidete drüsenartige Hohlräume unterteilt ist (LUBOSCH 1905, R. KRAUSE 1923, BEER 1925).

Bei den *Selachiern* finden wir die Regio olfactoria als zwei auffallend große, von gefalteter Schleimhaut ausgekleidete Gruben, beiderseits an der Unterseite des Vorderkopfes nahe der Mundöffnung gelegen. Sie sind nach rückwärts blind geschlossen und besitzen keinerlei Drüsen. Das Epithel setzt sich zusammen aus relativ großen Sinneszellen, die kaum über die Schleimhautoberfläche hervorragen und sehr zarte Riechhaare tragen, und aus großen Stützzellen, die mit

Flimmerhaaren versehen sind, an denen wir sehr deutliche doppelte Basalkörperchen und lange, fast bis an den Kern ins Protoplasma der Zelle hineinreichende Flimmerwurzeln sehen.

Vereinzelte Sinneszellen werden im Riechepithel besonders groß und zeigen dann im peripheren Anteil deutliche Fibrillengerüste und einen stärkeren Achsenzylinder.

Diese Zellen enthalten oft deutliche Kanälchen, vielleicht einen erweiterten Netzapparat. Bei vielen *Selachiern* finden wir im Geruchsorgan, an der Peripherie, wo die in der Mitte der Riechgrube in einer Raphe zusammenstoßenden Falten der Riechschleimhaut stumpfe Buchten bilden, zwischen Stützzellen sehr große ovale bis kugelige Elemente ausgebildet, deren Kern und Protoplasma, in dem auch NISSL-Schollen angedeutet sind, den Eindruck von Ganglienzellen machen. Das Geruchsorgan scheint bei den *Plagiostomen* eines der wichtigsten Sinnesorgane zu sein und spielt bei der Nahrungsaufnahme, wie experimentell festgestellt wurde, eine vielleicht ebenso wichtige Rolle, wie das häufig nicht sehr funktionstüchtige Auge.

Bei *Accipenser* konnte ich in manchen der Stützzellen zarte, lange Stützfibrillen äußerst deutlich färben, daneben erkennt man in allen Stützzellen die in der Richtung der Längsachse verlaufenden Mitochondrien und ganz ähnlich, wie bei den *Selachiern*, von den Basalkörperchen der Flimmerhaare ausgehende lange Flimmerwurzeln.

Auch bei den *Knochenfischen* sehen wir das Geruchsorgan als eine Grube entwickelt, welche am Vorderende des Kopfes gelegen, eine meist radiär gegen ein Septum zu gefaltete Schleimhaut enthält. Auch hier finden wir flimmernde Stützzellen und verschiedenartig geformte Sinneszellen neben vereinzelt Becherzellen. An den Sinneszellen der *Knochenfische* gelang es mir zum erstenmal den Verlauf der Neurofibrillen klarzustellen und den Übergang dieser die Umgebung des Kernes mit einem Gitter umschließenden Fibrillen, deren Maschen auch in den peripheren Fortsatz der Zelle hineinreichen, in den zentralen Achsenzylinderfortsatz und in den Olfactorius zu verfolgen, schließlich die Olfactoriasfasern in Form von bukettartig in den Glomeruli des Bulbus olfactorius endigenden Ösen ihr Ende finden zu sehen. Die Morphologie der Riechschleimhaut ist trotz des großen Wechsels in der Form des Geruchsorgans der einzelnen *Fischordnungen* eine außerordentlich konstante. Bei vielen *Teleostiern* (ich habe über 50 Arten diesbezüglich untersucht), insbesondere auch bei den *Ganoiden* wird die ursprünglich einheitliche Anlage des Riechepithels durch Einwuchern von indifferentem Cylinderepithel in einzelne knospenartige Partien zerschnürt, trotzdem kann man nicht, wie BLAUE (1884) meinte, „Geruchsknospen“ unterscheiden, da deren Bildung aus einer gemeinsamen Anlage erst sekundär erfolgt (MADRID-MORENO l. c.). Die größeren Zellformen der *Selachier* habe ich bei der Untersuchung von mehr als 50 *Knochenfischt*ypen nirgends gefunden. JAGODOWSKI will beim *Hecht* mit Hilfe der Golgimethode Riechgeißeln von über Zelllänge dargestellt haben. Auch bei den *Fischen* findet man besonders bei Typen, welche sich durch den Geruch leiten lassen und bei der Auffindung der Nahrung einen besonderen Spürsinn, etwa auch im Schlamm wühlend, entwickeln (*Aale*), besonders differenzierte röhrenförmig gebaute Riechorgane. Einzelne *Fische*, wie *Tetrodon*, haben eine Olfactoria in einem besonderen Zapfen, beim erwachsenen *Lophius* ist sie sehr klein.

Die Riechschleimhaut mancher *Knochenfische* zeigt insofern Varianten, als die äußerst feinen Riechzellen von zweierlei Elementen als Stützzellen umschlossen werden und zwar so, daß sie in offenbar rinnenförmig ausgesparten Räumen gelegen sind. Es wechseln flimmernde Zellen mit Basalkörperchen mit solchen

ab, die keine Flimmern tragen. Bei *Serranus* sind die Flimmern von bandartig im Kopf der Zelle angeordneten Basalkörperchenreihen entspringend, ähnlich wie an den „Kantenflimmerzellen“ der *Mollusken*-kiemen angeordnet, es kommt auch vor, daß ein Streifen der Endplatte der Zelle Flimmern trägt, ein seitlicher Fortsatz flimmerlos ist. Die kaum über die Oberfläche hervorragenden Riechzellenenden tragen fünf kreisförmig gestellte Basalkörperchen mit winzigen Riechstäbchen.

Bei *Anabas scandens*, dem *Labyrinthfisch*, der zeitweise das Wasser verläßt und selbst größere Strecken auf dem Lande zurücklegt, fand ich deutliche Entwicklung von Capillaren in der Riechschleimhaut, ganz ähnlich wie beim neugeborenen Menschen, eine Einrichtung, die vielleicht mit zu den Schutzeinrichtungen gegen das Austrocknen aufgefaßt werden darf, so daß wir die Capillarisation der Riechschleimhaut als einen uralten Erwerb auch der *Wirbeltiere* bei Anpassung an das Luftleben ansehen dürfen. Riechdrüsen fehlen allen bisher untersuchten *Fischen*.

Bei einzelnen Typen der *Teleostier*, wie *Belone*, *Mullus*, *Trigla*, scheint die Regio olfactoria aus annähernd gleich großen knospenartigen Zellaggregaten zusammengesetzt, worauf zuerst BLAUE hinwies, es wurde aber von MADRID-MORENO (1886) seinerzeit schon gezeigt, daß diese scheinbare Knospenbildung nichts Primäres sei, sondern sekundär durch Einwachsen indifferenten Epithels in das ursprünglich gleichmäßige Gewebe der Regio olfactoria zustande komme. Bei *Coris geoffredi* fand ich mitten in der Regio olfactoria auffallend große Becherzellen.

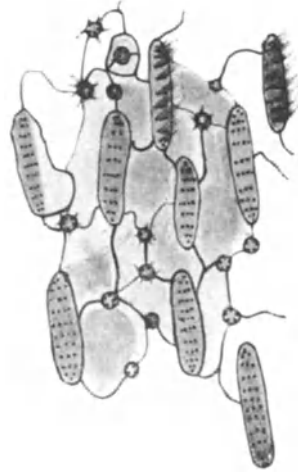


Abb. 46. Flächenschnitt durch die Regio olfactoria des *Knochenfisches Serranus cabrilla*. Sinneszellen und Stützzenen bilden ein Mosaik, nur ein Teil der Stützzenen trägt auffallend regelmäßig in Reihen gestellte Basalkörperchen mit Flimmerhaaren; die Riechbläschen der Riechzellen mit den Riechhaaren ragen in den Zwischenräumen zwischen den Flimmerzellen über die Oberfläche. Vergr. 1875 fach.

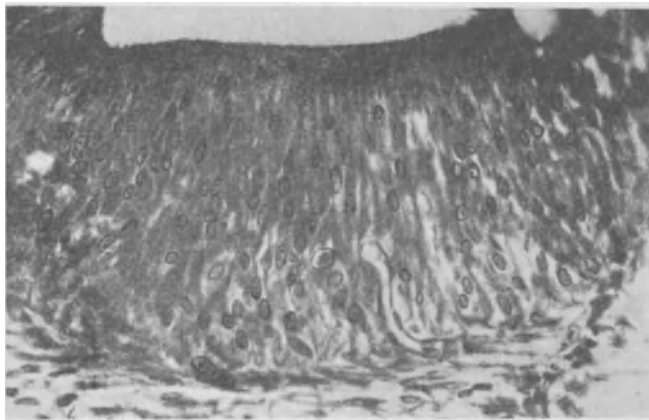


Abb. 47. Epithel der Regio olfactoria des *Labyrinthfisches Anabas scandens*. Man erkennt einzelne Capillaren, die ähnlich wie beim neugeborenen Menschen bis ins Epithel vorgeschoben sind. Überzeichnetes Mikrophotogramm. Vergr. etwa 380 fach.

Bei *Lucioperca sandra* und verwandten Formen finden sich in jeder Stützzenne im Kerne centrale längliche Vacuolen.

GAWRILENKO (1910) meint, daß bei *Knochenfischen* eine mediale und laterale

Anlage des Nasalorgans vorliegt, die mediale soll dem JAKOBSONSchen Organ homolog sein.

Bei den *Amphibien* finden wir ein kurzes Geruchsorgan, das mit der Mundhöhle kommuniziert. Sein lateral gelegener Nebenraum, der an einer umschriebenen Stelle Riechepithel trägt, wird von manchen Autoren als erster Anfang des JAKOBSONSchen Organs gedeutet. Er öffnet sich aber noch nicht, wie bei den *Reptilien* in die Mundhöhle, und die Schleimhaut dieses Teiles unterscheidet

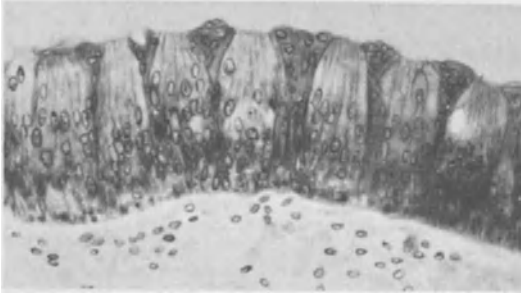


Abb. 48. Schnitt x durch die Regio olfactoria des Knochenfisches *Bellone acus.*, die Schleimhaut durch Einwuchern von Gruppen indifferenten Epithelzellen in sogenannte Riechknospen zerlegt. Mikrophotogr. überzeichnet. Vergr. 237 fach.

sich kaum wesentlich von der übrigen Regio olfactoria. Das Riechepithel zeigt hier besonders große Elemente, die sich für Zellstudien wegen ihrer Größe vorzüglich eignen, auch sind die Riechhaare der Sinneszellen bei diesen *Tieren* besonders lang entwickelt, wie etwa bei *Proteus*. Bei manchen *Urodelen* begegnen wir der Erscheinung, daß Capillaren bis ins Riechepithel hineinreichen, besonders bei *Menopoma*, was unter anderem als eine Anpassung an das Landleben und das Riechen

in der Luft gedeutet wurde. Auch finden wir hier zum erstenmal Drüsen, welche im Gebiet der Riechschleimhaut ausmünden und für die Feuchthaltung derselben durch ihr Secret sorgen. Bei entsprechender Fixation kann man sehen, daß bei allen *Tieren*, die in der Luft riechen, die Haare der Sinneszellen, bei *Amphibien* auch die Flimmerhaare der Stützzellen in einer oberflächlichen, von den erwähnten Drüsen gelieferten, wahrscheinlich etwas viskösen Flüssigkeitsschicht liegen. Es findet also der eigentliche Riechakt, Einwirkung der Riechstoffe auf



Abb. 49. Regio olfactoria des *Axolotls*, das Riechepithel durch Einwachsen von indifferentem Epithel sekundär in knospentartige Anteile gegliedert. Vergr. 117 fach.

die Riechhaare, auch hier in einem flüssigen Medium statt. Man vergleiche die aufschlußreichen Versuche von MATTHES (1924).

Auch bei *Amphibien* finden wir häufig eine Aufteilung der Riechschleimhaut in viele kleine Territorien durch Einwachsen von indifferentem Epithel wie bei manchen *Fischen*. Diese „Riechknospen“bildung findet ebenfalls erst sekundär statt.

Das Verhalten der Riechschleimhaut bei den *Reptilien* schließt sich histologisch an das der *Amphibien* an, nur mit dem Unterschied, daß das JAKOBSONSche



Organ eine Schleimhaut besitzt, die die schon recht dicke Schleimhaut der Regio olfactoria noch sehr an Dicke übertrifft, indem sowohl die Stützelemente außerordentlich verlängert erscheinen, als auch die Sinneszellen in 10—30 facher Reihung auftreten, dabei sind beide Elemente ganz besonders verdünnt.

In der Absicht, festzustellen, ob die Riechhaare als eigentliche Aufnahmeorgane des adequate Geruchsreizes innerhalb einer Schleimschicht gelegen sind, oder aber so lang sind, daß sie durch diese hindurch in die Luft reichen und somit Gelegenheit gegeben ist, daß nicht wasserlösliche Substanzen außerhalb der Schleimhaut mit ihnen in direkten Kontakt treten, wurden von HOPKINS 1926 Versuche an wasserlebenden und nicht wasserlebenden Tieren über möglichst gute Darstellung dieser Haare angestellt. Hierzu diente *Amblystoma tigrinum* jung und alt, *Triturus viridescens*, das grüne Wasserstadium und das rote Landstadium, ferner *Rana pipiens*, *catesbeiana*, *gryllio* und deren Larven, *Necturus maculosus*, *Cryptobranchus alleghaniensis*, *Desmognathus fuscus*, die Fische *Ameiurus nebulosus* und *Stenesthes chrysops* und die Schildkröte *Chrysemys picta*. Es erwies sich eine Isolation nach 3tägiger Macerierung in 0,2proz. Formalin in Ringer als günstig, die macerierten Gewebe wurden dann mit Formalin nachfixiert, zentrifugiert, durch Alkohol in dünne Celloidinlösung gebracht und mit dieser auf Gläser ausgebreitet.

Ganz unverändert lassen sich aber die Haare nur beobachten, wenn kleine Stückchen frischer Riechschleimhaut in Ringerlösung auf Papier gebracht und mit diesem durch feine Scheren in Schnitte zerlegt wurden. Beim *Frosch* wurde auf der Olfactoria eine Schleimschicht von durchschnittlich 25  $\mu$ , ausnahmsweise 60  $\mu$  festgestellt, aber Haare gefunden, welche 200  $\mu$  lang werden können, also größtenteils auf der Oberfläche des Schleimes liegen können. Jedenfalls ragen auch welche daraus hervor. Die Haare zeigen eine typische Bewegung, die ganz verschieden ist von der geordneten Bewegung der Cilien, indem sie unregelmäßig und viel langsamer erfolgt. Die Haare bleiben einige Zeit in Ringerlösung unverändert, werden durch Wasserzusatz aber zerstört. Wird der lebende *Froschkopf* in destilliertes Wasser gebracht, so wird infolge Schleimabsonderung und Schleimquellung eine Zerstörung der Haare durch das Wasser verhindert. Beim *Frosch* trägt eine Zelle 4—6 Haare. Man kann beim *Frosch* außer den langen Haaren noch kürzere Typen, 20—50  $\mu$ , höchstens 90  $\mu$  lang, beobachten, welche eine langsame Wellenbewegung zeigen, während die ganz langen Haare unbeweglich sind. Manche Regionen einer Riechschleimhaut zeigen die kurzen, andere die langen, wieder andere kurze und lange Haare gemischt. Die Verteilung scheint nicht konstant zu sein. Äther, Chloroform und Alkoholdämpfe zerstören die Haare und reduzieren sie auf einen Teil ihrer Länge, wahrscheinlich durch Auflösung ihrer Lipide. Bei dem *Fisch Stenesthes* sind die Riechhaare viel dicker als beim *Frosch*, aber nur 20—30  $\mu$  lang. Sie zeigen keinerlei Bewegung und scheinen kaum in Schleim, hauptsächlich in Wasser zu liegen. Bei den untersuchten *Urodelen* sind die Haare 10—35  $\mu$  lang, manche zeigen eine Wellenbewegung, aber Längenunterschiede wurden nicht beobachtet. Bei der *Schildkröte* wurden wie beim *Frosch* 2 Typen von Riechhaaren gefunden. Die unbeweglichen waren 75  $\mu$ , die beweglichen nicht über 30  $\mu$  lang. Die langen reichen über die 40  $\mu$  dicke Schleimschicht hinaus. Man muß also annehmen, daß den wasserlebenden Tieren nur in Wasser gelöste Riechstoffe zugeführt werden, ist aber nicht gezwungen, an-



Abb. 50. Regio olfactoria samt Glandula olfactoria von *Rana fusca*, in den Drüsenzellen Granula. Vergr. 345fach.

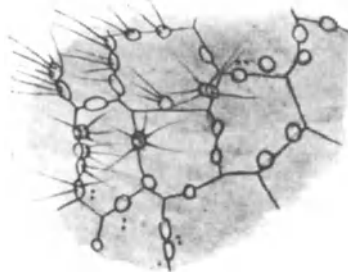


Abb. 51. Flächenschnitt einiger Riech- und Stützzellen eines *Gekkos*; auf den Riechzellen besonders lange Riechhaare von Basalkörperchen entspringend, in den Deckplatten der Stützzellen randständige Diplosomen. Vergr. 2750fach.

zunehmen, daß den luftlebenden *Tieren* bloß in der Schleimschichte gelöste Stoffe als Riechstoffe dargeboten werden.

Die Riechzellen der *Reptilien* liegen häufig peripher in Vertiefungen der Stützzellen.

Beim *Gecko* konnte ich das Vorkommen einzelner kolbenförmiger, besonders großer Riechzellen in dem peripheren Teil der Riechschleimhaut beobachten, in deren auffällig gefärbtem Protoplasma mit Molybdänhämatoxylin das Neurofibrillengerüst deutlich zu erkennen ist. Diese Zellen scheinen sich von den anderen Sinneszellen dadurch zu unterscheiden, daß sie ein breiteres Ende zur Oberfläche entsenden, indem nur ein Diplosom samt Geißel etwas unter der Oberfläche gefunden wird. Der kugelfunde Zellkern ist größer als in allen übrigen Riechschleimhautzellen. In den Stützzellen sind die Diplosomen deutlich.

Auch bei anderen *Reptilien* besitzen die langgestreckten Riechzellen auffallend lange Riechhaare. Es entwickeln sich auch zahlreiche Drüsen der medialen und lateralen Seite, die Glandula nasalis medialis und die Glandula nasalis lateralis im Bereiche der eigentlichen Regio olfactoria. Drüsentypen eigener Art, den BOWMANSchen Drüsen des Menschen entsprechend, werden in wenig modifizierter Form auch im Bereich des JAKOBSONSchen Organs gefunden.

Über die Physiologie des *Reptiliengeruchsorgans* wissen wir wenig. Die Tatsache, daß *Krokodile* in besonderen Hautfalten riechende Secrete absondern (Moschusbeutel) und auch die männlichen *Lacertilier* in ihren an Talgdrüsen erinnernden Schenkelporen wahrscheinlich ein Duftorgan besitzen, läßt die Annahme zu, daß das Geruchsorgan bei sexuellen Vorgängen eine Rolle spielt.

Die auffallend gute Entwicklung des Geruchsorgans der *Schlangen* und besonders auch ihres JAKOBSONSchen Organs, das auch bei den echten *Wasserschlangen* nach KATHARINER (1900) gut entwickelt ist, scheint darauf hinzuweisen, daß es eine Hauptrolle unter den Sinnesorganen dieser *Tiere* spielt. Auffällig ist die Tatsache, daß während der Entwicklung des JAKOBSONSchen Organs der *Ringelnatter* dessen Material an sensiblen Zellen durch das Einwuchern von gefäßhaltigen Bindegewebssträngen, die die Oberfläche der Schleimhaut versorgen, in zahlreiche Zellpakete unterteilt wird. Beim erwachsenen



Abb. 52. Riechzelle mit einem kristalloidartigen Einschlusskörper im Cytoplasma distal vom Kern von *Emys orbicularis*. Vergr. etwa 1000fach.

*Tier* aber treten diese Verhältnisse wieder zurück. Ob ein Teil der Schleimhaut bei *Krokodilen* dem JAKOBSONSchen Organ entspricht, ist nicht ganz entschieden.

Das Geruchsorgan der *Vögel* zeigt auf den oberen Muscheln ebenfalls ein Riechepithel, das aber nirgends so dick entwickelt ist, wie bei den *Reptilien*. BOWMANSche Drüsen sind vorhanden, auch Nasendrüsen, die in den Nasenvorhof nahe am Nasenloch ausmünden.

Charakteristisch für die Riechschleimhaut mancher *Vögel* scheinen mir nicht selten vorkommende, große, die ganze Dicke der Schleimhaut durchsetzende schleimgefüllte Becherzellen zu sein. Nach PLATE (1924) trägt die eingerollte eigentliche Concha beim *Vogel*embryo Riechepithel, das beim ausgebildeten durch Flimmerepithel ersetzt erscheint. Ein JAKOBSONSches Organ fehlt angeblich allen *Vögeln*, über den Nervus terminalis habe ich Angaben nicht gefunden.

Die Bedeutung des Geruchsorgans bei den *Vögeln* tritt im allgemeinen wenig hervor und ist wenig studiert worden. Der Brunstgeruch der *Moschus-*

ente bildet vielleicht ein Analogon zu den Sexualgerüchen der *Krokodile* und der *Säuger*.

Unter den *Säufern* sehen wir außerordentlich große Varianten nicht nur in bezug auf die Entwicklung der Nasenhöhle überhaupt, sondern auch in bezug

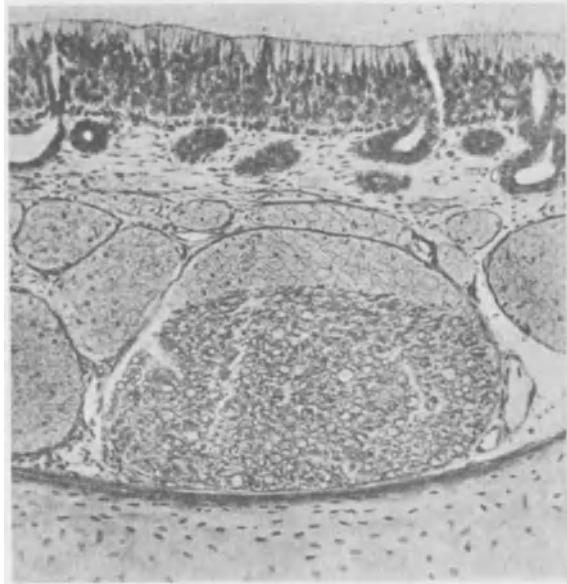


Abb. 53. Regio olfactoria eines jungen *Nilkrokodils*, darunter Bündel markloser Olfactoriusfasern und dicker markhaltiger Trigemini-fasern, in eine gemeinsame bindegewebige Scheide eingeschlossen. Kaliumbichromat-Formol-Eisessig, lebend durchspült. Deutliche Reihe von Basalzellen unter dem Epithel. Vergr. 137 fach.

auf die Entwicklung der Riechschleimhaut ausgebildet. Einer Gruppe von *Tieren*, bei denen das Geruchsorgan offenbar das Hauptsinnesorgan des Körpers ist und bei denen eine außerordentliche Komplikation der mit der Schleimhaut der Regio



Abb. 54. Regio olfactoria des *Finken*, mit BOWMANschen Drüsen. Vergr. 190fach.

olfactoria überzogenen Oberflächen sich findet (man bezeichnet sie als makrosmatische *Tiere*), steht eine Minderheit von *Tieren* gegenüber, besonders durch die *Primaten* und einzelne *Cetaceen* repräsentiert, bei denen nur ein relativ kleiner Bezirk der inneren Nasenoberfläche Riechepithel trägt. Sie stellen, wie

der Mensch, den Typus der Mikrosmatiker dar. Die besonders hohe Entwicklung der Riechschleimhaut der genannten Makrosmatiker besteht nicht nur in einer größeren Oberflächenausdehnung und Komplikation des Schleimhautreliefs, sondern auch in Zunahme der Dicke, Ausbildung etwas verschieden gebauter und verschieden dicker Regionen in der Riechschleimhaut, Ausbildung verschiedenster Zelltypen und sehr hoher Entwicklung der Eigendrüsen der Riechschleimhaut. Hand in Hand geht damit natürlich eine außerordentliche Vermehrung der Olfactoriusfasern und dementsprechend Vergrößerung des Bulbus olfactorius und Komplikation der Riechbahnen und Riechcentren im Gehirn. Wir finden bei *Hund* und *Kaninchen* centrale, am Os ethmoidale gelegene (am Septum und an den hochkomplizierten Muscheln) Riechschleimhautpartien von gelbbrauner Farbe, bedingt durch eingelagertes Pigment, so daß etwa beim *Kaninchen* die Bezeichnung locus luteus für ein ziemlich ausgedehntes Gebiet gelten kann.

*Säugetiere*, welche über dicke Riechschleimhäute verfügen, besitzen auch entsprechend stark entwickelte BOWMANSche Drüsen, die dann fast eine eigene Schichte im Gewebe ausmachen (s. Abb. 17).



Abb. 55. Querschnitt durch den hinteren Anteil der Nasenhöhle des *Maulwurfs* als Beispiel der komplizierten Gestaltung der Nasenhöhle eines makrosmatischen Tieres mit typischen aufgerollten Siebbeinmuscheln. Vergr. 9 fach.

ALCOCK (1910) fand beim *Schwein* ein eigentliches Olfactoriagebiet und eine respiratorische Region durch die Flimmerzellen und das Fehlen der Sinneszellen charakterisiert, ferner eine intermediäre Zone, in welcher eine geringe Anzahl von Sinneszellen neben flimmernden und nichtflimmernden Stützzellen vorhanden ist. Basalzellen kommen in allen drei Regionen vor. Die Elemente der intermediären Zone weichen nur wenig im Typus von denen der beiden anderen Zonen ab. Die Riechzellen tragen fünf bis acht Haare.

Nach READ (l. c.) ist der Olfactorius beim *Hunde* stärker entwickelt als bei der *Katze* und die Hälfte der Ethmoturbinalfalten mit Geruchsepithel überzogen. Alle Falten der Schleimhaut, die an die Siebbeinplatte anstoßen,

tragen Riechepithel. Am Septum ist ein Drittel bis zu ein halb mit Riechepithel bedeckt. Der Nervus ethmoidalis anterior innerviert die mit Olfactoria bedeckten Falten und das Septum. Seine Verzweigungen reichen von der Siebbeinplatte bis zur Nasenspitze. Er innerviert aber auch das Dach und die Seitenwände der Nase. Zarte Äste ziehen durch die olfactorischen Falten.

Der Nervus speno-palatius gibt Äste zur Schleimhaut kopfwärts von den Ethmoturbinalfalten ab, dann zum Sinus maxillaris, zur Seitenwand der Nase und den Maxilloturbinalfalten, aber auch zum Vomeronasalorgan. Zu letzterem ziehen auch Äste vom Nervus nasopalatinus.

Die Innervation durch Trigeminasäste ist im wesentlichen ähnlich der beim *Hund*. Zum JAKOBSONSchen Organ läßt sich beim Neugeborenen noch ein Ast verfolgen.

Untersuchungen von MARTUSCELLI und SCIPIONE (1924) des Bulbus olfactorius mit Chromsilberimprägnationsmethoden und der NISSL-Färbung haben ergeben, daß bei verschiedenen *Tieren* der Geruchssinn sehr verschieden ist, seine Feinheit um so größer ist, eine je wichtigere Rolle biologisch der Geruchssinn für das *Tier* spielt, daß besonders jene *Tiere*, welche zum Aufsuchen ihres Raubes, wie der *Fuchs*, oder zur Entdeckung ihrer Nahrungsmittel, wie das Trüffel suchende *Schwein* es brauchen, die höchste Ausbildung desselben zeigen, und daß alle diese Unterschiede zwischen der Struktur des Bulbus olfactorius einer Art und der anderen mit GOLGI- und NISSL-Präparaten sich nachweisen lassen, welche gestatten, die Größe, Anzahl und Dichtigkeit speziell der Mitralzellen des Bulbus als Maß der feinen Ausbildung zu beurteilen.

Auch in der Kieferhöhle des *Hundes* hat BAST (1924) ein Epithel gefunden, das aus Basalzellen und Flimmerzellen, gelegentlich auch aus typischen Riech-

zellen besteht. Daneben finden sich Becherzellen, sowie breite Zellen mit gegabelten basalen Fortsätzen, die in vielen Fällen in enger Beziehung zu Nervenendigungen stehen. Die Nerven, die reichlich vorhanden, umspinnen entweder die speziell ausgebildeten Zellformen oder endigen an den Flimmerzellen und Basalzellen, während die Riechzellen sich direkt in einen Achsencylinder fortsetzen. Auch spezifisch entwickelte Drüsen beschreibt er in der Medialwand des Maxillarsinus, während die laterale Nasendrüse ihr Secret ins Vestibulum entleert und keine Beziehung zum Sinus zeigt. Es scheint daher, daß auf Grund der nachgewiesenen Strukturen, jener mit Nerven versehenen zwei Zelltypen, die als ein Endorgan für eine spezielle Empfindung angesehen werden müssen, beim *Hund* die Kiefernhöhle eine besondere Bedeutung als Sinnesorgan besitzen muß.

Für die Kieferhöhlen anderer *Säugetiere* ist bisher nichts Entsprechendes bekannt.

Die *Cetaceen* zeigen ein stark zurückgebildetes Geruchsorgan, die *Bartenwale* lassen neben knorpeligen Riechmuscheln einen stark zurückgebildeten, aber noch nachweisbaren Riechnerven erkennen. Unter den *Zahnwalen* besitzt nur *Hyperoodon rostratus* Reste des Olfactorius, bei den anderen ist er verschwunden. Der Nervus terminalis ist beim *Tümmler (Phocoena)*, bei dem der Olfactorius im Embryonalleben sich zurückbildet, deutlich zu finden. (JOHNSTON.)

Bei *Affen (Macacus rhesus)* findet sich eine auffallend starke Pigmentierung der Submucosa in der Regio olfactoria, indem hier Gruppen von Bindegewebszellen fast zusammenhängende Scheiden um einzelne Blutgefäße herum bilden. Eine Erscheinung, die wir sonst im allgemeinen bei *Säugetieren* nicht antreffen. Sie zeigt eine gewisse Analogie zu den Pigmentationen, die wir an Nervenendstellen des Labyrinthes bei vielen *Säugetieren* treffen. Die eigentliche Bedeutung dieser Pigmentierung, die beim *Affen* streng auf die Regio olfactoria lokalisiert erscheint und also in der Regio respiratoria fehlt, ist hier ebensowenig klar, wie etwa an den Labyrinthendstellen. Beim *Affen* ist eine kontinuierliche Lage von basalen Zellen in der Regio olfactoria vorhanden.

Das Bindegewebe, das die Fila olfactoria umgibt, entspricht der Struktur des Periostes und ist sehr derb. Die Fila selbst werden von einem ziemlich dichten Capillarnetzwerk durchzogen. Beim *Affen* sind die Ausführungsgänge der BOWMANSchen Drüsen auffallend lang.

Über die *Anthropoiden* fehlen anscheinend spezielle Untersuchungen der Regio olfactoria. Auch die bisher ausstehende Vergleichung der Regio olfactoria verschiedener Menschenrassen, hochkultivierter und primitiver Jägervölker, wäre noch eine dankbare Aufgabe.

HENNING (1923) meint übrigens, daß die Annahme eines besseren Geruchsinns bei wilden Völkern eine irrije sei und diese beim Verfolgen von Spuren viel mehr vom Gesichtssinn geleitet würden.

## 11. Physiologische Bemerkungen.

Was die Physiologie betrifft, so sei auf die vergleichende Bearbeitung durch K. v. FRISCH (S. 203—238) und die des Geruchssinns beim Menschen durch F. B. HOFMANN (S. 240—296), die jüngst im Handbuch der vergleichenden Physiologie von BETHE (Bd. 11, 1926) erschienen sind, verwiesen, auf die Physiologie der niederen Sinne, v. SKRAMLIKS (1926), und dessen Aufsatz im Handbuche der Physiologie von BETHE (S. 306—392, 1926) und den Aufsatz ZWAARDEMAKERS (S. 157), Physiologie der Nase und ihrer Nebenhöhlen im Handbuch der Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde von DENKER-KAHLER, Bd. 1, S. 439. (1926). Ferner auf HENNING, Der Geruch. 2. Aufl. und S. 393—404 im obenerwähnten Handbuch BETHEs.

Die Geruchsempfindung kann mit beiden Nasenhälften als dirhines, dichorhines (wenn auf jeder Seite ein anderer Geruchsstoff einwirkt) oder, bei einseitigem

Riechen, monorhines Riechen zustande kommen. An der eigentlichen Geruchsempfindung kann eine Temperaturempfindung eine Druckempfindung, eine Sticheempfindung oder eine Geschmacksempfindung mitbeteiligt sein (HENNING 1923). Diese wird dem Trigemini zugeschrieben, ob auch der Nervus terminalis dabei beteiligt ist, ist unbekannt.

*Wassertiere* scheinen ungelöste, d. h. unionisierte, aber ins Wasser diffundierte Substanzen zu riechen (Atemreflexliteratur bei HENNING 1923, S. 397).

Das Geruchsvermögen ist bei neugeborenen Kindern bereits nachgewiesen (KUSSMAUL 1859, GENTZMER 1873, KRONER 1882 und PREYER 1912).

Auf die bekannte innige Beziehung des Geruchsorgans zu den Geschlechtsfunktionen bei den *Säugetieren* sei hier nur hingewiesen.

Die Intensität der Geruchsempfindung dürfte wahrscheinlich mit der Größe der berührten Fläche zusammenhängen. *Tiere* mit besonders gutem Geruchsvermögen, wie die *Monotremen*, *Insectivoren*, *Nager*, *Wiederkäuer*, *Huftiere*, *Raubtiere* und *Seehunde*, haben sehr große, sehr faltenreiche Schleimhäute. Das bei vielen *Tieren* ausgebildete Schnüffeln dient offenbar zu einer besseren Zuleitung der riechenden Luft zu der Sinnesregion. Die Riechstoffe „Odorivektoren“ nach ZWAARDEMAKER (1926) diffundieren aus dem Atemluftstrom in die Regio olfactoria. Die Empfindung des Geruches ist durchaus nicht proportional der Konzentration des Riechstoffes in der zugeführten Luft, indem manche Stoffe schwächere oder auch ganz anders geartete Empfindungen in uns hervorrufen, wenn sie in stärkerer Konzentration, als wenn sie in schwächerer Konzentration zugeführt werden (Moschus, Zibet). Beimischung eines Geruchsstoffes zu einem anderen kann zur Hervorhebung des zweiten oder zu Mischgerüchen führen, worauf die Kunst der Parfümerie beruht.

HENNING suchte die Übergänge der einzelnen Geruchsqualitäten in Form eines Geruchsprismas darzustellen und meint, daß in einem trigonalen Prisma, dessen Ecken durch die Kategorien blumig, faulig, fruchtig einerseits, würzig, brenzlich, harzig andererseits, jene Kategorien angedeutet wären, zwischen welchen benachbarten Übergänge möglich seien.

Es bestehen viele Beziehungen zwischen Geruch und Geschmack, man kann Riechstoffe gleichzeitig schmecken (Chloroform, Äther), wobei offenbar neben den Geruchsnerven, die ihnen naheliegenden Geschmacksapparate an der Rachenwand und am Gaumensegel, die nach HENNING feiner ansprechen als die des Mundraumes, mitgereizt werden.

Man riecht bei Verteilung in 1 cm<sup>3</sup> Luft von Brom  $\frac{1}{30000}$ , Schwefelwasserstoff  $\frac{1}{50000}$ , von Chlorphenol  $\frac{1}{4600000}$ , von Mercaptan  $\frac{1}{460000000}$  mg. Das Urteil über die Qualität sehr verdünnter Riechsubstanzen tritt erst allmählich oder bei Zunahme der Konzentration ein. Der Geruchssinn kann ermüden, aber sich schon nach einer Minute wieder erholen. Werden beiden Nasenlöchern verschiedene Riechstoffe zugeführt, kann es bei manchen Substanzen zu einem Abwechseln beider Empfindungen, bei anderen Stoffen zu Mischgeruchsempfindungen kommen. Manche Gerüche können einander völlig aufheben, wie bittere Mandel und Moschus, Kautschuk und Wachs, Jodoform und Cumarin.

Die histologischen Verhältnisse an der Riechschleimhaut beim Menschen lassen die Annahme zu, daß wahrscheinlich die Riechsubstanzen sich erst in der feinen Flüssigkeitsschicht, welche konstant die Riechschleimhaut überzieht und in der die Riechhärchen gegen das Austrocknen geschützt, gelegen sind, sich lösen muß, um eine Reizung der Riechzellen herbeizuführen.

Es steht noch nicht fest, ob wir das Recht haben, aus den verschiedenen Formen und der verschiedenen Größe der Riechzellentypen auf eine ihnen eigene funktionelle Verschiedenheit zurückschließen dürfen und etwa annehmen können, daß

bestimmte Arten von Riechzellen der Wahrnehmung bestimmter Gerüche fähig sind, während sie durch andere Geruchssubstanzen, die wieder andere Gruppen von Riechzellen erregen, nicht gereizt würden. Es wäre dies eine Annahme, die dadurch nahegelegt wird, daß bei verschiedenen Erkrankungen der Nase beobachtet wird, daß nur für bestimmte Arten von Gerüchen der Geruch verloren geht oder bei schwereren Graden von Schädigung nur für bestimmte Gerüche der Geruchssinn erhalten bleibt, ferner auch durch die Tatsache, daß das Geruchsorgan des Menschen längere Zeit einer Geruchsqualität ausgesetzt, für diese unempfindlich wird, dagegen auch für schwache Gerüche einer anderen Kategorie unverändert erregbar bleibt.

Ob die BOWMANSchen Drüsen nur für die Feuchthaltung der Regio olfactoria sorgen oder nach Art der EBNERSchen Spüldrüsen der Zunge für eine Wegschaffung von Odorivektoren durch Erneuerung der Flüssigkeit sorgen, ist noch nicht ermittelt.

Physiologisch ist es bekannt, daß eine ganze Menge von Qualitäten des Geruches oder Komponenten bestimmter Geruchsqualitäten auf Reizung der Trigemiusendigungen in der Riechschleimhaut bezogen werden müssen. Es läßt sich dies dadurch beweisen, daß einerseits bei Erkrankungen der Olfactoria und der Geruchsnerven und Bahnen noch Empfindungen von der Riechschleimhaut erhalten bleiben, nachdem die eigentlichen Geruchsempfindungen vollkommen weggefallen sind, andererseits, daß bei Ausfall der Trigemiusfasern die Geruchswahrnehmung erhalten ist, ohne die spezielle stechende Empfindung, die manchen Stoffen, wie Chlor, Chlorwasserstoff, Ammoniak usw., in typischer Weise anhaftet. Über eine Mitbeteiligung des Nervus terminalis am Riechakt ist bisher nichts bekannt. Für seine funktionelle Selbständigkeit spricht nur sein Erhaltenbleiben beim *Delphin (Phocaena)* wo der Olfactorius vollkommen rückgebildet ist.

Die vom Trigemius im Bereich der Nase vermittelten Empfindungen sind von besonderer Wichtigkeit, da sie Reflexe vermitteln, die besonders die Aufnahme irrespirabler Gase durch Hemmung der Inspiration verhindern.

## 12. Bemerkungen zur Pathologie der Regio olfactoria.

Nur selten fehlt die Geruchsempfindung vollständig infolge Zerstörung der Regio olfactoria, viel häufiger ist sie nur hochgradig eingeschränkt, die Erscheinung der Anosmie wird dagegen häufig dadurch bedingt, daß Schwellungsprozesse, die die Regio respiratoria betreffen, die Luftcirculation zur Regio olfactoria erschweren oder ganz aufheben. (Vergleiche ZARNIKO, Handb. d. norm. u. pathol. Physiologie, Bd. XI, 1926, S. 300.)

Es sei hervorgehoben, daß die von verschiedenen Beobachtern, unter anderem von ROLLET (1899) experimentell beobachtete Ausschaltung bzw. Wiederkehr des Geruchsvermögens für bestimmte Kategorien von Gerüchen geeignet ist, die Ansicht zu stützen, daß verschiedene Endapparate und deren Leitungen für die Vermittlung bestimmter Kategorien von Gerüchen angesehen werden können. Die Frage, ob bei krankhaften Prozessen Elemente der Regio olfactoria in größerem Ausmaß zugrunde gehen und dann durch regenerative Neubildung von Riechschleimhautanteilen Restitutio ad integrum eintritt oder eine solche bei Wiederherstellung des Riechvermögens nur auf Grund vicarierender Eintretens intakt gebliebener Schleimhautpartien zu erklären ist, ist schwer zu entscheiden.

Angaben darüber, ob und inwieweit die Sinneszellen der Regio olfactoria post-embryonal sich vermehren können und ob ein Ersatz absterbender stattfindet, habe ich nicht gefunden. Alles was wir beim Menschen über vorübergehende

Anosmie wissen, läßt sich auch auf andere Weise erklären (Undurchgängigkeit der Luftwege zur Regio olfactoria, kleinzellige Infiltration des Sinnesgebietes, gestörte Funktion der Drüsen, Überlagerung des Riechepithels mit Schleim u. dgl.).

Soweit meine Erfahrung reicht, dürften, abgesehen von Folgen pathologischer Zustände (akute und chronische Katarrhe, Tabak- und Alkoholwirkung), Veränderungen im höheren Alter nicht sehr ausgesprochen sein. Es entspricht dem auch, daß das Geruchsvermögen alter Menschen weniger auffällige Veränderungen erleidet, als etwa Gehör- und Gesichtssinn (PREVOST 1866, FRANKL-HOCHWART 1908).

Über Vorgänge, welche zum Ersatz zugrunde gehender Elemente führen würden, ist so gut wie nichts bekannt.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß zwischen der Regio respiratoria und der Regio olfactoria ein eigentümliches Verhältnis besteht, indem die Elemente der ersteren bei lokalen Degenerationen der letzteren an deren Stelle einzurücken bestrebt sind.

ULLMANN (1923) hat gezeigt, daß ohne Eingriff im Riechapparat Totalexstirpation des Kehlkopfs bewirkt, daß keine Geruchsempfindungen mehr zustande kommen, außer durch künstliches Einbringen riechender Luft ins Riechorgan, wobei auch da der Reiz nicht mehr so exakt und regelmäßig wahrgenommen wird, wie unter normalen Verhältnissen. Es scheint dies damit zusammenzuhängen, daß nach dieser Operation die beim Schnüffeln des normalen Menschen neben der Gegend des Mylohyoideus sichtbare Einziehung des Mundbodens, die eine rasche Druckherabsetzung in der Mundhöhle bedingt, nicht mehr zustande kommen kann, weshalb das Einziehen der Luft in die Nase nicht in der normalen Weise zustande kommen kann, und vielleicht auch durch Nichtgebrauch der Geruchssinn leidet.

### 13. Degeneration, Regeneration und Transplantation der Riechschleimhaut.

Versuche von BURR (1913) über Transplantation einer Olfactoriusplacode beim *Axolotl* ergaben, daß vom Neuroepithel des Transplantats sich Fasern entwickeln, die sich, wenn möglich, entweder mit dem normalen Olfactorius ganz oder teilweise vereinigen, sonst aber in abnormer Richtung durch die Hirnwand verlaufen, einzelne können sich dem Ramus ophthalmicus des Quintus anschließen. An solchen Nervenzügen finden sich ganglienzellartige Gebilde, die möglicherweise als Anteile des Nervus terminalis zu deuten sind.

LUNA (1915) fand, daß, wenn man bei jungen *Froschlarven* (*Discoglossus*) das Riechgrübchen an die Bauchwand gleich alter *Larven* transplantierte, je nachdem dabei Teile des Telencephalon, oder das Grübchen allein, oder dieses samt Mesenchym transplantiert wird, verschiedene Resultate zustande kommen. Ist Gehirns substanz dabei, bildet sich anfangs ein normales Geruchsorgan aus, in späteren Stadien ist allerdings das Grübchen weniger entwickelt als das normale, und auch nach der Verwandlung sind manche Anteile dieses Organes, wie der Recessus inferior und die Anhangsdrüsen nicht zu erkennen, das Epithel aber differenziert sich zu Riech-, Stütz- und Basalzellen wie in der Norm. Mittransplantiertes Mesenchym wandelt sich in Knorpel um. Wird die Placode mit Mesenchym, aber ohne Hirns substanz transplantiert, hängt ihre weitere Entwicklung von der Menge des Mesenchyms ab, ist dieses reichlich, zeigt sich das Riechorgan gut entwickelt und läßt auch den seitlichen Anhang erkennen. Wird Ectoderm allein verpflanzt, macht die Placode Rückbildungsvorgänge durch und liefert nur ein sehr atrophisches Organ. Wie LUNA meint, infolge der in diesem Fall größeren Schädigungen des Transplantates durch die Technik. Der Recessus inferior fehlt in allen Fällen. Die entwickelten Nervenfasern vereinigen sich zu einem Strang und dringen zwischen die Muskelfasern ein. Eine Bildung einer Knorpelkapsel aus dem Mesenchym des Trägers scheint im Gegensatz zu Vorgängen bei der Transplantation des Labyrinthbläschens nicht vorzukommen.

In früherer Zeit hat SCHIFF (1859) nach Durchschneidung keine Degeneration des *Froscholfactorius* beobachtet, ebenso COLOSANTI (1875), während HOFFMANN



1867 und EXNER (1877) eine Degeneration der Riechschleimhaut beobachteten. SZÜTS (1914) hat zum erstenmal Regeneration beim *Triton* beobachtet, (BELL 1907) und BURR (1924) haben die Regeneration des Olfactorius bei Embryonen, von der Placode, wenn sie an Ort gelassen wurde, oder auch wenn sie transplantiert wurde, beobachtet, selbst bei Entfernung der anliegenden Hirnteile.

Nach Abtragung größerer Teile der Vorderhirnhemisphäre und Durchschneidung des Riechnerven stellen sich, nach WEISSFELER (1924), bei *Amblystoma* und *Triton* der Norm nahekommende Verbindungen wieder her, indem sich eine Zone bildet, die die charakteristische Struktur des exstirpierten Lobus olfactorius aufweist. Diese Zone zeigt Zwischenelemente zwischen den epithelialen Olfactoriusneuronen und den zweiten Neuronen, welche durch die Glomeruli und deren Körnerzellen repräsentiert sind, mit oder ohne höher differenzierte Elemente. Es findet ein doppelter Regenerationsprozeß statt, indem auch das Hirn, das seines Vorderendes beraubt ist, Regenerationsvorgänge zeigt, wobei diese Neubildung von einer correlativen Verkleinerung des hinteren Abschnittes begleitet ist. In günstigsten Fällen, wo keine sekundären Störungen eingetreten sind, erreicht die regenerierte Partie einen der Norm nahekommenden Aufbau, mit Bildung einer Ventrikelhöhle, einer periventrikularen Schichte grauer und peripheren weißen Substanz. Kommt es nicht zu einer vollständigen Regeneration der Pia, erfolgt daraus eine Verschmelzung beider Hemisphären an den Stellen, wo sie fehlt. Die Hemisphärenregeneration kann eintreten, auch wenn die Verbindungen mit dem Olfactorius nicht wieder hergestellt sind. Immerhin scheint die Intensität des Regenerationsprozesses an die Dichte der Riechfasern gebunden zu sein, die das Gehirn erreichen, so daß diese einen Einfluß auf die lokale Differenzierung des Gehirns auszuüben scheinen. Der zweite Regenerationsprozeß spielt sich am durchschnittenen Olfactoriusstumpf ab, indem die Ausläufer der Riechzellen das Vermögen der Regeneration besitzen, trotzdem ihr Weg durch nichts vorgezeichnet ist. Diese Regeneration steht im Widerspruch mit der Zellkettentheorie, da gewöhnlich SCHWANNsche Zellen im regenerierten Tractus vollkommen fehlen und wenn sie vorkommen, ihre sekundäre Einwanderung zweifellos klar ist. Die Regeneration ist somit als Axonzuwachs zu werten. Das Wachstum des Olfactorius ist von der Bildung einer endständigen Keule begleitet, welche zum Vorschein kommt, schon bevor Verbindungen mit dem Gehirn hergestellt sind und bei ihrer Entstehung von der Hirnhemisphäre vollkommen unabhängig ist. Dieser Kolben kann die Struktur des Nerven beibehalten oder nur die Tendenz der Nerven sich zu verfilzen zeigen, wenn die Verbindung mit dem Gehirn sich früh einstellt. In solchen Fällen bildet sich im Gehirn selbst ein Bulbus olfactorius an normaler Stelle. Wenn dagegen die Verbindung beider Teile spät eintritt, endigt ein Teil der Olfactoriusfasern in der zwiebförmigen Anschwellung mit Bildung von Fila olfactoria, von Glomeruli und Körnerzellen. Es bildet sich also auf diese Weise ein Lobus olfactorius mit abnormem Sitz, der mit dem Gehirn durch einen manchmal sehr schmalen Stiel verbunden ist. Wenn der verbindende Zug breiter ist, kann die Struktur, die dem Lobus olfactorius entspricht, zweigeteilt sein, indem ein Teil sich im Bulbus des Riechnerven entwickelt, ein anderer Teil im Regenerat der Hemisphäre. Die Entstehung der Körnerzellen, die in der Endanschwellung des Bulbus olfactorius sich finden, bietet besonderes Interesse. Sie können in einzelnen Fällen durch Auswandern von Neuroblasten aus dem Gehirn vielleicht erklärt werden. WEISSFELER denkt auch an ein centripetales Wandern von Neuroblasten, die zur Entstehung dieser Bildungen beitragen könnten. Das Zustandekommen der gegenseitigen Verbindungen hängt in weitem Maße von der Art der Vernarbung der Pia mater ab, in manchen Fällen erreichen die regenerierten Nerven-

fasern nicht das Gehirn, sondern verteilen sich durch Zerstreung in der Schädelhöhle. Verfasser meint, daß das centripetale Auswachsen der Olfactoriusfasern und die Wanderung von Neuroblasten gegen das Gehirn, andererseits das Auswachsen von Hirnelementen in der Richtung des einwachsenden Riechnerven, in Übereinstimmung mit den Vorstellungen über Neurobiotaxis von KAPPERS (1921) zu bringen sind.

## Literatur.

Was die Literatur über die Anatomie des Geruchsorgans betrifft, so findet sie sich chronologisch geordnet bis zum Jahre 1896 in der Abhandlung von SCHIEFFER-DECKER im Handbuch der Laryngologie und Rhinologie von HEYMANN 3. Bd., S. 145, und bei KALLIUS, Geruchsorgan, BARDELEBENS Handbuch der Anatomie 1902. Es wird deshalb hier vorwiegend mit Ausnahme wichtiger zitierter Arbeiten, nur die Literatur nach diesem Zeitpunkt berücksichtigt. Neuere Literatur findet sich auch im Handbuch von DENKER-KAHLER (1925), speziell im Aufsätze von PETER (S. 95—135), sowie von SCHUHMACHER (S. 277—320) darin.

ADDISON u. RADEMAKER: Growth-changes in the vomero-nasal organ of the *albino rat*, from birth to maturity. 12. Internat. Physiol.-Kongreß Stockholm 1926. — AICHEL: Kurze Mitteilung über den histologischen Bau der Riechschleimhaut einiger embryonaler *Teleostier*. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. München 1895. — ALAGNA: Le prime fase di sviluppo dell'organo olfattivo dei *chiroteri*. Arch. ital. di Anat. e Embr. Bd. 20. S. 391. 1923. — ALCOCK: The histology of the nasal mucous membrane of the *pig*. Anat. record Bd. 4, S. 23—26. 1910. — ANDRÉ: Contribution à l'étude des lymphatiques du nez. Thèse Paris 1905. — ANTON: a) Beiträge zur Kenntnis des JAKOBSONSchen Organs bei Erwachsenen. Anat. Hefte Bd. 16, S. 355—372. 1895. — b) Beitrag zur Morphologie des JAKOBSONSchen Organs und der Nasenhöhle der *Cryptobranchiaten*. GEGENBAURS morphol. Jahrb. Bd. 38, S. 448—470. 1908. — ARONSOHN: Experimentelle Untersuchungen zur Physiologie des Geruchs. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1886. S. 321. — BABUCHIN: Geruchsorgan in STRICKERS Handbuch von den Geweben. Bd. 2. 1872. — BALLOWITZ: Über den Bau des Geruchsorgans der *Cyclostomata*. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. Bd. 19, S. 671—676. 1904. — BALOGH: Das JAKOBSONSche Organ des *Schafes*. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Bd. 42, S. 449. 1861. — BANCROFT: The nasal organs of *Pipa americana*. Bullet. Essex Instit. Bd. 27. 1895. — BAST, T. H.: The maxillary sinus of the *dog*, with special reference to certain new structures, probably sensory in nature. Americ. Journ. of anat. Bd. 33, Nr. 3, S. 449—483. 1924. — BAUM: Die Nasenhöhle und deren Nebenhöhlen beim *Rind*. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. Bd. 24. 1898. — BAUM und TRAUFMANN: Die Lymphgefäße in der Nasenschleimhaut des *Pferdes*, *Rindes*, *Schafes* und *Hundes* und ihre Kommunikation mit der Nasenhöhle. Anat. Anz. Bd. 60, S. 161—181. 1926. — BAWDEN: a) A bibliography of the literature on the organ and sense of smell. Anat. and histol. Journ. of comp. neurol. Bd. 4, S. 117. 1899 usw. und Bd. 11, S. 1—40. 1901. — b) The nose and JACOBSONS Organ with especial reference to *amphibia*. Journ. of comp. neurol. Bd. 4. 1894. — BECKER: Vergleichende Stilistik der Nasenregion bei den *Sauriern*, *Vögeln* und *Säugetieren*. GEGENBAURS morphol. Jahrb. Bd. 31, S. 565—691. 1903. — BEDFORD: The early history of the olfactory nerve in *swine*. Journ. of comp. neurol. Bd. 14, S. 390—410. 1904. — BEER: On a problematic organ in the *Lamprey*. Journ. of anat. Bd. 59, S. 97. 1924. (Drüsen-system der Nase.) — BELL, E. T.: Some experiments on the development and regeneration of the eye, and nasal organs in *frogembryos*. Arch. f. Entwicklunsmech. d. Organismen Bd. 23, S. 457—478. 1907. — BERLINER: Die Entwicklung des Geruchsorganes der *Selachier*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 60, S. 386—406. 1902. — BLAUE: Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei *Fischen* und *Amphibien* usw. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt. S. 231—309. 1884. — BOGROVA: Contributo allo studio delle conformazione e dello sviluppo del organo dell'olfatto nella *Salamandra perspicillata*. Arch. ital. di anat. e di embriol. Bd. 10, S. 339—382. 1911. — BOGUSEWSKA-JANICKA: Beiträge zur Histologie der Nasenschleimhaut bei menschlichen Embryonen. Diss. Bern 1910. — BRAUS: Lehrbuch der Anatomie 1924. — BRESGEN: Circulationsapparat in der Nasenschleimhaut vom klinischen Standpunkt betrachtet. Med.-chirurg. Zentralbl. 1884. Nr. 49. — BORN: a) Entstehung des Tränenkanals und des JAKOBSONSchen Organs der *Amnioten*. Schles. Ges. f. vaterl. Kult. 1877. — b) Die Nasenhöhlen und der Tränennasengang der amnioten *Wirbeltiere*. GEGENBAURS morphol. Jahrb. Bd. 8, S. 188—232. 1883. — BOVIER-LAPIERRE: De

la vascularité de l'épithélium olfactif. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 8, T. 5. 1888. — BOWDEN: The nose and JAKOBSONS organ with special reference to the *amphibia*. Journ. of comp. neurol. Bd. 4. 1894. — BREHM: Die *Lurche* und *Kriechtiere*. 2. Aufl. BREHMS Tierleben Bd. 5. 1913. — BROMAN: a) Über eine bisher unbekannte infra-septale Nasenhöhlendrüse bei den *Nagern*. Anat. Anz. Bd. 49, S. 170. 1916. — b) Om nagarnas Glandula nasalis infra-septalis och dess. utveckling. Svenska läkaresällskapets handl. 1916. S. 717. — c) Über extrakapsuläre Nasenhöhlendrüsen bei den *Beuteltieren*. Anat. Anz. Bd. 50, S. 283. 1917. — d) Über bisher unbekannte, quergestreifte Muskeln im harten Gaumen der *Nagetiere*. Ebenda Bd. 52, S. 1—15. 1919. — e) Das Organon vomero-nasal Jakobsonii ein Wassergeruchsorgan. Anat. Hefte Bd. 58, S. 137 bis 192. 1920. — BROOKOVER: a) Pinkus nerve in *Amia* und *Lepidosteus*. Science Bd. 27, Nr. 207. 1908. — b) The development of the olfactory nerve and its associated ganglion in *Lepidosteus*. Journ. of comp. neurol. Bd. 24, S. 113—130. 1914. — c) The nervus terminalis in adult man. Ebenda Bd. 24, S. 131—136. 1914. — d) The peripheral distribution of the nervus terminalis in an infant. Ebenda Bd. 28, S. 349. 1917. — e) The olfactory nerve, the nerv. terminalis and the praeoptic sympathetic system in *Amnia calva*. Ebenda Bd. 20, S. 49—111. 1910. — BROOKOVER and JACKSON: Olfactory nerve and nervus terminalis in *Ameiurus*. Ebenda Bd. 21, S. 237—260. 1911. — b) The peripheral distribution of the nervus terminalis in an infant. Ebenda Bd. 28, S. 340—360. 1917. — BROOM: a) On the organ of JAKOBSON of *elephantshrew*. Proc. of the zool. soc. of London Bd. 1. S. 224—228. 1902. — b) On the organ of JAKOBSON in the *horse*. Proceed. Linnean Soc. New South Wales 1896. — c) On the organ of JAKOBSON and its relation in the *insectivora*. Proc. of the zool. soc. of London Bd. 13, S. 157 u. 347. 1915. — d) The organs of JAKOBSON in *Sphenodon*. Journ. of the Linnean soc. Bd. 194, 29, S. 413. — e) A contribution to the comparative anatomy of the mammalian organ of JAKOBSON. Transact. of the roy. of Edinburgh Bd. 39, S. 251. — f) On the comp. anatomy of the organ of JAKOBSON in *Marsupials*. Proceed. Linnean Soc. New South Wales 1896. — g) On the organ of JAKOBSON in *Hyrax*. Journ. of anat. 1898. S. 708. — BRUNN: a) Die Membrana limitans olfactoria. Zentralbl. f. inn. Med. 1874. — b) Untersuchungen über das Riechepithel. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 11, S. 468. 1875 u. Bd. 17, S. 141. 1879. — c) Zwei mikroskopische Präparate vom Riechepithel eines Hingerichteten. Verhandl. d. anat. Ges. 1889. S. 133—134. — d) Über die Ausbreitung der menschlichen Riechschleimhaut. Naturwiss. Ges. Rostock 1891. — e) Die Nervenendigungen im Riechepithel. Ebenda 1891. 30. Juli. — f) Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der menschlichen Nasenhöhle und die Endigung der Olfactoriusfasern im JAKOBSONschen Organ des *Schafes*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 39, S. 851. 1892. — v. BRUNN: JAKOBSONS organ and the respiratory mechanism of *amphibians*. GEGENBAURS morphol. Jahrb. Bd. 48, S. 157—166. 1914. — BRUNNER: a) Der zentrale Riechapparat beim Menschen. Handb. d. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. von DENKER-KAHLER Bd. 1, S. 136—176. 1925. — b) Beiträge zur Histologie des menschlichen Bulbus olfactorius. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 6, S. 438. 1923. — c) Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. 1923. S. 158. — BULEI: Étude sur les vaisseaux de la muqueuse nasale. Pseudotissu érectile. Thèse Paris 1896. — BURCKHARDT: a) Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von *Triton*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 52, S. 369—403. 1891. — b) Über den Nervus terminalis. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges. Bd. 16. 1906. — BURNE: The anatomy of olfactory organ of teleostean *fishes*. Proc. of the zool. soc. of London 1909. — BURNS: The development of the nose in the spermophile etc. Anat. record Bd. 31, S. 27. 1925. — BURR, H. SAXTON: a) The effects of the removal of the nasal pits in *Amblystoma*. Journ. of comp. neurol. Bd. 30, S. 27. 1913. — b) Some experiments on the transplantation of the olfactory placode in *Amblystoma*. I. An experimentally produced aberrant cranial nerve. Ebenda Bd. 37, Nr. 3, S. 455—479. 1924. — CAJAL, RAMON Y: Nuevas aplicaciones del methodo de GOLGI, terminaciones del nervio olfactorio en la mucosa nasal. Barcelona 1899. — b) Origen y terminación de las fibras nerviosas olfactorias. Gaz. sanit. munic. 1890. — c) Estructura de los bulbos olfactorios de las aves. Gaz. sanit. Barcelona 1890. — d) Textura del lobulo olfactivo accessorio. Trabajos del laborat. de investig. biol. de la univ. Madrid 1901. — f) Histologie du système nerveux de l'homme et des *Vertébrés*. Paris 1911. — CALAMIDA: Terminazioni nervosi delle mucose dei seni nasali. Anat. Anz. Bd. 21, S. 455—461. 1902. — CALLEJA: La region olfactoria del cerebro. Madrid 1893. — CATOIS: a) Notes sur l'histogénèse du bulbe olfactif chez les *Sélaciens*. Bull. de la soc. Linn. normande Bd. 1, S. 79. — b) Recherches histologiques sur les voies olfactives etc. *Téléostéens* et *Sélaciens*. Cpt. rend. de l'ass. p. l'avanc. des sciences Bd. 28, S. 273 u. 515. 1900. — CHIARUGI: Intorno allo sviluppo del nervo olfactivo nei *mammiferi*. Monit. zool. ital. Bd. 5. 1894. u. Arch. ital. de biol. Bd. 15, S. 418—420. 1891. — CISOFF: Zur Kenntnis der Regio olfactoria. Zentralbl. f. inn. Med. 1874. Nr. 44. — CHRISTIE-LINDE: On the cartilago palatina and the organ of JAKOBSON in some *mammals*.

GEGENBAURS morphol. Jahrb. Bd. 48, S. 343—364. 1914. — CITELLI: Zur Frage der Regeneration der Nasenschleimhaut beim Menschen. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. Bd. 14, S. 350. 1903. — COHN: Zur Entwicklungsgeschichte des Geruchsorgans des *Hühnchens*. Arch. f. mikroskop. Anat. 1902. — COLOSANTI: Untersuchungen über die Durchschneidung des Nerv. olfactorius bei *Froschen*. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875. S. 469. — CORDES: Über die schleimige Metamorphose des Epithels der Drüsenausführgänge in die Nasenschleimhaut. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. Bd. 10; S. 23. 1900. — COTRONEI: I processi di inibizione differenziale nella regione olfattoria degli *Anfibi* anuri. Atti d. Reale Accad. dei Lincei, rendiconto Bd. 31, S. 433. 1922. — CSOKOR: Das Geruchsorgan. ELLENBERGERS Handb. d. vergl. mikroskop. Anat. d. Haustiere Bd. 1. 1906. — CUTORF: a) Diffusos sviluppo dell' apparato olfattivo nell' uomo. — b) Ricercha sul nervo terminale degli equidi. Riv. ital. di neuropatol., psichiatr. ed elettroterap. Bd. 12. 1919. — DALCQ: Le nerf terminal. Journ. de neurol. Bd. 20, S. 81—95. 1920. — DELLA VALLE: Contributo alla conoscenza della circolazione sanguinea nella mucosa nasale dei *mammiferi* adulti. Rich. Lab. Anat. nonn. Bd. 8. Roma 1901. — DENIS: Sur le développement de la vésicule olfactive de *Vespertilio murinus*. Cpt. rend. de l'assoc. anat. Montpellier 1902. S. 158. — DEVRES: Notes on the ganglion vomero-nasale. Proc. of the sect. of science, kon. acad. van wetensch. Bd. 7. — DIEULAFÉ: Les fosses nasales des *Vertebrés*. Journ. de l'Anat. et Physiol. Bd. 40, 41. 1904/05. — DIRCKNICK-HOHNENFELD: Experimentelle Untersuchungen über den Bau der Regio olfactoria. Nord. med. Arkiv Bd. 15. — DISSE: a) Über Epithelknospen in der Regio olfactoria der *Säuger*. Nachr. v. d. Kgl. Ges. d. Wiss., Göttingen 1894 u. Anat. Hefte Bd. 6, 6 S. 1895. — b) Über die erste Entwicklung des Riechnerven. Marburg. Sitzungsber. 1897. Nr. 7 u. Anat. Hefte Bd. 9, S. 257 bis 299. 1897. (*Huhn*.) — c) Riechschleimhaut und Riechnerv bei den *Wirbeltieren*. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Bd. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 10, S. 488 bis 495. 1900. Darin Bibliographie, auch Bd. 11. 1901. — DIXON: The senses of *snakes*. Verhandl. d. internat. zool. Kongr. Berlin 1901. — DÖLLEN: Ursprung und Zentren des Nerv. terminalis. Monatsschr. f. Psychiatrie u. Neurol. Bd. 26, S. 10. 1909. — DOGIEL: a) Über die Drüsen der Regio olfactoria. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 26, S. 50—60. 1886. — b) Über den Bau des Geruchsorgans bei ganoiden *Knochenfischen* und *Amphibien*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 29, S. 74—139. 1887 u. Biol. Zentralbl. Bd. 6, S. 428. 1886. — DUCCHESCHI: Zone olfactive cérébrale et centre respiratoire bulbaire. Arch. ital. de biol. Bd. 53. 1910. — DUVAL et GARNAULT: L'organe de JAKOBSON des *chiroptères*. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 22 juin 1895. — v. EBNER: KÖLLIKERS Handbuch der Gewebelehre Bd. 3. 1903. — ECKART: Das Geruchsorgan einiger ceylonischer *Eidechsen* (*Agamiden*). Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 58, S. 271. — EDINGER: Über die dem Oralsinne dienenden Apparate im Gehirne der *Säugetiere*. Dtsch. Zeitschr. f. Nervenheilk. Bd. 16, S. 151. 1909. — EHLICH: Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Dtsch. med. Wochenschr. 1888. Nr. 4. — EXNER: a) Untersuchungen über die Riechschleimhaut des *Frosches*. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Bd. 63. 1870; Bd. 65. 1872. — b) Fortgesetzte Studien über die Endigungsweise des Riechnerven. Ebenda Bd. 76. 1877. — FAHRENHOLZ: Über die Entwicklung des Gesichts und der Nase bei der *Geburtshelferkröte* (*Alytes obstetricans*). Morphol. Jahrb. Bd. 54, S. 421—503. 1925. — FAÑANAS: a) Nota preventiva sobre el aparato reticular de GOLGI en el embrión del *pollo*. Trabajos del laborat. de investig. biol. de la univ. de Madrid Bd. 10. 1912. — b) El aparato endocelular de GOLGI de la mucosa e bulbo olfactorios. Ebenda Bd. 10, S. 253. 1912. — FAVARO: a) Nervo terminale regione etmoidale mediana nell' uomo. Arch. ital. di anat. e di embriol. Bd. 18, S. 227—269. 1921. — b) Sul decorso periferico del nervo terminale nel uomo. Atti e mem. d. accad. d. scienze Padova Bd. 34, S. 163. 1918. — FELISCH: Beiträge zur Histologie der Schleimhäute in den Lufthöhlen des *Pferdekopfes*. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. Bd. 4. 1878. — FISCHER: Beitrag zur Kenntnis der Nasenhöhle und des Tränenanganges der *Amphisbaeniden*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 55, S. 441. 1900. — FINDLAY: Research into the histological structure of the olfactory organ. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 28, S. 387—400. 1894. — FLEISCHER: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des JAKOBSONSchen Organes und zur Anatomie der Nase. Sitzungsber. d. Phys.-med. Soc. Erlangen 1877. — FRANKL-HOCHWART: Handb. v. NOTNAGEL, Geruch und Geschmacksinn. — FRETZ: Die Nase der *Primates*. Morph. Jahrb. Bd. 48, S. 239. 1914 und Bd. 45, S. 557. — GANIN: Einige Tatsachen zur Frage nach dem JAKOBSONSchen Organ bei *Vögeln*. Zool. Anz. Bd. 13, S. 336. 1890. — GASTRALDI: Nove ricerche sopra la terminazione del nervo olfattorio. Ac. r. sc. Torino 1856. — GASTEN: Beiträge zur Physiologie der marklosen Nerven. Jena 1903. — GAVRILENKO: Die Entwicklung des Geruchsorgans bei *Salmo alar*. Zur Stammesentwicklung des JAKOBSONSchen Organes. Anat. Anz. Bd. 36, S. 411. 1910. — GENTZMER: Untersuchungen über die Sinneswahrnehmungen des neugeborenen Menschen. Halle 1873. — GIACOMINI: Ricerche sul nervo terminale nei equidi. Riv. ital.

di neuropatol., psichiatr. ed elettroterap. Bd. 12 und Sullo sviluppo dell' organo di JAKOBSON etc. in *Muletia novemcincta*. Bull. delle scienze med. Bd. 84, S. 580. — GÖRKE: Beiträge zur Kenntnis der Drüsen in der Nasenschleimhaut. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 50, 547—562. 1897. — GRASSI und CASTRONOVO: Beiträge zur Kenntnis des Geruchsorgans des Hundes. Ebenda Bd. 34, S. 358—390. 1889. — GRATIOLET: Recherches sur l'organe de JAKOBSON. Thèse de Paris 1845. — GROSSER: a) Glandula nasalis lateralis. Anat. Anz. Bd. 43, S. 172—193. 1913. — b) Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen *Chiropteren*. Morphol. Jahrb. Bd. 29, S. 1—77. 1902. — GUERRINI: Su gli elementi elastici delle vie respiratorie superiore. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 15. 1898. — HARVEY: Note on JAKOBSONS organ. Quart. Journ. of Microscop. science Bd. 22. 1882. — HENNING: Der Geruch. 2. Aufl. Leipzig 1923. — HERRICK: a) The nervus terminalis in the frog. Journ. of comp. neurol. Bd. 19, S. 175. 1909. — b) The cerebrum and olfactories of the opossum. Ebenda Bd. 2, S. 1—20. 1892. — c) The connection of the vomero-nasal nerve, accessory olfactory bulb etc. Ebenda Bd. 33, S. 213—230. 1921. — d) On the phylogenetic differentiation of the organ of smell and taste. Journ. of comp. neurol. Bd. 19, S. 157. 1908. — HERZFELD: Über das JAKOBSONSche Organ des Menschen und der Säugetiere. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 3, S. 551—574. 1889. — HINSBERG: a) Entwicklung der Nasenhöhle bei den *Amphibien*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 58, S. 411—482. 1901. — b) Die Entwicklung der Nasenhöhle bei den *Amphibien*. Ebenda Bd. 60, S. 369—385. 1902. — HIEZL: *Salamandra atra*. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 45. — HOCHSTETTER: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Gehirns. Bd. 1. Wien 1919. — HOFFMANN: Über die Membrana olfactoria. Inaug.-Diss. Amsterdam 1867. — HOLM: a) Some notes on the olfactory organ of *Torpedo*. Anat. Anz. Bd. 10. 1895. — b) The development of the olfactory organ in teleosts. Morphol. Jahrb. Bd. 21. 1894. — HOPKINS: The olfactory receptors in vertebrates. Journ. of comp. neurol. Bd. 41, S. 253—289. 1926. — HOWES: On the probable existence of a JAKOBSONS organ among the *Crocodylia*. Proc. zool. soc. London 1891. S. 148. — HUBER und GUILD: Observations on the peripheral distribution of the nervus terminalis in mammalia. Anat. record Bd. 7, S. 253—272. 1913. — IWAKIN: Bau der Basalmembranen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 75. 1925. — JAGODOVSKI: Zur Frage nach der Endigung des Geruchsnerven bei den Knochenfischen. Anat. Anz. Bd. 19, S. 257—267. 1901. — JAKOBSON: a) Description anat. d'un organe observé dans les *Mammifères*. Ann. du mus. d'histoire nat. Paris Bd. 18, S. 412. 1811. — b) Anatomik Beskrivels over et nyt Organ i *Huusdyrenes*. Vet. selsk. skrifter Bd. 2, S. 209. 1813. — JOHNSTON: a) Nerv. terminalis in *Reptiles* and *Mammals*. Journ. of comp. neurol. Bd. 23, S. 97—120. 1913. — b) The nerv. terminalis in man and mammals. Anat. record Bd. 8, S. 185. 1914. — JUNGENSEN: Bidrag til kundskaben om det JAKOBSONSke organ hos *Hervelddyrene*. Indbydelseskrift til de offentlige examiner i Metropolitanskolen. Kjøbenhavn 1881. — KALLUS: Geruchsorgan und Geschmacksorgan. BARDELEBENS Handb. d. Anat. d. Menschen 1905. S. 115—230. — KAMON: Über die Geruchsknospen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 64, S. 653—664. 1904. — KANGRO: Über die Entwicklung und den Bau der STENOSchen Nasendrüse. Dorpat 1884. Vet. Vestnik Charkow Bd. 9. 1891. — KAPPERS: Vergleichende Anatomie des Nervensystems der *Wirbeltiere* und des Menschen. Haarlem 1921. 2 Bde. — KATHARINER: Die Nase der im Wasser lebenden *Schlangen* als Luftweg und Geruchsorgan. Zool. Jahrb. Bd. 13, S. 415—442. 1900. — KAUFMANN: Über die Bedeutung der Riech- und Epithelzellen der Regio olfactoria. Mitt. a. d. embriol. Inst. d. Univ. Wien 1887. H. 2. — KERKHOFF: Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Funktion des JAKOBSONSchen Organs. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forschung Bd. 1, S. 621—638. 1924. — KEY und RETZIUS: Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes Bd. 1, S. 217. Stockholm 1875. — KLEIN: a) Contributions to the minute anatomy of the nasal mucous membrane. Quart. Journ. of Microscop. science Bd. 21, S. 98. 1881. — b) A further contribution to the minute anatomy of the organ of JAKOBSON in the *guinea-pig*. Ebenda Bd. 21, S. 219. 1881. — c) The organ of JAKOBSON in the *rabbit*. Ebenda Bd. 22, S. 549. 1881. — d) The organ of JAKOBSON in the *dog*. Ebenda Bd. 22, S. 239 bis 310. 1882. — KÖLLIKER: a) Über das JAKOBSONSche Organ des Menschen. Grat.-Schr. Würzburg an RINNEKER. Leipzig 1877. — b) Der Lobus olfactorius und die Nervi olfactorii bei jungen menschlichen Embryonen. Sitzungsber. d. phys.-med. Ges. Würzburg. 1887. — c) Über die Entwicklung der Geruchsorgane beim Menschen und *Hühnchen*. Würzburg. med. Zeit. Bd. 1. 1860. — KOLMER, W.: a) Zur Kenntnis der Riechepithelien. Anat. Anz. Bd. 30, S. 513—517. 1907. — b) Über Strukturen im Epithel der Sinnesorgane. Ebenda Bd. 36, S. 281—299. 1910. — c) Über die Regio olfactoria des Menschen. (Physiol. Inst., Univ. Wien.) Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Jg. 58, H. 7, S. 626—633. 1924. — KRAUSE, E.: Die Regio olfactoria des *Schafes*. Diss. Rostock 1881. — KRAUSE, F.: Exstirpation des G. Gasseri und Geruchsempfindung

Münch. med. Wochenschr. 1895. — KRAUSE, R.: Vergleichende Anatomie der *Wirbeltiere* in Einzeldarstellungen. Berlin: De Gruyter 1921. 4 Bde. — KRAUSE, W. — KRONER: Über die Sinnesempfindungen der Neugeborenen. Breslauer ärztl. Zeitschr. Bd. 4. 1882. — KUPFFER: Über Monorhinie und Amphirhinie. Sitzungsber. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. München 1894. — KUSSMAUL: Untersuchungen über das Seelenleben des neugeborenen Menschen. Leipzig 1859. — LAFITE-DUPONT et SÉKOULITCH: Origine éthmoïdale des cavités accessoires des fosses nasales. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 91, Nr. 34, S. 1211—1213. 1924. — LARSELL: Studies on the Nervus terminalis: *Mammals*. Journ. of comp. neurol. Bd. 30, S. 1—68. 1919 und *Turtle*. Ebenda S. 423—444. — LEHNER: Das Mastzellenproblem und die Metachomasiefrage. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Ab. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 25, S. 67—184. 1924. — LÉNHOSSER: Die Nervenursprünge und Endigungen im JAKOBSONSchen Organ des *Kaninchens*. Anat. Anz. Bd. 7, S. 628. 1892. — b) Beiträge zur Histologie des Nervensystems und der Sinnesorgane 1894. — LEVY: Sur les cellules de soutien de la mouqueuse olfactive. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 61, S. 243. 1907. — LEYDIG: a) Lehrbuch der Histologie des Menschen und der *Tiere*. 1857. — b) Die in Deutschland lebenden Arten der *Saurier*. Tübingen 1872. — c) Zur Kenntnis der Sinnesorgane der *Schlangen*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 8, S. 317—357. 1872. — d) Zirbel und JAKOBSONSches Organ einiger *Reptilien*. Ebenda Bd. 50, S. 385. 1897. — LOCY: a) New-facts regarding the development of the olfactory nerve. Anat. Anz. Bd. 16, S. 273—290. 1899. — b) On a newly recognized nerve connected with the forebrain of *selachia*. Ebenda Bd. 26, S. 33—36. 111—123. 1905. — LUBAN, S.: Über eigentümliche Vorgänge in den Flimmerzellen des menschlichen Uteruskörpers. Anat. Hefte 1921. — LUBOSCH: a) Die Entwicklung und Metamorphose des Geruchsorgans von *Petromyzon* und seine Bedeutung für die vergleichende Anatomie des Geruchsorgans. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 40, S. 95. 1905. — b) Die erste Anlage des Geruchsorgans bei *Ammocoetes* und ihre Beziehung zum Neuroporus. GEGENBAUERS morphol. Jahrb. Bd. 29, S. 402—414. 1902. — LUNA: Ricerche sperimentali sulla morfologia del organo dell' olfatto negli *amphibi*. Arch. ital. di anat. e di embriol. Bd. 14, S. 609—628. 1915. — LUSCHKA: Das Epithelium der Riechschleimhaut des Menschen. Zentralbl. f. Med. 1864. — LUSTIG: a) Die Degeneration des Epithels der Riechschleimhaut des *Kaninchens* nach Zerstörung der Riechlappen desselben. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Bd. 89, S. 119—133. 1884. — b) Les cellules épithéliales de la région olfactive des embryons. Arch. ital. de biol. Bd. 10, S. 123—132. 1888. — MAC COTTER: a) The vomero-nasal apparatus in *Chrysemys punctata* and *Rana catesbeiana*. Anat. record Bd. 13. 1917. — b) The connection of the vomero-nasal nerve with the accessory olfactory bulb in the *Opossum* and other *mammals*. Ebenda Bd. 6, S. 299. 1912. — c) The nervus terminalis in the adults dog and cat. Journ. of comp. neurol. Bd. 23. 1913. — d) Distribution of nervus terminalis in man. Anat. record Bd. 9, S. 107. 1915. — e) A note on the course and distribution of the nervus terminalis in man. Ebenda Bd. 9, S. 243. 1915. — MAC KIBBEN: The nervus terminalis in urodele *amphibia*. Journ. comp. neurol. Bd. 2, S. 261—310. 1911. — b) Ganglion cells of the nervus terminalis in the *dog-fish* (*Mustelus canis*). Journ. of comp. neurol. Bd. 24, S. 437. 1914. — MADRID-MORENO: Über die morphologische Bedeutung der Endknospen in der Riechschleimhaut der *Knochenfische*. Biol. Zentralbl. Bd. 6. 1886. — MANGAKIS: a) L'organe de JAKOBSON chez l'homme accompli. La Grèce méd. 1901. — b) Ein Fall von JAKOBSONSchem Organ beim Erwachsenen. Anat. Anz. Bd. 21, S. 106. 1902. — MANOUELIAN: Les fibres centrifuges du bulbe olfactive et les neurones olfactifs centraux. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 51, S. 583. 1899. — MARSHALL: The morphology of the *vertebrate* olfactory organ. Quart. Journ. of microscop. science Bd. 19. 1879. — MARTIN: Note on the structure of the olfactory mucous membrane. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 8, S. 39—44. 1873. — MARTUSCELLI: L'organo di JACOBSON considerato come organo olfativo. Boll. d. malatt. dell' orecchio, della gola e del naso Bd. 20, S. 265. — MARTUSCELLI, G. e LETIZIA, SCIPIONE: Sulla fina struttura dell' organo nell' olfatto sui *mammiferi*. Ricerche di istologia comparata. Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 35, H. 3, S. 191—199. 1924. — MATTES: Das Geruchsvermögen von *Triton* beim Aufenthalt unter Wasser. Zeitschr. f. vergl. Physiol. Bd. 1, S. 57—83 und S. 590—606. 1924. — MEEK: On the occurrence of JAKOBSONS organ etc. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 27. — MERKEL: Über das JAKOBSONSche Organ der Erwachsenen und die Papilla palatina. Anat. Hefte Bd. 1, S. 215—252. 1892. — MEYER: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Histologie der lateralen Nasendrüse. Zürich 1903. — MIHALKOWITCS: a) Nasenhöhle und JAKOBSONSches Organ, eine biologische Studie. Anat. Hefte Bd. 11, S. 1—108. 1899. — b) Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Nase und ihrer Nebenhöhlen. HEYMANS Handbuch der Pharyngol. Bd. 3. 1900. — MOCCHI: Alterazioni prodotte nella macula luteae nel organo di JAKOBSON del' coniglio mediante la distruzione dei bulbi olfattivi per vedere sequest' organo è in rapporto col senso del odorato. Arch. ital. di laringol. Bd. 23, S. 57. — DE MOOR: Sur les neurones

olfactives. Bull. de la soc. roy. de Bruxelles 1898. — MORILL: Innervation of the olfactory epithelium. Journ. of comp. neurol. Bd. 8, S. 180. 1898. — MURALT: Zur Kenntnis des Geruchsorganes bei menschlicher Hemicephalie. Neurol. Zentralbl. Bd. 20, S. 51. 1901. — OKAJAMA: Zur Anatomie des Geruchsorganes von *Cryptobranchus japonicus*. Anat. Anz. Bd. 29, S. 641. 1906. — OSAWA: Beiträge zur Lehre von den Sinnesorganen der *Hatteria punctata*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 52, S. 268—366. 1898. — PARKER: Smell, taste and allied senses in the vertebrates. London: Lippincott 1922. — PASCHUTIN: Über den Bau der Schleimhaut der Regio olfactoria des *Frosches*. Ber. d. k. sächs. Ges. d. Wiss., math.-phys. Kl. 1873. — PAULET: a) L'étude de l'organe de JAKOBSON chez l'embryon humain. Bibl. anat. Bd. 17, S. 53. — b) Demonstration des fosses nasales de l'organe de JAKOBSON etc. chez un embryon humain de 13 mm. Cpt. rend. de l'assoc. anat. de Nancy 1909. — c) Kopf und bucconasale Bildungen eines menschlichen Embryo von 14,7 mm Scheitel-Steißlänge. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 76, S. 658. 1911. — PAULSEN: a) Über die Drüsen der Nasenschleimhaut, besonders die BOWMANSchen Drüsen. Ebenda Bd. 26, S. 307—320. 1886. — b) Über die Schleimhäute, besonders die Drüsen der Oberkieferhöhle. Ebenda Bd. 32. 1888. — PETER: a) Entwicklung des Geruchsorganes und des JAKOBSONSchen Organs in der Reihe der *Wirbeltiere*. HERTWIGS Handb. d. Entwicklungsgesch. Bd. 2. 1902. — b) Atlas der Entwicklung des Gesichtes und der Nasenhöhle. Jena 1903. — c) Die Tuba Eustachiana des *Pferdes* usw. Verhandl. d. Ges. dtsch. Naturforsch. u. Ärzte, 73. Vers. 1901. S. 610. — c) Anlage und Homologie der Muscheln des Menschen und der *Säugetiere*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 60, S. 339. 1902 u. Handb. d. Laryngol. von DENKER-KAHLER 1925. S. 95—135. 1925. — PIANA: Contribuzione alla conoscenza della struttura e della funzione del organo di JAKOBSON. Rendicont. d. scienze accad. Bologna 1879 und Monitore zool. ital. S. 44—47. 1891. — PIETRANTONI: Il tessuto e la lamina basale della mucosa nasale. Arch. ital. di anat. e di embriol. Bd. 22, S. 283. 1925. — PINKUS: Über einen noch nicht beschriebenen Hirnnerven des *Protopterus annectens*. Anat. Anz. Bd. 9, S. 562—566. 1894. — PLATE: Allgemeine Zoologie. II. Die Sinnesorgane der *Tiere* 1924. S. 290—359. — POGOIEFF: Über die feinere Struktur des Geruchsorganes der *Neunaugen*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 31, S. 1—75. 1888. — POLI: Sur la distribution des tissus adénoïdes dans la muqueuse nasale. Arch. internat. de laryngol., otol.-rhinol. et broncho-oesophagoscopie 1905. — PORFIDIA: Nuove ricerche istologiche e sperimentali sull'organo di JAKOBSON nei *mammiferi*. — PREVOST: Atrophie des nerfs olfactifs chez les vieillards. Gaz. méd. de Paris 1866. — PREYER: Die Seele des Kindes. Leipzig 1912. S. 75ff. — PROSKAUER: Chromophore Zellen in der Nasenschleimhaut. Berlin. klin. Wochenschr. 1914. — RABAUD: Les fosses olfactives des cyclopes. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 53, S. 140. — RANGÉ: Anatomie microscop. de l'organe de JAKOBSON chez le *bœuf* et chez le *mouton*. Rev. internat. de rhinol. Paris 1893 und 1894. — READ: a) A contribution to the knowledge of the olfactory apparatus, in *dog, cat* and man. Americ. Journ. of anat. Bd. 8, S. 17—48. 1908. — b) The true relation of the olfactory nerves in man, *cat* and *dog*. Anat. record Bd. 2, S. 107. 1908. — REESE: The nasal passages of the *Florida alligator*. Proc. of the acad. of natural sciences of Philadelphia. — RETZIUS: a) Die Endigungsweise des Riechnerven. Biol. Unters. Bd. 3. 1892. — b) Über die sensiblen Nervenendigungen in den Epithelien. Zur Kenntnis der Nervenendigungen in der Riechschleimhaut. Ebenda Bd. 4. 1892. — c) Die Riechzellen der *Ophidier* in der Riechschleimhaut und im JAKOBSONSchen Organ. Ebenda Bd. 6. 1895. — d) Das Riechepithel der *Cyclostomen*. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880. S. 9—14. — RIESE: Über Riechhirnmangel. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiatrie Bd. 68, S. 303. — RÖSE: a) Über das rudimentäre JAKOBSONSche Organ der *Krokodile* und der Menschen. Anat. Anz. Bd. 8, S. 458. 1893. — b) Das JAKOBSONSche Organ von *Wombat* und *Opossum*. Ebenda S. 766. — ROLLET: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 74, S. 383. 1899. — ROSENTHAL: Über das von JAKOBSON in der Nasenhöhle entdeckte Organ. Zeitschr. f. Physiol. Bd. 2, S. 289. 1827. — ROSSI: a) Alcune considerazioni sul lavoro di DISSE: „Über die erste Entwicklung des Riechnerven“. Ann. di fac. med. di Perugia Bd. 11. — b) Contributo alla conoscenza delle terminazioni nervose nella mucosa olfattiva dei *mammiferi*. Monit. zool. ital. Bd. 6. 1895. — RUBASCHKIN: Über die Beziehungen des Nervus trigeminus zur Riechschleimhaut. Anat. Anz. Bd. 22, S. 407—415. — RUGANI: a) Sulla distribuzione del tessuto elastico nella mucosa nasale etc. Monit. zool. ital. Bd. 1, S. 15. 1904. — b) Studio istologico comparativo della mucosa delle cavità nasali e accessorie. 7. congr. ital. d'otol. u. Arch. ital. de biol. Bd. 2, S. 413—424. 1904; Bd. 5. 1906. — SAHLSTEDT: Beiträge zur Kenntnis des Geruchsmechanismus bei markkromatischen *Säugetieren*. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. 28, S. 1—12. 1912. — SAND: Die Embryonalentwicklung des Geruchsorganes bei *Spinax niger*. Biol. Zentralbl. Bd. 24. 1904. — SAPPÉY: Handb. d. topographischen Anatomie. Braunschweig 1885—1890. — SCHACHTSCHABEL: Der Nervus facialis und trigeminus. Leipzig 1908. — SCHIEFFERDECKER: a) Untersuchung der menschlichen Nasen-

schleimhaut. Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk. Bonn 1896. — b) Histologie der Schleimhaut der Nase und ihrer Nebenhöhlen. In HEYMANNS Handb. d. Laryngol. u. Rhinol. Bd. 3, S. 125—141. Wien 1900. — SCHIFF: MOLESCHOTT'S Untersuchungen Bd. 6, S. 254—424. 1859. — SCHMIDT: Postembryonales Weiterbestehen des JAKOBSONSchen Organs. Anat. Hefte Bd. 6. 1896. — SCHMINCKE: Zur Kenntnis der Drüsen der menschlichen Regio respiratoria. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 61, S. 231. 1903. — SCHÖNEMANN: Der architektonische Aufbau des Siebbeinlabyrinths. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3. 1922. — SCHUHMACHER: Histologie der Luftwege und der Mundhöhle. Handb. d. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. von DENKER-KAHLER Bd. 1, S. 277. 1925 (Neueste Literaturzusammenstellung!) — SCHULTZE, M.: a) Die Endigungsgeilde der Geruchsnerven und die Epithelialgebilde der Nasenschleimhaut. Monatsber. d. Berlin. Akad. 1856. November. — b) Abh. d. naturforsch. Ges. Halle Bd. 7. 1862. — c) Das Epithelium der Riechschleimhaut des Menschen. Zentralbl. f. inn. Med. 1864. — SCHWALBE: Ebenda 1869. — SCHWARTZ: Handb. der Ohrenheilkunde. — SCHWIND: Über den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane. München 1888. — SCHWINK: Beiträge zur Entwicklung des Organon Jakobsoni. München 1888. — SEYDEL: a) Über die Nasenhöhle und das JAKOBSONSche Organ der *Amphibien*. GEGENBAURS morphol. Jahrb. Bd. 23, S. 453. 1895. — b) Über Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendach von *Echidna* nebst Beiträgen zur Morphologie der peripheren Geruchsorgane und des Gaumens der *Wirbeltiere*. SEMONS zool. Forschungsreise. Jenaer Denkschr. 3, 2. 1. 1899. S. 445. — c) Über die Nasenhöhle und das JAKOBSONSche Organ der *Land- und Sumpfschildkröte*. Festschr. für GEGENBAUER 1896. — SHELDON: a) The nervus terminalis in the *carp*. Journ. of comp. neurol. Bd. 19, S. 177—340. 1909. — b) The sense of smell in *fishes*. Journ. of exp. zool. Bd. 10, S. 51—62. — SHELDON and BROOKOVER: The nervus terminalis in *Teleosts*. Baltimore meet. of the assoc. of Americ. anat. 1909 und Anat. record Bd. 3, Nr. 4. — SIDKY: Recherches anatomo-microscopiques sur la muqueuse olfactive. Thèse Paris 1877. — SLUITER: Das JAKOBSONSche Organ von *Crocodylus porosus*. Anat. Anz. Bd. 7, S. 540. 1892. — SMITH: a) JAKOBSONS organ and the olfactory bulb in *Ornithorhynchus*. Anat. Anz. Bd. 11. 1895. — b) The tuberculum olfactorium. Ebenda Bd. 34, S. 200. 1900. — SÖLGER: Untersuchungen über die Nebenhöhle des Geruchsorgans von *Gasterosteus aculeatus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57, S. 186. 1894. — SSISSOW: Zur Kenntnis der Regio olfactoria. Zentralbl. f. med. Wiss. Bd. 12, Nr. 44. 1874. — STANNIUS: Handb. d. Anatomie der *Wirbeltiere*. Berlin 1854. — STEWARD: On the origin of the ganglioncells of the nervus terminalis of the *albino rat*. Journ. of comp. neurol. Bd. 32, S. 99. 1920. — SUCHANNEK: a) Beiträge zur feineren normalen Anatomie des menschlichen Geruchsorganes. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 36, S. 375—403. 1890. — b) Beitrag zur Frage der Spezifität der Zellen der *tierischen* und menschlichen Riechschleimhaut. Anat. Anz. Bd. 6, S. 201—205. 1891. — c) Differentialdiagnostische Merkmale zur Unterscheidung zwischen normalem und pathologischem Riechepithel resp. respiratorischem Flimmerepithel. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 22. 1891. — d) Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie der Nasenschleimhaut. Anat. Anz. Bd. 7, S. 55—59. 1892. — e) Zur mikroskopischen Anatomie der menschlichen Nasenhöhle, speziell der Riechschleimhaut. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 24, S. 93. 1893. SUND: Die Entwicklung des Geruchsorgans bei *Spinax niger*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 22, S. 157. — SYMINGTON: a) On the nose, the organ of JAKOBSON etc. in the *Ornithorhynchus*. Proc. zool. soc. London 1891. S. 575. — b) On the organ of JAKOBSON in the *Kangaroo* and *Rock Wallaby* (*Macropus giganteus* and *Petrogale penicillata*). Journ. of anat. and phys. Bd. 26. S. 371—374. — SZÜTS: Beiträge zur Abhängigkeit der Regeneration vom Zentralnervensystem. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 38, S. 540. 1914. — TOURNEUX: Notes sur la muqueuse de la tache olfactive chez l'homme. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 4, S. 186. — ULLMANN: Über Beziehungen des Riechvermögens zum Kehlkopf, zugleich ein Beitrag zur Physiologie des Riechaktes. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 6, S. 570. 1923. — TREFAKOFF: Die Sinnesorgane des *Flußneunauges*. Odessa 1916. 350 S. (Ausführlich russisch.) — TROLLARD: Note sur le bulbe et les nerfs olfactifs. Journ. d'anat. et de physiol. Bd. 38, S. 555 und Arch. de neurol. Bd. 20, S. 335—355. 1890. — VAN DER STRICHT: a) Le neuroépithélium olfactif et ses parties constituantes superficielles. Cpt. rend. de l'ass. nat., 11. réunion 1909. S. 30—33. — b) Le neuroépithélium olfactif et la membrane limitante interne. Mém. cour. de l'acad. roy. de Belgique Bd. 20, S. 3—45. 1909. — VAN GEUCHTEN: a) Contribution à l'étude de la muqueuse olfactive chez les *Mammifères*. Cellule Bd. 6, S. 395 bis 407. 1891 u. Bd. 7. 1892. — b) Contributions à l'étude des voies olfactives. Neuraxe Bd. 6. 1902. — VERESS: Über die Reizung des Riechorgans durch direkte Einwirkung riechender Flüssigkeiten. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 95, S. 368—408. — VIOLET: a) De l'absence des vaisseaux dans l'épithélium de la muqueuse olfactive du *co-baye*. Bull. et mém. de la soc. anat. de Paris Bd. 76, S. 153. 1901. — b) Les glandes



de la muqueuse nasale. Rev. de laryngol., d'otol. et de rhinol. Bd. 31. 1910. — VON WILHE: Über die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorgans der *Wirbeltiere*. Zool. Anz. Bd. 9. 1886. — WALDEYER: Über die Riechschleimhaut des Menschen. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenkrankh. Bd. 15. 1884. — WALDSCHMIDT: Beitrag zur Anatomie des Zentralnervensystems und des Geruchsorgans von *Polypterus bichir*. Anat. Anz. Bd. 2. 1887. — WEISSEFELDER: a) Régénération des lobes olfactives et des hémisphères cérébraux chez les *batraciens* urodèles. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 91. S. 543. 1924. — b) Gleicher Titel. Thèse Genève 1924. — WIEDERSHEIM: Die Stammesentwicklung des JAKOBSONSchen Organs. 54. Verh. d. Vers. d. Naturf. u. Ärzte, Salzburg 1881. — b) Lehrbuch der vergleichenden Anatomie 4. Aufl. 1898. — c) Das Geruchsorgan der *Tetradonten* etc. Festschr. f. KÖLLIKER. Leipzig: Engelmann 1887. — WILDER: Die Nasengegend von *Menopoma alleghaniense* und *Amphiuma tridactylum*. Zool. Jahrb. Bd. 5, S. 155. — WRIGHT-RAMSAY: On the organ of JAKOBSON in *Ophidia*. Zool. Anz. Bd. 4, S. 144. 1893. — ZARNIKO: Über intraepitheliale Drüsen der Nasenschleimhaut. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 45, S. 211. — ZUCKERKANDL: a) Das JAKOBSONSche Organ. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 13, S. 801. 1910. — b) Über die Wechselbeziehungen in der Ausbildung des JAKOBSONSchen Organs und des Riechlappens nebst Bemerkungen über das JAKOBSONSche Organ der *Amphibien*. Anat. Hefte S. 1. 1910. — c) Über die Nasenmuschel der *Monotremen*. Anat. Anz. Bd. 21, S. 386. 1902. — d) Über den Zirkulationsapparat der Nasenschleimhaut. Denkschriften d. k. Akad. d. Wiss. Wien Bd. 49, math.-naturw. Kl. S. 1—32. 1884. — e) Das periphere Geruchsorgan der *Säugetiere*. Stuttgart 1887. — ZWAARDEMAKER: Physiologie des Geruches 1895. S. 157 und Handb. von DENKER-KAHLER 1926. — ZWILLINGER: Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. Bd. 28, S. 271. 1914. (Lymphbahnen.)

# E. Gehörorgan<sup>1)</sup>.

Von

WALTER KOLMER

Wien.

Mit 166 Abbildungen.

## I. Das äußere Ohr.

### 1. Die Ohrmuschel.

Das äußere Ohr ist ein Teil der allgemeinen Hautdecke und demgemäß von einer Haut überzogen, die mit den benachbarten Gesichtspartien ungefähr den gleichen Typus aufweist und wenig Besonderheiten bietet. Es sind an ihr bei den jugendlichen Individuen zahlreiche feinste Lanugohärchen vorhanden, welche auch von kleinen Haarbalgdrüsen begleitet sind, Schweißdrüsen sind sehr spärlich entwickelt. Im höheren Alter treten besonders beim männlichen Geschlecht an verschiedenen Stellen der Muschel, vor allem am dorsalen Rand und am Anthelix gröbere Terminalhaare, stellenweise selbst in Büscheln, auf, deren Bau sich nicht wesentlich von dem der Kopfhaare unterscheidet.

Der elastische Knorpel des äußeren Gehörganges und die mit ihm verbundene Haut läßt sich dehnen und etwas strecken.

Die Knorpelplatte der Ohrmuschel besteht aus sehr zellreichem elastischem Knorpelgewebe, das zwar im allgemeinen nicht verkalkt, aber im Alter doch gelegentlich verkalken und verknöchern kann, die großen meist ovalen Knorpelzellen sind in der Mitte mit ihren Längsachsen vorwiegend senkrecht zur Oberfläche in der Nähe des Perichondriums parallel zu ihr gerichtet. Die feinen elastischen Fasern bilden ein vielverzweigtes Netzwerk, das die Knorpelzellen einzeln oder in Gruppen wie Kapseln umschließt und von den reichlich entwickelten Netzen der interterritorialen Substanz trennt. An der Oberfläche strahlen sie in das an elastischen Fasern reiche Perichondrium ein, welchem Überzug der Ohrknorpel seine große Biegsamkeit verdankt. Im Bereiche der Crista conchae an der Rückseite der Ohrmuschel dringen vereinzelt capilläre Blutgefäße in Lücken des sonst gefäßlosen Knorpels ein, welche mit zell- und faserarmer, weicher homogener Grundsubstanz erfüllt sind. Man findet auch bei Embryonen und Neugeborenen Capillaren in den Knorpel selbst eindringen (KESSEL 1872). (Zitiert nach ECKERT-MÖBIUS 1924.) Gelegentlich finden sich am Helixrande, wo Gefäße häufiger hindurchtreten, kleine Knorpelstückchen abgespalten (TATAROFF 1887). (Im übrigen sei auf den Abschnitt Knorpel verwiesen, Bd. II, 2. Hälfte dieses Handbuchs.)

Die Schweißdrüsen sind im Bereich der Ohrmuschel klein, spärlich und oberflächlich gelegen. Nach SCHWARTZE (1892) kommen sie nur an vereinzelter Stellen vor, so an der Eminentia scaphae, der lateralen Fläche des Antitragus, am Ohrläppchen, am vorderen Abhange des unteren Anthelix, an der medialen Fläche des Tragus und an der Incisura trago-helicina.

---

<sup>1)</sup> Abgeschlossen am 15. Juni 1926.

## 2. Der äußere Gehörgang.

Der äußere Gehörgang ist in der Regel kreisrund, doch kann er auch einen bohnen- oder nierenförmigen Querschnitt in einzelnen Fällen besitzen.

Die Fortsetzung des Integuments bildet die Auskleidung des äußeren Gehörganges, Meatus acusticus externus. Hier sind nur zarte Härchen nach Art der Lanugohaare ausgebildet, die, da sie auch als Schutzmittel gegen eindringende Parasiten und Insekten überhaupt dienen, stets vorhanden sind und im Alter ebenfalls häufig etwas stärker entwickelt sind, wie an der Ohrmuschel (vgl. LUNGHETTI l. c.).

Die Drüsen des äußeren Gehörganges stellen einen besonderen Typus von Drüsen dar, der sich im Bau enge an die apokrinen Schweißdrüsen anschließt. Diese Ohrenschmalzdrüsen, Glandulae ceruminales, sind weite Schlauch-

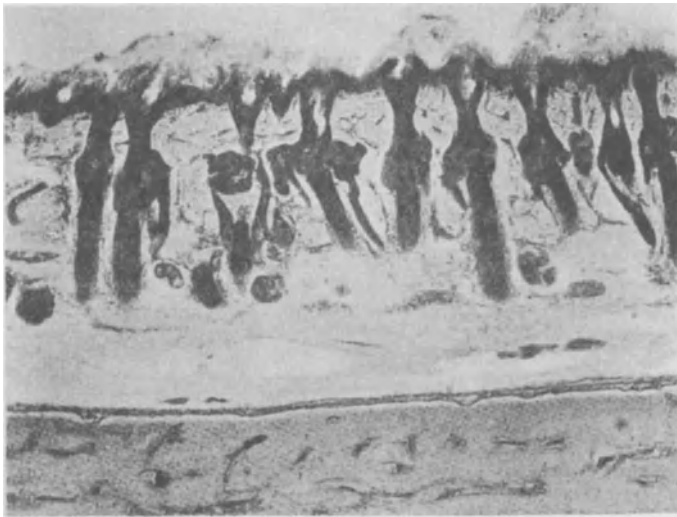


Abb. 1. Querschnitt des knöchernen und häutigen äußeren Gehörganges eines Kindes mit den Wurzeln\* der Lanugohaare, sowie den Ausmündungen der Talg- und Schweißdrüsen. Präparat von Prof. ALEXANDER. Vergr. 60fach.

drüsen. Ihre Tubuli sind sehr weit, zeigen ein wechselndes Lumen, 50–150  $\mu$  im Durchmesser, indem die Teile, welche dem Ausführungsgang näher liegen, viel enger sind. Stellenweise finden wir sogar einzelne Teile der Drüsenschläuche cystisch erweitert. Das Epithel, das diese Drüsenschläuche auskleidet, zeigt demgemäß äußerst wechselnde Zelltypen, stellenweise Cylinderepithel von bis zu 20  $\mu$  Länge, an den erweiterten Stellen kann das Epithel aber ganz flach, nur 4–5  $\mu$  dick, angetroffen werden. Wir treffen Punkte, in denen offenbar sehr lebhaftere Sekretion vor sich geht, neben solchen, bei denen diese Vorgänge weniger deutlich hervortreten. Das Protoplasma umschließt einen kugeligen 6–7  $\mu$  großen Kern und zahlreiche Pigmentgranula, die 2–4  $\mu$  groß werden können. Diese Granula liegen vorwiegend nahe dem Kern, in einzelnen Fällen auch seitlich von ihm, im distalen Zellteil. Sie sind gelblichbraun bis braunschwarz. Auf lebhaftere Secretionsprozesse deuten kegelförmige Vorwölbungen in das Drüsenlumen hin, welche wir vorwiegend an solchen Zellen finden, wo Pigment distal von dem basalständigen Kern angehäuft liegt. Stellenweise sehen wir eine Art von blasenförmiger Sekretion mit keulenförmig vorgebuchteten Protoplasmaanteilen, an

diesen Stellen fand ich das Pigment in den Zellen verschwunden und nicht selten Bilder von Amitosen.

Die Sekretionsbilder der Drüsenzellen entsprechen denen der Schweißdrüsen der größeren Typen. Man sieht an der freien Oberfläche der Zelle halbkugelförmige oder zapfenförmige Vorwölbungen, an deren Basis das oft deutlich die Form deutlich gekreuzter  $2\ \mu$  langer Stäbchen aufweisende Diplosom gelegen ist. Derartige Diplosomen haben ZIMMERMANN, WINIWARDER, MELCZER (1924) und *ich* selbst in verschiedenen drüsenartigen Geweben beim Menschen nachgewiesen. Einzelne Abschnitte der Drüenschläuche zeigen die Erscheinung apokriner Sekretion oft



Abb. 2. Schlauch einer Ceruminaldrüse im Schrägschnitt, Zell- und Muskelschichte, vorgebuchtete Kuppen sezernierender Zellen. Vergr. 269 fach.

im äußeren Bereich des Schlauches, andere Bilder, die häufiger, entsprechen offenbar Ruhestadien. Die Bilder, die man bei verschiedenen Individuen antrifft, sind recht wechselnd.

Die Ausführungsgänge der Knäueldrüsen heben sich beim Menschen vom übrigen Drüenschlauch meist nicht so deutlich ab wie bei vielen *Säugetern*. Der Netzapparat verhält sich wie bei anderen Schweißdrüsen.

Das Cerumen soll die Haut des Gehörgangs gegen Austrocknung schützen und auch dazu dienen, mit Hilfe seines bitteren Geschmackes eindringende *Tiere* abzuwehren.

Die Ceruminaldrüsen sondern ein hellgelb gefärbtes klares Sekret ab, das sich häufig mit abgestoßenen Epithelzellen, Talg und Staub vermischt, zu einer gelbbraun bis schwarz gefärbten wachsähnlichen Masse, dem Cerumen, verdickt, und in größeren Mengen als Ceruminalpfropf der Haut anliegend gefunden werden kann.

Die Eiweißgranula und gelblichbraunen Pigmentkörperchen der Drüsen sind offenbar jene Substanz, der das Ohrenschnitz, Cerumen, seine bräunlichgelbe Farbe, die übrigens individuell wechselt, verdankt (UNNA 1925), (LAMOIS und MARK 1898). Die Mündungen der Drüenschläuche lassen sich noch eben mit freiem Auge wahrnehmen. Eigenartig sind gewisse enge Kanälchen, welche zwischen den basalen Teilen der Zellen gelegen sind und auch bei bester Fixation

hervortreten. Der Netzapparat der Drüsenzellen entspricht den Bildern, die wir in Schweißdrüsen kennen.

Über die Innervation der Drüsen ist nichts bekannt, doch dürfte sie sich genau wie die der Schweißdrüsen verhalten, eine physiologische nach Art von Hyperhydrosis auftretende stärkere Sekretion auf nervöser Grundlage ist meines Wissens nicht beobachtet worden.

ECKERT-MÖBIUS (1926) bemerkt mit Hinblick auf die Befunde von SCHWALBE (b 1902), KISHI (l. c. a), SYMINGTON (1885), WAGENER und PISSOT, daß weder im Lumen der Schläuche noch in den Ausführungsgängen der Ceruminaldrüsen sich Fett nachweisen läßt, daß also der fettige Anteil des Ohrenschmalzes offenbar nur von den Talgdrüsen geliefert wird, die anderen Drüsen bloß die Funktion hätten, das Secret der ersteren fortzuschaffen. Deshalb sei es falsch und irreführend, die Schweißdrüsen als Ceruminaldrüsen zu bezeichnen.

Die Talgdrüsen, die schon am äußeren Ohre in der Gegend der Concha eine starke Entwicklung zeigen und Durchmesser von 0,5—2,2 mm besitzen, finden sich auch an den kleinen Haaren, die im Bereich des knorpeligen äußeren Gehörgangs gefunden werden. Mit ihnen münden auch die Ohrenschmalzdrüsen in die Haarbälge teilweise aus (s. Abb. 1). Im inneren Teil des knorpeligen Gehörgangs werden die Talgdrüsen kleiner, während wir am Dache des knöchernen Gehörgangs noch große Ceruminaldrüsen finden. Alle diese Drüsenbildungen sind in ein sehr dichtes Fasergewebe, das keine elastischen Fasern enthält, eingeschlossen und die ganze Hautauskleidung ist durch derbes faseriges Bindegewebe, welches auch den Ohrknorpel mit dem Periost des knöchernen Gehörgangs verbindet, fest verwachsen (v. EBNER 1902). Die meisten Säuger besitzen im Gehörgang ausschließlich Talgdrüsen. Im knöchernen Gehörgang

ist die Haut am Dache zusammen mit dem Periost am Anfange mit 2—0,6 mm am dicksten, nimmt dann bis 0,2 mm ab, indem hier kein deutliches Subcutangewebe entwickelt ist. Die Papillen des Coriums sind kaum bemerkbar und enthalten nur unmittelbar unter der Epidermis wenige elastische Fasern. Die Epidermis besitzt eine 20—35  $\mu$  hohe Keimschicht und eine sich stark abschilfernde Hornschicht von etwa der gleichen Dicke. Die Körnerschicht zeigt nur eine einzige, stark abgeplattete Zelle. Im knöchernen Gehörgange erhalten sich Härchen und Drüsen nur an der oberen Wand. KÖLLIKER (zitiert nach v. EBNER) beschrieb am Übergangswinkel zwischen dem äußeren Gehörgang und dem Trommelfell bei Kindern mehrere ringförmige faltige Erhebungen des Coriums, die auf Längsschnitten des Gehörgangs wie Papillen erscheinen, sich aber bei Erwachsenen nicht mehr finden.

Besonders im embryonalen Epithel des äußeren Gehörganges sieht man massenhaft multipolare Zellen, die, am deutlichsten durch Silbermethoden darstellbar, vielverzweigte feinste Ausläufer zwischen den Epithelzellen aufweisen. Es handelt sich um „Dendritenzellen“, wie sie auch in der übrigen Haut gefunden werden, bei manchen Tieren auch in der Mundschleimhaut und im Zungenepithel. Sie stehen den Pigmentzellen nahe, sind sicher nicht nervöser Natur.

Das Unterhautzellgewebe ist in der Nähe des Trommelfelles sehr schwach entwickelt.

Das äußere Ohr wird von Ästen der Carotis externa versorgt, von denen die Arteria auricularis profunda, welche den äußeren Gehörgang versorgt, die wich-



Abb. 3. Zellgruppe einer Ceruminaldrüse, in zwei sezernierenden Zellen Kerne mit unregelmäßiger Kontur und Granula als Ausdruck der Sekretionsvorgänge, sowie gekreuzte stäbchenförmige Centrialkörperchen im distalen Zellenteil, daneben turgescenter Kern einer ruhenden Zelle. Vergr. 2100fach.

tigste ist, sie entspringt von der Maxillaris interna an der Stelle, wo diese den Hals des Unterkieferköpfcens kreuzt.

Die Arterien der Ohrmuschel entstammen dem Gebiet der Temporales superficiales auriculares posteriores, die den aufsteigenden Helix, einen Teil des Crus heliceis, den Tragus und das Ansatzgebiet des Ohrläppchens versorgen. Ihr Verbreitungsgebiet entspricht den drei vorderen Ohrhöckern, das der Arteria auricularis posterior den drei hinteren Ohrhöckern und der freien Ohrfalte.

Die Lymphgefäße in der Ohrmuschel entspringen nach SAPPEY (1885) dicht unter der Epidermis in den papillären Erhebungen der Cutis, den interpapillären Räumen und in der Umgebung der Haarbälge und Talgdrüsen als ein Netz sternförmig kommunizierender Lacunen, aus denen netzförmig sich verbindende Lymphgefäßcapillaren entstehen. Die aus ihnen sich entwickelnden abführenden Lymphgefäße zerfallen in 2—4 untere und 3 obere vordere Lymphgefäße, 5 hintere Lymphgefäße, die wie die erstgenannten in die Glandulae mastoideae einmünden und 7—8 untere Lymphgefäße, die sich aus dem Lobulus auriculae entwickeln und unmittelbar unter dem äußeren Gehörgang sich zu den innerhalb der Parotis gelegenen Lymphdrüsen begeben (SCHWALBE 1898).

Die vorderen Venen münden in die Vena temporalis superficialis.

Die motorischen Nerven der kleinen Muskeln der Ohrmuschel sind Facialis-äste, die sensiblen stammen für die Haut des Tragus und der aufsteigenden Helix aus dem Nervus auriculo-temporalis, für die übrige Ohrmuschel nächst dem Läppchen aus dem Nervus auricularis magnus des dritten Cervicalnerven. In die Haut des äußeren Gehörganges treten gewöhnlich an der Verbindungsstelle von knöchernem und knorpeligem Gehörgang Äste des Auriculo-temporalis als Nervus meatus auditorii externi. Der obere Ast entsendet Fasern längs des Cutisstreifens zum Trommelfell. Der Nervus auricularis vagi entsendet einen Ast zum äußeren Gehörgang, während ein anderer Zweig desselben sich mit dem Auricularis posterior des Facialis verbindet, in der Bahn des letzteren Fäden zur medialen Fläche der Ohrmuschel gelangen läßt, ja sogar den Ohrknorpel perforiert, um am oberen Rand des Crus heliceis zur Haut an der konkaven Seite der Concha zu gelangen (SCHWALBE 1898).

Nach FELDBERG (1926) läßt sich beim *Kaninchen* nachweisen, daß vasokonstriktorische Fasern für die Gefäße des äußeren Ohres im Facialis posterior, im Auricularis ventralis und dorsalis verlaufen. Diese postganglionären Fasern stammen aus dem Ganglion cervicale superior für den Facialis posterior; für den Auricularis ventralis und dorsalis aus dem Ganglion cervicale superior und Ganglion stellatum. Der Auricularis posterior bezieht nur einzelne Fasern aus dem Ganglion stellatum. Vasodilatoren für das äußere Ohr wurden im Auriculo-temporalis vermißt. Sie verlaufen im Auricularis ventralis und dorsalis und versorgen die auch sensorisch von diesen Nervenästen innervierten Regionen.

Die Innervation des äußeren Gehörgangs erfolgt teilweise durch den Trigemini, teilweise durch den Nervus auricularis posterior, der aus dem Plexus cervicalis stammt, ferner noch durch den Ramus auricularis vagi (der auch Reflexe auf das Endgebiet des Vagus vermitteln kann).

Es läßt sich deshalb bei manchen Menschen von hier auch durch Kitzeln ein Reflex auf manche Vagusbahnen hervorrufen.

### 3. Das Trommelfell.

#### a) Der mikroskopische Aufbau.

Das Trommelfell setzt sich teilweise aus einer Fortsetzung des Hautüberzuges zusammen, und besteht demnach aus einer dünnen papillenlosen Binde-

gewebsschichte und einem flachen geschichteten Epithel, das sich leicht abschilfert. An einer Stelle erscheint das Trommelfell streifenförmig verdickt, man



Abb. 4. Radiärchnitt durch das Trommelfell samt Hammergriff und Ansatz am Annulus tympanicus, 2-jähriges Kind. Präparat von Prof. ALEXANDER. Schwache Vergr. Phot.

bezeichnet diese als den sogenannten Cutisstrang. Dieser dickere Strang von Bindegewebe führt Blutgefäße und Nerven, vor allem eine entlang dem Manubrium ziehende Arterie, die sich im Stratum cutaneum in feine Capillaren auflöst. Der Abfluß des Blutes aus den radiären Gefäßen erfolgt durch ein venöses Netz, das am Manu-



Abb. 5. Darstellung der Zellgrenzen des Trommelfells mit Silbernitrat bei einem 2-jährigen Kinde. Vergr. 146fach.

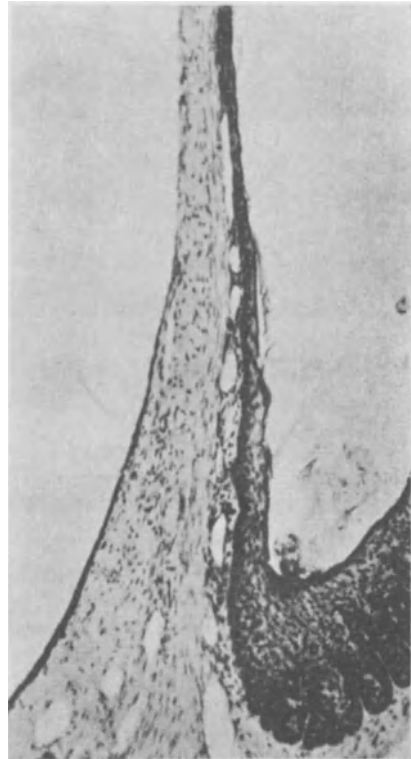


Abb. 6. Schichten des Trommelfells an seinem Ansatz. Von links nach rechts: Mittelohrschleimhaut, Zirkulärschichte der Fasern quer getroffen, Radiärschichte längs getroffen, Bindegewebe und Epidermis des äußeren Gehörgangs. Die hellen Räume entsprechen den Blutgefäßen. Vergr. 125fach.

brium parallel mit den Arterien verläuft, wir finden aber auch am Rande des Trommelfells venöse Netze (SIEBENMANN 1898). Dieser radiär verlaufende Cutis-

strang setzt sich über jene durchscheinende Partie fort, welche als *Membrana flaccida* bezeichnet wird und führt Blutgefäße und Nerven. Das Epithel zeigt in den obersten Schichten verhornte Zellen und eine 2—3 Zellagen aufweisende Keimschicht. Besonders in der Gegend des Umbo liegen häufig abgeschilferte Epithelien bei jugendlichen Individuen auf dem Hautüberzug.

Die bindegewebige Grundschicht, *Substantia propria* des Trommelfells, setzt sich aus langen glatten Bündeln von Bindegewebsfasern zusammen, wobei jedes Bündel ähnlich wie die Bündel einer Sehne von Bindegewebszellen umscheidet wird, die man deshalb analog den Hornhautkörperchen als „Trommelfellkörperchen“ bezeichnet hat. Diese Bindegewebsbündel bilden eine äußere Lage mit radiärem Verlauf, neben einer inneren mit zirkulärer Anordnung. In letzterer

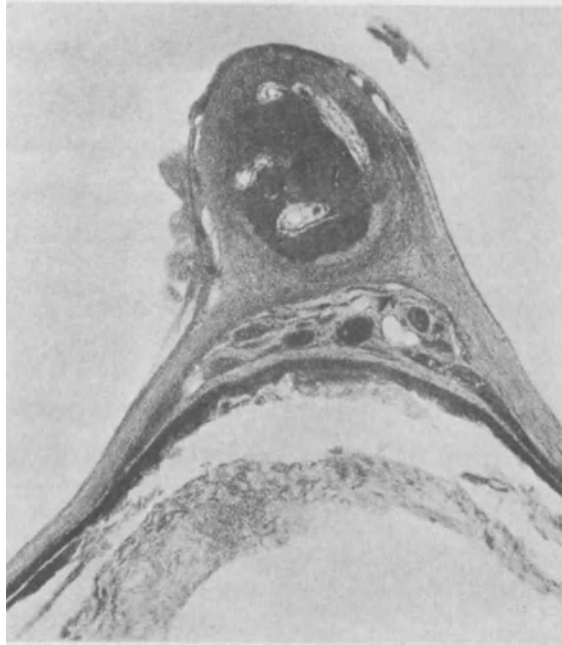


Abb. 7. Trommelfellnabel mit Hammergriff, letzterer von der Paukenhöhlenschleimhaut überzogen, auf der konkaven Fläche die sich abschilfernden Epithelien der Epidermis. Detail des vorhergehenden Präparates. Vergr. etwa 80fach.

verlaufen die Bündel konzentrisch um den Umbo als Mittelpunkt, in ersterer strahlen sie in den beiden unteren Quadranten vom Umbo aus radiär zur Peripherie. Dagegen treffen sie in den beiden oberen Quadranten von der Peripherie aus in spitzem Winkel auf die *Stria malleolaris*, wobei der Winkel je weiter nach oben, um so spitzer wird. Indem die obersten Fasern der beiden oberen Quadranten sich nicht zusammenschließen, lassen sie im Gebiete der *Stria* einen dreieckigen Raum frei. Die genannten Radiärfasern gehen an der Peripherie direkt in den Ringwulst, den *Annulus fibrosus*, über. Dieser sehnige Ring ist die Befestigung des Trommelfells am Knochen, indem er in den *Sulcus tympanicus* des letzteren eingelagert ist. Auf dem Querschnitt von dreieckiger Gestalt, weist dieser sehnige Ring sehr viele elastische Fasern auf. An der Peripherie des Trommelfells in der Nähe dieses Wulstes kommt es zu einer Durchflechtung der radiären Zirkulärfasern, während im Centrum fast nur Radiärfasern zu finden sind. Der mit dem Trommelfell seiner ganzen Länge nach verbundene Hammer-



griff ist mit diesem besonders durch die Radiärfasern verwachsen, welche so in das den Griff umhüllende Periost einstrahlen, daß die Faserzüge den Knochen in Form einer Schleife umziehen. Dagegen sind es Zirkulärfasern, welche die Verbindung des Processus brevis des Hammers mit dem Trommelfell besorgen. Dort, wo der Hammergriff dem Trommelfell zugewendet ist, weist er eine Lage von hyalinem Knorpel auf. In jenem Abschnitt des Trommelfells, welcher als *Membrana flaccida* bezeichnet wird, fehlt die faserige *Substantia propria* und wir müssen das hier allein vorhandene lockere Bindegewebe als *Subcutis* auffassen (v. EBNER l. c.). Das Trommelfell galt als für ganz unelastisch. WATSUJI (1903) findet aber sowohl in der *Lamina propria* wie in der *Epidermis*

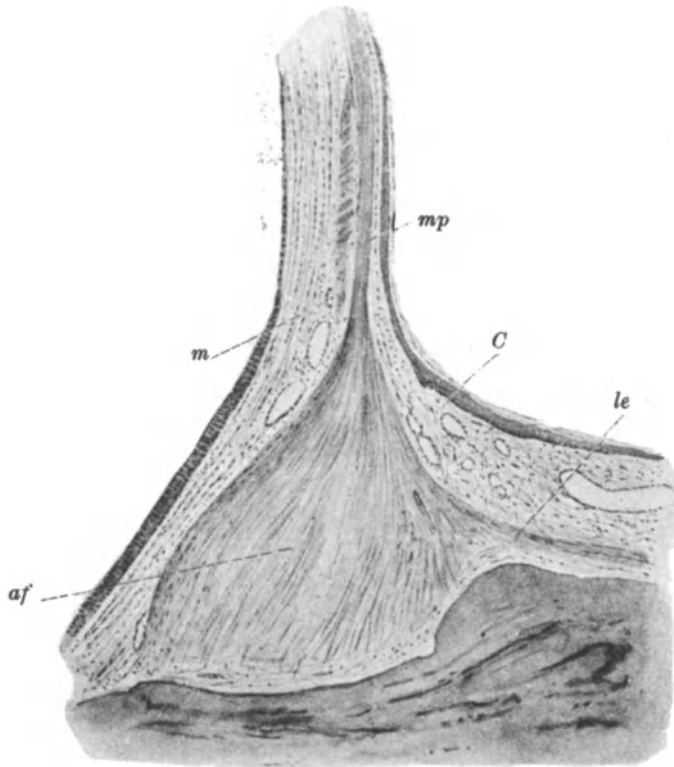


Abb. 8. Unterer Ansatz des Trommelfells des Menschen mit Ligament. (Nach RUTTIN.) *le* Ligamentum membranae tympani externum; *C* Cutisschichte; *m* Mucosaschichte; *mp* Membrana propria; *af* Annulus fibrosus.

und der Schleimhautschicht, auch im Bereich der SHRAPNELLSchen Membran zahlreiche elastische Fasern, die im Centrum und an der Peripherie an Zahl und Dicke zunehmen. Trotzdem letztere Membran eine etwas von der Entwicklung des Trommelfells abweichende Genese zeigt, kann sie nach BONDY nicht einfach als Skelet ergänzendes Bindegewebe angesehen werden.

Elastische Fasern finden wir auch, wie erwähnt, im Ringwulst. Beim *Frosch* wurde elastisches Gewebe im Centrum des Trommelfelles beschrieben. Der Schleimhautüberzug, das *Stratum mucosum*, auf der Innenseite (Paukenhöhlenseite) des Trommelfells ist sehr dünn. Es findet sich eine Lage von niedrigen kubischen Zellen, über einer äußerst dünnen bindegewebigen *Tunica propria*. Am Rande sind die Epithelien etwas höher. An der Übergangsstelle zur *Membrana flaccida* bildet die *Propria* eigentümliche verzweigte Balken, die von

GRUBER (zitiert nach ALEXANDER) unter dem Namen dendritische Gebilde des Trommelfells beschrieben wurden.

RUTTIN (1925) beschrieb eine gelegentlich vorkommende mit Schleimhautepithel ausgekleidete Tasche im Trommelfell, welche dadurch gebildet wird, daß sich die TROELTSCHSche Tasche als ein Recessus zwischen den Hammergriff und seinen Ansatz am Trommelfell einschleibt. Er meint, daß eine solche, die zu pathologischen Vorkommnissen Anlaß geben kann, deshalb meist übersehen wird, weil sie nur auf genauen Längsschnitten des Hammergriffes erkennbar wäre

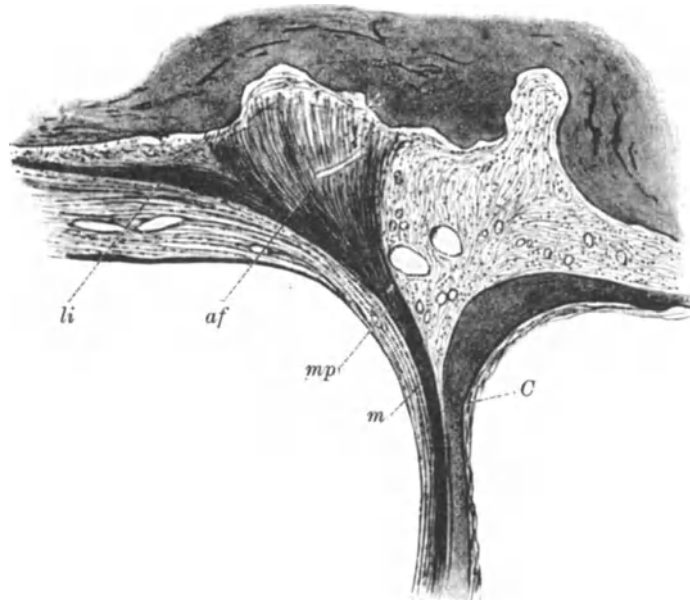


Abb. 9. Oberer Ansatz des Trommelfells mit Ligament. (Nach RUTTIN.) *li* Ligamentum membranae tympani internum; *C* Cutisschichte; *m* Mucosalschichte; *mp* Membrana propria; *af* Annulus fibrosus.

und gewöhnlich die ganz dünnen epithelialen Wände dieser Tasche dicht aneinander lägen. Sie tritt erst bei stärkeren entzündlichen Veränderungen des Trommelfells deutlich hervor.

Der Raum zwischen Trommelfell und dem Ligamentum mallei laterale wird als PRUSSAKScher Raum bezeichnet.

Betrachten wir das Trommelfell auf dem Querschnitt, so sehen wir auf der Außenseite das geschichtete Plattenepithel, darunter dessen niedrige Keimschicht, finden dann die Schichte der radiären Fasern längs getroffen, nach innen zu eine Schichte circulärer Fasern quergetroffen, von dem sehr verdünnten flachen Epithel der Paukenhöhle überzogen. Alle diese Schichten erscheinen auf dem Querschnitt gegen den Rand zu verdickt, indem die bindegewebigen Schichten, die sich hier in dem Annulus tympanicus festsetzen, etwas auseinander weichen, auch das Paukenhöhlenepithel mit kubischen Zellen, stellenweise sogar in cylindrische flimmertragende Zellen am Rande übergeht, wo wir über gefäßführenden Papillen flimmerndes Epithel, gegen die Tubenmündung ziehend, finden.

Als SHRAPNELLSche Membran wird ein Teil des Trommelfells bezeichnet, der keine straffen Bindegewebsfasern, sondern bloß die Haut- und Schleimhautschichte durch spärliches Bindegewebe getrennt, auf dem Querschnitt aufweist.

RUTTIN (1921) bezeichnet zwei Stränge von Bindegewebsfasern am oberen

und unteren Ansätze des Trommelfells, die aus der Richtung der Radiärfasern abbiegen und die Befestigung des Trommelfelles in der Richtung seiner stärksten Beanspruchung durch Zug und Druck verstärken, als *Ligamentum membranae tympani internum* und *externum*. (Abb. 8 u. 9.)

Das Trommelfell ist durch seine bindegewebigen Fasern fest mit dem peristalen Überzug des knöchernen *Annulus tympanicus* verbunden, sie sind im Trommelfellfalz des *Annulus* befestigt.

Dieser *Annulus tympanicus* zeigt eine besondere Richtung der Faserung seiner Knochensubstanz, in der Richtung auf den Ansatz der Trommelfellfasern.

BRUNNER (1870) beschrieb einen längs des Hammergriffs befindlichen spaltförmigen Raum in der Cutisschichte, der von POLITZER (Lehrb. S. 27) bestätigt wurde.

### b) Nerven und Blutgefäße des Trommelfells.

Die Hauptmasse der Nerven, die das Trommelfell des Menschen versorgen, stammen vom äußeren Gehörgang. Wir finden sie in einem breiten Strange die Hauptarterie begleitend, aber auch von der Peripherie her kommen zahlreiche kleine Stämmchen. Diese Nerven bilden zusammen im Bindegewebe einen sub-

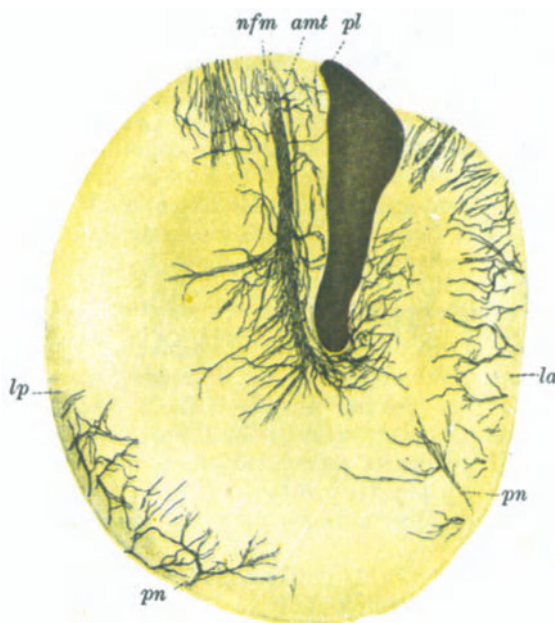


Abb. 10. Schema der Innervation des Trommelfells. (Nach WILSON.) Gegen das Original verkleinert. *lp* Limbus posterior; *la* Limbus anterior; *pn* peripher zutretende Nerven; *nfm* Hauptnervenast; *amt* Hauptarterienstamm; *pl* Processus lateralis.



Abb. 11. Trommelfellendkörperchen. (Nach WILSON.) Stark vergr.

epithelialen Plexus außen, trommelhöhlenwärts einen submucösen Plexus. Aber es läßt sich auch ein intraepithelialer Plexus unterscheiden. Vereinzelt Nerven kommen auch vom Mittelohr her, die Blutgefäße des Trommelfells besitzen reichlich vasomotorische Innervation (CALAMIDA l. c., DEINEKA 1903, FORNS 1904, GEMELLI l. c., JAUQUES l. c., RUTTIN l. c.). Die Nerven für das Trommelfell entspringen nach WILSON (1905) am Rande und bilden einen marklosen Plexus, von dem Zweige zur *Membrana tensa* gehen, andere einen subepithelialen Plexus mit interepithelialen Endigungen, wieder andere endigen mit Verzwei-

gungen im subcutanen Gewebe. Die Nerven für die Membrana tensa kommen aus zwei Richtungen, von der Membrana flaccida und vom äußeren Gehörgang am Limbus. Die ersteren sind direkt gegen das Manubrium gerichtet und erreichen es in Form getrennter Bündel längs seines oberen Drittels. Die Hauptstämme ziehen ein- oder beiderseitig vom Manubrium und geben Zweige über die äußere und innere Oberfläche des Manubrium ab, wo sie Plexusse bilden und in regelmäßigen Abständen gehen Äste zur Peripherie ab, die unter weiterer Verästelung schließlich als feinste Fibrillen am Limbus anlangen. Dabei bilden diese Äste einen Plexus in der Membrana propria.

Die vom Gehörgang herkommenden Nerven dringen am ganzen Umfang ein. In der Nähe der Membrana tensa angelangt, bilden sie einen ringförmigen Plexus zu beiden Seiten des „Limbus“. Von diesem gehen Fasern direkt in die Membrana tensa. WILSON (l. c.) vergleicht die Form der Innervation des Trommelfells mit der der Cornea und vergleicht auch die Berührungsempfindung desselben mit der der Cornea. (Abb. 10.)

Von den Autoren wurden dreierlei Arten von Nervenendigungen bisher beschrieben: a) interepitheliale, feine Endknöpfchen, b) Nerven, welche mit Endverzweigungen und Knöpfchen endigen, c) von WILSON als VATER-PACINISCHE Körperchen gedeutete Endapparate, die im Bindegewebe und in der Randregion des Trommelfells vorkommen und vielleicht eher dem Typus der RUFFINISCHEN Körperchen nahestehen. Ganglienzellen scheinen bisher nicht gefunden worden zu sein. Die wichtigsten Nervenäste stammen aus dem Nervus auriculo-temporalis und N. vagus und kommen wahrscheinlich zumeist aus dem Ganglion geniculi.

GERLACH hat mit der Chlorgoldmethode, FORNS und CALAMIDA haben mit der GOLGISCHEN Methode in der Schleimhaut des Trommelfells feine marklose Nervenplexusse nachgewiesen. Unter Anwendung der vitalen Methylenblaufärbung fand DEINEKA (1903) am Trommelfell von *Ochs* und *Pferd* Nervengeflechte mit Endapparaten in Form von Blättchen und Pfeilern.

### c) Blutgefäße.

Am Trommelfell lassen sich zwei Gefäßgebiete unterscheiden. Ein Konvolut von Gefäßen nahe dem hinteren Rande des Hammergriffes. Dieses Paket von Capillaren geht am oberen Pol des Trommelfells in die Blutgefäße des äußeren Gehörgangs über. Die zirkulär verlaufenden Capillaren am peripheren Trommelfellrande gehören dagegen ausschließlich in das Gebiet der Gefäße des Mittelohres. Die Gefäße am Hammergriff und die peripheren zirkulären Gefäße sind durch ein dichtes radiäres Netzwerk miteinander verbunden (ALEXANDER w 1921).

Lymphgefäße: Während KESSEL (1872) im Trommelfell drei Lagen von Lymphgefäßen unterscheiden wollte, bezweifelt ALAGNA (1906) ihr Vorkommen und hält sie nur für Bindegewebsspalten. Er findet mit der REGAUDSCHEN Injektionsmethode nur einen einzigen Lymphgefäßbezirk in der Membrana propria, dessen Netze längs des Hammergriffes entwickelt sind und mit der Cutis des äußeren Gehörgangs und der Trommelhöhlenschleimhaut in Verbindung stehen sollen. RAUBER (1872) beschrieb Lymphgefäße an den Gehörknöchelchen, MOST (1905) untersuchte die Lymphräume und unterschied die Lymphräume des inneren Ohres, die mit denen des Gehirnes zusammenhängen, und Lymphgefäße des mittleren und äußeren Ohres, die mit regionären Lymphdrüsen verbunden sind.

Es soll, nach ihm, im Gehörorgane ein kontinuierliches Lymphcapillarnetz bestehen, welches sich von der Ohrmuschel und dem äußeren Gehörgang durch das Trommelfell in die Paukenhöhle, Tube und schließlich bis zum Pharynx erstreckt.

## II. Das Mittelohr.

### 1. Paukenhöhle.

#### a) Der Aufbau der Wandung der Paukenhöhle und ihrer Nebenräume.

Die neueren Autoren haben die Trommelhöhle in einen oberen Abschnitt, Cavum epitympanicum (SCHWALBE 1898), Attic (LEIDY) oder Kuppelraum, in einen mittleren, das Atrium, und in einen unteren, Cavum hypotympanicum, eingeteilt. POLITZER (c 1908) teilt den Attic in einen inneren und äußeren Teil, letzterer wird auch als „Logette des osselets“ (Gelée) bezeichnet. Von PRUSSAK wurde zwischen der Membrana flaccida und dem Hammerhals ein Raum bezeichnet, welcher mit einer Öffnung gegen den hinteren Trommelhöhlenraum ausmündet. POLITZER zeigte, daß dieser PRUSSAKSche Raum bisweilen in die hintere Trommelfeltasche mündet. POLITZER beschrieb ein Höhlensystem zwischen Hammer, Amboßkörper und äußerer Atticwand.

Die Schleimhaut des Mittelohres entsteht entwicklungsgeschichtlich dadurch, daß die Mundhöhlenausbuchtung, welche zur Tube wird, sich vollständig abflacht (HAMMAR 1902, ALEXANDER s 1926).

Die Schleimhaut überzieht nicht nur die Wandung der Trommelhöhle, sondern auch die darin befindlichen in sie eingelagerten Gehörknöchelchen. Auf der einen Seite bildet sie den tympanalen Überzug des Trommelfells. Sie besteht aus einem sehr zarten, bindegewebigen Stroma mit wenig elastischen Fasern. Die Blutgefäße sind zart und bilden einen ziemlich weitmaschigen capillaren Plexus im Stroma. Das Epithel ist sehr dünn, zeigt sehr deutliche Kittleisten, die besonders durch die Behandlung mit Silbernitrat deutlich hervortreten, aber auch durch Methylenblau dargestellt werden können. Die Epithelzellen sind stellenweise annähernd kubisch, sonst aber mehr flach, kubisch besonders dort, wo sie in die Auskleidung der Tuba Eustachii übergehen. Hier befindet sich Flimmerepithel, das ja auch die Tube selbst auskleidet. An einigen Stellen am Boden der Paukenhöhle, aber auch dort, wo in der Umgebung des Trommelfells die Schleimhaut von diesem auf das Periost des angrenzenden Knochens übergeht, finden sich ebenfalls mit Flimmerepithel bedeckte Stellen. Gelegentlich kommt in der Nähe der Gefäße der Schleimhaut etwas Fett vor (SIEBENMANN f 1894). Im Recessus epitympanicus, dem Kuppelraum, welcher den Kopf des Hammers und einen Teil des Amboßes enthält, ist die Schleimhaut besonders zart. Auch jene Fortsetzung der Paukenhöhlenschleimhaut, die das Antrum tympanicum und die Cellulae mastoideae auskleidet, zeigt den gleichen Bau und große Zartheit. (Vgl. ECKERT-MÖBIUS 1925, KRAINZ 1924, WITTMACK h 1913.)

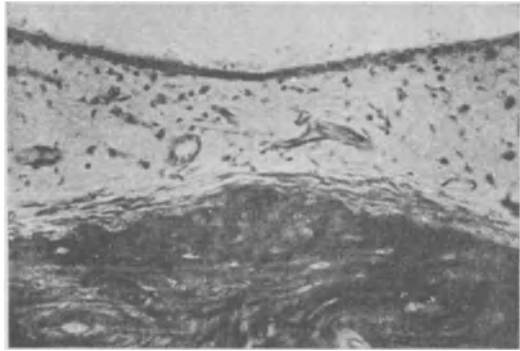


Abb. 12. Noch nicht zurückgebildete Paukenhöhlenschleimhaut eines Neugeborenen. Vergr. etwa 100 fach.

(Bei *Anthropoiden* fand ich im Mittelohr cylindrisches Epithel weit verbreitet, allerdings bei Erscheinungen von Otitis.)

Die verschiedenen Taschen der Mittelohrschleimhaut, die in den Lehrbüchern der Anatomie und der Ohrenheilkunde aufgezählt werden, sind nunmehr als teilweise häufige, keineswegs konstante Vorkommnisse ohne funktionelle Be-

deutung erkannt worden, wenn sie auch für den Kliniker von Wichtigkeit sind. Man hat erkannt, daß sie alle durch unregelmäßige Rückbildungsvorgänge des fetalen Schleimhautpolsters zur Ausbildung gelangen.

### Nebenräume der Paukenhöhle.

Die Auskleidung der Cellulae mastoideae besteht aus einer sehr zarten Fortsetzung der Paukenhöhlenschleimhaut, die mit der Zunahme der Pneumatisation des Knochens sich immer weiter in diesen hinein entwickelt. Typische Unterschiede der Trommelhöhlenschleimhaut und der Antrumschleimhaut lassen sich wohl nur darin nachweisen, daß erstere eine dickere Bindegewebslage, stellenweise besonders als Ausdruck des Erhaltenbleibens embryonaler Polster und Falten, aufweist und somit stellenweise viel dicker erscheint.

In seiner ausführlichen Monographie über die normale und pathologische Pneumatisation des Schläfenbeines hat WITTMACK (k 1918) die Vorgänge, welche zur Bildung der pneumatischen Zellen führen, genau geschildert. Es spielt sich die Umwandlung der präformierten, mit embryonalem Myxomgewebe gefüllten Mittelohrräume bei *Tier* und Mensch im postembryonalen Leben in gesetzmäßiger Weise ab. Vom 5.—6. Fetalmonat beginnend, bis zum Ende des ersten Lebensjahres entwickelt sich das Recessus- und Antrumlumen, indem im hinteren und vorderen Recessuspol von der Pauke aus die Lumenbildung beginnt. Während am Trommelfell von vornherein kaum embryonales Gewebe zurückbleibt, finden sich flachere myxomatöse Gewebspolster noch an der medialen Paukenhöhlenwand, dickere am Paukenboden in Teilen des Recessus und im Antrum, das um ein kleines eiförmiges Lumen herum noch größtenteils mit Myxomgewebe erfüllt ist. Der Warzenfortsatz besteht zu dieser Zeit noch vollständig aus spongiösem Knochengewebe. In der Hälfte des ersten Lebensjahres bildet sich überall mit Ausnahme kleiner Bezirke am Tubenostium und am Paukenboden, wo sich geschichtetes Epithel erhält, ein flaches endothelartiges Epithel als Auskleidung aller Hohlräume aus. Während des ersten Lebensjahrs bildet sich das embryonale Füllgewebe bis auf einige Nischen im Recessus und Antrumraum zurück, gleichzeitig erfolgt von diesem aus Vergrößerung des Antrumlumens auf Kosten des umgebenden Knochens nach hinten, unten und median. Die Umgrenzung des Antrums bleibt anfänglich vorwiegend glattrandig, nur in der Gegend der hinteren Gehörgangswand entstehen einige muldenförmige Ausbuchtungen. Die Knocheneinschmelzung stellt dabei einen reinen Wachstumsvorgang dar; das flache gefäßreiche, subepitheliale Bindegewebe dringt unter lacunärer Knochenresorption entlang erweiterten Gefäßkanälen durch die entstandenen Knochenlücken in die eröffneten Markräume ein und verdrängt den ursprünglichen Markinhalt, wodurch bei der gleichzeitig weiter fortschreitenden Rückbildung eine zirkuläre Vergrößerung des präformierten knöchernen Antrumraums herbeigeführt wird (ECKERT-MÖBIUS l. c.). Im zweiten bis dritten Lebensjahr kommt es zu weiterer „exzentrischer Zellbildung“ und durch Auswachsen der freien Enden der Knochenspannen lumenwärts, Neubildung weiterer Fortsätze und teilweise Verschmelzung derselben, wobei die freie Antrumschleimhaut wieder verkleinert wird („konzentrische Zellbildung“), werden ursprünglich weitere Knochenhöhlen in zahlreiche mit einer dünnen Periost-Endothelschicht ausgekleidete pneumatische Zellen verwandelt, die mit engen Gängen untereinander und mit dem Antrum in Zusammenhang stehen. In ähnlicher Weise spielen sich auch die Vorgänge bei der Pneumatisation des Warzenfortsatzes ab, so daß dieser im dritten Lebensjahre ein Gemisch von spongiös-pneumatischem Aussehen mit spitzenwärts fortschreitender Verminderung des spongiösen Anteils zeigt. In den durch Apposition verdickten Knochenbälkchen,

besonders der Knotenpunkte des knöchernen Netzwerkes, wird im Umkreis eines Gefäßes durch typische Knochenarrosion ein von Bindegewebe erfüllter Markraum gebildet, während gleichzeitig von der Schleimhaut einer benachbarten pneumatischen Zelle aus ein subepithelialer Gewebszapfen einsproßt. Durch Einsenken des Epithels unter gleichzeitiger Rückbildung des subepithelialen Gewebepolsters zu einem dünnen Schleimhautüberzug entsteht eine neue Zelle.



Abb. 13. Vertikalschnitt durch das Antrum eines  $\frac{1}{2}$  jährigen Kindes bei vollkommen normaler Pneumatisation. Im Bereich der hinteren Gehörgangswand bleiben bereits einige in das allseitig erweiterte und im ganzen eiförmige Antrum lumen vorspringende Knochenspannen zurück, wodurch einzelne zunächst noch muldenförmige Buchten abgegrenzt werden. (Nach ECKERT-MÖBIUS 1926.)

Vom fünften Lebensjahr bis ins höchste Alter bleibt diese Struktur im wesentlichen unverändert. Die Ausdehnung des pneumatischen Systems variiert individuell.

Der Inhalt des Warzenfortsatzes besteht aus luftführenden pneumatischen Zellen oder aus Diploë. Die pneumatischen Zellen sind dort, wo sie gut ausgebildet sind, von einer zarten, blutgefäßarmen Schleimhaut bekleidet und hängen untereinander durch Öffnungen zusammen. An Stelle dieser Hohlräume findet man in anderen Fällen bloß Diploë, in wieder anderen Fällen beide Bildungen gemischt.

Im allgemeinen scheinen in der Trommelhöhle eigentliche Schleimdrüsen vollkommen zu fehlen, nur STÖHR (Lehrbuch der Histologie) erwähnt das Vorkommen kleiner solcher Drüsen in einem Abschnitte. Wenn Schleim im Trommelhöhlenraume gefunden wird, dürfte er also aus den Becherzellen der Tubenschleimhaut herkommen.

An der Schleimhaut fallen stellenweise kleine, Ausbuchtungen überbrückende, besonders auch am Rande des Trommelfelles vorkommende, dendritische Gebilde auf. Es handelt sich um Bindegewebszüge, die bald strangartig, bald als zarte Membranen vom Epithel überkleidet werden, also um bestehenbleibende Reste des Gallertgewebes, welches beim Embryo den Raum der Trommelhöhle fast ganz ausfüllt, indem nur eine spaltartige Fortsetzung der ersten Schlundtasche mit Epithel bekleidet, im späteren Fetalalter vorhanden ist. Da solche Bindegewebsstränge manchmal central gelegene fibröse Bündel zeigen, die von mehreren lockeren Schichten konzentrisch umhüllt werden, hat man in ihnen früher irrtümlich PACINISCHE Nervenendkörperchen sehen wollen.

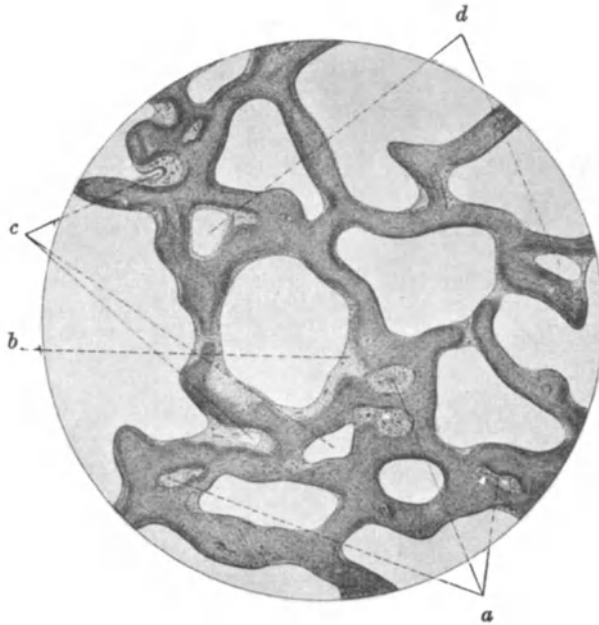


Abb. 14. „Interstitielle Zellbildung“ im Warzenfortsatz eines 10jährigen Kindes bei mittelstarker Vergrößerung. (Nach ECKERT-MÖBIUS 1926.) a Markraum; b subepithelialer Gewebszapfen; c Einsenkungen des Epithels; d Schleimhautüberzug.

In den Schleimhautfalten der Trommelhöhle, häufiger im Antrum, sind gelegentlich kleine kugelige oder oblonge Körperchen („POLITZERSche Körperchen“) nachweisbar.

Dort, wo die Trommelfellschleimhaut in die der Tuba übergeht, findet sich nahe der mit Flimmerepithel überzogenen Oberfläche konstant adenoides Gewebe, im übrigen finden wir in der normalen Schleimhaut nur vereinzelte Wanderzellen und die verschiedenen Typen der lymphatischen Elemente in einzelnen Exemplaren vertreten (BENDER l. c., BENOIT-GONIN 1907, CLERC 1915, GANFINI 1893, KÖBELE 1910, YOUNG und MILLIGAN 1905).

Die Trommelhöhlenschleimhaut überzieht, da in deren embryonalem Stroma sich alle Gehörknöchelchen entwickeln, alle Teile der Oberfläche dieser Knöchelchen, soweit sie nicht, wie der Malleus, einerseits mit dem Trommelfell verwachsen sind oder mit Ligamenten am Knochen befestigt sind. Dieser Überzug ist äußerst dünn und läßt sich am deutlichsten durch Versilberung der Epitheloberfläche zur Darstellung bringen (BRUNOT 1923, BELOU 1911).

Die beim *Schwein* untersuchten Gehörknöchelchen, besonders der Stapes,



werden nach BRUNOT (l. c.) von Epithel überzogen, welches, wie beim *Schwein* dargestellt wurde, beide Schenkel und die Innenseite der Stapesplatte überzieht, wobei die Anordnung stark variieren kann. Manchmal ist dieser Überzug so angeordnet, daß er zwischen den beiden Schenkeln des Stapes eine Membran bildet. Diese Membran ist in der Mitte von einem Loch durchbrochen, das durch Verschmelzung der beiden Ränder der epithelialen Platte zustande kommt, was durch Behandlung mit Silbernitrat sehr deutlich dargestellt wird.

### b) Die Gehörknöchelchen.

Wie aus der ausführlichen Zusammenstellung über Bau und Entwicklung der Gehörknöchelchen von VAN DER KLAUW (1924) hervorgeht, finden sich außerordentliche Varianten in der Art ihrer Entwicklung bei den zahlreichen darauf untersuchten *Säugetieren*, so daß in kurzem eine vergleichende Darstellung nicht gegeben werden kann und auf diese Publikation diesbezüglich verwiesen werden muß.

Die Gehörknöchelchen zeigen einige Besonderheiten im Bau. Nach v. EBNER findet sich am Hammergriff oberflächlich Knorpel, der aber durchaus nicht regelmäßig die ganze Oberfläche überzieht, sondern nur streckenweise vorkommt. Diese Knorpelbelege sind zum Teil darauf zurückzuführen, daß die Gehörknöchelchen ursprünglich als Hyalinknorpel angelegt sind und zuerst perichondrale, dann enchondrale Verknöcherung mit Bildung von zahlreichen gefäßhaltigen Markräumen zeigen. Der Knorpel wird im Innern größtenteils völlig zerstört, später ist fast nur Knochen mit spärlichen Knorpelinschlüssen vorhanden, die aus Resten verkalkter Grundsubstanz mit darin eingeschlossenen Zellen bestehen. Sekundär tritt im Anschluß an die periostale Knochenbildung am kurzen Fortsatz und am Griff des Hammers vor Abschluß des Wachstums neuerdings Knorpelbildung auf, so daß hier wie an den Fortsätzen des Unterkiefers direkte Übergänge von Knochen in Knorpel vorkommen, indem das Periost wieder zu Perichondrium wird, unter welchem sich eine Lage von Hyalinknorpel findet. Dieses Übergangsgewebe wird jedoch teilweise wieder, und zwar von der Innenseite her, resorbiert, wodurch Lücken entstehen, die in den äußeren unveränderten Hyalinknorpel hineingreifen. Diese Lücken werden sekundär wieder vom Knochen ausgefüllt, welcher dann an den Gehörknöchelchen in vielfach zackigen Buchten dem stellenweise unterbrochenen Knorpelüberzug sich anlegt. So verhält es sich besonders am kurzen Fortsatz und Griff des Hammers, nach v. EBNER aber nicht am Amboß und am Kopf des Hammers, wo fast überall unter dem Periost perichondral entstandener Knochen von dem centralen endochondralen Knochengewebe deutlich unterscheidbar ist.

Die Gelenke der Gehörknöchelchen zeigen unter dem Knorpelüberzug keinen verkalkten Knorpel, sondern teils einen direkten Übergang von Knorpel in Knochen, teils eine Anlagerung von Knochen an Knorpel, wie an den Stellen, an welchen die Gehörknöchelchen von Knorpel bedeckt sind. Die Menisci im Hammer-Amboß- und im Amboß-Steigbügelgelenk sowie die Gelenkbänder zeigen keine histologischen Besonderheiten. Beim *Elephanten* kommen Schleimhautbuchten und Pneumatisierung der Knöchelchen vor (KOLMER und EISINGER).

Der Hammerkopf ist nach hinten durch ein außerordentlich straffes Gelenk mit dem Amboß vereinigt, das nach den Untersuchungen SIEBENMANNs weder ein wirklich freies Gelenk noch eine Symphyse darstellt, auch nicht einen echten Meniscus enthält, wie RÜDINGER glaubte; es ist vielmehr eine aus fibrösem Knorpel bestehende, vereinzelt sternförmige Zellen einschließende fibröse Bandscheibe vorhanden, die nach den beiden Knochenflächen hin nur stellenweise auf kürzere Strecken nach Art eines Meniscus frei ist, an anderen Stellen aber kontinuierlich

in deren hyalinen Knorpelüberzug übergeht, wobei die Fläche des Gelenkes, wie HELMHOLTZ gezeigt hat, keine einfache Sattelform, sondern die Form einer unregelmäßig gestalteten Schraubenfläche aufweist. Stellenweise finden sich Spalten im Faserknorpel.

Am Stapes unterscheiden die Autoren die Fußplatte, zwei Crura bzw. ein Säulchen, Collum, Capitulum und Processus muscularis; bei einzelnen *Tieren* einen knöchernen Canalis intercruralis, auch als „Pessulus“ bezeichnet. Die embryonal vorhandene Arteria stapedia atrophiert normalerweise, bleibt aber bei manchen *Nagern* (*Bisamratte*) und *Insectivoren* erhalten.

Der Stapes scheint ein wenig vor dem Malleus und Incus im Blastem aufzutreten, seine Verknorpelung findet aber schließlich etwas später als die der anderen Knöchelchen statt.

Bei vielen *Säugetern* wird in der Sehne des Musculus stapedius ein winziges Skeletstückchen, nach dem Entdecker Skeletstückchen von PAAUW genannt, ge-

fundnen. Ein weiteres nahe am Ursprung der Chorda tympani in der Paukenhöhle wurde von SPENCER (1890) beschrieben und von VAN DER KLAUW (1924) bei anderen *Tieren* gefunden. (Vergleiche auch DOMBROWSKI a. l. c., GAUPP 1899, GREY c 1913, HYRTL 1875, REAGAN 1915, SCHMALHAUSEN 1923, STERN 1903, STUMMER-TRAUNFELS 1910, SYK 1918, VALI l. c.)



Abb. 15. Incus-Stapesgelenk. Präparat von Prof. ALEXANDER. Mittlere Vergr.

Während HELMHOLTZ (1867—69) besonders eingehend die physiologische Funktion der länglich-ovalen Gelenksflächen zwischen Hammer und Amboß erörterte, führten die Untersuchungen von MAGNUS (1860) und später von BRUNNER (1870) dazu, die Art dieser Verbindung als Synchondrose zu bezeichnen. FREY (1897, 1910) stellte vergleichend-anatomisch fest, daß bei verschiedenen Species knöcherne, knorpelige oder bindegewebige Ankylosen normalerweise vorhanden seien, ein Meniscus existiere nicht.

Auch die von RÜDINGER (b 1888) als wirkliches Gelenk bezeichnete Amboß-Stapesverbindung wird von BRUNNER (1870) als Symphyse bezeichnet (s. Abb. 15).

Auch die Untersuchungen von SCHMIDT (a 1903) haben ergeben, daß die Gelenke zwischen den Gehörknöchelchen lockere Symphysen oder Syndesmosen darstellen, mit gelegentlichen Übergängen zu Meniscusgelenken („Linsenknöchelchen“).

Maße und genauere Angaben über die menschlichen Gehörknöchelchen wurden neustens makroskopisch von HERON: Anat. record Bd. 25, S. 433, 1923 gegeben.

Die Platte des Stapes zeigt eine zarte knöcherne Grundsubstanz, welche auf der vestibularen Seite von einer Schichte hyalinen Knorpels überzogen ist, welcher auch beim Erwachsenen die Ränder des Stapesplatte rings umgreift. Auf der vestibularen Seite ist dieser Knorpel von einem kaum  $\frac{1}{2} \mu$  dicken Endothelbelag überzogen, dessen Kerne deutlich hervortreten. Auf der tympanalen Seite überzieht Trommelhöhlenschleimhaut ebenfalls sehr verdünnt, aber gefäßhaltig, die Stapesplatte. Am Rande bildet sie einige winzige Buchten und Taschen. Die Fixation des Stapes in der Fenestra ovalis geschieht durch sehr straffe,

äußerst feine, vom Knorpel der Stapesplatte zum überknorpelten Rande des ovalen Fensters hinüberziehende Bindegewebsbündel, zwischen denen langgestreckte Zellkerne liegen. Bei einzelnen *Säugetieren*, die ein zweifellos gut funktionierendes Gehörorgan haben, zieht ein knöcherner *Canalis caroticus* zwischen den Schenkeln des Steigbügels hindurch, wie bei *Maulwurf*, *Goldmaulwurf*, *Murmeltier*, oder es verläuft hier ohne knöchernen Kanal die *Arteria carotis interna*, wie es MECKEL beim *Igel* beschrieb. (Zitiert nach KISCH.) Ich selbst



Abb. 16. Rand des ovalen Fensters, der Stapesplatte und des Ringbandes des Stapes im Querschnitte, vom Hingerichteten. Verknöcherungszonen an den Ansatzstellen des Ringbandes. Vergr. 290fach.

beobachtete derartiges besonders bei der *Bisamratte*. Die Arterie berührt den Stapes nicht. Beim Menschen fand ich im 5. Lunarmonat einen mächtigen Nervenplexus, die *Arteria stapedia* umspinnend, der sich wohl auch zurückbildet.

Das Ringband des Stapes enthält reichlich elastische Fasern, die eine äußere und innere dichtere und mittlere lockerere Schichte bilden (WATSUJI 1903). Dieses *Ligamentum stapedia* entwickelt sich erst sekundär auf dem Vorknorpel und Knorpel. Die Ansatzstelle dieser Bindegewebsfasern erscheint allseits ganz oberflächlich verkalkt.

Die *Membrana tympani secundaria*, welche die *Fenestra rotunda* verschließt, besteht aus dichtgedrängten Zügen faseriger Binde substanz, welche auf der vestibularen Seite von ganz dünnem Endothel überzogen ist, auf der tympanalen Seite von dem Paukenhöhlenepithel, das auch den Charakter eines ganz flachen Endothels trägt. Über die tympanale Oberfläche ziehen eine Menge getrennte Bündel, in manchen Fällen bis zu 15, von größtenteils marklosen, dem *Plexus tympanicus* angehörigen Fasern, welche rings von Epithel eingefasst erscheinen, was dann wohl darauf zurückzuführen ist, daß diese Fasern ursprünglich in Gallertpolstern waren, welche dann von Epithel umwachsen werden. Nach BEZOLD mißt die Membran  $1,70 \times 1,1137$  mm.

### c) Die Binnenmuskeln des Ohres.

Nach TOYNBEE (1860) besitzt der Tensor tympani eine Sehnenscheide, die nach HENLE durch Bindegewebszüge mit der Sehne verbunden ist. Die größere laterale Portion des Muskels geht nach ZUCKERKANDL (c 1892) unmittelbar in seine Sehne über, infolgedessen vermag der Muskel direkt auf den Hammer zu wirken. Gelegentlich kommt, wie L. MEYER (1866) fand, und RÜDINGER (1872), REBSAMEN und URBANTSCHITSCH (1875) bestätigten, eine Verbindung des Tensor tympani mit dem Tensor veli palatini vor. Die Sehne des Muskels

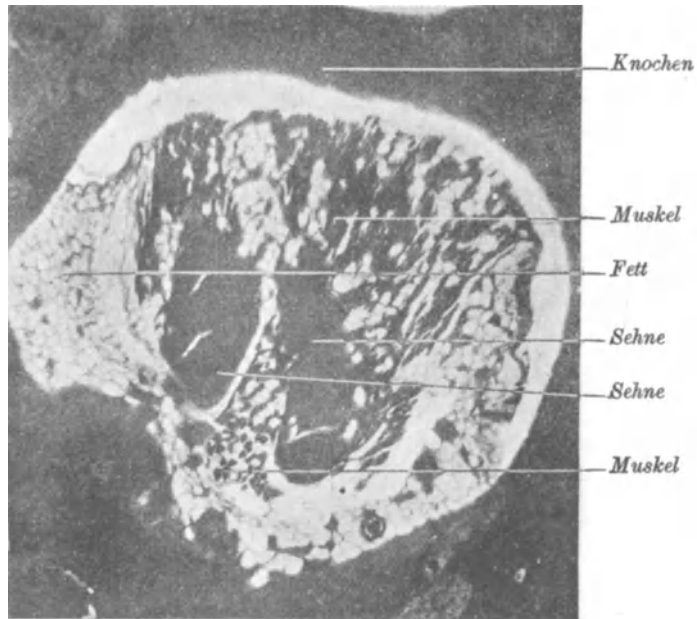


Abb. 17. Querschnitt durch den Musculus tensor tympani, dessen Sehne und Fettumhüllung innerhalb des Knochens. Vergr. etwa 40fach. Präparat von Prof. ALEXANDER.

inseriert nach POLITZER (l. c.) am vorderen Rande der nach innen gerichteten rhomboidalen Fläche des Hammergriffs in einer zur Längsachse des Hammers schrägen Richtung.

Der Musculus stapedius, der nach POLITZER (l. c.) häufig bei Neugeborenen, selten bei Erwachsenen, eine direkte Anlagerung an die Scheide des Facialis erkennen läßt, zeigt auf Durchschnitten eine dreieckige Form, die Sehne scheint aus den central gelegenen Muskelbündeln hervorzugehen. Das Verhältnis zwischen Muskel und Bindegewebe scheint hier individuell etwas zu variieren. In beiden Binnenohrmuskeln fand ZUCKERKANDL (b 1887) regelmäßig Fettgewebe eingelagert (vgl. Abb. 17).

Nach den Untersuchungen von STEINITZ (a 1905) finden sich in den Binnenmuskeln des Ohres, neben den motorischen Endigungen der Nerven, die über verschiedene Regionen des Muskels verteilt sind, besonders in der Nähe der Sehne liegend, auch zahlreiche als proprioceptorische Endigungen zu deutende Muskelspindeln, wie in anderen Muskeln, woraus auf eine kontrollierte Abstufung der Kontraktionen dieser Muskeln geschlossen werden darf.

Nach STEINITZ (b 1907) ist auch das Verhältnis des Bindegewebes zu den Muskelfasern im *Musculus stapedius* ein ungewöhnliches, indem  $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{2}$  des Muskelquerschnittes aus Elementen des *Perimysium internum* gebildet wird.

Während der *Tensor tympani* vom *Trigeminus* innerviert wird, erhält der *Stapedius* seine Innervation vom *Facialis*, wie POLITZER (l. c.) experimentell am *Hunde* nachwies.

POLITZER faßte den *Stapedius*, da die Gehörknöchelchenkette bei seiner Kontraktion nach auswärts rückt, und das Trommelfell entspannt wird, wobei der Labyrinthdruck vermindert wird, als Antagonisten des *Tensor tympani* auf. Er wird von verschiedenen Autoren als Lauschmuskel, von anderen als Schutzapparat für das Amboß-Steigbügelgelenk und das ovale Fenster somit auch als Schutzrichtung gegen übermäßige Inanspruchnahme des inneren Ohres aufgefaßt. (Vgl. EDGEWORTH, KILLIAN 1896.)

Der Trommelfellspanner zieht nach innen, ohne dabei den Hammer erheblich um seine Querachse zu drehen. Er streckt die Radiärfasern des Trommelfells, und setzt auch die an den Hammer ansetzenden Bänder in Spannung. Es wird dadurch der Hammergriff und mit ihm das Trommelfell nach innen gezogen und stärker gespannt, hiermit

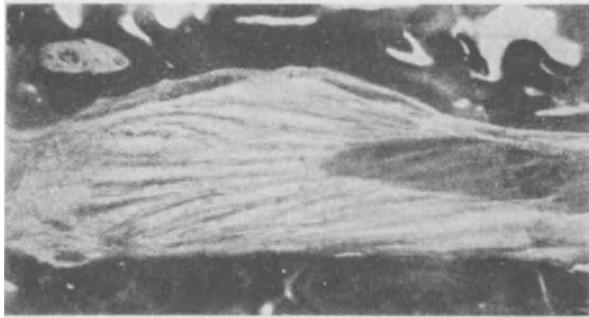


Abb. 18. Längsschnitt des *Musculus stapedius* des Menschen und seiner Sehne. Präparat von Prof. ALEXANDER. Schwache Vergrößerung.

die Schwingungen des Trommelfells verkleinert, das Labyrinth erhält dabei schwächere Impulse, und durch das Hineinpressen der Steigbügelplatte in das Vorhoffenster wird eine Dämpfung bedingt.

ROMANO schildert die Lage, Form und Insertion des Tensormuskels beim Menschen, *Hund*, *Katze*, *Pferd*, *Ziege*, *Kaninchen* und *Rind*. Bemerkenswert ist die Anordnung des Muskels, der durch die oberflächliche Fettlage die Bewegungen bei Kontraktion und Dehnung erleichtert, und die Anordnung der Muskeln, die die Kraft aller Muskelfasern vorzüglich ausnutzt. Bei einzelnen *Tieren* trifft der Schnitt teilweise Längsschnitte, teilweise Querschnitte der Muskelfasern, deren Verbindung mit den Sehnen so eingerichtet ist, daß die Kontraktion der verschiedenen Muskelfasern gleichzeitig ausgenutzt wird. Ferner werden neben histologischen Einzelheiten zwei verschiedene Gruppen von Ganglienzellen, die offenbar demselben Ganglion angehören und die dem Muskel immer anliegen, hervorgehoben.

Der Steigbügelmuskel als kleinster quergestreifter Muskel des menschlichen Körpers setzt sich mit einer feinen Sehne am Köpfchen des Steigbügels und zum Teil am SYLVISchen Knöchelchen des Amboß-Steigbügelgelenkes an, so daß er bei seiner Kontraktion nach HENSEN (d 1907) die Fußplatte des Stapes mit dem vorderen Rande in die Paukenhöhle, mit dem hinteren etwas nach dem Labyrinth vorrücken soll.

HARDESTY (1923) fand, daß der Stapes beim *Schwein*  $52 \mu$  am vorderen Rande, am hinteren Rand  $49,6 \mu$  nach einwärts bewegt werden kann. Im ganzen kann die Fußplatte um  $51 \mu$  bewegt werden. Also eine ganz geringe Beweglichkeit gegenüber der starken Beweglichkeit des Trommelfells (die Gehörknöchelchen sind beim *Schwein* durch einfache Synarthrosen verbunden).

#### d) Gefäße und Nerven der Paukenhöhle.

Die Trommelhöhle enthält Äste von drei Arteriengebieten, von der Arteria maxillaris interna als deren Ast die Arteria tympanica, durch die Fissura tympano-squamosa in die Trommelhöhle gelangt, Ästchen von der Carotis interna und der Auricularis posterior. Die mit der Chorda tympani verlaufende Arteria stylomastoidea, ein kleiner Zweig der Arteria pharyngea ascendens, gelangt durch den Canaliculus tympanicus in die Trommelhöhle. Ferner beteiligen sich mehrere Zweigchen der Arteria meningea media an dem dichten Blutgefäßnetz der Trommelhöhlenschleimhaut, wobei sie Anastomosen bilden. Gelegentlich können sie direkt oder durch Arterien des inneren Gehörganges mit den Gefäßen des Labyrinthes in Verbindung stehen (SIEBENMANN f 1894; vgl. NABEYA 1925).

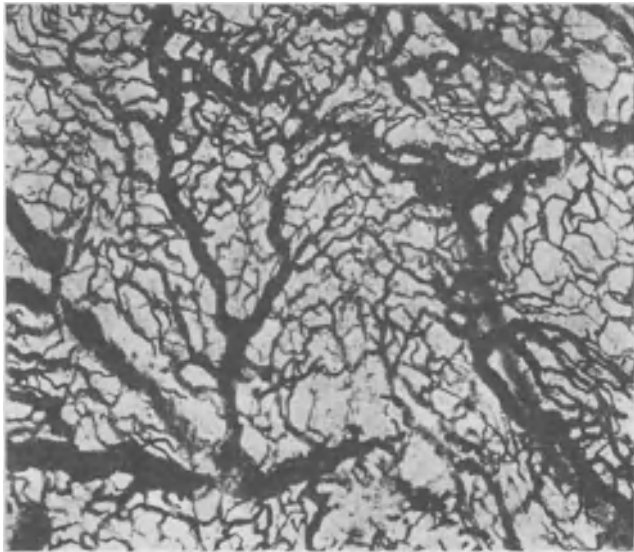


Abb. 18a. Paukenhöhlenschleimhaut des Kaninchens, die Blutgefäße mit Berlinerblau injiziert. Vergr. 67 fach.

Nach NABEYA werden das Mittelohr, die Gehörknöchelchen und ihre Muskeln von vier Arterien in Form von zwei Strängen, die sich nochmals teilen, versorgt, und zwar kommen von der Arteria meningea media die Arteria nutricia incudomallei, sowie der Ramus tensor tympani, welcher den Hammer sowie den Amboß nebst ihren Muskeln versorgt. Nun werden aber Hammer und Amboß von einem kleinen Zweig des Nervus trigeminus III innerviert, der in enger Beziehung zur A. meningea media steht, während Stapes und seine Muskeln durch einen Zweig des N. facialis, der seinerseits mit der A. stylomastoidea korrespondiert, innerviert werden. Somit wurde nachgewiesen, daß zwischen der Innervation und dem Gefäßsystem des Mittelohres eine enge entwicklungsgeschichtliche Beziehung besteht.

Die Paukenhöhlenschleimhaut zeigt neben Capillaren auch weitere venöse Netze, wie man auf Injektionspräparaten sehen kann (s. Abb. 18a).

Die Chorda tympani empfängt auf dem Wege des Nervus tympanicus in das Ganglion geniculi ziehende secretorische und sensible Fasern, die von da im absteigenden Facialis verlaufen und von hier als „Chorda tympani“ bogen-

förmig die Trommelhöhle durchziehend, zwischen Hammer und Amboß verlaufend, in die Fissura tympano-quamosa gelangen, ohne vor dem Verlassen der Trommelhöhle Zweige abgegeben zu haben.

Abgesehen von den makroskopisch sichtbaren Nervensträngen, findet sich in der Trommelhöhlenschleimhaut ein feines Nervengeflecht: der Plexus tympanicus. Nach den Untersuchungen von VITALI (a 1908) besteht er aus einem carotico-tympanalen Ast und aus einem anderen dünneren Zweig, der zur Tuba

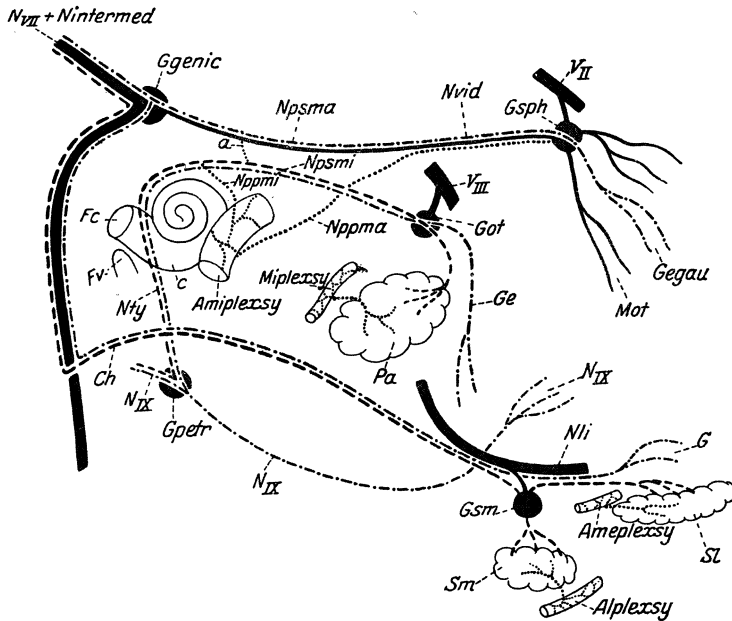


Abb. 19. Schema der die Trommelhöhle passierenden Nerven und ihrer Verbindungen. (Nach SCHWARZ.) Aus dem Handbuch von ALEXANDER-MARBURG.

- Die nervösen Anteile des Mittelohrs:
- autonome sekretorische und vasodilatatorische Fasern.
- ..... sympathische sekretorische und vasoconstrictorische Fasern.
- Geschmacksfasern aus dem Glossopharyngeuscentrum.
- motorische und sensible Cerebralfasern.

a Anastomose zwischen Nervus petrosus superficialis major und minor; *Aplexy* Arteria lingualls mit Plexus sympathicus; *Ameplexy* Arteria maxillaris externa mit Plexus sympathicus; *Mplexy* Arteria maxillaris interna mit Plexus sympathicus; *C* Cochlea; *Ch* Chorda tympani; *Amplexy* Carotis interna mit Plexus sympathicus; *Fc* Fenestra cochleae; *Fv* Fenestra vestibuli; *G* Geschmacksfasern für die Zunge; *Ge* Geschmacksfasern mit dem Nervus lingualls; *Gegau* Gaumengeschmacksfasern; *Ggenic* Ganglion geniculi; *Got* Ganglion oticum; *Gpetr* Ganglion petrosum; *Gsm* Ganglion submaxillare; *Gsph* Ganglion sphenopalatinum; *Mot* Motorische Fasern aus dem Nervus facialis für den Musculus levator veli palatini + Musculus uvulae; *Nli* Nervus lingualls; *Nppma* Nervus petrosus profundus major; *Nppmi* Nervus petrosus profundus minor = Nervus carotico-tympanicus; *Npsma* Nervus petrosus superficialis major; *Npsmi* Nervus petrosus superficialis minor; *Nty* Nervus tympanicus; *N VII + Nintermed* Nervus facialis und Nervus intermedius; *N IX* Nervus glossopharyngeus; *Pa* Glandula parotis; *Sl* Glandula sublingualis; *Sm* Glandula submaxillaris; *V II* zweiter Trigeminasast; *V III* dritter Trigeminasast.

Eustachii zieht. Dieser Ast passiert die obere Wand der Trommelhöhle und erhält Fasern vom Ganglion oticum, so daß in dem Ramus petrosus superficialis minor Fasern vorhanden sind, welche vom Nonus zum Ganglion oticum ziehen und Fasern, welche von diesen zum Plexus tympanicus treten. An letzterem beteiligen sich, außer den genannten Fasern solche vom Nonus, solche vom Ganglion petrosum und von dem sympathischen Plexus, der die Carotis interna begleitet. Gelegentlich finden sich auch in der Schleimhaut des ovalen und runden Fensters bei Lupenvergrößerung feinste Nervenästchen. Selten ist auch an der oberen Wand des Cavum tympani, neben dem dort verlaufenden Nervenzug, ein anderer,

der sich dem Plexus der Carotis anschließt und dann mit dem Petrosus superficialis major anastomosiert. Die Schleimhaut der Tube erhält Fasern vom Nodus, vom Ganglion oticum und sympathische Fasern vom carotischen Plexus. Der Nervus petrosus superficialis minor gibt Fasern an das Ganglion geniculi oder den Facialis, außerhalb des Ganglions auch an den Petrosus superficialis major ab. Die verbindenden Fasern zweigen von einer ganglienzellenhaltigen Stelle des Petrosus superficialis minor ab; das in den Canaliculus tympanicus eingeschlossene Stück des COTUNIOSschen Nerven enthält kein Ganglion. Einzelne oder kleinste Gruppen von Ganglienzellen können in allen Ästen des Plexus tympanicus liegen. Der die Schleimhaut der Tube innervierende Zweig besitzt stets ein Ganglion. Ein größeres findet sich im Petrosus superficialis minor durch Fasern mit dem Ganglion geniculi verbunden. Allen diesen Ganglienzellen kommt eine Kapsel zu, in der sich der Achsencylinderfortsatz in T-Form teilt. Häufig sind die Zellen gefenstert und zeigen mit Plasmaanschwellungen endigende Fortsätze.

Konstant sollen dem Tensor tympani größere Gruppen von Ganglienzellen besonders beim *Hund* aufliegen, ob eine nähere Beziehung zur Muskelinnervation besteht, ist unbekannt.

## 2. Die Tuba Eustachii.

Die Schleimhaut der Ohrtrumpete (Tuba auditiva Eustachii), ist in dem Anteil, der im knöchernen Kanal verläuft, als direkte Fortsetzung der Paukenhöhlenschleimhaut aufzufassen. Dort ist sie mit Flimmerepithel überzogen. Die dünne Schleimhaut wird häufig nahe dem Kanal für den Tensor tympani mit adenoidem Gewebe infiltriert gefunden. Manchmal, aber nicht häufig, findet man Drüsen im knöchernen Teil der Tube; der Tubengang verengt sich am Übergang (Isthmus tubae) zur knorpeligen Ohrtrumpete auf eine Höhe von 2 mm und eine Breite von 1 mm. Unterhalb des Bodens der Tube finden sich kleine lufthaltige Räume von wechselnder Größe, die Cellulae pneumaticae tubariae. Den Übergang zum Rachenteil dieser Tube bildet der Schleimhautkanal, der durch eine seitlich offene Knorpelhalbrinne gestützt wird, die auf dem Querschnitt hakenförmig geformt erscheint; der Knorpel dient zum Ansatz von Muskeln, die dem Tensor veli palatini und den Musculus dilatator tubae angehören. Diese Muskeln ziehen durch ihre Kontraktion die Knorpelplatte herab und bringen dadurch die Lichtung des Rohres, das in der Ruhe eine vertikale Spalte mit aneinanderliegenden Wänden darstellt, zum Klaffen. v. EBNER (1902) bringt mit dieser Aufgabe den Bau des Tubenknorpels in Zusammenhang, indem er sich als aus einem Gemisch von Hyalinknorpel, elastischem Knorpel und Faserknorpel zusammengesetzt erweist. In dem Grundsubstanzreichen, zellenarmen Hyalinknorpel treten da und dort asbestartige Faserbündel auf. Daneben finden sich größere und kleinere Nester, in welche, ähnlich wie im Ohrknorpel, in die Grundsubstanz um die dichtgedrängten Zellen elastische Fasern reichlich eingelagert sind, die einzelnen solchen Ansammlungen stehen durch strahlenartige Verbindungen miteinander im Zusammenhang. Am Knorpelhaken ist ein zur Oberfläche des Knorpels fast senkrechter Verlauf der vom äußeren Perichondrium kommenden fibrösen Bündel zu bemerken. Gegen die mediale Knorpelplatte wird die Anordnung der Bündel mehr geflechtartig, zum Teil zur Oberfläche des Knorpels fast parallel. Nach den Untersuchungen von URBANTSCHITSCH (1875) treten die genannten Differenzierungen innerhalb des Tubenknorpels erst mit zunehmendem Alter auf, während er bei neugeborenen Kindern noch ganz hyalin ist. Von REITMANN (1903) wird angegeben, daß der Tubenknorpel bereits bei Neu



geborenen teilweise elastischen Charakter zeigt, mit randständigen Beimengungen von Faserknorpel. Er erleidet im Laufe des späteren Lebens Umwandlungen bis zu weitgehender Zerfaserung und Zerklüftung, häufig finden sich akzessorische abgesprengte Knorpelstücke, ferner im Knorpel die Ausbreitung typischer Faserknorpelzonen durch Einwanderung von Bindegewebsfasern vom Perichondrium her, und asbestartige, faserige Umwandlung der hyalinen Grundsubstanz. Häufig wird der laterale Schenkel der Knorpelplatte von Gefäßen durchzogen, die von fetthaltigem Bindegewebe umgeben sind.

Die Schleimhaut der Tube ist von einem geschichteten Flimmerepithel bekleidet, das nach auswärts bis an das Ostium tympanicum reicht und sich häufig noch auf die Schleimhaut des Hypotympanum ausdehnt. Die Schleimhaut der Tube ist gewöhnlich in zahlreiche feinste Längsfalten gelegt, Spaltbildungen im Tubenknorpel können zur gänzlichen Isolierung einzelner Knorpelteile führen (ALEXANDER s 1926). Das die Oberfläche der Tube deckende Bindegewebe steht wie die Trommelhöhlenschleimhaut an den jugendlichen Individuen, mit dem Bindegewebe, welches die Fissura petrosquamosa ausfüllt, in direktem Zusammenhang. Beim Neugeborenen ist die gesamte Tube 17–22 mm lang, verhältnismäßig weit, mitunter im knorpeligen Teil klaffend. Der Tubenknorpel ist weich und wenig elastisch. Die festere Anlagerung der lateralen an die mediale Wand der knorpeligen Tube scheint am Neugeborenen nur ausnahmsweise vorhanden zu sein und sich gewöhnlich erst im Laufe des ersten Lebensmonats herzustellen. Im Lauf des weiteren Wachstums entfernt sich das Ostium pharyngeum tubae immer mehr von der unteren Umrahmung der Choanen und rückt scheinbar gegen die Schädelbasis nach auswärts.

Die Schleimhaut der knorpeligen Tube wird, je näher der Mündung am Schlundkopf, um so mehr dessen Schleimhaut ähnlich (siehe diesen). Das cylindrische Flimmerepithel wird mehrreihig, Becherzellen treten dazwischen auf und zahlreiche Schleimdrüsen, die aber in der tiefsten Bucht der Knorpelrinne fehlen (RÜDINGER d 1872). Die membranöse Seiten- und Unterwand zeigt meist reichliches Fettgewebe in der Submucosa. Die Drüsen der Tube sind wie im Respirationsapparat gemischte Schleimdrüsen. Das adenoide Gewebe wird ebenfalls, namentlich gegen die Mündung, immer reichlicher, nimmt schließlich den ganzen Umfang der Schleimhaut ein und zeigt eventuell auch deutliche Sekundärknötchen. Es kommt auf diese Weise das von GERLACH als Tubenmandel bezeichnete Gebilde, das in die Pharynxtonsille übergeht, zustande. Nach den Untersuchungen ANTONS (1900) fehlt das adenoide Gewebe bei Em-



Abb. 20. Übersichtsbild des Tubenquerschnittes eines Kindes. Präparat von Dr. FISCHER. Schwach vergrößert.

bryonen, tritt aber bei Neugeborenen regelmäßig auf und erreicht bei Kindern von 1 $\frac{1}{2}$ —2 Jahren seine größte Entwicklung. Bisweilen finden sich lymphknötchenartige Bildungen bis in die Paukenhöhle (v. EBNER l. c.). Die Schleimhaut der Tube ist reich an Gefäßen.

Die Schleimhaut der knöchernen Tube ist viel dünner als im knorpeligen Abschnitt, es fehlt hier, ähnlich wie in der Paukenhöhle, eine Submucosa fast vollständig. Das Flimmerepithel ist etwas niedriger als in der knorpeligen Tube und zweireihig. Die knöcherne Tubenwand enthält je nach dem Grade der Pneumatisation lufthaltige Hohlräume, Cellulae tubariae, die kaum hanfkorn groß werden, mit Cylinderepithel ausgekleidet sind und nach



Abb. 21. Tubenschleimhaut des Menschen mit Drüsen und lymphatischen Elementen. Vergr. etwa 50fach.

SIEBENMANN (a 1890) vereinzelt Schleimdrüsen in ihren Wänden enthalten können. Die Pneumatisation kommt am häufigsten am Boden und der medianen Wand der Tube vor.

Unter der Basalmembran der Tube liegt die Tunica propria mit dicht gelagerten leicht gewellten Bindegewebsfasern, die in das lockere Bindegewebsnetz der submucösen adenoiden Schichte übergehen, andererseits mit dem Perichondrium und der Fascie des membranösen Abschnitts in Verbindung stehen. Peripher schließt sich an die Submucosa eine Schichte aus Fett und Drüsen an (vgl. BRYANT 1907, CITELLI 1905, PETER 1894, VERMEULEN 1909; ZUCKERKANDL d 1906, ZYTOWITSCH), letztere sind acinöse, gemischte Schleimdrüsen, die von einer kernarmen Bindegewebslage eingehüllt sind. Um die Ausführungsgänge dieser Drüsen ist das adenoide Gewebe häufig etwas dichter angeordnet.

### III. Das innere Ohr.

#### 1. Das häutige Labyrinth.

In neuerer Zeit hat ALEXANDER ( $\gamma$  1923) vorgeschlagen, nur die Gebilde des Vorhofs und der Bogengänge unter dem Namen Labyrinth der Cochlea gegenüberzustellen. Er wendet dementsprechend für den Nervus vestibularis die Bezeichnung Labyrinthicus an, ich habe mich in vorliegendem Aufsatz dieser Auffassung, die gewiß besonders für den Otologen manches für sich hat, nicht angeschlossen, da die historische Bezeichnung Labyrinth für Vorhofsapparate und Cochlea doch nicht so leicht aufzugeben ist. Da vorläufig nur ein kleiner Teil der Untersucher sich ALEXANDER angeschlossen hat, würde die von der üblichen anatomischen Nomenklatur abweichende Anwendung des Labyrinthbegriffes in seinem Sinne vorläufig eher verwirrend wirken.

Die Wandung des häutigen Labyrinthes besteht aus einem eigenartigen zähen Bindegewebe, das je nach der Dicke mehr oder weniger langgestreckte spindelförmige Zellen in einer manchmal fast an Knorpelgrundsubstanz erinnernden Grundmasse enthält. Diese Wandung kann sehr dünn sein (bei kleinen *Tieren*), oder von erheblicher Dicke, insbesondere bei *Selachiern*, und zeigt dann eine ausgesprochene Elastizität. Fast überall sehen wir, daß die Bogengänge verhältnismäßig die größte Wanddicke aufweisen, während die Ampullen viel dünnwandiger sind und noch mehr Utriculus und Sacculus, sowie die verbindenden Kanäle.

Die Dimensionen der einzelnen Abschnitte des Labyrinthes sind in keiner direkten Relation mit der Größe des *Tieres*. Dort, wo die Dimensionen der Gewebe durch die Zellgröße bestimmt sind, indem annähernd die gleiche Anzahl der Elemente eine Gewebslage zusammensetzt, sind sie sogar weitgehend unabhängig von der *Tiergröße*. Ein Beispiel möge dies illustrieren: So mißt die Ampulle des kleinsten *Säugetieres*, der *Spitzmaus*, 0,043 qmm auf dem größten Querschnitt, die eines jungen *Elefanten* 3,79 qmm, der Querschnitt des Bogenganges bei *Sorex* 0,041, bei *Elephas* 0,44 qmm. Die Höhe der Crista in dieser Ampulle beträgt 40  $\mu$  bei *Sorex*, 480  $\mu$  bei *Elephas*. Dagegen ist die Dicke des Crista-epithels und ebenso des Epithels der Maculae 24  $\mu$  bei *Sorex*, bloß 32  $\mu$  bei *Elephas*. Wir müssen es also besonders auf Rechnung der intracentralen Verbindungen setzen, wenn das Labyrinth der größten *Tiere* (auch das Labyrinth des *Walfisches* ist nach GRAY nicht wesentlich größer wie das des *Pferdes*) vermittels seiner Einwirkung auf die Muskeln den riesigen Körper des *Walfisches* oder des *Elefanten* zu beeinflussen vermag, trotzdem es in seinen Dimensionen nicht annähernd der Körpergröße des *Tieres* entspricht.

Interessant sind in dieser Hinsicht auch die Dimensionen der Schnecke und die damit zusammenhängende Länge der Basilarfasern. So sind die Basilarfasern in der Basalwindung bei *Sorex* 110  $\mu$  lang und 12  $\mu$  dick, in der Spitzenwindung 144  $\mu$  lang und 4  $\mu$  dick. Bei *Elephas* sind die Basilarfasern in der Basalwindung 256  $\mu$  lang und 6  $\mu$  dick, in der Spitzenwindung 720  $\mu$  lang und 3  $\mu$  dick.

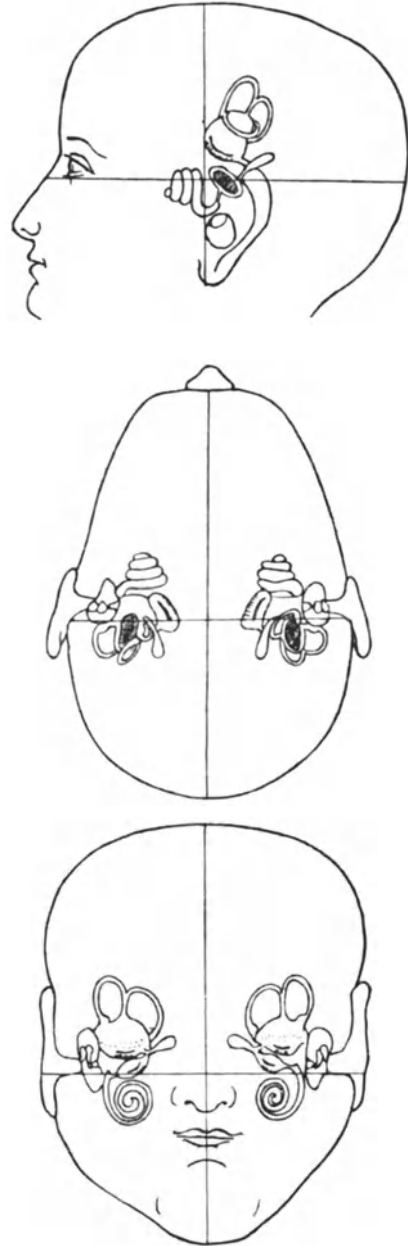


Abb. 22. Orientierung des Labyrinths im Schädel in der Ansicht von der Seite, von oben und von vorne. (Nach QUIX.)

Über die *Wale* fand ich nur die Angabe von GRAY, daß der 20 m lange *Wal*fisch *Balaena australis* eine größte Länge des Labyrinths von 25 mm aufweist.

Die Wandung des Labyrinths ist an verschiedenen Stellen verschieden dick und auch bei den einzelnen *Tieren* außerordentlich verschieden, so daß wir etwa bei kleinen *Nagern*, *Insectivoren* und *Fledermäusen* außerordentlich zarte, kaum wenige  $\mu$  dicke Bogengänge finden, während bei *Selachiern*, *Seeschildkröten* und großen *Säugetern* die Wand der Bogengänge eine erhebliche Dicke von 50  $\mu$  und mehr erreichen können. Deshalb muß die in neuerer Zeit physiologisch auch in Betracht gezogene Elastizität der Labyrinthwandung bei den einzelnen *Tieren* eine ganz verschiedene Beurteilung erfahren.

In der Membrana propria wies WATSUJI (l. c.) ein grobmaschiges Netz äußerst feiner elastischer Fasern nach.

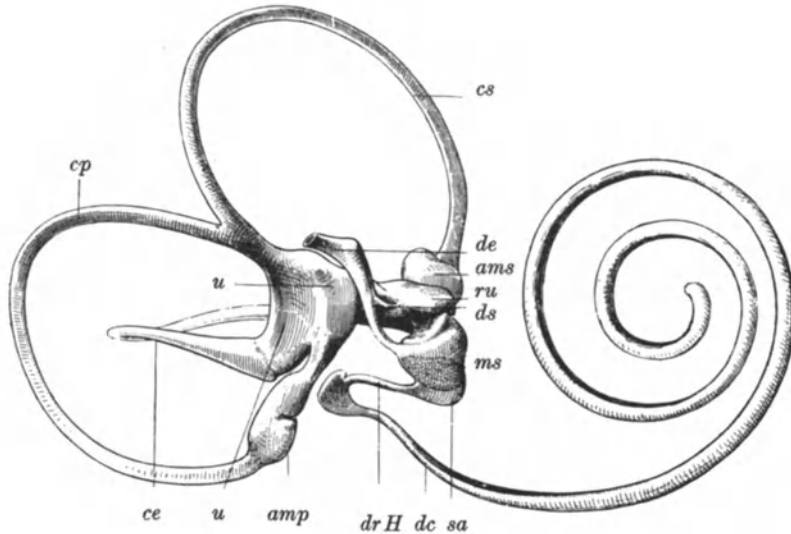


Abb. 23. Schema des häutigen Labyrinths. (Nach STEBENMANN.) Die endolymphatischen Räume des Labyrinths im Zusammenhange. Ansicht von hinten, innen. *cp* Canalis semic. post.; *cs* Canalis semic. s.; *ce* Canalis semic. externus; *amp* Ampulla posterior; *ams* Ampulla superior; *u* Utriculus; *ru* Recessus utriculi; *ds* Ductus saccularis; *de* Ductus endolymphaticus; *ms* Macula sacculi; *dr H* Ductus reuniens Henseni; *dc* Ductus cochlearis; *sa* Sacculus.

Während es bei den zarten Labyrinthten außerordentlich schwer ist, ihre Form richtig zu konservieren, ist es natürlich dagegen ein leichtes, die recht starren Röhrensysteme der *Selachier* u. dgl. in ihrer Form unverändert zu erhalten.

Die Ampullen haben meistens einen etwa 5–10mal größeren Querschnitt als die dazu gehörigen Bogengänge, weshalb wir annehmen müssen, daß Flüssigkeitsströmungen, die in den Bogengängen entstehen, im Gebiete der Ampullen entsprechend verlangsamt werden müssen, da sich die Strombahn erheblich verbreitert.

Bei manchen *Tieren*, beispielsweise *Proteus*, kommt es an den Bogengängen überhaupt nirgends zur Bildung eines echten perilymphatischen Raumes, indem ein feinfaseriges Gewebe überall erhalten bleibt. Diese Tatsache ist für gewisse theoretische Anschauungen, die an ein Ausweichen oder Strömen der Perilymphe denken lassen, von Wichtigkeit, ebenso wie die erwähnte verschiedene Festigkeit der Wandung.

Bei *Testudo* ist der Bogengang durch knorpelähnliche Leisten neben der Raphe verstärkt.

Über die Form und Lage der endolymphatischen Räume und ihre Beziehungen zu den perilymphatischen Räumen gaben Rekonstruktionen und Modelle von ALEXANDER (c 1902, h 1903) und von SIEBENMANN (g 1919) genaue Auskunft (vgl. Abb. 23, 51). Die besonders von SIEBENMANN seit 1890 empfohlene Methodik der Celloidinkorrosion unterrichtet über die Form der endolymphatischen Räume im Zusammenhange mit den perilymphatischen und den Nerven. GRAY (f 1907) verwendete sie zu einem großen vergleichenden Atlas. Es empfahl sie auch SHAMBAUGH (a b 1904—1906) für das Studium der Gefäße, später NABEYA l. c. und SNAPP l. c., auch POPOFF 1922.

## a) Die Säckchen.

### a) Utriculus.

DE BURLET und DE HAAS (1923—1924) haben die Stellung der Maculae beim *Kaninchen*, beim *Meerschweinchen* und bei *Macacus rhesus* genau rekonstruiert, ihre Hauptebenen und deren Neigung zur Ebene der Schädelbasis und gegeneinander durch Projektion der einzelnen Schnitte einer genau orientierten Frontalserie festgestellt. Danach bilden die Flächen, die die gekrümmte Utriculusmacula darstellen, miteinander einen sehr stumpfen Winkel. Die ganze Fläche umfaßt beim *Meerschweinchen*  $480000 \mu^2$ , die Macula sacculi ist annähernd gleich groß und besteht aus einem ovalen Hauptstück und einem in der frontalen

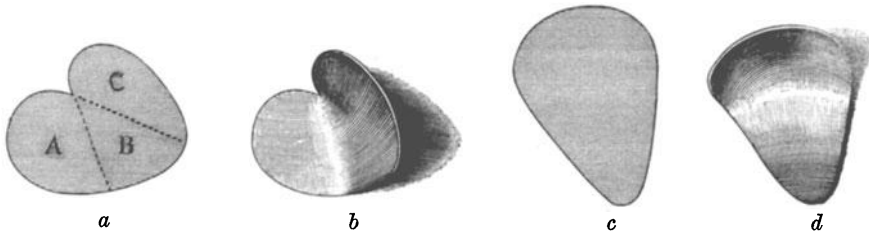


Abb. 24. Form und Wölbung der Macula utriculi, bzw. Sacculi von *Macacus rhesus*. (Rekonstruktion nach DE BURLET und DE HAAS) a und b Macula sacculi, rechts von lateral; c und d Macula utriculi, rechts von oben; a und c die Maculae der Fläche nach ausgebreitet; b und d die Macula in natürlicher Form.

Richtung von der Medianebene abgelenkten Teil, der mit ersterer einen Winkel von  $135^\circ$  einschließt. Dieser „Dorsallappen“ scheint ausschließlich von dem Vortrags Bündel des Ramus utricularis, das zur Macula sacculi zieht, innerviert zu sein. Winkelmaße, die an drei verschiedenen *Meerschweinchen* erhoben wurden, stimmten im wesentlichen miteinander überein. Die nur wenig gegeneinander geneigten Utriculusmaculaebenen stehen nahezu senkrecht gegen die des Sacculus. Die Otolithenmembranen einer Seite bilden miteinander durchschnittlich einen Winkel von  $101^\circ$ , die Ebenen der Utriculusotolithenmembranen beider Seiten schließen miteinander einen Winkel von  $173^\circ$  ein, ihre Schnittlinie mit der Basislinie einen Winkel von  $44^\circ$ . Zwischen den beiden Sacculusotolithenmembranen findet sich ein Winkel von durchschnittlich  $54,5^\circ$ , deren Schnittlinie bildet mit der Schädelbasislinie einen solchen von  $49^\circ$ .

Beim *Meerschweinchen* unterscheiden DE BURLET und DE HAAS eine Hauptfläche des Sacculus nach vorne zu, eine Fortsetzung der Fläche, die mit ihr einen Winkel von  $160^\circ$  bildet und eine Fläche des Dorsallappens, welche halb

nach unten gewendet ist, halb den Rücken der Utriculusmacula zuwendet, mit der erstgenannten Fläche einen Winkel von  $140^\circ$ , mit der zweitgenannten einen Winkel von  $150^\circ$  bildet. Die Oberfläche wurde mit  $490700 \mu^2$  bestimmt. Sie stimmt so ziemlich mit der der Utriculusmacula überein.

Nach DE BURLET (c 1920) ruht die Macula utriculi auf der im Innern der knöchernen Labyrinthwand von medial nach lateral ausgespannten „Grenzmembran“ des perilymphatischen Gewebes größtenteils auf und ist beim *Meerschweinchen* dort flach und nur an der vorderen und medialen Wand des Utriculus auf eine geringe Strecke am Rande aufgebogen. Die beiden Maculae sind im *Meerschweinchenschädel* etwa 7,5 mm auf beiden Seiten voneinander entfernt.

DE BURLET und DE HAAS finden bei *Macacus* die drei Sacculusabschnitte ungefähr gleich groß, so daß das Hauptstück nur den dritten Teil der ganzen Macula ausmacht. Beim *Meerschweinchen* finden sie das Verhältnis Dorsallappen-Vorderstück-Hauptstück, dagegen wie 1:1:3. Beim *Kaninchen* wie 1:1:2. Sie meinen, daß man in bezug auf die Untersuchungen von MAGNUS und DE KLEIJN (l. c.) diese anatomischen Unterschiede mit der verschiedenen Art der Augenstellung der *Tiere* in Beziehung bringen könne. Durch Belegen der entsprechenden Stellen der Modelle mit Staniolpapier wurde bei *Macacus* die Größe der Macula utriculi mit 2,06 qmm, diejenige der Macula sacculi mit 1,8 mm bestimmt. Zum Vergleich wurde die Utriculusoberfläche bei *Cavia* mit 0,48 qmm, die der Macula sacculi mit 0,49 qmm bestimmt.

Sie berechnen wie folgt:

	im Utriculus	im Sacculus
Gewicht der Otolithenmembran ( <i>Kaninchen</i> ) . . . . .	0,07— 0,05 mg	0,06 mg
Ca.Co <sub>3</sub> -Krystalle darin . . . . .	31,8 —38,6 vH	30,00 vH
Spezifisches Gewicht der Otolithenmembran . . . . .	1,32— 1,39 mg	1,27 mg.

Mittels genauer Rekonstruktionen an ausgewähltem Material der *Ratte* hat CUMMINS (1925) deren Labyrinth rekonstruiert und die Ebenen der einzelnen Endstellen und die von ihnen eingeschlossenen Winkel ähnlich wie die holländischen Forscher festgestellt.

QUIX und WERNDLY (1924) maßen die Krümmungen der Maculae und Cristae des Menschen und die Winkel, welche deren Ebenen mit der Basalebene und der Sagittalebene des Schädels einschließen, an 100  $\mu$  dicken Celloidinschnitten von Serien der menschlichen Schädelbasis und auch bei einigen *Tieren*. Sie berechneten dann auf Grund dieses Messungsmaterials den Druck, den die Otolithenmembran, welche, worauf sie Wert legen, den Krümmungen der Maculae vollkommen folgt, in den einzelnen Stellungen des Kopfes auf die Macula ausüben. Denkt man sich dabei den Schädel central in eine drehbare Glaskugel befestigt und somit nach jeder Richtung rotierbar, so bekommt man einen Bereich, in welchem nach ihren Berechnungen alle vier Maculae dem Druck unterliegen, welchen Bereich sie als gelben Fleck des statischen Organes jenem Bereich von Stellungen entgegenstellen, in welchen von keinem der Otolithen auf die Maculae ein Druck ausgeübt wird und den sie als blinden Fleck des statischen Organes bezeichnen. Zwischen beiden Extremen liegen natürlich alle jene Stellungen, bei denen von den vier Maculae nur drei, zwei oder eine unter Druck stehen sollen. Auf die mathematischen diesbezüglichen Ausführungen der Autoren sei hier bloß hingewiesen.

Die Macula utriculi ist in einer Aussackung des Utriculus (Recessus utriculi oder Sinus utricularis anterior) gelegen. Sie ist am frischen Präparat an der lateralen Wand des Recessus vestibuli als herzförmiger, hirsekorngroßer

weißer Fleck sichtbar. Von außen her treten die Äste des Ramus utricularis an sie heran. Ihre Basis ist der Cisterna perilymphatica zugekehrt.

Die Macula utriculi zeigt die Form eines unregelmäßigen, schwach gekrümmten Löffels, sie liegt der Macula cribrosa des Recessus ellipticus im knöchernen Labyrinthhohlraum an. Der Krümmungsgrad des vorderen und hinteren Anteils ist ungleich, letzterer ist stärker konkav.

Das Epithel, welches die Macula utriculi zusammensetzt, läßt zweierlei Zellelemente unterscheiden, während an den Rändern der Macula noch eine dritte Kategorie von Zellelementen sich abgrenzen läßt. Die eine Art der Zellen, die Haarzellen, besitzen, wenn wir sie in ganz frischem Zustand und innerhalb der natürlichen Umgebung, d. h. in der Endolymphflüssigkeit, untersuchen, annähernd die Form einer weithalsigen kurzen Flasche. Diese ihre natürliche Gestalt ist

aber im fixierten Präparat nur höchst selten zu beobachten und es gelingt am besten nur, und auch da nicht ganz konstant, diese Form der Zelle in Schnittpräparaten zu Gesicht zu bekommen, wenn man am überlebend frischen Präparat sehr rasch das häutige Labyrinth freilegt, entweder Osmiumdämpfe darauf einwirken läßt oder die Perilymphe durch in Ringerlösung gelöste Osmiumsäure ersetzt. Selbst die sonst beste Konservierung der Labyrinthepithelien, die Fixation mittels Durchspülung des lebenden *Tieres* mit Kaliumbichromat-Formol-Eisessig in einer der üblichen Konzentrationen (HELD 1902, WITTMACK, KOLMER c 1907) führt

nur äußerst selten zur Erhaltung eines normalen Konturs. Dies beruht darauf, daß offenbar der Wassergehalt dieser Zellen ein außerordentlich großer ist, wahrscheinlich weit größer, als bei den meisten Körperelementen der *Wirbeltiere* sonst (und sich dem Verhältnis annähert, das man bei einzelnen wirbellosen *Tieren*, wie manchen Zellen gewisser planktonisch lebender *Tiere*, wie *Mollusken* oder *Rippenquallen* u. dgl., findet). Erfahrungsgemäß sind die Haarzellen um so wasserreicher, je älter die Embryonalstadien bzw. postembryonalen Entwicklungsstadien der *Wirbeltiere* sind und ihre gute Erhaltung erfolgt demgemäß um so leichter, je jüngere Entwicklungsstadien wir vor uns haben, um so schwerer, je mehr die Zelle sich ihrer definitiven Ausbildung nähert. Wir unterscheiden an der Zelle einen oberen cuticularen Abschluß, der durch eine leichte kreisrunde Randverdickung begrenzt ist. Inmitten dieses Plättchens findet sich eine wohl ebenfalls aus cuticularer Abscheidung gebildete kleine Verdichtungsplatte, die ihrerseits am Rande eine kleine Einkerbung freiläßt. In dem unterhalb dieser Einkerbung gelegenen Protoplasma der Zelle finden wir bei entsprechender Färbung das Diplosom und die dieses Gebilde umgebende hellere Partie, die in Eisenhämatoxylinpräparaten als solche sich differenzieren läßt, dürfte als Sphäre („Area“) anzusprechen sein. Die Mitte der erwähnten cuticularen Platte trägt das Sinneshaar der Zelle oder, besser gesagt, eine Gruppe kaum meßbar feinsten, spitz konvergierend verlaufender Härchen, deren äußerste eine Spur kürzer als die innersten sind und die durch eine Kittmasse verbunden



Abb. 25. Utriculus und Macula utriculi eines neugeborenen Menschen. Präparat von Dr. JOS. FISCHER. Schwach vergrößert.

sind, die unter manchen Behandlungen, beispielsweise unter Einwirkung verdünnter Osmiumsäure, gelöst wird, gelegentlich auseinander weichen, für gewöhnlich aber verklebt bleiben. So wird ein spitz zulaufendes Sinneshaar gebildet, das etwa anderthalbmal so lang ist, als die Zelle. HELD (1902) hat angegeben, daß neben diesem eigentlichen Sinneshaar jede Sinneszelle noch eine Geißel besitzt, die als zu dem Diplosom gehörige Außengeißel anzusehen ist; er versichert, daß bei entsprechender Erhaltung alle inneren Hohlräume auskleidende Zellelemente des *Wirbeltierkörpers* solche von einem Diplosom ausgehende Geißeln, zumindest während einer Entwicklungsperiode, besitzen. An den Haarzellen der *Maculae* und *Cristae* mancher *Tiere*, wie *Amphibien* und *Vögel*, sind solche Geißeln bei bester Erhaltung nicht eben leicht, bei *Säugetern* in Entwicklungsstadien mit den besten Linsen nachzuweisen, und der Beweis, daß sie sich tat-

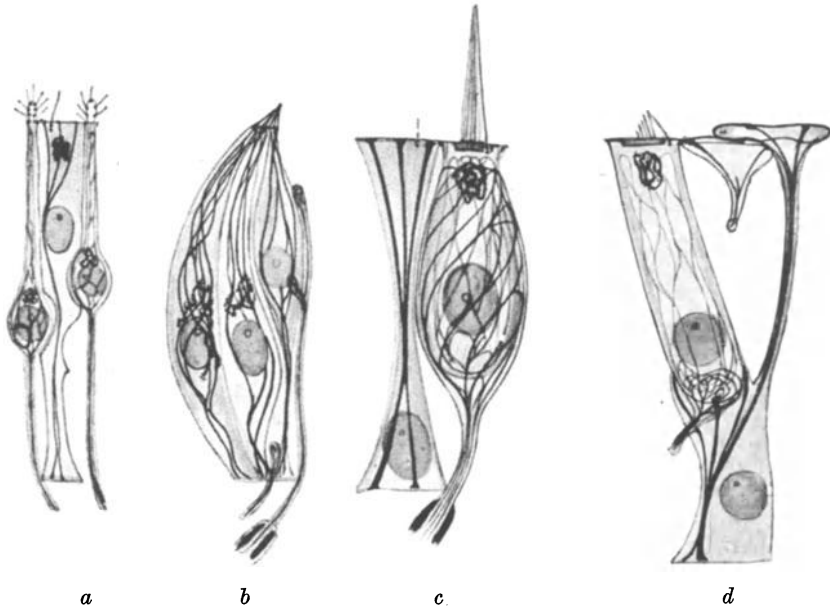


Abb. 26 a-d. Schema des Verhaltens von Stützfasern, Neurofasern, Diplosomen und Geißeln, sowie Netzapparat in den Sinnes- und Stützzellen a des Geruchsorgans, b des Geschmacksorgans, c der Vorhofendapparate, d des Cortischen Organs.

sächlich bei allen vollentwickelten *Säugetern* finden, ist nicht immer leicht zu liefern. Bei der jungen *Katze* aber habe ich sie deutlich beobachtet und isoliert mit der BIELSCHOWSKY-AGDUHRSCHEN Silbermethode darstellen können. (Abb. 47.)

Das Protoplasma der Haarzellen erscheint in frischem Zustande ziemlich homogen, aber bald treten leichte Körnelungen auf, die möglicherweise durch Verquellungen von Plastosomen bedingt sein können. Der Kern ist kugelförmig, meist nicht stark färbbar und enthält wenig Chromatin, nie ein deutliches Gerüst. Ein Kernkörperchen ist fast immer central gelegen. Die untere Kontur der Zelle, die in der Nähe der das Epithel begrenzenden Basalmembran gelegen ist, hat, wenn keine Schrumpfung vorhanden, die Form einer Kugelkalotte. An isolierten Zellen sieht man ihr verschiedene fadenartige Gebilde anhängen, die als Reste der zutretenden Vestibularisfasern aufzufassen sind. An solchen Zupfpräparaten, besonders nach vitaler Färbung durch Methylenblau, hat HELD (l. c.)



Gruppen von Körnern beschrieben, die er als Neurosomen bezeichnet. Frühere Autoren, die auch mit der vitalen Methylenblaufärbung arbeiteten, wie KAISER (1891) und NIEMACK (1893), bildeten auch kelchförmige Umgreifungen der Zelle ab, jedenfalls besteht keinerlei Zusammenhang des Protoplasmas der Haarzelle durch irgendwelche cytoplasmatische Verbindungen mit den benachbarten Stützzellen, außer am Rand der cuticularen Abschlußplatte durch die kittleistenartigen Ringe (VAN DER STRICHT a 1907, b 1908, KOLMER c 1907, IWATA 1925).

Bilder, welche Verzweigungen, Auszackungen der Haarzelle am basalen Pol aufweisen, sind durchaus als Kunstprodukte aufzufassen. Im definitiven Zustande ihrer Ausbildung ist die Haarzelle nur an der freien Oberfläche mit den Köpfen der Stützzellen verbunden, basal durch die zutretenden Nerven festgehalten. Wahrscheinlich besteht mehr basalwärts zwischen ihr und den Nachbar-elementen ein minimaler, auch mit den stärksten Vergrößerungen, bei guter Fixation, kaum nachweisbarer Lymphraum, der zumeist bei schlechter Fixation in einen weiten Schrumpfraum leicht umgewandelt wird. Jene Methoden, welche in sämtlichen Zellelementen der Embryonen und zumindest in allen epithelialen Gebilden erwachsener *Tiere* den Nachweis eines Netzapparates erbringen (GOLGI, KOPSCH, RAMON Y CAJAL g 1907, DA FANO), stellen auch in den Haarzellen ähnliche Gebilde dar, die etwa  $3\ \mu$  unter der Oberfläche gelegen sind und eine Gruppe feinkörniger, mit Silber färbbarer, untereinander zusammenhängender Fädchen darstellen. Sie sind nach direkter Silberfixation zuerst von mir (1908) abgebildet, später mit spezifischen Methoden von RAMON Y CAJAL, dann von KAWANO (l. c.) bei *Huhn*, *Kaninchen* und *Maus* beschrieben worden. Für den erwachsenen Menschen ist ihr Nachweis noch zu erbringen, doch darf, nach unseren Erfahrungen, ihr Vorhandensein in sämtlichen Epithelien vorausgesetzt werden.

Vorläufig habe ich nur für die *Landschildkröte Testudo graeca* mit Hilfe der Methode von DA FANO feststellen können, daß die Netzapparate in den Sinneszellen sowohl wie in den Stützzellen der Maculae und Cristae auch noch beim geschlechtsreifen *Tier* deutlich ausgebildet nachweisbar sind (s. Abb. 28).

Etwas den Trophospongien HOLMGRENS Entsprechendes, d. h. Fortsätze von Zellen, die sich in das Protoplasma von anderen Zellen hinein erstrecken und darin verzweigen, habe ich nirgends im Labyrinth aller *Wirbeltiere* gefunden.

Die Stützzellen, welche zwischen die Haarzellen eingereiht sind, sind dadurch charakterisiert, daß ihre Oberfläche keine Haare trägt und ihr oberer, ebenfalls cuticular verdickter Abschluß keinerlei Verdichtung in der Mitte, dagegen eine ringförmige Verdichtung am Rande besitzt, von IWATA (a 1925) als Zwinge bezeichnet, welche mit der der Nachbarzellen durch Littercellularbrücken oder zarte Kittleisten verbunden ist.

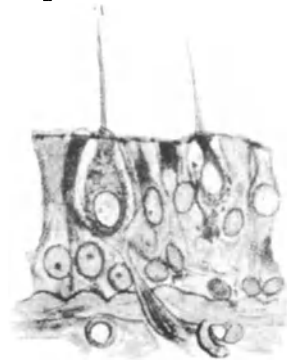


Abb. 27. Zwei Haarzellen und mehrere Stützzellen der Macula utriculi des Menschen, welche frisch freigelegt Osmiumdämpfen ausgesetzt war. Nachfixierung in HELDScher Flüssigkeit.  $3\ \mu$  dicker Schnitt. Durchtreten eines markhaltigen Nerven durch die Basalmembran. Vergr. 555fach.

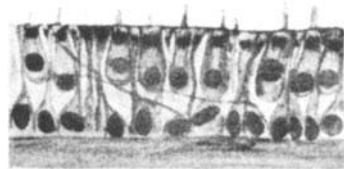


Abb. 28. Macula utriculi einer geschlechtsreifen *Testudo graeca*, in Sinneszellen und Stützzellen die Netzapparate durch Silberimprägnation nach DA FANO dargestellt. Vergr. 600fach.

Es ist auffällig, daß an allen Sinnesendstellen des Labyrinths meist nur endständige Verkittungen der Elemente untereinander beobachtet werden, aber keinerlei Intercellularbrücken. Eine Ausnahme machen nur die an der Peripherie der Maculae und Cristae gelegenen Epithelien, an denen wir gelegentlich wenigstens lokal solche Intercellularbrücken zur Darstellung bringen können.

Im obersten Teil ihres Protoplasmas tragen die Stützzellen, sowie alle Cylinderzellen, ein Diplosom, an dem selten und inkonstant, besonders in Embryonalstadien, eine Geißel mit Mühe nachzuweisen ist. Gegen die Basis zu verzüngen sie sich um der Ausbauchung der nächstgelegenen Haarzelle Platz zu machen, um sich dann unterhalb derselben, dort wo sie auf der Basalmembran aufsitzen, kegelförmig zu verbreitern. Während bei wenigen Arten manchmal der zumeist auffallend ovale Kern mehr distal gelegen ist (*Gürteltiere*), ist er bei den meisten anderen Arten und dem Menschen in der basalen Verbreiterung gelegen, er enthält einen kleinen Nucleolus, nie ein deutliches Kerngerüst. Von dem Randreifen nach abwärts ziehend, sieht man einige am Reifen mit Verdickung ansetzende, durch Eisenhämatoxylin sich schwärzende Fäden, offenbar Tonofibrillen, nur höchst selten kann man sie bis in den Fußteil der Zelle verfolgen, gewöhnlich hören sie in der Mitte der Zelle auf.

Nahe unter der freien Oberfläche finden wir bei embryonalen Zellen besonders deutlich den Netzapparat, der sich von dem der Haarzellen etwas morphologisch unterscheidet, indem seine Bälkchen etwas mehr der Längsachse der Zelle parallel zusammengedrückt erscheinen. Bei manchen Individuen finden sich Fetttropfchen im Protoplasma der Stützzellen. Auch Plastochondrien sind darin nachzuweisen. Der Randteil der Haarzellen und Stützzellen bildet, von der Fläche gesehen, eine netzartige Zeichnung, welche auch in Leichenobjekten deutlich hervortritt, da diese cuticularen Gebilde noch gut erhalten bleiben zur Zeit, wo die Cytoplasmakörper der Zellen postmortal schon zerfallen sind.

Unter dem Epithel ist eine Membrana propria mit verschiedener Deutlichkeit an den einzelnen Endstellen zu erkennen, deren Ausbildung wahrscheinlich durch gemeinsame Zusammenarbeit der Basen der Epithelzellen und der anliegenden mesodermalen Zellen zustande kommen dürfte. Sie besitzt Löcher für den Durchtritt der Nerven.

Die Oberfläche der Maculae wird von einer eigenartigen Gallerte überkleidet, welche so angeordnet ist, daß scheinbar über jeder einzelnen Haarzelle ein kleines Kämmerchen in ihr frei bleibt, in welches das Sinneshaar der Haarzelle hineinreicht. Es ist äußerst schwer zu entscheiden, ob die Gallerte zwischen den Haarzellen unmittelbar bis an die dazwischen liegenden Köpfe der Stützzellen heranreicht oder gar bis an deren Substanz sich verfolgen läßt. Auch mit den besten Fixierungsmitteln erhält man mit Ausnahme seltener günstiger Fälle wahrscheinlich bei den Einwirkungen der Reagenzien, die dünne Schnitte ermöglichen, hier einen kleinen Zwischenraum zwischen den gallertigen Wandungen der Kämmerchen und der Oberfläche der Sinnesendstellen. Man gewinnt den Eindruck bei Färbungen, daß die Gallerte um so dichter wird, je weiter sie von der Zelloberfläche absteht. Eine zur Zelloberfläche parallele Querschichtung der Gallerte, wie sie fast konstant in der entsprechenden Gallerte der Cupula der Cristae seit der Darstellung von HENSEN (1878) bekannt ist, tritt hier, wenn auch weniger auffallend, zutage. Oberhalb der geschilderten Kämmerchen finden wir eine homogene, in bestfixierten Präparaten die ganze Maculaoberfläche überziehende Gallerte, in welche beim Menschen in 3—6 Lagen kleinste  $3 \times 5 \mu$  große krystallartige Körperchen, die Otoconien oder Statoco-

nien, eingelagert sind, welche annähernd die Form kleiner Prismen mit aufgesetzten Pyramiden zeigen. Sie bestehen aus Arragonit, wie auch neuerdings wieder mineralogische Untersuchungen von SANDER (zitiert nach HERZOG b e 1925) ergeben haben, und können somit unverändert nur bei Anwendung neutraler Konservierungsmittel beobachtet werden. Aber auch bei schonender Entkalkung (es lösen sie

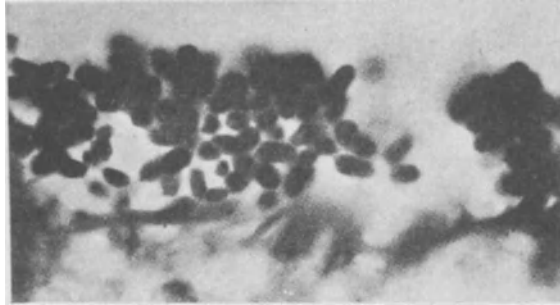


Abb. 29. Otoconien eines Hingerichteten. Vergr. 900 fach.

oft schon schwache Säuren) läßt sich die Form der Statococci noch erkennen, indem den Kryställchen ein offenbar aus Eiweißkörpern bestehender, mit Hämatoxylin färbbarer Kern zugrunde liegt, dessen Substanz, an beiden Enden verdichtet, in der Mitte eine Art Vakuole aufweist, auf die schon SCHWALBE (1892) aufmerksam gemacht hat. Wir müssen daraus schließen, daß die Möglichkeit

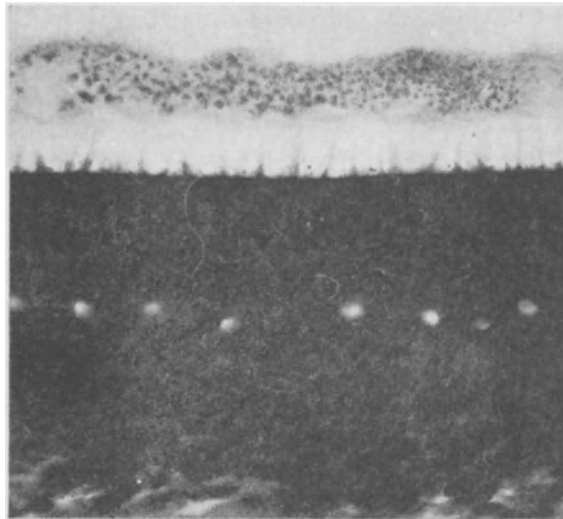


Abb. 30. Epithel der Macula sacculi mit Sinneshaaren, Deckgallerte, Otolithen und Capillaren vom Ziesel *Citellus*. Vergr. 425 fach. Phot.

besteht, daß entweder durch Anlagerung von kohlensaurem Kalk auf ein ovales Körnchen die Krystallbildung zustande kommt oder bei gleichzeitiger Ausscheidung des Arragonits und des inkrustierenden, den Krystall vielleicht auch außen überziehenden Eiweißkörpers diese Formen zur Darstellung kommen. Es sei bemerkt, daß beim Menschen und vielen *Tieren*, speziell nahe dem Rande der Otolithenmembran die größten Kryställchen gefunden werden, daß ferner

bei manchen *Säugetern* sich auch einzelne viel größere Kryställchen finden, wie bei *Insektenfressern*.

Die Kryställchen liegen bei vielen *Tieren* in 5–6facher Schichte im Centrum der Macula, am Rande sind mehr Schichten davon vorhanden. Bei den *Säugetern* sind sie fast durchwegs größer als beim Menschen. Ihre organische Grundlage färbt sich mit Mucinfarbstoffen, wie Mucicarmin, DELAFIELDSchem Hämatoxylin, intensiv.

Auch die Otolithen der *Vögel* und *Säugetiere* scheinen nach HERZOG nur aus kohlensaurem Kalk, nicht aus phosphorsaurem, zu bestehen.



Abb. 31. Schematische Darstellung des Verhältnisses von Epithel, Sinnes- und Stützzellen, Deckgallerte und Otonconien einer Macula. Die Deckgallerte mit zarten Fäden mit den Abschlußplatten der Stützzellen zusammenhängend, die konischen Haarbüschel samt Geißel, die von einem Diplosom entspringt, auf der cuticularen Deckplatte der Sinneszelle in einen, konisch nach oben zu sich verjüngenden Hohlraum hineinragend, ohne Seitenäste. Die Gallerte, die durch Gerinnungserscheinungen Streifungen parallel zur Oberfläche zeigt, oben durch eine zarte kontinuierliche homogene Schichte abgeschlossen, der die Kryställchen unmittelbar aufliegen.

Nach TENAGLIA (1926) lassen sich in der die Statoconien beim *Frosch* zusammenhaltenden Gallerte im Dunkelfeld netzförmig verstrickte, fein granuliert Fäserchen beobachten, die an der Peripherie bei stärkster Vergrößerung gröber erscheinen. Bei *Säugetern* noch mehr bei *Vögeln*, läßt die Zwischensubstanz unzählige feinste Kryställchen erkennen, die eine eventuell vorhandene andere Struktur der Gallerte verdecken.

Während alle *Säuger* und *Vögel*, *Reptilien* und *Amphibien* derartige Statoconien besitzen, finden sich bei den *Selachiern* zusammenhängende, nach Art von Sprudelstein konzentrisch geschichtete, nicht sehr harte Gebilde als sog. Statolithen, bei den *Teleostiern* finden sich drei in ihrer Form oft sehr kompliziert gebaute, für die gleiche *Tierart* aber immer genau gleich geformte, äußerst harte Hörsteine, die bei größeren *Fischen* den Durchmesser von 1 cm und mehr erreichen können. Auch diese Gebilde ruhen einer Gallerte auf, oder sind, genauer gesagt, ihr teilweise auf-, teilweise eingelagert, die in ähnlicher Weise wie bei den *Säugetern* auf dem Maculaepithel aufruht. Wie BREUER (a 1903, b 1906) zuerst bei den *Vögeln* fand und ich selbst bei diesen, aber auch bei *Insectivoren*, *Nagern*, auch bei verschiedenen anderen *Wirbeltieren* beobachten konnte, finden sich manchmal am Rande der Gallertmembran gallertige feinste Fadennetze, die vermutlich schon im Leben bestehen, zu benachbarten Teilen der indifferenten Wand des Utriculus oder Sacculus ausgedehnt, die möglicherweise auch eine gewisse funktionelle Bedeutung haben können. Sie färben sich mit Schleimfarbstoffen wie DELAFIELDSchem Hämatoxylin, auch mit Muchhämatin sehr stark.

Von verschiedenen Physiologen wird immer wieder die Wahrscheinlichkeit gezeigt, daß Schallphänomene im allgemeinsten Sinn auch von nur mit Vestibularapparaten versehenen Formen wahrgenommen werden können, so daß wir auch diese Apparate als mit der Funktion der Schallwahrnehmung im weitesten Sinn, neben der statischen Funktion, betraut, ansehen dürfen. Daher ist es vielleicht richtiger, im Sinne des Nomenklaturprinzips des Alters der Bezeichnung zu dem Namen Otolithen anstatt Statolithen zurückzukehren, und letzteren Ausdruck auf diejenigen *Tiere* zu beschränken, bei denen eine Hörfunktion wie bei der Mehrzahl der *Wirbellosen* bisher einwandfrei nicht nachgewiesen wurde.

Einen ganz einwandfreien Nachweis zu erbringen, daß etwa die gekammerte Gallerte dem Sinnesepithel so dicht verbunden aufsitzt, daß die in ihren Kammern befindliche Flüssigkeit mit der umgebenden Endolympe nicht direkt kommuni-

zieren würde und somit eine Art elastisches Flüssigkeitspolster die Fortsätze der Haarzellen vor allzu bruschem Druck der durch Progressivbewegungen oder durch Schwerkraft auf ihr lastenden Statoconien oder Statolithen bewahren würde, wie von seiten einzelner Physiologen angenommen wird und was auch

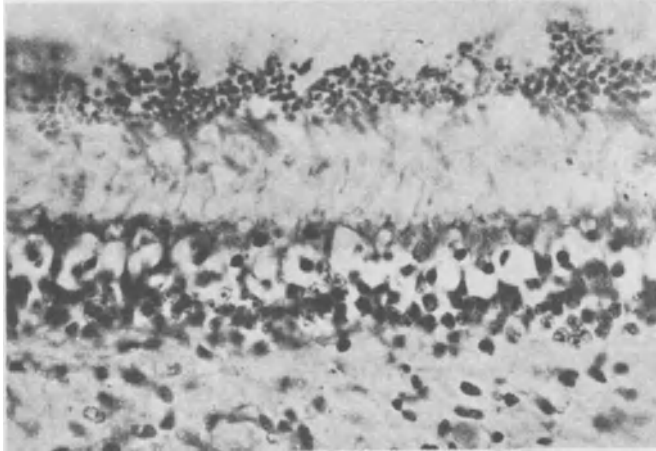


Abb. 32. Macula utriculi des Hingerichteten mit Deckmembran und Otolithenschichte. Vergr. 432fach. Typische postmortale Veränderungen des Sinnesepithels. Fixation: FLEMMINGSche Flüssigkeit.

neuestens WITTMACK (1926) für die *Säuger* angenommen hat, ist bisher nicht möglich gewesen. Bei *Teleostiern* und manchen *Amphibien* habe ich aber in diesem Sinne deutbare Bilder erhalten.

Das spezifische Gewicht der Otolithenmembran ist gegenüber dem der Endolymphe (siehe ROSSI 1922, DE BURLET l. c.) ein derart höheres, daß man infolge der größeren Schwere der Membranen durch entsprechend intensives Zentrifugieren sie mit den Otolithen im lebenden *Tiere* von ihrer normalen Anheftungsstelle abschleudern kann, wie zuerst WITTMACK (f 1909) experimentell nachwies. Man findet dann in der Schnittserie die Gallerte mit ihren Kryställchen, die sich nicht voneinander trennen, irgendwo im Labyrinth abnorm gelagert. Es läßt sich im voraus angeben, in welcher Richtung die Zentrifugalkraft im Experiment auf den Kopf des *Tiereseinwirken* muß, damit man dann eine bestimmte Otolithenmembran losgelöst findet.

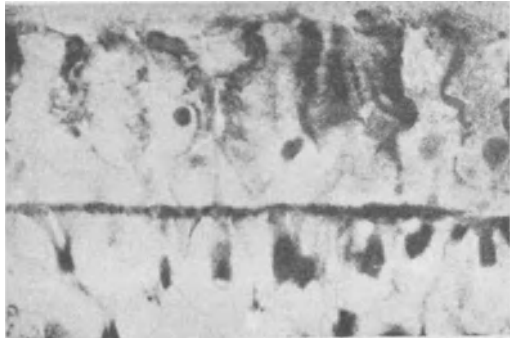


Abb. 33. Beziehungen der Deckgallerte zum Epithel einer Macula des neugeborenen Menschen. Die Haarzellen geschrumpft. Mikrophotogramm. Vergr. etwa 500fach. Die Deckgallerte deutlich durch Fäden mit den Köpfen der Stützzellen zusammenhängend. Sehr dünner Celloidinschnitt.

Es ist schwer, die Gallerte über den Maculae genau topographisch angeordnet zu erhalten, immerhin scheint es nicht vorzukommen, daß die Otolithen selbst die Haare der Haarzellen berühren, sondern es ist immer Gallertsubstanz dazwischen geschaltet.

WITTMACK stellt im Gegensatz zu meiner hier wiedergegebenen Anschauung die Verhältnisse der Deckmembranen im Labyrinth im Anschluß an seine älteren Untersuchungen nunmehr folgendermaßen dar. Die Deckmembran der Cupula und die Otolithen-

membranen werden dadurch gebildet, daß die Haare der Sinneszellen sich verzweigen und, miteinander verschmelzend, eine kolloide Masse bilden, die bei der Färbung eine dunkle Streifung oberhalb der Haarzelle zeigten, während oberhalb der Stützzellen helle Räume darin übrigbleiben, er nimmt somit an, daß die Haare mit ihren Verzweigungen bis zur Oberfläche der Deckmembranen reichen. Die „Cuticularegebilde“ glaubt er durch ein oberflächliches Häutchen abgeschlossen, und dieses Häutchen erstreckt sich auch auf die die Endstelle umgebenden Übergangszellen, wo es festhaftet. Der über dem Epithel der Maculae und Cristae gelegene schmale Raum unter der Gallerte würde dadurch zustande kommen, daß die Verzweigungen der Zellhaare erst in einem Abstand von der Oberfläche erfolgen. Der Raum und die Deckmembran sind durch das genannte Oberflächenhäutchen

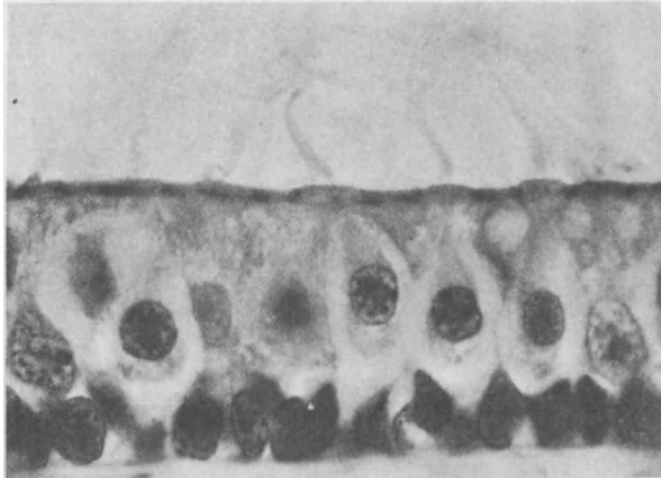


Abb. 34. Sinneszellen der Macula utriculi einer jungen *Katze*. Die Kopfplatte der Zellen trägt neben dem Büschel der Hörhaare ein deutliches Diplosom und eine dem Haarbüschel anliegende Geißel. Sämtliche Kerne der Stützzellen nahe der Basalmembran gelegen. Mikrophot. Vergr. 1180fach.

gegen das Epithel einerseits, gegen den endolymphatischen Raum andererseits abgeschlossen. Daher werde bei Fixation mit hypertonschen Flüssigkeiten die Deckmembran verkürzt dargestellt, bei Anwendung hypotonischer oder Vorspülung mit destilliertem Wasser stark entfaltet. Im ersten Fall würde durch die Epitheloberfläche zwischen Sinnes- und Stützzellen aus der Cupulamasse Flüssigkeit „hineingepreßt“, wodurch er sich das Zustandekommen der Zwischenräume zwischen Stütz- und Haarzellen verursacht vorstellt (?). Umgekehrt, glaubt er, wird längs des Haares von der Zelle aus die Substanz der Gallerte ausgeschieden, er nennt die Haare sogar ein „Sinneshaarkanalssystem“. Zwischen der Sinneshaarfaserung und fibrillärer Zeichnung in der Zelle gegen den Kern zu sieht er eine zarte, querverlaufende Grenzschiicht. An den Maculae würden durch die Gallerte die Substanzen ausgeschieden, die dann an ihrer Grenzfläche gegen die Endolympe sich als Otholithen niederschlagen.

### β) Sacculus.

Die an der medialen Wand des Sacculus gelegene Macula sacculi ist bei den *Säugetern* kleiner als die Macula utriculi und bildet ein in der Längsachse des Sacculus in diesem gelegenes Oval. Sie ist mit ihrer Basis der knöchernen Vestibularwand zugewendet.

Die Struktur der Macula sacculi stimmt sowohl beim Menschen als auch bei den *Säugetern* und *Vögeln* im wesentlichen vollkommen mit der der Macula utriculi überein. Auch die Otolithenmembran verhält sich, abgesehen von ihrer schon erwähnten etwas abweichenden Gesamtform, vollkommen entsprechend.

Der Canalis utriculo-sacculus ist in seiner topographischen Anordnung besonders schwierig zu sehen, indem er beim Erwachsenen einen Bogen beschreibt, aus zwei winkelig zusammenstoßenden Schenkeln besteht, von deren Spitze der

Ductus endolymphaticus abzweigt. Er ist nur schwer durch direkte Präparation darzustellen und sein Verlauf wird nur in Rekonstruktionen klar.

Der Ductus reuniens (HENSENI) zeigt, in bezug auf seine Epithelien, etwas wechselnde Ausbildung, indem sie bald sehr flach, bald etwas höher sein können. Beim älteren menschlichen Fetus fand ich einmal eine Anzahl den Ductus längsseit begleitender quergestreifter Muskelfasern von wenig über  $1\ \mu$  Dicke, für welchen Befund (KOLMER i 1926) ich eine Erklärung nicht zu geben vermag. Ein anderes Mal fand ich bei einem älteren Fetus den Ductus durch eine aus höheren Epithelzellen gebildete Erhebung fast verschlossen, in welcher

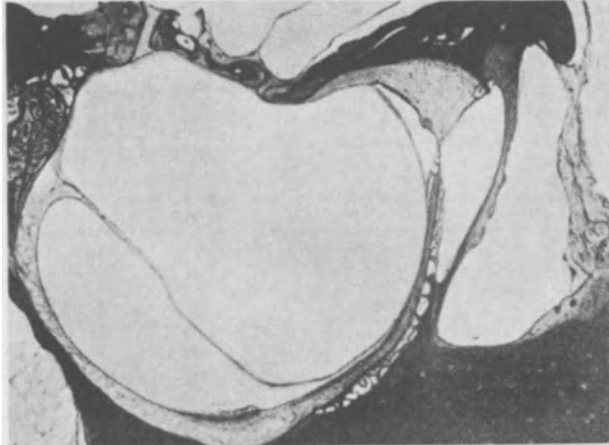


Abb. 35. Macula sacculi, Ductus reuniens und unterstes Ende der Basilarwindung des Ductus cochlearis samt Fenestra rotunda in der Fenesternische, sowie einem Teil der Stapesplatte oberhalb der Cysterna perilymphatica. Hingerichtet. Vergr. 38 fach.

eine Reihe von Nervenfasern, die sich vom Ramus saccularis abgliederten, endigen (Abb. 144 S. 395). Es handelt sich möglicherweise um eine atavistische Bildung, da ALEXANDER (i 1900 und m 1903) in Fetalstadien von *Echidna* und *Cavia* an dieser Stelle die Anlage einer „Macula ductus reunientis“ beschrieb. Es ist nicht ausgeschlossen, daß gelegentlich einmal eine solche Endstelle beim Menschen sich über das Embryonalleben hinaus erhält.

Die Weite des Ductus reuniens ist nach SIEBENMANN und ONO (1918) sehr wechselnd, nach neueren Untersuchungen von GUILD (b 1926) scheint er aus dem Labyrinth abgesonderte Flüssigkeit gegen den Saccus endolymphaticus zu drainieren, es würde also ein hier entstehender Abschluß eventuell zu Störungen führen können.

## b) Die Bogengänge.

### a) Lage- und Größenverhältnisse.

Die Größe der Bogengänge (Länge an der äußeren Peripherie mit einem Faden gemessen, die Weite auf dem Querschnitt mikroskopisch bestimmt) wechselte sehr je nach der *Tierart*, ist aber für dieselbe Art einigermäßen konstant. Bei den *Tieren*, die ein „unbeschränktes“ Wachstum (G. LEVI 1918, 1924) zeigen (*Knochenfische*, *Selachier*, *Rochen*), ist sie von der Größe des Individuums einigermäßen abhängig. Klein sind sie bei den *Cyclostomen* (Maße bei RETZIUS, KRAUSE), sehr groß bei den *Selachiern* (*Scyllium* <, *Acanthias* <, *Mustelus* <, *Galeus* <, *Selache* <, *Somniosus*). (Bei letzterem *Tier* fand ich das größte bisher bekannte Labyrinth aller *Wirbeltiere* mit 18 cm langen Bogengängen(!). Etwas kleiner bei *Rochen* (hier scheinen Maße der größten Formen noch nicht

vorzuliegen). (S. Abb. 155 S. 415.) Relativ groß sind sie bei den *Knochenfischen*, wo die Bogengänge bei den Riesenexemplaren alter *Mondfische (Orthogoriscus)* Riesendimensionen erreichen können.

Sie sind relativ klein und von der Artgröße weniger abhängig bei den *Amphibien*.

Bei den *Reptilien* variieren die Dimensionen einigermaßen mit der Körpergröße der *Tiere Lacertilien* <, *Rhynchocephalen* <, *Schlangen* <, *Chelonier*. Besonders groß fand ich endo- und perilymphatische Kanäle bei *Seeschildkröten (Thalassochelys)*, über *Riesenschildkröten* fand ich keine Angaben.

B. WULF (1901) hat eine Übersicht der Dimensionen der Bogengänge einiger *Tiere* gegeben.

	Länge der starrhäutigen Bogengänge		Länge der Gesamtbögen Starrhäutiger Teil + weichhäutigem Teil		Länge der
	in absolutem Maß in mm	in relativem Maß	in absolutem Maß in mm	in relativem Maß	in absolutem Maß in mm
<i>Mustelus vulgar.</i>			35, 23, 32		4·5, 4·5, 4·2
<i>Somniosus microcephalus Eishai.</i>			110, 185, 140		15·2
<i>Gadus morrhua Dorsch.</i>	17·6, 19·8, 15·5	115:130:100	34·9, 38·3, 29·3	120:133:100	2·772, 2·828, 2·427
<i>Clupea harengus Hering.</i>	4·7, 5·5, 4·3	108:127:100	11·2, 10·8, 8·5	133:128:100	1·378, 1·374, 1·306
<i>Esox lucius Hecht.</i>	10·6, 12·5, 16·9	63:74:100	22·0, 20·5, 24·2	91:85:100	2·607, 2·787, 2·701
<i>Pleuronectes platessa Butte.</i>	11·6, 11·6, 11·6		21·4, 21·9, 18·9	115:118:100	2·178, 2·196, 1·965
<i>Proteus anguineus Rana esculenta Frosch.</i>	3·6, 3·2, 4·5	81:72:100	7·3, 6·5, 7·9	93:83:100	0·880, 0·921, 0·994
<i>Testudo graeca Landschildkröte.</i>	3·5, 3·2, 2·5	141:129:100	7·2, 6·8, 5·1	142:132:100	1·124, 1·299, 1·060
<i>Columba dom. Taube.</i>	14·0, 7·3, 9·2	154:80:100			1·467, 1·445, 1·524
<i>Anas boschas Ente.</i>	9·6, 6·1, 7·6	127:81:100	13·8, 9·6, 10·5	131:92:100	1·559, 1·578, 1·455
<i>Gallus domest. Huhn.</i>	13·2, 8·2, 10·0	132:82:100	16·6, 11·7, 12·9	129:91:100	1·534, 1·489, 1·483
<i>Epimys norveg. Ratte (nach CUMMINS).</i>			7·1, 6·3, 5·6		
<i>Sorex Spitzmaus.</i>					
<i>Bos taurus Kalb.</i>	11·2, 14·4, 9·7	118:152:100	20·8, 22·7, 14·4	146:160:100	2·400, 2·494, 2·278
<i>Lepus cuniculus Kaninchen.</i>	10·1, 8·7, 8·3	122:105:100	20·8, 22·7, 14·4	146:160:100	2·400, 2·494, 2·278
<i>Felis catus Katze.</i>	4·5, 4·5, 7·7				
<i>Jungfer Elephas indic.</i>					5·0
<i>Homo sapiens Mensch.</i>	13·1, 15·0, 11·5	115:131:100	21·7, 22·8, 16·5	132:139:100	2·252, 2·374, 2·214



Die Lage des horizontalen Bogenganges im Raume soll der Horizontalrichtung des Kopfes bei allen *Tieren* entsprechen und somit die normale Ruhelage des Kopfes für das *Tier* zu beurteilen erlauben, nach PEREZ (1923) selbst die Orientierung über die Kopfhaltung fossiler Formen ermöglichen.

Nach S. LEBEDKIN befindet sich der Canalis semicircularis lateralis bei allen *Säugetern* stets in der horizontalen Ebene bei typischer Kopflage, infolgedessen die Lage der Bogengänge in bezug auf die anderen Teile des Schädels, speziell des Basi-occipitale, sehr verschieden ist. Bei der Rekonstruktion der Fossilienformen bietet die Lage dieses Kanales ein genaues Kriterium zur Bestimmung der typischen Lage des Kopfes des gegebenen *Tieres* im lebenden Zustande. Die Lage der Bogengänge bei den *Säugetern* steht in keinem Zusammenhang mit der Veränderung der umliegenden Teile und hängt ausschließlich von der Notwendigkeit einer bestimmten räumlichen Lage ab. Die Drehung der Ohrkapsel bei den *Säugetern* läßt sich nicht nach der Veränderung der Lage der Bogengänge

Ampullen	Weite der starnhäutigen Bogengänge		Weite der Ampullen		Verhältnis der Bogengangweite zur Ampullenweite
	in absolutem Maß in qmm	in relativem Maß	in absolutem Maß in qmm	in relativem Maß	
	4·7		4·9		
			7·7		
114:115:100	0·249, 0·213, 0·100	249:213:100	0·855, 0·870, 0·735	116:118:100	1:4·2, 1:4·6, 1:8·2
106:106:100	0·126, 0·123, 0·054	245:240:100	0·406, 0·423, 0·347	122:123:100	1:3·2, 1:3·5, 1:6
97:104:100	0·136, 0·138, 0·088	155:157:100	0·847, 0·803, 0·764	111:105:100	1:6·4, 1:6·1, 1:8·9
111:112:100	0·172, 0·156, 0·111 0·052	157:152:100	0·818, 0·708, 0·798	103:98:100	1:3·8, 1:4·8, 1:6·1
89:93:100	0·052, 0·056, 0·056	93:100:100	0·302, 0·292, 0·300	101:98:100	1:5·8, 1:5·2, 1:5·4
106:123:100	0·105, 0·102, 0·072	149:146:100	0·280, 0·295, 0·231	122:128:100	1:2·7, 1:2·9, 1:3·3
96:95:100	0·039, 0·041, 0·036	109:115:100	0·406, 0·399, 0·319	127:125:100	1:10, 1:10·5, 1:8·4
107:108:100	0·051, 0·048, 0·050	102:96:100	0·511, 0·476, 0·525	100:92:100	1:9·5, 1:9·7, 1:10
103:100:100	0·046, 0·047, 0·048	96:98:100	0·392, 0·412, 0·388	101:106:100	1:8·6, 1:8·3, 1:8·3
	0·045, 0·050, 0·050		0·192, 0·192, 0·164		1:4·3, 1:3·8, 1:3·8
	0·041		0·043		
102:109:100	0·095, 0·095, 0·082	119:119:100	1·112, 1·080, 1·052	105:103:100	1:11·5, 1:10·3, 1:13·6
107:108:100	0·031, 0·037, 0·032	89:114:100	0·311, 0·325, 0·316	99:103:100	1:9·8, 1:8·3, 1:9·3
			0·31		
	0·448		3·79		
102:109:100	0·100, 0·103, 0·098	103:106:100	1·045, 1·086, 0·969	108:112:100	1:10·1, 1:10·5, 1:9·8

beurteilen. Das Drehen der Ohrkapsel um ihre Längsachse wird doch beobachtet, und über den Grad dieses Drehens kann man nach der Veränderung der Lage der Schnecke



Abb. 36. Die häutigen Bogengänge, der Vorhof und die Schnecke aus dem Knochen des erwachsenen Menschen nach Formolfixation unter vorsichtiger Wegnahme des perilymphatischen Gewebes in unveränderter Lage frei präpariert. Schwach vergrößerte Photographie eines von Dr. VERMES hergestellten Präparates der ersten Anatomischen Lehrkanzel Prof. TANDLER. Die Lage der Bogengänge im Raume, ihr Verhältnis zur Schneckenachse und der Ductus reuniens deutlich zu erkennen. Vergr. etwa  $2\frac{1}{2}$  fach.

urteilen, und zwar nach der Vergrößerung des Winkels zwischen den Ebenen der ersten Schneckenwindung und der Pars basilaris. GAUPPS Behauptung bezüglich einer ursächlichen Abhängigkeit der Deviation des Tectum posterius nach hinten, infolge der Drehung der Ohrkapsel, ist nur dann anzuerkennen, wenn man das Drehen der Bogengänge im Inneren der Ohrkapsel annimmt. Diese letztere Voraussetzung wird gewissermaßen durch STREETERS (f 1917) Angaben über die histologischen Veränderungen des Knorpels, der nach ihm im Gebiet der Bogengänge beim menschlichen Embryo sich zurückdifferenziert, gestützt. Beim Studium der Entwicklung der Bogengänge ist es notwendig, besondere Aufmerksamkeit auf die Lage der Ebene des lateralen Kanales in bezug auf die Pars basilaris-Ebene in verschiedenen Entwicklungsstadien zu richten, wodurch wertvolle phylogenetische Fingerzeige gewonnen werden können. Es ist Tatsache, daß tief im Knochen liegende Organe, wie die Bogengänge, durch die Kopflage des Tieres, die von allerlei biologischen Faktoren abhängt, veränderlich sind. Das Wirksame ist dabei die leitende Wirkung der Schwerkraft. Es ist anzunehmen, daß die individuelle Kopflage mancher tierischen Individuen, die sich von der typischen unterscheidet, wie bei den in Rußland bekannten, als Sterngucker bezeichneten Pferden, von abnormaler Lage der Bogengänge abhängt.

Beim *Kaninchen* scheinen nach DE BURLET und KOSTER (1916) die Ebenen der Bogengänge des Labyrinthes einer Seite Winkel miteinander einzuschließen, die zwischen dem oberen und äußeren  $94^\circ$ , zwischen dem hinteren und äußeren  $90^\circ$  und zwischen dem hinteren und oberen  $89,5^\circ$

betragen. Die Ebenen der beiden äußeren horizontalen Kanäle bilden beim *Kaninchen* ungefähr einen Winkel von  $173,5^\circ$ , während die Schnittlinien dieser Ebenen mit der Basislinie oder Clivuslinie des



Abb. 37. Die Lage der drei Bogengänge des Menschen in drei annähernd aufeinander senkrechten Ebenen nach demselben Präparat bei schwächerer Vergrößerung in anderer Richtung photographiert.

Schädels einen Winkel von  $15,5-1^\circ$  einschließen. Die Ebenen zweier oberer Bogengänge beider Seiten bilden miteinander einen Winkel von  $82,5^\circ$ , ihre Schnittlinie einen Winkel von  $82^\circ$  mit der Basislinie des Schädels; die Ebenen zweier hinterer Bogengänge einen Winkel von durchschnittlich  $99^\circ$ , ihre Schnittlinie mit der Basislinie  $88^\circ$ . Die Otolithenmembranen einer Seite schließen miteinander einen Winkel von  $101^\circ$  ein. Die Ebenen der beiden Utriculusotolithenmembranen schneiden sich im Winkel von  $173^\circ$ , ihre Schnittlinie bildet mit der Schädelbasislinie einen Winkel von  $44^\circ$ . Die Ebenen der Sacculusotolithenmembranen schneiden sich unter  $54\frac{1}{2}^\circ$ , ihre Schnittlinie mit der Basislinie unter  $49^\circ$ .

In den meisten Fällen ist der Verlauf jedes einzelnen Bogenganges nicht etwa genau in einer Ebene gelegen, diesbezüglich zeigen die *Selachier* die geringsten, die

*Vögel* die auffallendsten Abweichungen. Beim Menschen konnte ich an Isolationspräparaten des Erwachsenen, die Dr. VERMES hergestellt hat (s. Abb. 36, 37), sehen, daß die Abweichungen von einer Ebene relativ sehr gering sind.

### β) Epithel der Bogengänge.

#### 1. Die allgemeine Epithelauskleidung.

Das Epithel, welches die Bogengänge auskleidet, ist ein flaches, meist nur  $5\mu$  dickes Plattenepithel, welches an der einen Seite, und zwar auf der Außenseite des Bogenganges, eine Reihe von höheren Zellen enthält, die sogenannte Raphe. Diese ist beim Menschen und bei manchen *Tieren* sehr deutlich, bei anderen nicht so deutlich zu finden.

Diese Raphe soll nach HASSE (b 1873) der Verschußnaht bei der Abschnürung der Bogenfalte während der Entwicklung entsprechen. Doch zeigen in meinem Material gerade die Embryonen die Raphe nicht sehr deutlich und es treten die schmälern kubischen oder zylindrischen Zellen derselben erst im späteren Alter deutlich hervor.

PORTMANN und KISTLER (1926) haben neuestens das Epithel der Raphe als aus dem Planum semilunatum hervorgehende doppelte Stränge kleinerer höherer Epithelien, die sich längs des Bogenganges zu einem Streifen vereinigen, beschrieben und aus am äußeren und inneren Umfange des Bogenganges weiterziehend zu Gefäßen, die im perilymphatischen Räume an sie herantreten. Sie bezeichnen sie als „Bandlettes longitudinales internes und externes“. Bei *Teleostiern* konnte ich dies bestätigen.



Abb. 38. Flachschnitt des Bogengangsepithels der neugeborenen Ratte mit Netzapparaten. Vergr. 500fach.

Nach HELD (b 1908) besetzen alle die Hohlräume auskleidenden Zellen ein Diplosom, das meist in irgendeiner Ecke der polygonalen Oberfläche gelegen ist, und eine von diesem ausgehende Geißel, die ich allerdings bei erwachsenen *Tieren* nicht mit Sicherheit beobachten konnte.

Es gelingt mittels der Silberfärbung nach AGDUHR unter Umständen, das Diplosom und die Geißel bei jungen *Tieren* elektiv zu färben. Dabei wird die Geißel so geschwärzt, wie an gut gefärbten Geißelpräparaten von *Bakterien*, erscheint sehr lang und verhältnismäßig dick; die Zellhaare der Sinneszellen nehmen gleichzeitig nur einen gelben Ton an. Schon daraus kann man auf die deutliche, wesentliche Verschiedenheit der beiden Bildungen schließen (vgl. Abb. 47). Der Netzapparat der Zelle, meist einfach ringförmig gestaltet, ist besonders in Embryonalstadien leicht erkennbar. Bei erwachsenen *Tieren* nimmt er im indifferenten Epithel manchmal bizarre, buchstabenähnliche Formen an. (Sie sind besonders leicht am *Frosch* zu beobachten.)

Die von RÜDINGER in den Bogengängen des Menschen beschriebenen Wärzchen fand ich nur bei älteren Individuen, wobei ich den Eindruck gewann, daß diese Erscheinung durch eine lokale Verdickung des homogenen Bindegewebes der Bogengangswand bedingt erscheint.

#### 2. Die Cristae ampullarum.

Dort, wo der Bogengang sich zur Ampulle erweitert, sehen wir an der äußeren Wand einen halbmondförmigen Vorsprung in das Innere der Ampulle sich vor-

wölben, so daß wir, wenn wir von dem Ampullenende in sie hineinblicken, einen Querwall erblicken, der etwa ein Drittel des freien Raumes der Ampulle einnimmt. Über diese, vom Mesoderm gebildete, Falte zieht das Epithel, allmählich an Dicke zunehmend, hin und bildet so die *Crista ampullaris*. Es besteht aus höheren Cylinderzellen, unter denen wir dreierlei Typen unterscheiden können. Der höchste Teil der



Abb. 39. Ampulle des erwachsenen Menschen im Zusammenhange mit dem Utriculus, frisch aus der Leiche präpariert. Nach einer Photographie gezeichnet. Lupenvergrößerung.

Cr<sup>ista</sup> wird von dem eigentlichen Sinnesepithel überzogen, das aus Sinneszellen und Stützzellen sich zusammensetzt, die denen der *Macula* etwa entsprechen. Auch hier sind wieder die Kerne der Stützzellen vorwiegend an der Basis, die der Haarzellen etwas mehr distal angeordnet und auch etwas voluminöser. Auch sind sie meistens kugelig, während im Gegensatz dazu die der Stützzellen oval erscheinen.

Die Haarzellen unterscheiden sich von denen der *Macula* vor allem dadurch, daß die von ihrer freien cuticularen Platte ausgehenden Haare die Länge der Zellachse meist um das Doppelte übertreffen und in eine kaum meßbar feine Spitze auslaufen. Jedes dieser Zellhaare läßt sich unter der Einwirkung mancher macerierender Agenzien in ein Bündel feinsten Härchen aufspalten, die offenbar durch eine homogene Kittmasse, die für sich nicht darstellbar ist, verklebt sind. Ebenso wie in der *Macula* zeigt die Grenzfläche jeder Haarzelle einen verdickten cuticularen Ring, der mit den End-



Abb. 40. Gut konserviertes Epithel der *Crista ampullaris* der *Haustaube*, fast keine Schrumpfräume zwischen den Körpern der Haarzellen und Stützzellen. Osmiumröucherung nach Durchspülung von den Gefäßen mit Bichromat-Formol-Eisessig. Celloidinschnitt. Vergr. 580fach.

plättchen der benachbarten Stützzellen durch Schlußleisten verbunden ist. Bei optimaler Fixation, die allerdings nur sehr selten, besonders durch Anwendung der Osmiumsäure, zu erreichen ist, füllt der Leib der Haarzelle den Raum zwischen den benachbarten Stützzellen vollkommen aus, nur gegen die Basalmembran hin, welche vom unteren Pol der Sinneszellen nicht erreicht wird, bleibt ein kleiner Zwischenraum übrig, in welchen die Nerven mit ihren Endausbreitungen zu den Haarzellen zutreten. Die Stützzellen erreichen durchwegs die Basalmembran mit ihren unteren verbreiterten Enden, ihr

oberer Protoplasmateil enthält nicht eben leicht darstellbare Stützfibrillen, die aber nicht die Zellbasis erreichen; im übrigen verhalten sich alle Einzelheiten wie im Epithel der *Maculae*. Auch der Netzapparat verhält sich wie in deren Epithel (siehe Abb. 41). Die beiden Abhänge des *Cristawulstes* zeigen gewisse Unterschiede in bezug auf ihre Höhe in den verschiedenen Ampullen. Sie sind umkleidet von einer dritten Art von Cylinderzellen, dem Übergangsepithel der Autoren, welches beim Menschen eine etwas unregelmäßige Kernstellung und wenig Besonderheiten im Protoplasma aufweist.

Dort, wo die *Crista* seitlich an die laterale Ausbuchtung der Ampulle anschließt, wird sie von einem Teil des Übergangsepithels umgeben, der neben

der Crista als halbmondförmig abgegrenzte Partie in der Wandung sich bemerkbar macht, welche Stelle als *Planum semilunatum* bezeichnet wird, und auch wieder bei manchen *Tieren* auffälliger als beim Menschen hervortritt.

Im Cylinderepithel des *Planum semilunatum* der menschlichen Ampullen erkennt man gelegentlich rundliche Einschlußschollen, die sowohl ober- wie unterhalb des Kernes vorkommen.

Bei vielen *Tieren* finden sich hier eigenartige Zellen, welche von den Autoren als „Besenreiserzellen“ bezeichnet wurden, da besonders an der basalen Partie ihres Cytoplasmas parallelstreifige Strukturen, hauptsächlich unter Einwirkung von Osmiumsäure, aber auch sonst bei guter Fixation hervortreten. Man vermutet, da ähnliche Strukturen an vielen Stellen, etwa in der *Stria vascularis* gefunden werden, in denen nicht zuletzt die besonders innige Beziehung zu den Blutgefäßen auf eine absondernde Tätigkeit hindeutet, sekretorische Elemente in diesem das Sinnesepithel der Crista umgebenden Übergangsepithel und so wurde dafür auch der Name „*Regio secretoria*“ vorgeschlagen (IWATA a 1924). In atypischer Weise finden sich hier nicht selten von Epithelzellen umschlossene .Ballen einer sekretartigen kolloiden Substanz. (Abb. 48.)

Bei *Knochenfischen* findet man immer nur an einem Abhänge der Crista eine Fläche von kubischem Epithel, in welchem bauchige, mit feinsten Granulis erfüllte Elemente mit zusammengepreßten stützzellenartigen schmalen Zellen alternieren, was schon HASSE (l. c.) und RETZIUS (1881) als „protoplasmatische Epithelzellen“ erwähnten. Es handelt sich offenbar um sekretorisch tätige Elemente. Auch R. KRAUSE erwähnt sie beim *Hecht*.

Bei vielen *Tieren* (*Maus*, *Fledermaus*, *Katze* usw.) ist nur eine oder zwei der Cristen dadurch ausgezeichnet, daß sie durch einen in der Achse des

Bogenganges gelegenen Querwulst aus indifferentem Epithel in zwei seitliche Hälften unterteilt wird (RETZIUS 1884). Das findet sich nach IWATA in den

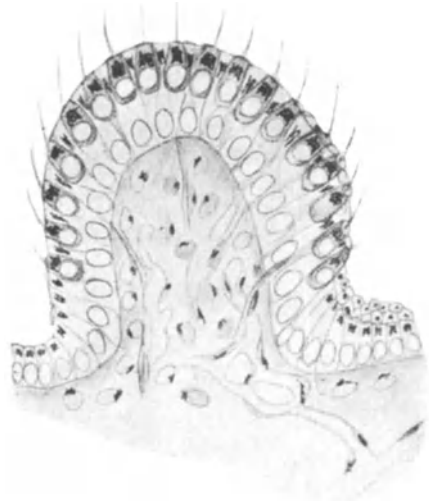


Abb. 41. Crista einer jungen *Maus* im Querschnitt. Der Netzapparat ist in den Sinneszellen, Stützzellen, dem Übergangsepithel sowie den Nervenscheiden, dem Bindegewebe und den Capillarendothellen der Crista dargestellt. Ganz leicht schematisiert. Vergr. etwa 500fach.



Abb. 42. Längsschnitt der Ampulle der Crista und der Cupula eines neugeborenen Menschen. Präparat von Dr. J. FISCHER. Vergr. etwa 18fach.

beiden vertikalen Bogengängen der *Fledermaus*, aber nicht auf der Crista ampullae lateralis. Beim Menschen ist nichts Derartiges angedeutet.

Über der Zelloberfläche des Cristae epithels schwebt ein gallertiges Gebilde, die Cupula, die bei *Tieren* auch schon an der frisch freigelegten Ampulle gesehen werden kann. Allerdings ist sie offenbar durch besonders starke Quellung der sie bildenden Kolloide optisch der Endolymphe so ähnlich, daß sie in den Ampullen lebender, genügend durchsichtiger Objekte (*Fischlarven*), wie man seit HENSEN (1878) weiß, nicht beobachtet werden kann, wovon ich mich überzeugte. DONADEI (1925) hat sie an frischen Gefrierschnitten von Ampullen des *Frosches* untersucht und als von den Haaren der Sinneszellen unterscheidbare Gallerte gefunden, so daß wir die Einwände der älteren Untersucher (HENSEN 1878 gegen LANG 1863), sie sei bloß ein Fällungsprodukt oder entstehe erst durch Verquellung

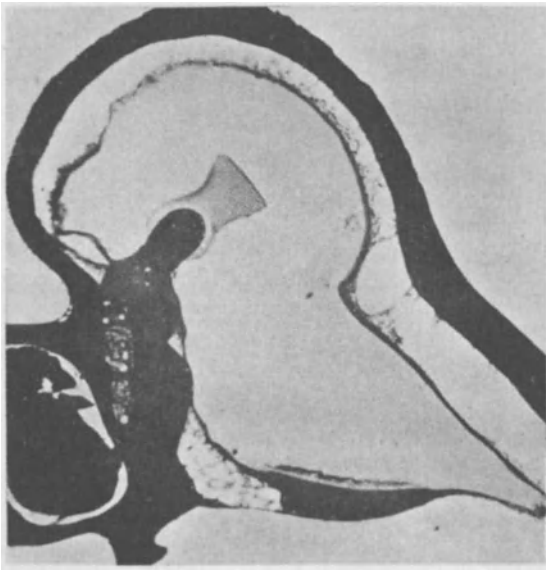


Abb. 43. Cupula und Crista, sowie Macula utriculi eines mittels Durchspülung lebend fixierten *Ziesel*s. Auffällig gewundene Gefäße. Vergr. 29 fach.

der Haare, nicht mehr ernstlich erörtern müssen. Das ganze Gebilde hat die Form einer in die Länge gestreckten Mütze. Der Längsschnitt des Gebildes, den wir auf einem Längsschnitt durch den Bogengang mit der Ampulle treffen, ist glockenförmig. Besterhaltene Präparate zeigen, daß die Cupula von der Crista aus noch so weit in den Hohlraum der Ampulle hineinreicht, daß sie über die Mitte des Querschnittes der Ampulle sich vorbuchtet (s. Abb. 42, 44). Längsschnitte der Cupula, die gleichzeitig den höchsten First der Crista ampullaris der Länge nach treffen, lassen die Cupula viel weniger auffällig hervortreten. Auf dem erwähnten Querschnitt sehen wir, daß zwischen der unteren Abgrenzung der Cupula und

dem Epithel ein 2–4  $\mu$  weiter, offenbar mit Flüssigkeit gefüllter Spaltraum vorhanden ist, den wir bei allen *Wirbeltieren* mehr weniger deutlich ausgebildet sehen. Durch diesen Spaltraum hindurch ziehen von der unteren Grenzfläche feinste, schwer nachweisbare Gallertfädchen zur Oberfläche der Stützzellen, während die Räume über den Köpfen der Haarzellen frei sind. Nach dem Tode erweitert sich der Spalt durch Austritt von Flüssigkeit, später von Kugeln zerfallenden Protoplasmas der Zelloberfläche beträchtlich. Über jedem Kopf einer Haarzelle steigt nun in der Gallerte ein Kanal auf, der enger ist als der Querschnitt des Haarzellenkopfes und in den hinein, etwa  $1\frac{1}{2}$ –2 Haarzellenlängen weit, bei einzelnen *Tieren* noch weiter (z. B. *Esox*) die Zellhaarbüschel in einen feinsten, kaum mehr sichtbaren Endfaden auslaufend, allseits von einem minimalen Flüssigkeitsraum umschlossen, hineinreichen. Deshalb ergibt der Längsschnitt, der, von ebensoviele Kanälchen als Haarzellen vorhanden sind, durchbohrten Cupulagallerte bei schwacher Vergrößerung das Bild einer senkrecht auf die Cristaoberfläche gerichteten Längsstreifung. Mit starker Vergrößerung unterscheidet man daneben noch bei bester Fixation in der Gallerte eine parallel zur

Oberfläche der Crista angeordnete, sehr feine Streifung, die bereits von HENSEN (1878) beobachtet wurde. Diese Streifung verläuft nahe der Crista in Bogenlinien, gegen die Oberfläche der Cupula flacher. Es handelt sich um parallele Strukturen, die möglicherweise nichts anderes sind, als der Ausdruck von Gerinnungsphänomenen in Kolloiden (im Glaskörper des Auges sehen wir unter Umständen ähnliches), doch zeigen sie konstant eine solche Regelmäßigkeit und eine Zunahme während des embryonalen Wachstumsprozesses, daß man in ihnen auch den Ausdruck einer schichtweisen Absonderung der Gallerte von den Stützzellen aus erblicken kann. Die Oberfläche der Cupula ist wahrscheinlich von einer ganz zarten homogenen Gallertschicht abgeschlossen, die offenbar embryonal zuerst gemeinsam von allen Epithelien der Crista, und zwar kontinuierlich, abgeschieden wird, bevor noch die Differenzierung zwischen Haarzellen und Stützzellen sich eingeleitet hat. Es scheint auch der äußerste basale Rand dauernd sehr zart mit den Übergangszellen rings um das Cristaepithel verklebt zu sein, worin man WITTMACK beistimmen kann.

VAN DER STRICHT läßt die Cupula aus Fortsetzungen der Kittsubstanz zwischen den Haarzellen und Stützzellen hervorgehen. Es ist somit möglich, daß die ganze Gallerte ein in sich abgeschlossenes Gebilde darstellt, das turgorfähig ist, wie es WITTMACK (j 1918, o 1926) annimmt. Die äußeren Kanäle des Querschnittes mit den darin liegenden Zellhaaren, sowie die an den Seitenflächen der Ampulle auf der Crista stehenden Zellhaare und deren Kanäle konvergieren allseits gegen den mittleren höchsten Punkt des Gebildes. Schon relativ geringe präparatorische Einwirkungen, selbst oft bei sehr schonender Freilegung des Bogenganges, genügen manchmal, um die Cupula im ganzen von der Crista abzureißen. Wir finden sie dann kaum irgendwie in ihrer Form verändert, an irgendeinem beliebigen Punkte der Ampulle oder sogar im Utriculusinnern auf Schnitten. Ihre Kanäle enthalten aber dann keine Zellhaare, was beweist, daß sie durch diese Gewalteinwirkung von den Haaren losgelöst und glatt abgezogen wird; was gegen eine Kontinuität mit den Haaren spricht. Das spezifische Gewicht der Gallerte scheint aber von dem der Endolymphe so wenig verschieden zu sein, daß im Gegensatz zu den Otolithenmembranen auch stärkstes Zentrifugieren ein Loslösen der Cupula nicht bewirkt (WITTMACK l. c., MAGNUS und



Abb. 44. Querschnitt einer Ampulle auf der Höhe des Cristawulstes und der Cupula bei einem 65jährigen Manne. Im Epithel geringgradige Leichenveränderungen, deutliche Kanälchen in der Cupula. Vergr. 33 fach.

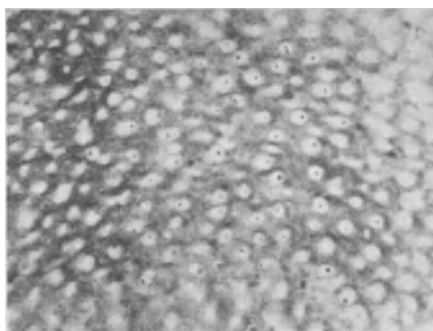


Abb. 45. Querschnitt der Cupula nahe der Cristawulva des Menschen. Die Querschnitte der Sinneshaare in den hellen Kanälen der Gallerte freiliegend. Bichromat-Formol-Eisessig. Celloidinschnitt. Vergr. 500 fach.

DE KLEIJN 1925). Die bestfixierte Cupula, die ich bei einem menschlichen Neugeborenen beobachten konnte, war fast 1 mm lang, die darin verlaufenden Kanäle  $3 \mu$  weit.

Fast alle Fixierungsflüssigkeiten bringen, da hypertonisch, die Cupula zur Schrumpfung, hypotonische Lösungen sollen sie nach WITTMACK zu einer übermäßigen „Entfaltung“ bringen.

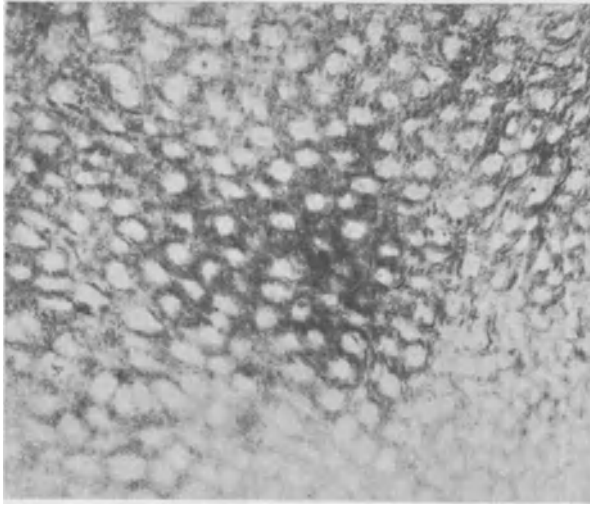


Abb. 46. Cupula-Gallerte des *Rhesusaffen* im Querschnitte nahe der freien Oberfläche, senkrecht zur Längsdimension der Cupula getroffen. Leere Kanäle. Vergr. 1500fach.

Die Gallerten treten schon relativ früh auf. Sie werden entweder als Sekretausstoßung aus Zellvakuolen von R. KRAUSE (d 1902) aufgefaßt, oder als Sekret von der Zelloberfläche und dem Haar (WITTMACK l. c.) als eine Art von Umbildung von lebendem Zellplasma (Exoplasma) von STUDNIČKA (1912) gedeutet,

der sie aus feinst verzweigten Seitenfortsätzen der Zellhaare ebenso wie WITTMACK hervorgehen läßt. DONADEI (l. c.) will bei *Amphibien* ein früheres Stadium beobachtet haben, in welchem die Anlage der Sinnesendstellen zu einem Syncytium verbunden sei und aus der sich dann das „Endoplasma“ der Sinneszellen und Stützzellen von einer gemeinsamen „Exoplasma-masse“ über den Endstellen absondern würde. Weder ich noch mein Schüler NISHIO (1925) beobachteten derartiges. WITTMACK (1924) nimmt an, daß je nach den Diffusionsverhältnissen, die durch das



Abb. 47. Zarte Silberfärbung der Sinneshaare und dunkle Imprägnation der danebenstehenden Gelbellen auf den Sinneszellen der Crista einer jungen Katze. AEDUHS Methode. Phot. Vergr. 540fach.

Sinnesepithel reguliert würden, mehr oder minder Flüssigkeit in die Deckmembranen diffundieren oder ihnen entzogen würde, wobei er diese Membranen über jeder Endstelle als gegen die Umgebung abgeschlossenes quellungsfähiges Gebilde (selbst die Membrana tectoria wird von ihm so aufgefaßt) ansieht. Die Vorstellung eines wachsenden „Exoplasma“ schließt sich an die v. EBNERsche Vorstellung der exoplasmatischen, lebenden und dauernd wachsenden Chordascheide mancher *Tiere* an, doch ist vergleichend-physiologisch die



Frage, ob lange erhalten bleibende abgeschiedene Substanzen, wie diese oder wie die *Arthropodenschale* oder der Cellulosemantel der *Ascidien*, noch als lebende „Synexoplasmen“ im Sinne von STUDNICKA aufzufassen sind, noch lange nicht definitiv entschieden. Für den Menschen und die *Säuger* läßt sich eine substantielle Kontinuität der Deckmembranen mit den Haaren nach Färbbarkeit und Entstehungsweise durchaus ablehnen, auch nach neuen eingehenden Studien an Gefrierschnitten (KOLMER 1926). VAN DER STRICHT (f 1921) läßt die Deckmembranen aus der Substanz der Schlußleisten zwischen den Sinneszellen und Stützzellen hervorgehen und mit diesen in Zusammenhang bleiben, so daß über jeder Stütz- und Haarzelle ein Hohlraum übrig bliebe. Er sieht in den Deckmembranen cuticulare Gebilde. Dieser Ansicht schließen sich im wesentlichen HELD, KOLMER und KAWANO (1922) an, letztere weisen besonders darauf hin, daß gleich beim ersten spurenweisen Auftreten die Deckmembranen ein ganz anderes Färbungsvermögen aufweisen, daß die parallel zur Epitheloberfläche feinststreifige Schichtung für eine Absonderung von den Stützzellen in der Art einer Cuticula sprechen, die in färberischen Reaktionen sich vom Zellprotoplasma weitgehend unterscheidet.

### 3. Macula neglecta oder Crista quarta.

RETZIUS (1881—1884) entdeckte bei *Fischen* im Utriculus eine besondere Endstelle, die er Macula neglecta nannte, sie ist bei diesen fast immer doppelt, durch zwei nebeneinander gelegene Epithelhügel repräsentiert, die von zwei zarten, parallel ziehenden Nervenstämmchen versorgt werden. Sie besteht aus Epithel wie eine Macula, ist aber mit einer cupulaähnlichen Gallerte ohne Otolithen versehen. Viel ansehnlicher ist sie bei *Amphibien*.

Bei *Säu gern* wird ein mehr minder rudimentäres Homologon einer solchen Macula neglecta inkonstant im Utriculus gefunden. Man sieht hier einen kleinen Hügel von Sinnesepithel, der meist nur Stützzellen, fast niemals sicher erkennbare Sinneszellen enthält, eine cupulaartige Gallerte trägt, nie Otolithen besitzt, manchmal von einigen wenigen Nervenzügen versorgt wird, die aber auch fehlen können. In manchen Fällen sind solche atypische Epithelendstellen auch beim Menschen beobachtet worden. Besonders deutlich sah ich sie bei *Talpa* (KOLMER f 1910).

BENJAMINS (1903) betont, daß auf dem akzessorischen Endapparate bei Mensch und *Tier* immer nur eine etwas rudimentäre gallertige Cupula gefunden wird, aber niemals Otolithen. Er hat deshalb vorgeschlagen, nicht von einer Macula neglecta, sondern bei den *Säu gern* wenigstens von einer Crista quarta zu sprechen (vgl. auch BRUNI 1924, MASUDA 1914).

SAKAI (1912) fand neuerdings bei 60 Erwachsenen, 20 älteren und 20 jüngeren Feten keine ausgebildete Macula neglecta, ebensowenig einen Nervus maculae neglectae aus dem Ramus ampullae posterioris hervorgehen, also nur einen rudimentären Epithelhügel, der sich zwischen dem Oberteil des Ductus endolymphaticus an der medialen Seite des Sinus utriculi inferior und dem Unterteil der lateralen Wand desselben am Boden befindet und in der Nähe der hinteren Ampulle seine größte Entwicklung aufweist. Sinneszellen, Nerven, Haare und Statolithen fand er nicht. Der Hügel fand sich bei 95 vH Feten, 90 vH Kindern und 85 vH Erwachsenen 15—75  $\mu$  hoch und 10—60  $\mu$  breit.

Bei den *Gymnophionen* beschrieben die Vettern SARRASIN (1892) eine Macula neglecta im Utriculus, eine zweite im Sacculus.

Bei *Fischen* entsteht nach BENJAMINS (1913) die Crista quarta (wie man seiner Meinung nach richtiger die Macula neglecta bezeichnen soll) im Sacculus aus der Macula sacculi, bei *Säu gern* im Utriculus. Bei *Fröschen* verfolgte er ihre

Entwicklung aus der Macula sacculi, bei *Hühnerembryonen* aus der Macula utriculi.

Bei *Reptilien* und *Säugetern* entsteht nach BENJAMINS (l. c.) die Crista quarta im Utriculus aus einem hohen runden Epithelstreifen, an der lateralen Wand, der in älteren Stadien kleiner wird, sich stets mehr auf den Sinus posterior inferior beschränkt und schließlich bis auf zwei Epithelhügel zurückgeht, nämlich ein rundes Gebilde an der Einmündungsstelle des Horizontalkanals und die Crista quarta.

Bei den *Knochenfischen* entwickelt sich die Crista quarta aus dem Mutterboden des Sacculus, wie STIBBE (1921) in Übereinstimmung mit BENJAMINS und OKAJAMA (1914) findet. Durch Dazwischenschieben von Gewebe kommt schließlich das Organ in den Utriculus. Bei *Amphibien* findet STIBBE (l. c.) die Crista ebenfalls aus der Macula sacculi entstehen, doch bleibt sie im Sacculus. Bei den *Reptilien* entsteht sie aus der Macula utriculi und ist auch beim erwachsenen *Tier* in der Pars superior gelegen. KUDO (1918) verlegt auch die Entstehung der Crista bei den *Schlangen* in den Sacculus. Bei den *Vögeln* ent-

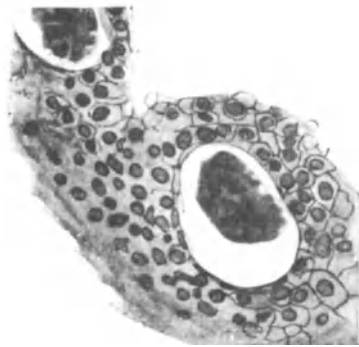


Abb. 48. Atypisches Epithel an den Abhängen einer menschlichen Crista mit drüsenartigen Hohlräumen und colloidem Inhalt im Übergangsepithel. Vergr. 400fach.

wickelt sie sich aus der Macula, entfernt sich dann von der Macula, um schließlich im Sinus inferior zu bleiben. Bei den *Säugetieren*, wie *Erinaceus*, *Tupaja tana* und *Rousettus*, *Mus*, *Tarsius spectrum* und *Homo*, entsteht die Crista quarta auch aus der Macula utriculi. Im Gegensatz zu RETZIUS und ALEXANDER (o 1903) meint STIBBE (1921), daß sie sich auch hier von der Macula utriculi aus entwickelt und nicht, wie diese Autoren meinten, von der Anlage der Crista des Ductus posterior.

Bei *Fröschen* und *Urodelen* sitzt die Macula oder Crista neglecta in einem besonderen Abschnitt des Labyrinths der Pars neglecta und ist so orientiert, daß ihre freie Oberfläche fast genau ventralwärts gerichtet ist. Sie trägt eine Cupula, die auf der Oberfläche des Epithels ganz so befestigt ist, wie die Cupulae der Cristae, sich aber doch etwas von diesen dadurch unterscheidet, daß sie von etwas derberer Zusammensetzung ist und gewöhnlich intensiver gefärbt erscheint, als die anderen Cupulae.

An verschiedenen Stellen des Epithels, besonders im Übergangsepithel zwischen Sinnesendstelle der Cristae und Maculae und ihrer Umgebung, bei menschlichen Embryonen auch im Bereich des Ductus reuniens, aber auch an anderen Stellen, etwas seltener bei Erwachsenen, finden sich Einstülpungen des Epithels, die an kurze tubulöse Drüsen erinnern und gelegentlich, aber nicht immer, eine färbbare, sekretartige, kolloidale Masse enthalten können. Sie werden als atypische Bildungen des Labyrinths bezeichnet (SZÜTZ 1912, ALEXANDER z 1920, FISCHER 1922, TANTURRI 1924). Die relative Häufigkeit dieser Bildungen läßt an besondere Potenzen zur Drüsenbildung denken, die das Epithel als altes phylogenetisches Erbteil besitzen würde. Ich habe deutliche Drüsenbildung auf dem First der Crista bei einem 75-mm-Embryo gefunden. Doch kennen wir, abgesehen von den *Selachiern*, die im Bereich des Ductus endolymphaticus ähnliches zeigen, unter den rezenten *Wirbeltieren* eigentlich nirgends vom Labyrinthbläschen ausgehende typische tubuläre Drüsenbildungen. Nur PROEBSTING (b) beschreibt echte Drüsenzellen in einigen Fällen bei *Tritonen*,

und die Epithelien des Tegmentum vasculosum der *Reptilien* und *Vögel* haben Drüsenzellencharakter.

ALEXANDER (1920) hat atypische Stellen beim Menschen beschrieben, ebenso FISCHER (1922). Diese Vorkommnisse rudimentärer Endstellen, die beim Menschen nur Stützzellen, keine Sinneszellen, nur Andeutungen einer Deckmembran, niemals Otolithen enthalten, sind meist auf beiden Seiten symmetrisch.

Die oben erwähnten, von SAKAI (1922) beschriebenen, bei Feten und beim Neugeborenen abgebildeten Epithelhügel dürften, soweit man nach den Abbildungen urteilen kann, den genannten atypischen Epithelbildungen entsprechen, aber ihrer Lokalisation nach nicht gerade der *Macula neglecta*. — Ich habe ganz genau gleiche Bildungen bei menschlichen Embryonen an den verschiedensten Punkten des Labyrinths zu beobachten Gelegenheit gehabt.

Die von ALEXANDER abgebildeten entsprechen in ihrer Lage eher der *Crista quarta*.

O. MAYER (1907) bezeichnet den Inhalt der Cysten im atypischen Labyrinthepithel als hyalin. Ich fand solche papilläre Epithelwucherungen häufig auch bei jüngeren Feten, am Übergange des Ductus endolymphaticus in den Ductus utriculo-saccularis offenbar als Reste kleiner frühembryonaler Divertikel.

### c) Ductus und Saccus endolymphaticus.

Der Ductus endolymphaticus ist beim Menschen derart angeordnet, daß er mit zwei verschiedenen dünnen Schenkeln einerseits mit dem Utriculus, andererseits mit dem Sacculus kommuniziert (Ductus utriculo-saccularis). Die Verbindung des Ductus endolymphaticus mit dem Ductus utriculo-saccularis wird in verschiedener Weise von RETZIUS (1884), SIEBENMANN (1919), und

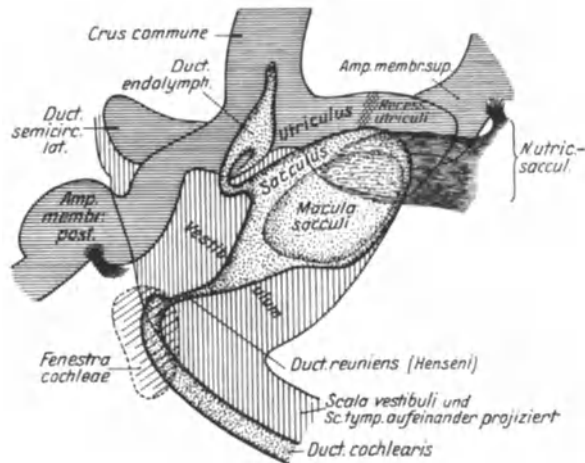


Abb. 49. Peri- und endolymphatische Räume des Vestibulum. Projektion (nach Vertikalschnitten) auf eine durch die hintere Bogengangebene gelegte Fläche, so daß eine Ansicht von hinten erzeugt wird. Sacculus, Ductus endolymphaticus, Ductus reuniens und Anfang des Ductus cochlearis hell gehalten und grob punktiert, perilymphatischer Raum fein punktiert, Utriculus und Bogengänge horizontal schraffiert. Die perilymphatischen Räume der Ampullen und Bogengänge sind nicht berücksichtigt. (Schema nach SIEBENMANN.)

ALEXANDER (1924) dargestellt. Wahrscheinlich gibt es hier aus der embryologischen Entstehung dieser Gegend leicht erklärbare Varianten der Hohlraum-bildung. Der Gang, der mit einem einfachen, niedrigen, manchmal kubischen Epithel ausgekleidet ist, erstreckt sich bis an die Oberfläche des Promontoriums, woselbst er in den Saccus endolymphaticus übergeht, der

ebenfalls mit ähnlichem Epithel ausgekleidet ist. Die Autoren sehen in dem Saccus endolymphaticus ein Organ, das bestimmt ist, die Endolymphe gegen die venösen Räume im Schädelinnern abzuleiten. Da manche Momente dafür sprechen, daß die Endolymphe konstant neugebildet wird, wenigstens beobachtet man eine solche Neubildung, wenn eine Verletzung der endolymphatischen Räume die Möglichkeit eines dauernden Abflusses nach außen geboten hat. Es haben daher die Autoren verschiedentlich danach gesucht, wie ein solcher Abfluß zustande kommen könne. Das enge Lumen des Ductus endolymphaticus ermöglicht jedenfalls ein Durchtreten der viskösen Flüssigkeit in sehr langsamem Fortschreiten durch den engen capillaren Raum. Es ist nicht ausgeschlossen, daß aus dem geschlossenen Hohlraum des Saccus endolymphaticus, wenn er allseitig mit Epithel abgeschlossen ist, eine Diffusion in die umgebenden

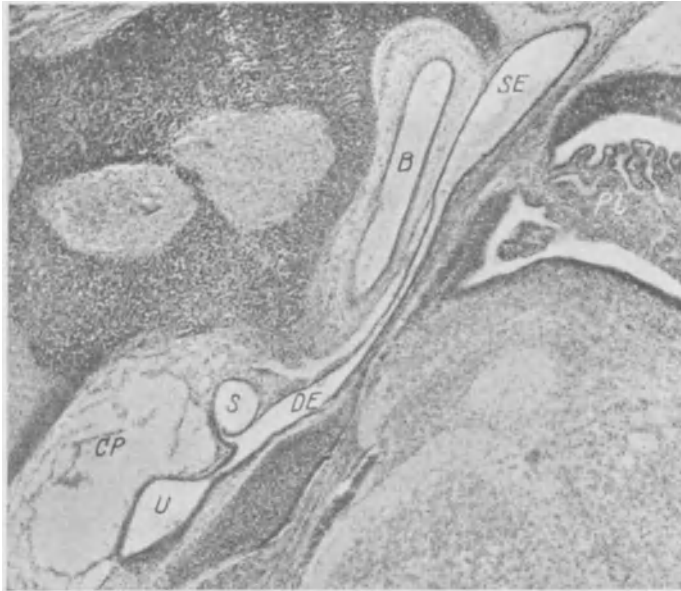


Abb. 50. Saccus endolymphaticus (SE) und Ductus endolymphaticus (DE) der neugeborenen *Maus* durch die Teile des Ductus utriculosaccularis mit dem Utriculus U und dem Sacculus S verbunden im Längsschnitt. B vertikaler Bogengang; CP Cisterna perilymphatica. Vergr. 50fach.

Lymphräume, also die Subarachnoidalräume, und gegen die benachbarten Venen hin erfolgt. Venenplexusse sind hier sehr frühzeitig schon embryonal entwickelt (STREETER 1919, 1920). Auch in anderer Richtung wurde nach einer Abflußmöglichkeit anatomisch gesucht, so hat seinerzeit RÜDINGER (d 1872) beim Menschen abführende Kanäle vom Saccus aus beschrieben, in neuester Zeit IWATA (1925) bei *Fledermäusen* angegeben, daß das abgeflachte Epithel im Saccus teilweise fehle und so direkt ein Durchtritt in die Bindegewebsspalten für die Flüssigkeit offenstehe. Ein Befund, der wohl noch einer Nachprüfung bedarf, da er mit den Ergebnissen vieler älterer Autoren in ziemlichem Widerspruch steht. Auch ich habe bei *Tieren* und menschlichen Embryonen das Epithel des Saccus stets geschlossen gefunden, auch bei erwachsenen *Fledermäusen*. Bei *Tieren* (*Meerschweinchen*) bemerkt man gelegentlich, wenigstens in Jugendstadien, zottenförmige Fortsätze in der Auskleidung des Sacculusepithels deutlich entwickelt, die an eine sekretorische Funktion denken lassen.

Nach SIEBENMANN'S Untersuchungen (1919) findet man den Saccus endo-

lymphaticus im Kindesalter als gerade verlaufenden, mit Epithel ausgekleideten Spalt inmitten der derben Durafalten liegend.

Man kann bei manchen *Tieren* (*Fledermäusen*) gelegentlich im Saccus endolymphaticus recht kompakte, ähnlich wie Kolloid färbare Sekretmassen finden. Der Ductus und Saccus endolymphaticus bei *Selachiern* scheint häufig zotten- und drüsenartige Ausbuchtungen zu produzieren, unter dem Epithel liegen dann sekretartige Ballen.

Nach BELLOCQ (1922) ist der Aquaeductus vestibuli des Knochens, der den Ductus endolymphaticus enthält, und der Aquaeductus cochleae bei Neugeborenen gleich weit, in der weiteren Entwicklung verändert sich das Verhältnis zugunsten des Aquaeductus cochleae.

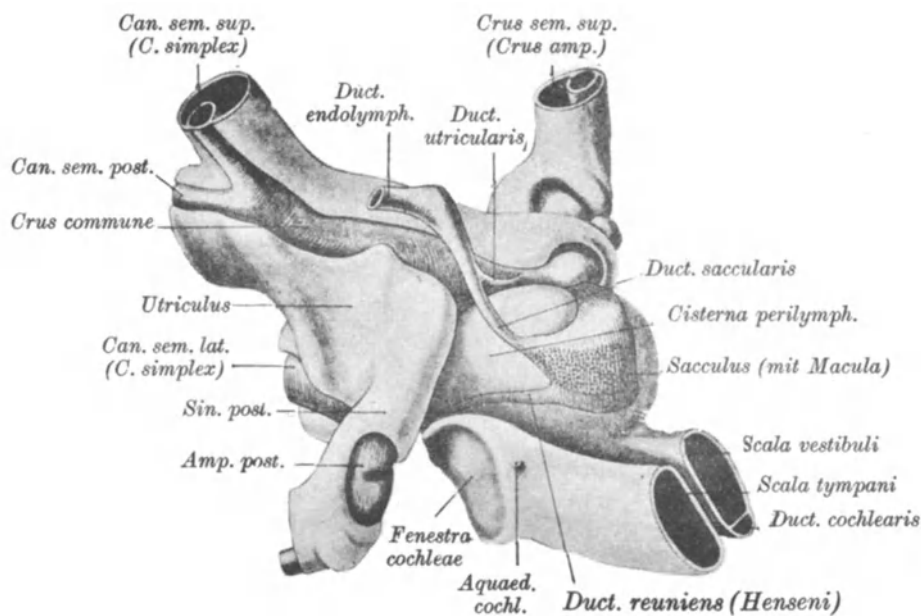


Abb. 51. Rekonstruktion der endo- und perilymphatischen Räume des Vorhofes samt den anstoßenden Partien des Labyrinths vom erwachsenen Menschen, hergestellt nach einer kompletten Serie von parallel zur oberen Bogengangsebene orientierten Vertikalschnitten. Ansicht von hinten-innen. (Nach SIEBENMANN.)

Ein Teil des Epithels des Ductus endolymphaticus ist durch eine besondere Form der Epithelzellen bei den niederen *Wirbeltieren* ausgezeichnet. Es handelt sich um sonst nicht vorkommende, extrem hohe, schmale Cylinderzellen, die mit ihren Nachbarn gegenseitig der ganzen Länge nach durch zahlreiche Intercellularbrücken verbunden sind, was man besonders deutlich bei *Selachiern*, weniger auffallend bei *Amphibien* findet.

Dieseseigentümliche Epithel des Ductus endolymphaticus beobachtete ich beim *Frosch* hauptsächlich im mittleren intramuralen Teil desselben. Es geht sowohl am Ursprung des Ductus im Sacculus, als auch bei der Einmündung in den Saccus unmittelbar in ganz flaches Epithel über.

Auch bei *Säugetern* ist im proximalen Teile des Ductus endolymphaticus ein höheres kubisches Epithel zu finden. Bei manchen *Selachiern* (*Scymnus*) beobachtete ich Zottenbildung an der Einmündung des Ductus endolymphaticus in den Recessus.

HASSE (1873), später STREETER (l. c.), hielten es für möglich, daß der Saccus

endolymphaticus Endolymph produziere und diese durch den Ductus dem Labyrinth zugeführt werde. (Vgl. CHILLOW 1923.)

Man darf nicht ohne weiteres annehmen, daß die Endolymph oder Perilymphe bei den verschiedenen *Tieren* die gleiche Konsistenz bzw. Viscosität besitzen dürfte, da es leicht möglich ist, daß sie mit den Dimensionen der Hohlräume variiert.

G. ROSSI (1922) hat mit einer geeigneten Versuchseinrichtung die Viscosität der Endolymph von *Tauben* mit 2,9, die der Perilymphe mit 1,7 bei 18° im Viscosimeter bestimmt.

Der Saccus endolymphaticus erscheint beim Erwachsenen als ein mit Epithel ausgekleideter Spaltraum ohne Tunica propria inmitten der Durafasern. Die vorzugsweise im späteren Leben auftretenden Röhren- und Faltenbildung seiner epithelialen Wand erfolgt auf Kosten des ursprünglichen Lumens und werden von ECKERT-MÖBIUS (1925) als Involutionvorgang gedeutet. Bei Kindern besitzt er einen klaren Inhalt, bei Erwachsenen wird in seinen tieferen Abschnitten mit Kernfarbstoffen färbbarer amorpher Kalkstaub in der Flüssigkeit suspendiert gefunden, ausnahmsweise Schleim. Meist ist er kollabiert und leer.

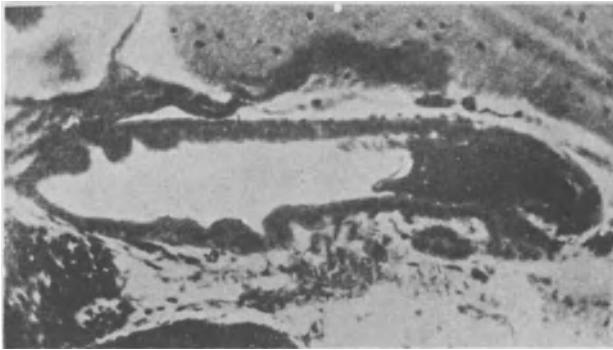


Abb. 52. Saccus endolymphaticus der *Fledermaus*, *Plecotus auritus*, mit Divertikeln teilweise von einer colloidalen Masse erfüllt. Vergr. etwa 106fach.

GUILD (l. c.) stellte fest, daß der enge Teil des Ductus und Saccus endolymphaticus, der sich bis zur Mitte des knöchernen Aquaeductus erstreckt, flaches Epithel mit besonderen basalen Fortsätzen, und gelegentlich mit schmalen Krypten enthält. Es folgt dann eine Region mit durchschnittlich  $3,7 \mu$  Dicke, dann eine Region mit  $18 \mu$  hohem Cylinderepithel, welche bis zum vorderen Rand des Sinus transversus reicht. Jenseits dieser Region findet sich wieder niedriges,  $4,4 \mu$  hohes Epithel. Die Region, welche Cylinderepithel enthält, enthält Fleckchen von abschuppendem Epithel, kleine epitheliale, ins Lumen reichende Fortsätze, die stärker vascularisiert sind, und Krypten. In der Region des höheren Epithels sind die Gefäße stärker ausgebildet.

GUILD (1925) hat in den Ductus cochlearis beim *Meerschweinchen* nach Anbohrung der basalen und 2. Windung mit  $0,17 \text{ mm}$  weiten Löchern Kaliumferrocyanid-Eisenammoncitratlösung eingeführt und dann die Öffnung mit Wachs verschlossen und konnte nach zwei Stunden Preußischblaukörnchen im Saccus in der Wand, besonders in den Krypten der mit kubischem Epithel ausgekleideten Partien nachweisen, auch einzelne Körnchen in den Gefäßen des Plexus, der dem Saccus anliegt. Er meint also, daß, entgegen den Annahmen von HASSE und STREETER (l. c.), die im Saccus endolymphaticus die Quelle der Endolymph sahen, geschlossen werden dürfe, daß die Endolymph durch den Canalis reuniens,

den Sacculus und Ductus endolymphaticus gegen den Saccus endolymphaticus abgeleitet würde, und dieser eine resorbierende Funktion hätte, die mit den Zotten der Arachnoidea, mit den Gebilden des Iriswinkels vergleichbar sei.

Das Lumen des Saccus endolymphaticus enthält für gewöhnlich zahlreiche Zellen, offenbar abgeschuppte Epithelien, auch Substanzen, die leicht niedergeschlagen werden und sich mit Eisenhämatoxylin stark färben.

#### d) Das perilymphatische Gewebe.

Der perilymphatische Raum entsteht embryonal erst sekundär, an Stelle eines gallertigen Bindegewebes, in ähnlicher Weise wie auch der Subduralraum des Schädels, indem sich die aus embryonalem Mesenchym hervorgehende Gallerte an vielen Punkten verflüssigt und die auf diese Weise entstehenden Hohlräume miteinander sich vereinigen, so daß schließlich nur einzelne Bindegewebszüge übrig bleiben, die das häutige Labyrinth im knöchernen Labyrinth fixieren. Diese Bindegewebszüge, welche als *Ligamenta canaliculorum et sacculorum* bezeichnet werden, sind so entwickelt, daß der häutige Bogengang nahe der Peripherie liegt, während gegen das Centrum der Krümmung zu der weit größere perilymphatische Raum übrig bleibt (s. Abb. 58). Die Bindegewebszüge sind an der konvexen Seite beim Menschen sehr dicht, so daß hier wenigstens die Bogengänge nicht eigentlich von Perilymphe umgeben sind, während auf der konkaven Seite der weite perilymphatische Raum vorhanden ist. Die Flüssigkeit, welche ihn ausfüllt, die Perilymphe, kann sich in demselben, falls Druckunterschiede auftreten, wohl streckenweise bewegen, doch dürfte ein eigentliches Fließen durch die zahlreichen Bindegewebszüge stark erschwert sein. Bei einzelnen *Tieren* liegt der Bogengang häufig mehr im Innern des perilymphatischen Kanals, oft allseitig wenigstens stellenweise von Flüssigkeit umgeben (*Selachier*). Eine gleichmäßige Auskleidung des knöchernen Bogenganges wird durch einen dünnen periostalen Überzug gegeben, in den die erwähnten Bindegewebszüge allmählich übergehen.

Dort, wo die Nerven an die Endstellen herantreten, werden sie von relativ festen Bindegewebszügen umscheidet (die bei *Fischen* und *Selachiern* besonders resistent sind) und gegen die Wandung des häutigen Labyrinths ziemlich straff befestigt.

In diesem lockeren perilymphatischen Gewebe werden zusammenhängende Bindegewebsstränge nach RÜDINGER (1872) als *Ligamenta utriculara mediale et laterale*, die den Utriculus medianwärts an die *Crista vestibuli* und oben seitwärts an die knöcherne Vorhofswand über dem ovalen Fenster anheften, ferner als *Ligamentum sacculo-utriculare* und das von RUTTIN (1921) beschriebene *Ligamentum utriculi inferius* (an der Außenfläche des Sinus posterior utriculi zur äußeren Umrandung der hinteren Ampulle ziehend) unterschieden.

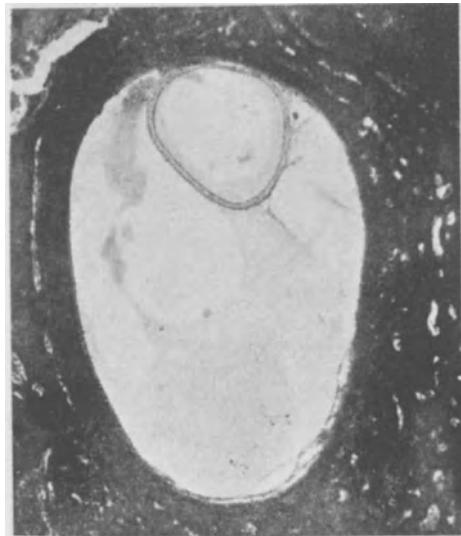


Abb. 58. Knöcherner und häutiger Bogengang eines Kindes, darin Gerinnsel der Eißweißkörper der Endo- und Perilymphe. Vergr. etwa 20 fach.

An manchen Stellen sind die perilymphatischen Bindegewebszüge bei *Säugetern* stellenweise so angeordnet, daß geradezu bindegewebige Septen entstehen. Besonders hat DE BURLET (1920) nachgewiesen, daß ein solches membranöses Septum die perilymphatischen Räume der Pars superior (Bogengänge und Utriculus) von denen der Pars inferior (Sacculus und Schnecke) als eine Art trennende Wand scheidet. Diese Abgrenzung in der Cisterna perilymphatica scheint besonders beim *Meerschweinchen* deutlich nachweisbar. Auch ALEXANDER (1922) hat schon früher auf diese Verhältnisse des perilymphatischen Gewebes in einer Studie hingewiesen, die deren Verschiedenheiten bei den *Tieren* schildert. Das perilymphatische Bindegewebe begleitet auch die zum häutigen Labyrinth ziehenden Arterien und Venen. Bei zahlreichen *Säugetern* und anderen *Wirbeltieren*, weniger auffallend beim Menschen, finden sich Pigmentzellen in dieses Gewebe eingelagert, besonders dicht in der Umgebung der Sinnesendstellen, in dem die Ränder der Maculae von makroskopisch auffallenden Pigmentscheln umgeben werden, und auch die Cristae besonders deutlich von solchen Pigmentscheln begleitet werden, worüber sich eingehende, vergleichende Angaben in der genannten Studie ALEXANDERS (1922) finden. Ihre Bedeutung ist noch unbekannt.



Abb. 54. Schema des rechten Labyrinths von *Cavia cobaya*, mit den umgebenden perilymphatischen Räumen. (Nach DE BURLET.)

Die Cisterna perilymphatica stellt einen Hohlraum dar, der einerseits durch den Überzug der Platte des Steigbügels im Foramen ovale, andererseits von dem Ductus cochlearis mit seiner REISSNERSchen Membran, dem Ductus reuniens mit dessen freier Seite, dem Sacculus, im übrigen vom Endost des Vorhofes begrenzt wird. Sie ist meist größer als der Inhalt der beiden Säckchen zusammen. Ihre Entstehung wurde von STREETER studiert.

ALEXANDER (l. c.) sieht zwischen dem perilymphatischen Gewebe der Pars superior und inferior den grundlegenden Unterschied, daß dieses im oberen Teil der Wandverstärkung und Fixation der Wände dient, während in der Pars

inferior eine elastische Spannung der freien Wände gegenüber einer durch solide Bindegewebslager vollständigen Fixierung der dem Knochen nahen Wände erzielt wird. Die großen, zusammenhängenden perilymphatischen Räume können durch Scheidewände gegen die spaltförmigen Räume der Pars superior bis auf einen geringen Zusammenhang oder ganz vollständig abgetrennt sein. Es besteht auch meist kein Zusammenhang zwischen dem Aquaeductus vestibuli und den perilymphatischen Räumen der Pars inferior, da an seiner Abgangsstelle sich zu meist ein Septum findet. Am meisten konstant findet sich ein Septum vor der sagittalen Ampulle, ein zweites lateral nach hinten von der Crista vestibuli. Durch die Abgrenzung der perilymphatischen Räume der Pars inferior und superior und durch die besondere Lagerung der Macula sacculi wird die Tatsache beleuchtet, daß das Endorgan der Schnecke primär durch Bewegungen der Perilymphe, die anderen Endorgane durch Bewegungen der Endolymphe ihren adäquaten Reiz erhalten. Die perilymphatischen Septa schützen gewissermaßen davor, daß perilymphatische Wellen, die das Endorgan der Schnecke zu reizen haben, einen Labyrinthreiz verursachen, ebenso wie die Enge des Ductus reuniens verhindert, daß Strömungen im Vestibularapparat den Cochlearapparat reizen. Die mehr diffuse Fixierung der Pars superior hat, nach ALEXANDER, zur Folge, daß die häutigen Wände dort in Krankheitsfällen ihre Lage behalten, aber nach



Lösung der Ligamente durch Kollaps der Wände oder Kompression das endolymphatische Lumen zu bestehen aufhört. Dagegen hat die umschriebene, aber an diesen Punkten sehr feste Fixation der Wandteile der Pars inferior und die Wanddünnung der freien Teile zur Folge, daß bei endolymphatischer Drucksteigerung die dünnwandige Pars inferior zur Ektasie neigt und bei apoplektiformen Blutungen und Traumen leicht Einrisse an den frei ausgespannten Wandteilen auftreten (vgl. auch DE BURLET) (s. Abb. 54).

Die perilymphatischen Räume entsprechen somit Bindegewebsspalten und stehen durch den Aquaeductus cochleae mit dem Subarachnoidalraum in Verbindung. Eine typische Endothelauskleidung ist aber jedenfalls nicht überall nachzuweisen. Wie KEY und RETZIUS (1875) zeigten, läßt sich das Spaltensystem der Bindegewebsscheiden des Hörnerven bis in die Lamina spiralis und in die Nähe der anderen Nervenendstellen injizieren. Neuere diesbezügliche Untersuchungen wurden von KARLEFORS (1923) ausgeführt.

Der Aquaeductus cochleae zweigt von der Scala tympani in annähernd rechtem Winkel ab und führt in das Innere der Schädelhöhle.

KARLEFORS hat mit verschiedenen Injektionsverfahren die Angaben über den Aquaeductus cochleae an frischen menschlichen Leichen nachgeprüft, wobei er besonders schonend vorgeht. Er hat Injektionsversuche unter ziemlich starkem Druck vom runden Fenster aus gemacht und auch versucht, eingespritzte Berlinerblaulösung aus dem Subdural- und Subarachnoidalraum in den Aquaeductus cochleae durch Ansaugen vom Mittelohr und vom Labyrinth aus zu aspirieren. Er findet, daß ein relativ hoher Druck ausgeübt werden muß, damit Flüssigkeit in den Aquädukt hineinkommt. Erst bei 70 mm Hg fand er Flüssigkeit in den Aquädukt eintreten, und da im allgemeinen bei Kindern und Erwachsenen ein Subdural- und Subarachnoidalspatium im Aquädukt nach oben geht, das sich beim Erwachsenen, zum Unterschied vom Fetus, fast durch die ganze Länge des Kanals erstreckt, scheint ein Ausweichen von Labyrinthflüssigkeit durch den Aquaeductus cochleae erst bei sehr hohen Drucken denkbar zu sein.

KARLEFORS (1924) meint in einer späteren Untersuchung, daß der Aquaeductus cochleae wie die PACCHIONISCHEN Granulationen und Nervenscheiden ein Drainageorgan für den Subarachnoidalraum sein kann und damit auch den perilymphatischen Raum mit Flüssigkeit versehen kann.

### e) Das Pigment.

Die Menge des Pigments im Bereiche des Labyrinthes, abgesehen von den schon S. 304 erwähnten Pigmentsicheln, hängt von der allgemeinen Pigmentation des Tieres ab. Es fehlt bei echt albinotischen Tieren, allerdings scheint bei solchen, nach meinen Erfahrungen, dafür ein Propigment vorhanden zu

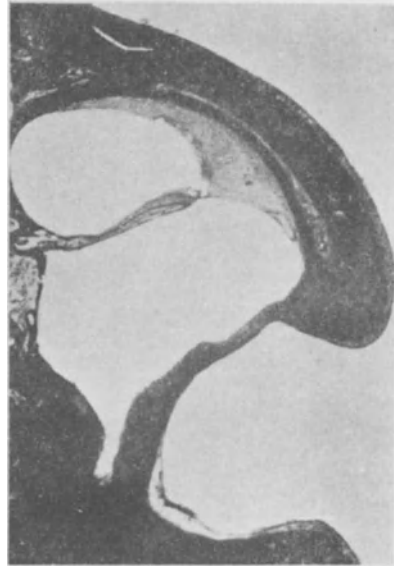


Abb. 55. Abgang des Aquaeductus cochleae von der Scala tympani der Basalwindung einer kindlichen Schnecke. Präparat von Dr. J. FISCHER. Schwache Vergr.

sein, welches bei Behandlung mit Silberlösungen an genau den entsprechenden Stellen eine intensive Braunfärbung zeigt.

Die Bedeutung dieses Pigmentes, an Stellen, wo eine Beeinflussung durch Licht wenigstens bei größeren *Tieren* fast ganz ausgeschlossen erscheint, ist durchaus rätselhaft. Doch sind wir ja überhaupt über die vielseitige Rolle des Pigments im *Tierreich* noch sehr wenig unterrichtet. Die Menge des Pigments am Labyrinth scheint mit dem Alter zuzunehmen.

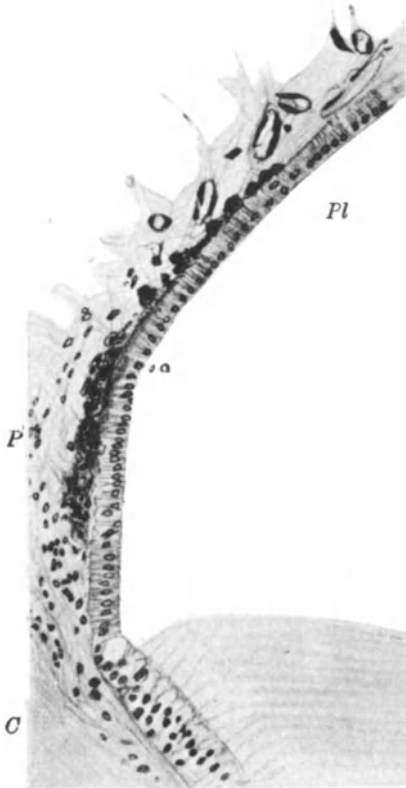


Abb. 56. Pigmentsichel im Bindegewebe neben der Crista einer Ampulle des Schimpansen. Vergr. P Pigmentsichel; Pl Epithel des Planum semilunatum; C Cristae epithel.

Pigment führt (nach ALEXANDER a 1901) insbesondere der knöchernen Vestibulumbogen, die Membrana tympani secundaria, die epitheliale Wand des Sacculus, und zwar endolymphatisches Pigment, besonders reichlich der mediale Abschnitt des Utriculus und die Gegend des Sinus utricularis superior und posterior. Ferner kommen längs der häutigen Bogengänge Pigmentzellen vor, seltener am Endost und den Gefäßen. Ferner im Bindegewebspolster der Pars inferior labyrinthi, in der Crista spiralis, Lamina spiralis und in der periostalen Bekleidung der Scalen der Schnecke, auch in der REISSNERSchen Membran, besonders reichlich bei manchen *Huf-tieren*. Ferner im Periost des inneren Gehörgangs, in den Bindegewebshüllen der Nerven- und Blutgefäße, im axialen Bindegewebe der Schnecke, bei einzelnen *Tieren* auch in der Umgebung des Labyrinthes, wie Fossa subarcuata, Labyrinthfläche der Paukenhöhle, Gehörknöchelchen. Die Pigmentkörnchen sind  $\frac{1}{3}$ – $3 \mu$  groß, lassen sich mit Wasserstoff-superoxyd bleichen und verhalten sich sonst im allgemeinen ähnlich wie das Haarpigment. Beim *Elefanten* fand ich mit EISINGER (1923) Pigment auch im Sinnesepithel der

Cristae. Beim Menschen sind manchmal am Bindegewebsüberzug der Scalen, besonders am Modiolus, große verzweigte Bindegewebszellen, die Pigment enthalten; enthalten sie Propigment, so stellt die Färbung nach AGDUHR sie äußerst auffällig dar.

#### f) Innervation des Vorhofabschnittes.

Der Nervus octavus, früher als Nervus acusticus, neuerdings als Nervus labyrinthicus bezeichnet, teilt sich in zwei Äste, den Nervus vestibularis und Nervus cochlearis, der Nervus vestibularis weiter in drei Äste, von denen ein Ast zur horizontalen Ampulle, ein Ast zur Ampulle des vorderen vertikalen Bogenganges geht (Ramus ampullaris superior, Ramus ampullaris horizontalis), der dritte Ast, der der stärkste ist, geht zur Macula utriculi. Von ihm zweigt ein schwächerer Seitenast ab, welcher einen Teil der Macula sacculi innerviert. Der zweite Anteil des Nervus vestibularis, der Ramus inferior, versorgt mit einem größeren Ast die Macula sacculi, mit einem schwächeren die Ampulle des hinteren vertikalen Bogenganges (Ramus ampullaris inferior) und entsendet noch einen kleinen Ast, der sich den Fasern des Cochlearis zugesellt, was VAN OORT (1919)

außer beim Menschen bei *Lepus*, *Talpa*, *Erinaceus*, *Galeopithecus*, *Semnopithecus*, *Felis*, *Capra hircus* und *Mus rattus* in gleicher Weise feststellen konnte. Es besteht somit eine Doppelinnervation, sowohl der Macula sacculi, als auch der Papilla basilaris, durch zwei Äste. Das Bündel vom Ramus saccularis zum Ganglion cochleare wurde auch beim *Meerschweinchen*, bei der *Ziege* und bei einem 7 Monate alten menschlichen Embryo nachgewiesen. Doch steht noch nicht fest, ob diese Verbindung ganz regelmäßig vorkommt.

Das Bündel, das Utriculus und Sacculus verbindet, wurde zuerst von VOIT (1907) beschrieben. Es stellen somit die Pars inferior und superior des Labyrinths nicht vollkommen

getrennte Innervationsgebiete dar, wie vielfach (auch von STREETER) ursprünglich angenommen wurde.

Die Innervation der Macula utriculi geschieht durch den Ramus utricularis des Nervus vestibularis, er versorgt zugleich den Dorsallappen der Macula sacculi, wie DE BURLET (1924) in Bestätigung des zuerst von VOIT (1924) beschriebenen Befundes mitteilte. Beim *Affen* ist der Dorsallappen der Macula sacculi ziemlich groß, womit auch die relative Stärke des VOIT'schen Bündels, des Ramus utricularis, zusammenhängt. Ob Utricularisbündel auch auf das Sacculusvorderstück übergreifen, konnten DE BURLET und DE HAAS (1923) nicht entscheiden, gewannen aber den Eindruck, als ob auch hier die Innervationsgrenze zwischen Dorsallappen und Vorderstück eine scharfe sei. Das VOIT'sche Bündel scheint bei den *Säugetern* ein konstanter Befund zu sein und es dürfte sich auch beim Menschen und *Affen* so verhalten (DE BURLET l. c.).

Die Achsencylinder des Nervus vestibularis sind bei allen *Tieren* und auch beim Menschen etwas stärker als die des Cochlearis mit Ausnahme der zar-

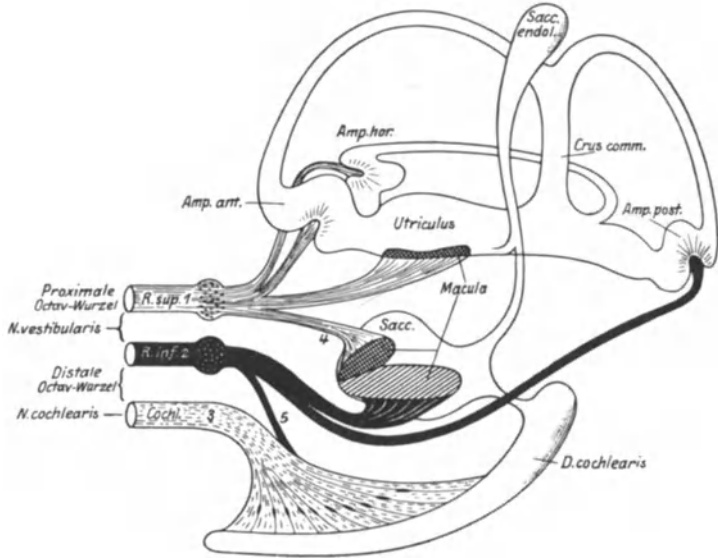


Abb. 57. Verteilung der Nervenendäste zu den einzelnen Endstellen des Labyrinths des Kaninchens. Schematische Darstellung nach DE BURLET.

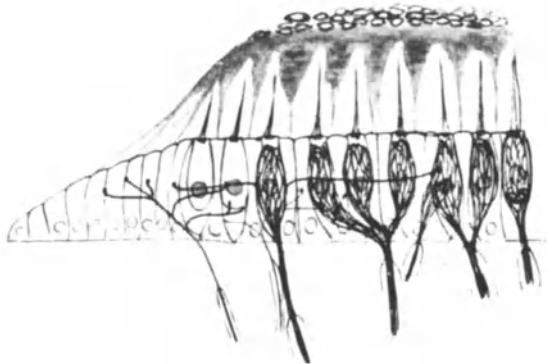


Abb. 58. Schema der Innervation einer Macula des Menschen.

testen Nervenfasern, die die freien Endigungen liefern. Sie enthalten, wie man nach Osmiumfixation oder Osmiumräucherung am isolierten Labyrinth am besten beobachten kann, innerhalb der Perifibrillärschicht eine mäßige Anzahl kaum meßbar feiner Neurofibrillen. Die sie umkleidende Markscheide enthält ein feines, deutliches Neurokeratingerüst, in dessen Maschen das Mark, die Lipidsubstanzen, eingelagert sind. Deutlicher bei niederen *Wirbeltieren*, weniger deutlich bei den *Säugetern*, umgibt eine Fortsetzung der lipoiden Scheide auch die Ganglienzellen des Acusticus (WITTMACK c 1904). Es ist mir aber nicht gelungen, an dieser Stelle auch das Neurokeratinnetzwerk nachzuweisen.

Der Nervus vestibularis gibt zu jeder Ampulle einen Ast ab, Ramus ampullaris; dessen Verzweigungen verteilen sich, von der peripheren Ampullenwand her an die Konvexität der Crista herantretend, in zwei Parteien, die annähernd getrennt zu beiden Hälften der Crista hinziehen. Sie setzen sich aus dünneren ( $1-2\ \mu$ ), und dickeren ( $3\ \mu$ ) markhaltigen Fasern zusammen, welche die distalen Achsenzylinder (manche halten die Bezeichnung Dendriten hier für richtiger) der Vestibularisganglien darstellen.

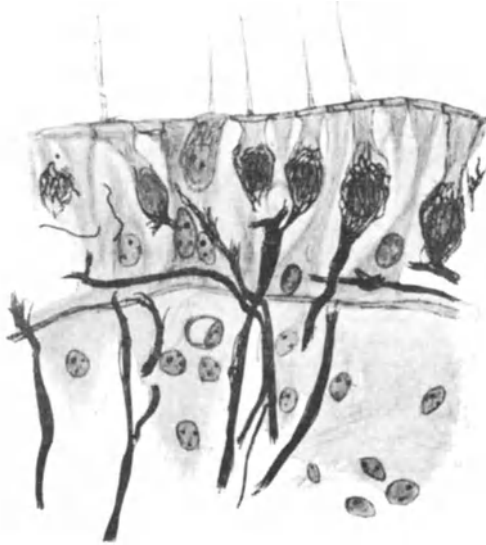


Abb. 59. Innervation einer Macula utriculi des erwachsenen Menschen. Silberfärbung nach RAMON Y CAJAL. Vergr. 757 fach.

Die Nervenfasern, welche an die Cristae heranziehen, sind mit SCHWANNschen Scheiden versehen. Während die meisten erst in unmittelbarer Nähe des Durchtrittes der Fasern durch die Basalmembran des Epithels diese Scheiden und die sich plötzlich verjüngende Markscheide verlieren, tritt dies bei anderen schon in größerer Entfernung vom Epithel auf, so daß die Faser eine Strecke weit marklos zieht.

Auf der Strecke bis zum Epithel verlaufen die Fasern in einem eigenartig strukturierten Bindegewebe, das eine knorpelartige Konsistenz besitzt, indem neben Fäserchen eine homogene Grundsubstanz zwischen den Bindegewebszellen hier besonders kräftig entwickelt ist. Nach dem Durchtritt durch die Basalmembran sehen wir ein etwas verschiedenes Verhalten der Nerven. Die dünneren Achsenzylinder ziehen vorwiegend zu den Randpartien der Crista und bilden hier dendritische Verästelungen, welche unterhalb der Basis der Haarzellen verlaufen. Die dickeren Fasern bilden ebenfalls einen Plexus, wobei sie sich teilweise mit den dünneren vermischen und von diesem Plexus aus gehen die Endteile der Nervenfasern zu den Haarzellen heran, und zwar mit dem charakteristischen Unterschiede, daß die dicken kelchförmig sich verbreiternd, die Haarzellen umfassen, während die dünneren Fasern Endäste bilden, welche nur an die Basis oder zwischen die Sinneszellen und Stützzellen hinein sich mit Endösen erstrecken (RETZIUS 1913, RAMON Y CAJAL 1904). Man kann somit die Endigungsweise der dünnen Fasern mit freien Nervenendigungen vergleichen, während das Verhältnis der dicken Fasern zu den Zellen ein viel innigeres ist (KAISER 1891, NIEMACK 1892). Die dickeren Fasern umfassen kelchartig die unteren  $\frac{5}{6}$  der Haarzellen. Dabei kann man beobachten, daß mehrere Haarzellen durch End-

ausbreitungen einer solchen dickeren Faser versorgt werden, was besonders an Präparaten des erwachsenen Menschen hervortritt.

Bei der *Maus* konnte ich in hunderten von Objekten in der Macula ausschließlich relativ dicke Fasern, die mit Kelchen die Haarzellen umfassen, mit den Neurofibrillenmethoden nachweisen, keine dünnen Fasern mit freien Endigungen, so daß die Bilder, die frühere Untersucher, wie besonders LÉNHOSEK (1892), RETZIUS (1892) und CAJAL (l. c.), mit der Chromsilbermethode erhalten haben, vielleicht auf eine nur teilweise Imprägnierung der Endabschnitte der Fasern bezogen werden müssen.

Bei *Vögeln* sind dagegen diese dünnen Fasern leicht und konstant darstellbar.

Bei guter Darstellung durch die Silbermethoden erkennt man, daß Neurofibrillen innerhalb der Achsencylinder auseinanderweichen, innerhalb der kelchförmigen Umhüllung fast bis an die freie Oberfläche des Epithels neben der Zelle aufsteigen, was man bei allen *Wirbeltieren*, auch beim Menschen, beobachten kann. Bei allergünstigsten Imprägnationen können wir aber auch innerhalb der Haarzellen selbst Neurofibrillenmaschen, bei der *Maus* und *Ratte* wenigstens, mit Sicherheit konstatieren, die besonders im basalen Teile der Zelle etwas gröber erscheinen als die benachbarten im umhüllenden Endkelch der Nervenfasern (KOLMER 1904, LONDON und PESKER 1904, neuestens auch von HELD e 1926 bestätigt). Ob es schließlich zu einer direkten Kontinuität einzelner Fibrillen des Kelches mit denen der Zelle an bestimmten Punkten kommt oder nicht, liegt jenseits desjenigen, was die derzeitige Technik und Optik zu entscheiden erlaubt. Bei der Darstellung durch vitale Methylenblaufärbung lassen sich, wie zuerst KAISER (1891) und NIEMACK (1893) abgebildet haben, die kelchförmigen Umhüllungen der Zellen durch die Nervenendfasern, die neben Neurofibrillen auch aus perifibrillärer Substanz bestehen, ebenfalls erkennen.

Dort, wo die Fasern an die Zelle herantreten, hat HELD (1902) mit dieser Färbung übrigens auch an frischen Zupfpräparaten Körnchen gefunden, die er als Neurosomen bezeichnet. Bei der Entwicklung sieht man, daß die Fasern, wie am ausführlichsten RAMON Y CAJAL (1904) dargestellt hat, mit feinen Spitzen vorwärtsschreitend, bis an die Basis des Epithels vordringen. Endständige „Wachstumskeulen“, wie dieser Autor an anderen Orten fand, werden dabei nicht beobachtet. Was von diesem Autor am *Tier*, insbesondere am *Hühnchen* und der *Maus*, beschrieben wurde, konnte ich an denselben Objekten ebenso wie auch an menschlichen Feten, die nach der Methode von CAJAL oder BIELSCHOWSKY-AGDUHR gefärbt waren, beobachten. Schon bei einem Embryo von 5 mm Nacken-Steißlänge sah ich die zugespitzten Nervenfasern in das Epithel des Hörbläschens eindringen und konnte sie bei 10,5 mm bis unmittelbar an die innere Oberfläche des Epithels verfolgen. CAJAL (l. c.) hat ausgeführt, daß solche Fasern nicht durchwegs in jener Richtung verlaufen, in der man schließlich beim neugeborenen *Tier* oder noch später sie ziehen sieht, und die Meinung ausgesprochen, daß ein Teil der erstgebildeten „abortiven“ Nervenfasern zugrunde geht und im Verlauf der Ontogenese neue einwachsen. Die Vorgänge der Differenzierung der Labyrinthstellen und die damit verbundenen Wachstumsvorgänge,

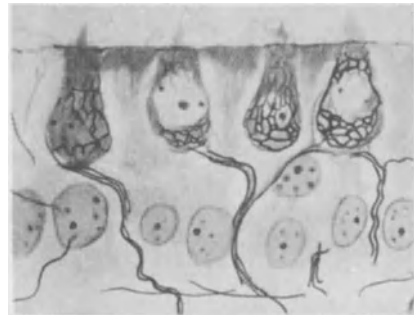


Abb. 60. Neurofibrillen-Gitterwerk in vier nebeneinander liegenden Haarzellen der Macula utriculi eines *Mäuschens* dargestellt. Ammoniakalischer Alkohol. Silberfärbung nach CAJAL. Vergr. 1570 fach.

die wir beobachten, lassen diese Annahme CAJALS durchaus einleuchtend erscheinen.

Es wäre noch genauer festzustellen, wie sich dabei die dazugehörigen Ganglienzellen verhalten, ob einzelne zugrunde gehen, embryonale Pyknosen sind ja häufig, oder neuerdings einen Achsenzylinder aussenden.

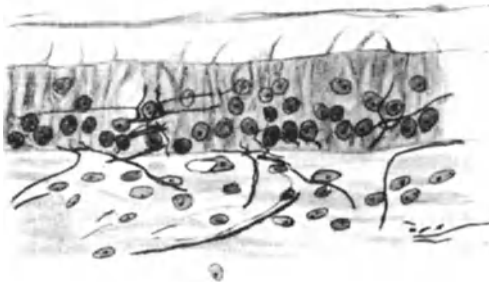


Abb. 61. Verbindung einer zu einer Haarzelle ziehenden Vestibularisendfaser durch lange vom Kelch abgehende Seitenäste mit benachbarten Anteilen des Epithels bei einem 5 monatlichen menschlichen Embryo. Färbung nach AGDUHR. Vergr. 570fach.

mehreren auch entfernteren Zellen sich verbindet, andererseits auch eine Zelle von mehreren Fasern versorgt wird; dies habe ich schon seinerzeit als eine Einrichtung definiert, die wir teleologisch so deuten könnten, daß bei Schädigung einer Faser zwischen der Zelle und dem Centrum noch weitere Verbindungen bestehen, bei Schädigung aber einzelner Zellen die verzweigte Faser noch

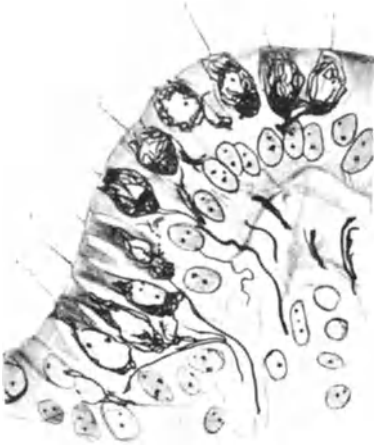


Abb. 62. Innervation des Cristaepithels der neugeborenen *Maus*. CAJALS Methode. Vergr. 1166fach.

von anderen Sinneszellen Impulse zum Centrum zu leiten die Möglichkeit hat. Diese Einrichtung besteht auch in anderen Sinnesgebieten und schon BETHE (1895) hat sie seinerzeit für die Innervation der sensiblen Endscheiben am Gaumen des *Frosches*, wo ähnliche Beziehungen zwischen Zellen und Nerven vorkommen, beschrieben.

Die Tatsache, daß zweierlei verschiedene Arten von Fasern bei der Innervation der Vorhofendapparate beobachtet werden, hat für die Theorien, die bloß einen Kontakt annehmen, keine so wesentliche Bedeutung, da die Bildung von Kelchen der dicken Fasern, gegenüber den Endknöpfchen und Plättchen oder Endösen der zarten Fasern, nur einen graduellen Unterschied darstellen würde, so wie wir etwa bei den verschiedenen Formen der Endausbreitung von Nervenfasern in Haut und Schleimhaut einfachste bis komplizierteste Endigungen finden.

Am schwierigsten ist es, darüber klar zu werden, ob die dünnen Fasern auch an oder zwischen den Stützzellen endigen, indem man dann die dicken Fasern nur in Beziehung zu Haarzellen sehen würde, die möglicherweise als periphere fortsatzlose Ganglienzellen angesehen werden dürfen, da sie ja aus einer Anlage, der Hörplacode, hervorgehen, die sehr frühzeitig, ähnlich wie die Ganglienzellenleiste und die Riechplacode und die Medullarplatte, auftritt.

Man könnte somit die Haarzellen als eine Art von selbständigen apolaren Neuronen auffassen.

Die eigentümliche Art der Versorgung mehrerer Zellen durch eine Faser, sowie gleichzeitig vieler einzelner Zellen durch Verzweigungen mehrerer Achsen-cylinder, legt den Gedanken an eine prinzipiell wichtige Einrichtung nahe. Offenbar dient sie einer möglichst ausgiebigen Leitung einer auch nur partiellen Erregung von einer, eine physiologische Einheit darstellenden Sinnesendfläche (Maculaabschnitt bzw. Bogengangsgang oder utriculusseitiger Abhang einer Crista) zum Centrum. Dagegen scheint hier das Prinzip getrennter Leitungen von einzelnen Sinneszellen, welche isolierte „Lokalzeichen“ vermitteln (das sich dagegen im Gebiet der Papilla basilaris vorwiegend ausgebildet zu haben scheint), nicht in Betracht zu kommen. (Sollte es sich auch um Schallwahrnehmung im Vestibularapparat handeln, bestünde diesbezüglich zwischen den Endstellen des Vestibularapparats und denen der Cochlea ein ähnlicher Gegensatz der Leitungsverhältnisse wie zwischen Peripherie der Netzhaut und Fovea.)

Beim *Hecht* beschrieb BENJAMINS (1926) mit Hilfe der BIELSCHOWSKY-Methode im peripheren Teile des Sacculus im anscheinend indifferenten

Epithel Nervenfasern, welche intracellular mit perinucleären unregelmäßigen Netzwerken endigen. Einzelne dieser Nervenfasern stammen aus dem Ramus maculae sacculi; er vermutet in ihnen sekretorische Fasern.

Die Ganglienzellen des Vestibularis erreichen annähernd die Größe der kleineren Spinalganglien. Sie enthalten einen verhältnismäßig großen Kern und ein Kernkörperchen. Tigroidschollen liegen gewöhnlich dem Kern nicht an.

Die Ganglienzellen werden von flachen Kapselzellen, die wohl Lemmoblasten entsprechen und direkt mit den Zellen der SCHWANNschen Scheiden zusammenhängen, umgeben. Bei bester Fixation liegen sie der Ganglienzelle ohne Zwischenraum an.

Versuchen wir ähnlich wie in den Spinalganglienzellen

von den Kapselzellen ausgehende verästelte Fortsätze in die Ganglienzelle hinein zu verfolgen, das sogenannte Trophospongium HOLMGRENS nachzuweisen, so finden wir keine solchen Zusammenhänge. Dagegen läßt sich durch die Silbermethode von GOLGI, CAJAL und DA FANO ein Netzapparat im Innern der Ganglienzelle, der die oberflächlichen Schichten aber nicht in sein Maschenwerk einbezieht, nachweisen. Im übrigen enthält das Cytoplasma der Zellen das von BIELSCHOWSKY und BRÜHL (1907), RAMON Y CAJAL (l. c.) und anderen genau ge-

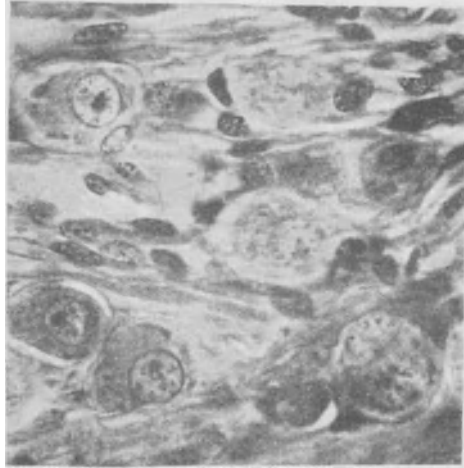


Abb. 63. Zellen des Ganglion vestibulare des Erwachsenen. Cytochromatinschollen nicht nur randständig, Kapsel samt Kapselkernen. Vergr. etwa 506fach.

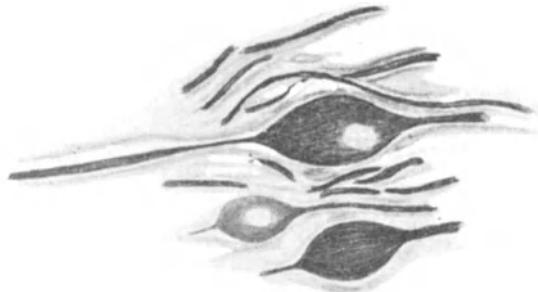


Abb. 64. Silberimprägnation von bipolaren Ganglienzellen des Ganglion vestibulare einer jungen Ziege. Vergr. 420fach.

schilderte dichte Neurofibrillengitter, das nur den Raum um den Kern freiläßt. In den Maschen dieses Gitters finden wir die NISSLSchen Tigroidschollen, die selbst wieder aus Anhäufungen winziger Körnchen bestehen, ziemlich gleichmäßig nur am Rande verteilt. Auch Mitochondrien lassen sich in geringer Anzahl in den Ganglienzellen nachweisen. Die Ganglienzellen des Ganglion vestibulare unterscheiden sich durch ihre bedeutendere Größe und größeren Reichtum an NISSL-Schollen von denen des Ganglion cochleare. Bei *Affen* fand ich gelegentlich schwer zu deutende, unregelmäßig ovale, amorphe Einschlußkörper gegenüber den Abgangstellen der Nervenfortsätze im Ganglion vestibulare, besonders deutlich bei den *Halbaffen*, vielleicht handelt es sich, da ich sie sonst nirgends antraf, um pathologische Erscheinungen. Wie besonders bei Silberfärbungen hervortritt, liegt das Kernkörperchen in den Zellen des Vestibularis annähernd in der Mitte des Kernes, von Nebenkörperchen umgeben, dagegen liegt in den Cochlearisganglien fast ausnahmslos der Nucleolus randständig nahe der Kernmembran und allein. Beim *Alligator* fand ich fast in allen Zellen dieser Ganglien zwei Nucleolen.

Gelegentlich fand ich bei älteren Menschen in den Zellen des Ganglion vestibulare gelbliches Lipochrompigment meist nur randständig im Cytoplasma, in den Zellen des Ganglion cochleare derselben Individuen waren davon nur Spuren angedeutet.

BOVERO (1914) beschrieb sympathische Fasern, welche die Zellen des Ganglion vestibulare umspinnen sollen und mit kleinen Keulen an ihnen endigen. Es soll sich dabei um Fasern handeln, die vom Nervus intermedius oder vom Ganglion sphenopalatinum über das Ganglion geniculi herkommen und dabei durch den Nervus petrosus superficialis major und minor laufen. Andere Untersucher haben diese Nerven bisher ebenso nicht beobachtet, wie mir selbst ihre Darstellung nicht gelang.

Die Endäste des Nervus vestibularis treten zu den Endstellen durch ein spaltenarmes Bindegewebe, das eigentlich eine Art von festem Gallertgewebe darstellt, dessen Konsistenz fast an Knorpel erinnert. Eine deutliche Basalmembran grenzt es glatt gegen die Ansätze der Epithelien ab. Zwischen den Nervenfasern finden sich in diesem Gewebe zahlreiche Capillaren und Präcapillaren eigene Gefäßplexusse bildend, die von NABEYA (1923) an Injektionspräparaten dargestellt wurden.

## g) Die Schnecke.

### a) Der Modiolus und die Scalen.

Der Modiolus der menschlichen Schnecke ist ein knöchernes Schwammwerk, in dessen Hohlräume Gefäße und Nerven ziehen. Er bildet einen unregelmäßigen Kegel mit leicht kuppelförmiger dem Grund des inneren Gehörganges entsprechender Basis. Er besteht aus mehr oder minder zarten Knochenbälkchen, die ziemlich weite Räume abgrenzen. Die Anordnung dieser Knochenbälkchen entspricht einem bestimmten Bauplan. Man kann darin drei Systeme von Bälkchen, eines an der Basis, ein mehr axiales in der Mitte und ein peripheres in der Lamina spiralis ossea gelegenes, unterscheiden (PORTMANN 1922), indem auch das Ganglion cochleare gelegen ist. Arterielle, venöse und grobcapillare Gefäße sind innerhalb dieses Knochens sehr reichlich entwickelt.

Der Modiolus zeigt in seinem Aufbau recht große Varianten, indem bald mehr, bald weniger Anteile der Bindegewebsgrundsubstanz verknöchern. Auch der Gefäßreichtum bzw. die Weite der die Gefäße umgebenden perivascularären Bindegewebspalten scheint einigermaßen Schwankungen zu unterliegen.

An keinem anderen Punkte des Körpers sehen wir die merkwürdige Einrichtung



getroffen, daß die Gefäße, insbesondere die Arterien, durch solches perivaskuläres Bindegewebe von der Umgebung getrennt sind. Die Einbettung der Gefäße

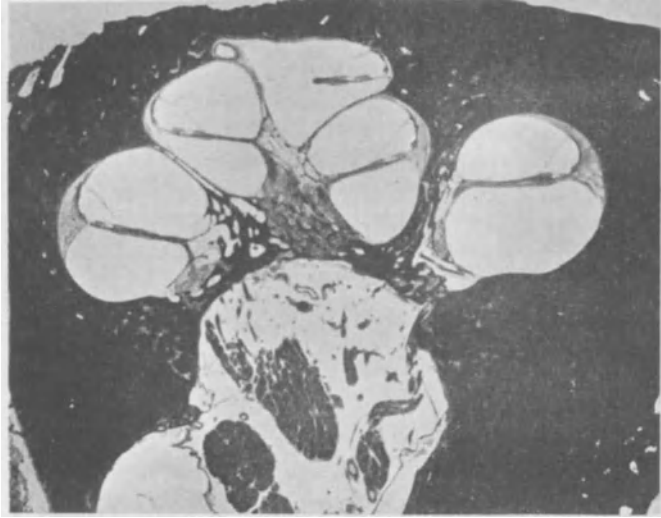


Abb. 65. Übersichtsbild der Schnecke des Menschen im Radiarschnitte. Hingerichteteter. Vergr. 10fach.

in dieses zarte, so feinfaserige Gewebe erinnert geradezu an die Lage der häutigen Bogengänge im perilymphatischen Gewebe. Vielleicht darf man darin eine Einrichtung erblicken, welche bewirkt, daß pulsatorische Stöße in unmittelbarer Nähe des Ductus cochlearis möglichst abgeschwächt werden, damit sie nicht auf dessen Apparate einwirken. Man kann diese perivaskulären Räume aber nicht eigentlich als Lymphgefäße auffassen, welche mit Lymphscheiden im Meatus acusticus internus in Zusammenhang stehen könnten, nur bei schlechter Fixierung kommt es zur eigentlichen Hohlraumbildung.

Die Lamina spiralis ossea besteht aus einem dünnen, spiralgig vom Körper des Modiolus aus entspringenden Knochenblatt, welches selbst wieder durch äußerst zahlreiche feinste Kanäle, die in radiärer Richtung verlaufen und die am freien Rande miteinander kommunizieren, unvollständig in zwei dünnere Blätter zerlegt wird, zwischen denen die Schneckenerven radiär verlaufen. Gegen den Modiolus zu geht das obere Blatt, das früher auch als Habenula perforata bezeichnet wurde, in das Labium vestibulare des Limbus über, während das untere Blatt, das

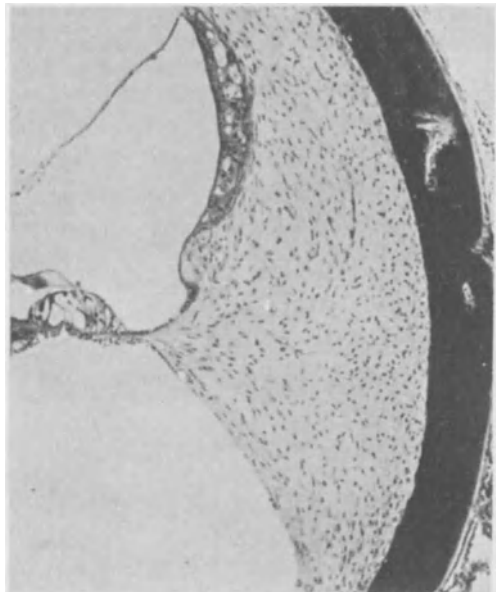


Abb. 66. Zellreiches gleichmäßig entwickeltes Ligamentum spirale und Schneckenkapsel des Neugeborenen. Mittelteil der Basalwindung. Vergr. etwa 100fach.

am Rande direkt in Bindegewebe in die Lamina spiralis membranacea übergeht, gegen den Modiolus zu sich ganz allmählich etwas verdickt.

Die Foramina nervosa, welche unmittelbar nach innen von der Ansatzstelle der Basen der inneren Pfeiler und dicht unter den Basen der inneren Haarzelle gelegen sind, werden von Bindegewebe begrenzt, welches sich der knöchernen Substanz der zarten Kanäle der Lamina spiralis ossea dicht anschließt.

Die Scala tympani ist jener Hohlraum, welcher im Querschnitt auf dem Radiärschnitt der Schnecke begrenzt wird, einerseits von der tympanalen Belegschicht der Membrana basilaris unterhalb des Ductus cochlearis, nach auswärts davon von dem basalen Teile des Bindegewebes des Ligamentum spirale, im übrigen vom Endost der knöchernen Schneckenwandung. Sie schließt basal mit dem endothelialen Überzug der Fenestra rotunda ab.

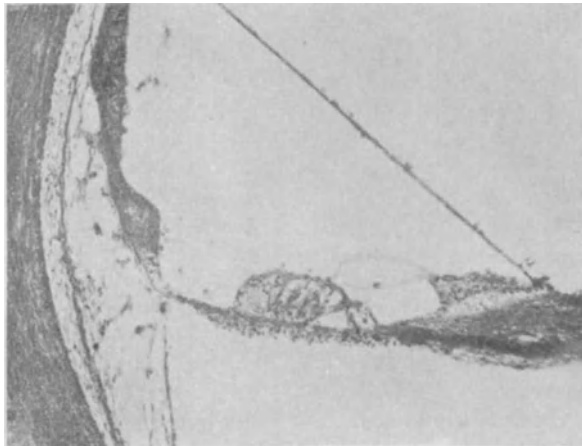


Abb. 67. Radiärschnitt durch das rarefizierte Ligamentum spirale der Mittelwindung der Schnecke eines Greises. Vergr. 78fach.

Als Scala vestibuli wird der Raum bezeichnet, welcher auf dem Radiärschnitt der Schnecke einerseits von der vestibulären endothelartigen Bindegewebschichte der REISSNERSchen Membran, im übrigen vom Endost der knöchernen Schneckenwandung begrenzt wird. Dieser Raum setzt sich bis in den perilymphatischen Raum des Vestibulums fort, wo dessen Erweiterung, die Cisterna perilymphatica, bis an die innere Auskleidung der Fenestra ovalis, das heißt den Überzug der Stapesplatte, heranreicht.

Als Helicotrema wird die Stelle bezeichnet, an welcher die Scala tympani und Scala vestibuli am sichelförmigen Ende der Lamina spiralis ossea und neben dem hier blind abgeschlossenen Sacke des Caecum cupulare des Ductus cochlearis ineinander übergehen. Die Entstehung dieser Räume hat STREETER (1918) geschildert.

Das Ligamentum spirale ist eine auf dem Radiärschnitt der Schnecke sichelförmig gestaltete Bindegewebsbildung, die aus zahlreichen sehr variablen Bindegewebszellen, gröberen und zarteren Fasern aufgebaut ist. Bei den verschiedenen menschlichen Individuen in verschiedenem Alter und noch mehr bei den verschiedenen Säugetieren zeigt das Ligamentum spirale außerordentlich große Varianten, die eine nähere Beschreibung durch FISCHER (1925) erfahren haben. Sie scheinen nach meiner Erfahrung besonders durch die geringere oder größere Beteiligung einer stark färbbaren Art bindegewebiger Zellen hervorgerufen zu sein und man kann Formen des Ligamentum spirale, die aus relativ groben Faserbündeln aufgebaut sind, neben solchen unterscheiden, die aus äußerst zarten sich zusammensetzen.

Bei alten Individuen, manchmal aber schon frühzeitig beobachtbar, finden wir einen eigentümlichen Zustand von Rarefizierung, bei welchem die Zwischensubstanz zwischen den Fasern immer mehr zurücktritt, die zelligen Elemente nur lokal in Gruppen angehäuft erscheinen.

Die *Membrana tympani secundaria*, welche das runde Schneckenfenster und damit die *Scala tympani* verschließt, besteht aus einer bindegewebigen Grundlage ziemlich fester Fasern, die sich in das Periost der *Scala tympani* fortsetzen. Einzelne Fasern, welche längs der Konkavität der Membran, von der Grube des Schneckenfensters herkommend, in sie hineinziehen, verstärken sie.

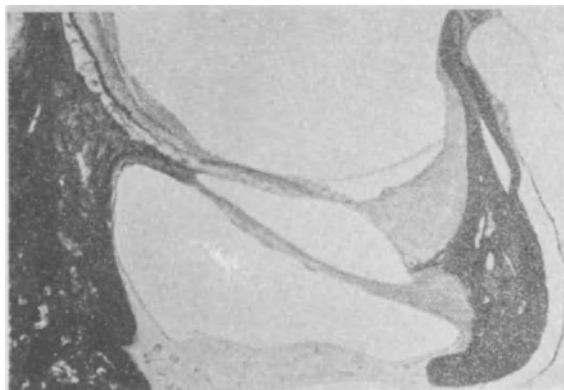


Abb. 68. Rundes Fenster, *Membrana tympani secundaria*, und Fenster-nische der Schnecke des Hingerichteten. Vergr. 45 fach.

Außen wird sie von der sehr zarten Fortsetzung der Trommelhöhlenschleimhaut, innen von Endothel der Paukentreppe der Schnecke überzogen.

Mitosen finden sich auch beim Erwachsenen in diesem Epithel auf der Paukenseite.

### β) Der *Ductus cochlearis*.

#### 1. Allgemeine Lage- und Größenverhältnisse.

Der *Ductus cochlearis* ist ein spiralig mit 2,5 Windungen beim Menschen aufgerollter, gegen das Ende verbreiteter, blind endigender Schlauch.

Die Länge des *Ductus cochlearis* beträgt beim Menschen 35 mm. Der Mensch steht damit etwa in der Mitte der vorkommenden Windungsvarianten, da bei *Monotremen* nur eine halbe Windung den geringsten Grad der Schneckenentwicklung bei *Säufern*, 4,5 Windungen bei *Hydrochoerus capybara* den stärksten Grad von Aufwindung des *Ductus cochlearis* bei großen *Nagern* darstellt.

Der Querschnitt des *Ductus cochlearis* verändert von der Basis gegen die Spitze der Schnecke zu kontinuierlich seine Form. Nahe dem *Caecum vestibulare* ähnelt er einer liegenden flachen Dreiecksfigur, bei der der längste Dreieckschenkel von dem Querschnitt der geradlinig gespannten *REISSNERSCHEN* Membran gebildet wird. Im mittleren Teile der Basalwindung nähert sich der Querschnitt immer mehr einem rechtwinkligen Dreieck, um dann in der Mittelwindung eher die Form eines gleichschenkligen Dreiecks anzunehmen und in der Spitzenwindung geht allmählich der mehr dreieckige Querschnitt in einen längsovalen über, in dem die *REISSNERSCHE* Membran hier nicht mehr ausgespannt, sondern vorgebuchtet sich präsentiert.

Das *Caecum cupulare* liegt auf dem Ende der *Lamina spiralis ossea* auf.

Als Vorhofsblindsack oder *Caecum vestibulare* wird eine kurze blinde Tasche bezeichnet, welche sich am proximalen vestibularen Ende des *Ductus*

cochlearis entwickelt, und in welche in schräger Richtung ein kurzer schmaler Kanal, der Ductus reuniens, der die Schnecke mit dem Sacculus verbindet, ein-

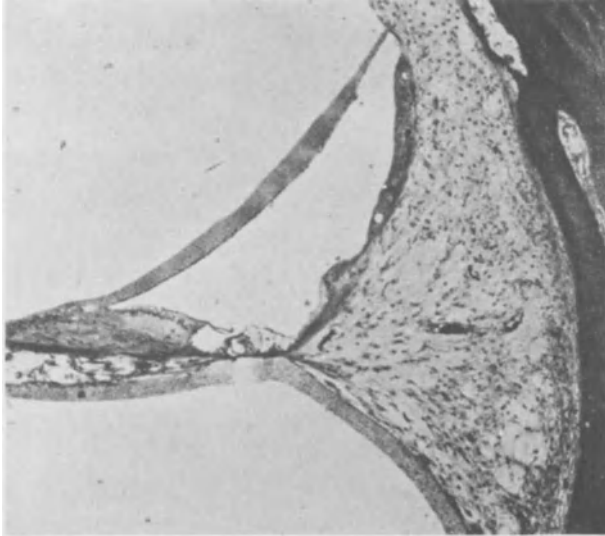


Abb. 69. Radiärschnitt durch das Ligamentum spirale und den Ductus cochlearis im ersten Drittel der Basalwindung des Hingerichteten. Vergr. 141fach. Gerinnsel aus der Perilymphe auf der Membrana vestibularis und in der Scala tympani.

mündet. Im Bereiche des Caecum vestibulare flacht sich das CORTISCHE Organ immer mehr ab und bildet schließlich nur mehr einen flachen Hügel von indiffe-

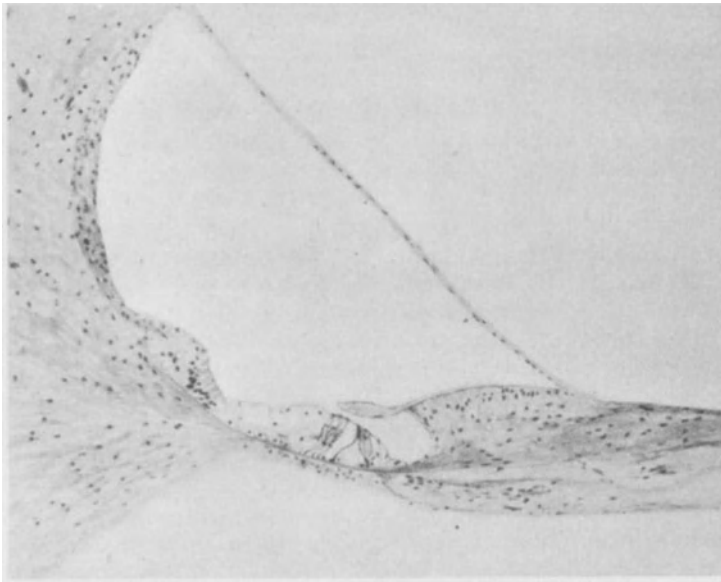


Abb. 70. Ductus cochlearis des Hingerichteten. Mitte der Basalwindung. vergr. 115fach.

renten oder Stützelementen. Der Ductus reuniens ist am deutlichsten bei Embryonen in den letzten Monaten und Neugeborenen zu sehen. Im späteren

Leben wird er außerordentlich enge, so daß A. KRAUT (1910) ihn überhaupt für obliteriert gehalten und geglaubt hat, daß auf diese Weise die Schnecke vom

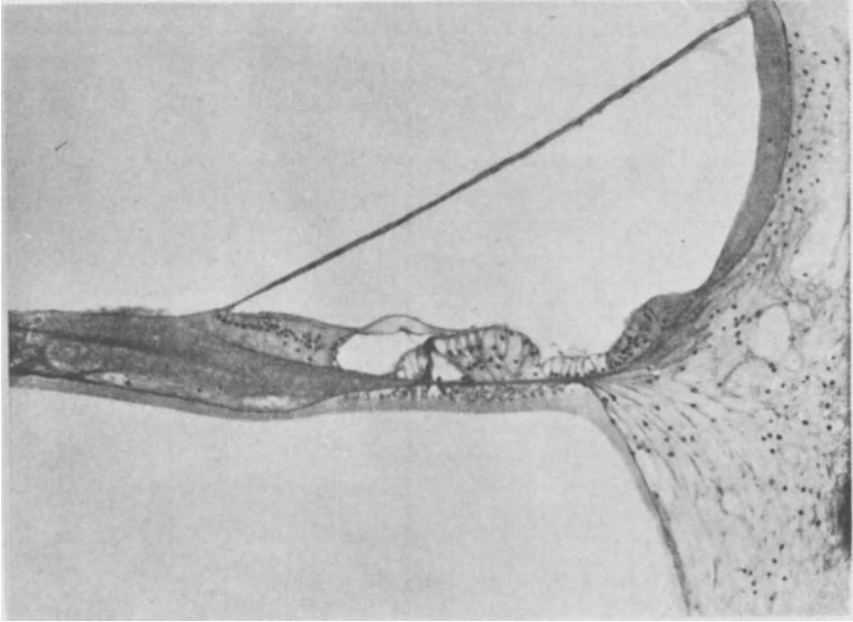


Abb. 71. Ductus cochlearis des Hingerichteten. Anfangs der zweiten Windung. Verbindungsfaden zwischen Tectoria und Innerer Haarzelle. Vergr. 200fach.

übrigen Labyrinth vollkommen abgeschlossen sei. SIEBENMANN und ONO (1918) haben dagegen in einer eingehenden Studie nachgewiesen, daß der Ductus als äußerst enger Kanal dauernd erhalten bleibt, also die Kommunikation zwischen

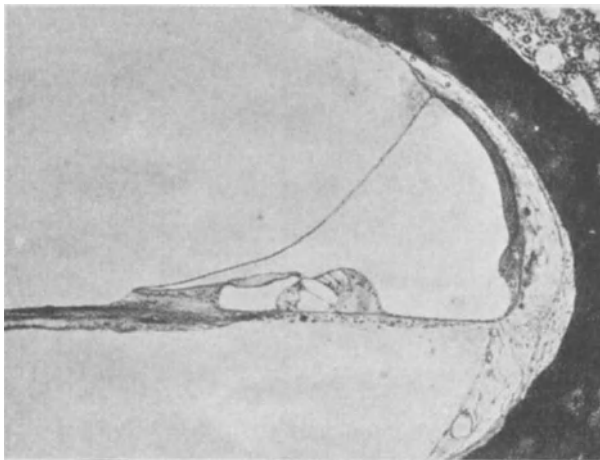


Abb. 72. Ductus cochlearis des Neugeborenen. Spitzenwindung. Vergr. 69fach.

Vestibulum und Schnecke bestehen bleibt. Für Übertragung von Schwingungen kommt er allerdings fast gar nicht in Betracht und selbst für einen sehr langsamen Druckausgleich ist das Lumen des Kanals als außerordentlich enge anzusehen.

Tabelle 1. Maße des Ductus cochlearis in mm (RETZIUS). [Maße der photographierten Cochlea in Klammern daneben (HELD).] [Nach HELD e 1926.]

	Kaninchen	Katze	Mensch		Kaninchen	Katze	Mensch
Länge des Duct. cochl. . . . .	16—17	25	35	Länge der Innenpfeiler (ohne Kopfplatte) + Plattenfortsätze	<i>Bas.</i> 0,056 <i>Mitt.</i> 0,06 <i>Spitz.</i> 0,06	— 0,055 —	0,048 (0,048) 0,068 (0,064) 0,07 (0,072)
Länge der Membr. basilaris u. der Pap. acust. basil. . . . .	14,5—16	23,5	33,5	Länge der Außenpfeiler (ohne Außenruder) — Phalangenfortsätze	<i>Bas.</i> 0,075 <i>Mitt.</i> 0,11 <i>Spitz.</i> 0,095	— 0,09 —	0,062 (0,064) 0,1 (0,112) 0,103 (0,112)
Radiale Breite der tympanal. Wand	<i>Bas.</i> — <i>Mitt.</i> 0,6 <i>Spitz.</i> 0,6	— 0,58 —	0,45 (0,512) 0,77 (0,672) 0,8 (0,880)	Winkel der Membr. reticularis mit der Basilarmembranebene	<i>Bas.</i> 0,075 <i>Mitt.</i> 0,11 <i>Spitz.</i> 0,095	— — —	0,062 (0,064) 0,1 (0,112) 0,103 (0,112)
Radiale Breite der vestibularen Wand	<i>Bas.</i> — <i>Mitt.</i> — <i>Spitz.</i> 0,42	— — —	0,81 (0,752) 0,88 (0,864) 0,85 (0,800)	Winkel der Membr. reticularis mit der Basilarmembranebene	<i>Bas.</i> 0,075 <i>Mitt.</i> 0,11 <i>Spitz.</i> 0,095	— — —	0,062 (0,064) 0,1 (0,112) 0,103 (0,112)
Höhe (Breite) der äuß. Wand d. Duct. cochl.	<i>Bas.</i> — <i>Mitt.</i> — <i>Spitz.</i> 0,33	— — —	0,585 (0,49) 0,5 (0,6) 0,35—0,4 (0,46)	Senkrechte Höhe d. Pap. basil. über den 3 äuß. Haarzellen	<i>Bas.</i> 0,045 <i>Mitt.</i> 0,057 <i>Spitz.</i> 0,065	— — —	0,039 (0,048) 0,06 (0,064) 0,064 (0,072)
Inn. Winkel des Duct. cochl.	<i>Bas.</i> — <i>Mitt.</i> — <i>Spitz.</i> 100°?	— — —	45° (45°) 45° (45°) 40° (40°)	Senkrechte Höhe der Pap. basil. über dem Pfeilergelenk	<i>Bas.</i> 0,045 <i>Mitt.</i> 0,057 <i>Spitz.</i> 0,065	— — —	0,039 (0,048) 0,06 (0,064) 0,064 (0,072)
Äuß. ob. Winkel des Duct. cochl.	<i>Bas.</i> — <i>Mitt.</i> — <i>Spitz.</i> 35°?	— — —	58° (45°) 70°? (55°) 140°? (110°)	Senkrechte Höhe d. Pap. basil. über den 3 äuß. Haarzellen	<i>Bas.</i> 0,06 <i>Mitt.</i> 0,09 <i>Spitz.</i> 0,09	0,042 — —	0,06 (0,064) 0,1 (0,088) 0,095 (0,096)
Äuß. unt. Winkel des Duct. cochl.	<i>Bas.</i> — <i>Mitt.</i> — <i>Spitz.</i> 60°?	— — —	85°? (105°) 70°? (90°) 80°	Haarzellen	<i>Bas.</i> 0,03 <i>Mitt.</i> 0,03 <i>Spitz.</i> 0,03	— — —	0,018 (0,031) 0,024 (0,034) 0,024 (0,034)
Radiale Breite des Limb. lam. spir.	<i>Bas.</i> 0,2 <i>Mitt.</i> 0,195 <i>Spitz.</i> 0,18	— 0,1 —	0,243 (0,262) 0,23 (0,240) 0,225 (0,224)	Haarzellen	<i>Bas.</i> 0,03 <i>Mitt.</i> 0,03 <i>Spitz.</i> 0,03	— — —	0,03 (0,028) 0,04 (0,044) 0,04 (0,066)
Radiale Breite der Membr. tectoria	<i>Bas.</i> 0,33 (0,13) <i>Mitt.</i> 0,33 (0,15) <i>Spitz.</i> 0,325 (0,144)	0,2 0,29 0,3	0,285 (0,112) 3,34 (0,208) 0,345 (0,208)	Größe der Kerne d. äuß. Haarzellen	<i>Bas.</i> 0,0078 <i>Mitt.</i> 0,008 <i>Spitz.</i> 0,008	— 0,006 —	0,006 (0,005) 0,0075 (0,006) 0,0075 (0,007)
Größte Dicke der Membr. tectoria	<i>Bas.</i> 0,027 <i>Mitt.</i> 0,027 <i>Spitz.</i> 0,027	— 0,045 —	0,024 (0,024) 0,024 (0,048) 0,025 (0,064)	Länge der Haare der inn. Haarzellen	<i>Bas.</i> 0,002 <i>Mitt.</i> 0,0045 <i>Spitz.</i> 0,0045	— 0,005 —	0,0045 (0,006) 0,0055 (0,008) 0,0055 (0,012)
Abstand der Limbusbucht von der Habenucla perforata	<i>Bas.</i> 0,075 <i>Mitt.</i> 0,075 <i>Spitz.</i> 0,075	— 0,145 —	0,082 (0,08) 0,12 (0,128) 0,138 (0,144)	Länge der Haare der äuß. Haarzellen	<i>Bas.</i> 0,002 <i>Mitt.</i> 0,0045 <i>Spitz.</i> 0,0045	— 0,005 —	0,0045 (0,004) 0,006 (0,006) 0,008 (0,008)
Höhe des Sulc. spir. intern.	<i>Bas.</i> 0,051 <i>Mitt.</i> 0,033 <i>Spitz.</i> 0,03	— 0,06 —	0,06 (0,072) 0,06 (0,064) 0,051 (0,056)	Radiale Länge der Phalangen 1. Reihe	<i>Bas.</i> 0,006 <i>Mitt.</i> 0,008 <i>Spitz.</i> 0,012	— — —	0,009 (0,018) 0,012 (0,018) 0,014 (0,022)
Radiale Breite der Membr. basil. (Haben. perfor. — Lig. spir.)	<i>Bas.</i> 0,03 <i>Mitt.</i> 0,36 <i>Spitz.</i> 0,41	— 0,35 —	0,21 (0,104) 0,34 (0,336) 0,36 (0,504)	Radiale Länge der Phalangen 2. Reihe	<i>Bas.</i> 0,006 <i>Mitt.</i> 0,009 <i>Spitz.</i> 0,015	— — —	0,015 (0,020) 0,015—0,18 (0,018—0,024) 0,018 (0,022)
Abstand der Haben. perfor. vom äuß. Rand der Fußplatte d. Außenpfeil.	<i>Bas.</i> 0,116 <i>Mitt.</i> 0,14 <i>Spitz.</i> 0,13	— 0,129 —	0,075 (0,064) 0,12 (0,128) 0,126 (0,128)	Radiale Länge der Phalangen 3. Reihe	<i>Bas.</i> 0,005 <i>Mitt.</i> 0,0065 <i>Spitz.</i> 0,014	— — —	0,015 (0,014) 0,015 (0,022) 0,02 (0,023)
Abstand der Pfeilerfüße voneinander	<i>Bas.</i> 0,066 <i>Mitt.</i> 0,104 <i>Spitz.</i> 0,084	— 0,102 —	0,048 (0,046) 0,081 (0,096) 0,09 (0,100)				
Höhe des Tunnelraums der Basilarmembran	<i>Bas.</i> 0,03 <i>Mitt.</i> 0,039 <i>Spitz.</i> 0,036	— 0,04 —	0,028 (0,032) 0,045 (0,048) 0,049 (0,056)				

Tabelle 2. Gesamtzahlen und Mengenverhältnis von einzelnen Teilen des Ductus cochlearis (RETZIUS).

	Kaninchen	Katze	Mensch
Anzahl der Hörzähne . . . . .	1550	2430	2500
„ der Löcher der Haben. perforata . . . . .	1650	2780	4000
„ der Innenpfeiler . . . . .	2800	4700	5600
„ der Außenpfeiler . . . . .	1940	3300	3850
„ der inneren Haarzellen . . . . .	1600	2600	3500
„ der äußeren Haarzellen . . . . .	6100—6200	9900	12 000
	(in der Spitzenwindung 4 Reihen)	(in 3 Reihen)	(in 4 Reihen)
„ der Fasern der Basilarmembran . . . . .	10 500 (der tymp. Schicht)	15 700	24 000

Tabelle 3. Maße des Ductus cochlearis vom Huhn in mm (HELD).

	mm
Länge der Basilarmembran . . . . .	2,7
Breite der Basilarmembran . . . . . (an verschiedenen Stellen Ductus cochl. gemessen)	1. am vestibulären Anfang . . . . . 0,066 2. gegenüber der Columella . . . . . 0,240 3. jenseits der Columella . . . . . 0,400 4. über der Blindtasche der Scala tympani . . . 0,320
Höhe des Sinnesepithels . . . . . (über dem hinteren Rand des Nervenschenkels)	1. 0,048 2. 0,062 3. 0,090 4. 0,088
Länge der Haarzellen (und der Sinneshaare): innere . . . . .	1. 0,006 (Sinneshaare 0,002) 2. 0,010 ( „ 0,004) 3. 0,020 ( „ 0,007) 4. 0,012 ( „ 0,004)
äußere . . . . . (am hinteren Rand des Sinnesepithels)	1. 0,004 ( „ 0,0015) 2. 0,006 ( „ 0,003) 3. 0,010 ( „ 0,005) 4. 0,006 ( „ 0,003)
Breite der Membr. tectoria . . . . .	0,112—0,400

Tabelle 4. Maße des Ductus cochlearis von Papagei, Star, Taube in mm (SATOH).

	Papagei	Star	Taube
<i>Höhe des Sinnesepithels:</i>			
innerer Teil . . . . .	0,02919 —0,03753	0,02085 —0,02502	0,02502 —0,02919
mittlerer Teil . . . . .	0,03336 —0,03753	0,03753 —0,04378	0,04587 —0,05004
äußerer Teil . . . . .	0,01251 —0,02085	0,01251 —0,01668	0,01668 —0,02085
<i>Höhe der Haarzellen:</i>			
innere . . . . .	0,00334 —0,0093825	0,00834 —0,010425	0,006255—0,00834
mittlere . . . . .	0,010425—0,01251	0,011678 —0,09251	0,01251 —0,013344
äußere . . . . .	0,007506—0,00834	0,0051825—	
<i>Höhe der Cylinderzellen:</i>			
hyaline . . . . .	0,0417 —0,05004	0,03336 —0,05838	0,0417 —0,060465
niedrige . . . . .	0,01668 —0,022935	0,011425 —0,01668	0,01251 —0,02085
homogene . . . . .	0,05421 —0,07506	0,05421 —0,07089	0,05421 —0,07506
glänzende Pigmentzellen	0,027105—0,05004	0,02085 —0,04587	0,02502 —0,047955

Beim Studium der Entwicklung des *Meerschweinchen*labyrinths hat ALEXANDER (h, i 1900) im Bereiche des Ductus reuniens eine besondere epitheliale Papillenbildung nachgewiesen, die er für ein Rudiment einer besonderen Endstelle erklärte und die er später dann auch bei der Embryonalentwicklung des *Monotremen*labyrinthes an gleicher Stelle wiederfand. In jüngster Zeit ist es mir beim mensch-

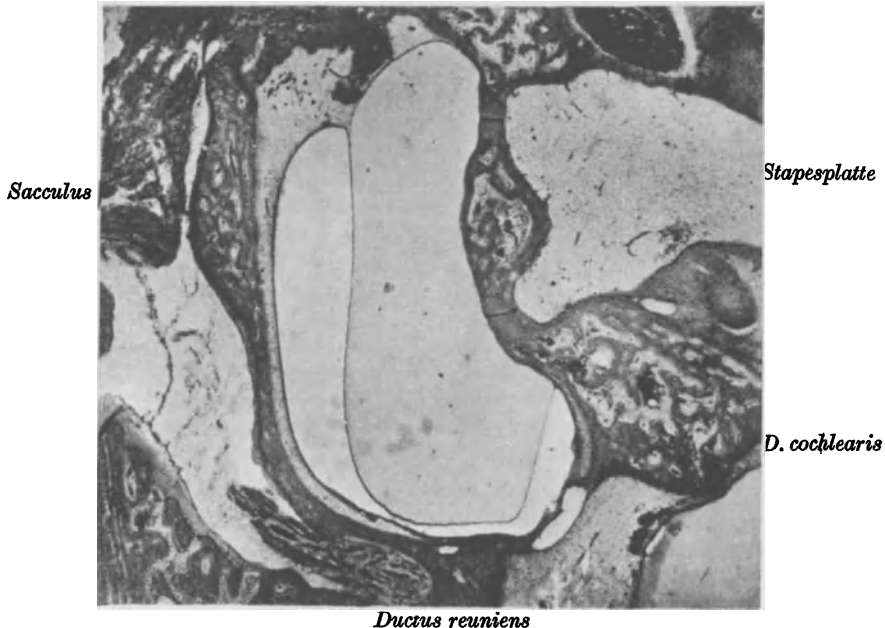


Abb. 78. Ductus reuniens eines Embryo im 7. Monat. Vergr. etwa 50fach.

lichen Embryo des fünften Monats gelungen, tatsächlich hier einen epithelialen Endhügel mit hohen Epithelzellen, allerdings ohne charakteristische Sinneszellen, aufzufinden, in dem eine Anzahl von Nervenfasern endigten, und es wäre somit an die Möglichkeit des Vorkommens einer rudimentären Endstelle auch beim Menschen an dieser Stelle gelegentlich zu denken.

## 2. Papilla basilaris oder CORTISches Organ.

Die Form des CORTISchen Organes zeigt beim Menschen und bei den *Tieren* in den verschiedenen Windungshöhen der Schnecke auffallende Verschiedenheit auf dem Querschnitt.

Das CORTISche Organ oder Papilla basilaris bildet einen im Querschnitt unregelmäßig trapezförmigen Wulst, der, auf der Basilarmembran gelagert, spiralförmig fast die ganze Länge des Ductus cochlearis durchzieht.

Das CORTISche Organ der Basilarwindung des Menschen und vieler *Tiere* unterscheidet sich von den höheren Windungen einmal durch die steilere Stellung der Pfeilerzellen, die einen spitzen Winkel von 20–35° miteinander einschließen, ferner durch die Kürze der Haarzellen, die ebenfalls geringere Höhe der DEITERSschen Zellen, welche nur hier deutliche Stützelche entwickelt zeigen, ferner dadurch, daß die HENSENSchen Zellen die übrigen Teile kaum überragen und deshalb die wulstförmige Gestalt des CORTISchen Organes auf dem Querschnitt fast nicht zum Ausdruck kommt. Wir sehen ferner, daß ein eigentlicher Sulcus spiralis externus nicht besteht, indem die ihn auskleidenden CLAUDIUSschen Zellen ebenso hoch sind, wie die HENSENSchen bei einzelnen



*Tieren* (auffallend beim *Delphin* und manchen *Fledermäusen* sind diese Elemente in der Basalwindung sogar höher als das CORTISCHE Organ selbst).

Auf dem Querschnitt der Papilla basilaris finden sich überall zwei Hohlräume, der Tunnel und der NUELSCHE Raum.

Als NUELSCHE Raum wird ein mit Flüssigkeit gefüllter Kanal bezeichnet, der auf der einen Seite von der Membrana reticularis, im Bereiche der Phalangenruder und der Deckplatten der DEITERSSCHEN Zellen, andererseits von den Stützpolstern der DEITERSSCHEN Zellen begrenzt wird, in diesem Raum sind zwischen den beiden letztgenannten  $\frac{5}{6}$  der Länge der Haarzellen ausgespannt. Der NUELSCHE Raum wird in einer zu den Achsen der Haarzellen schräge aufsteigenden Richtung von den Fortsätzen der DEITERSSCHEN Zellen durchzogen. Er steht durch enge Spalten zwischen den äußeren Pfeilern mit dem Tunnelraum in Verbindung. HELD (1926) bezeichnet nur den Raum zwischen den äußeren Pfeilern und den äußeren Haarzellen als NUELSCHEM Raum, den Rest aber als „Außentunnel“.

Der Tunnelraum wird einerseits durch die Pfeilerköpfe und deren Verbindung, andererseits durch die auf der Basilmembran aufsitzenden basalen Teile der Pfeiler, die hier nach innen zu aus undifferenziertem Cytoplasma samt dem Kern bestehen, begrenzt. Engste Spalten leiten aus ihm zu den Foramina nervina zwischen den Stützstäben der inneren Pfeiler hindurch, andererseits zwischen den Stützstäben der äußeren Pfeiler in den NUELSCHEM Raum.

Das CORTISCHE Organ oder die Papilla basilaris geht an den beiden Enden seines spiraligen Verlaufes in unregelmäßiger gebaute kurze Teile über, um schließlich als sich abflachender Hügel von hauptsächlich stützzellenartigen Elementen, einerseits am Vorhofblindsack (Caecum vestibulare), andererseits am Kuppelblindsack (Caecum cupulare) zu endigen.

#### a) Haarzellen.

Die Sinneszellen des CORTISCHEN Organs zeigen verschiedene Formen, je nachdem sie nach innen oder nach außen vom Tunnel gelegen sind. Die inneren Haarzellen, die bei sämtlichen *Säugetieren* vorwiegend bloß in einer Reihe angeordnet erscheinen, zeigen noch am ehesten in ihrer Form Verwandtschaft zu den Sinneszellen der Vestibularapparate. Sie sind länglich, leicht flaschenförmig und haben einen leicht ovalen Querschnitt. Durch großen Wasserreichtum ist ihr Cytoplasma außerordentlich schwer gut zu fixieren und daher geben ihre Zellbasen sehr häufig durch Vakuolisierung oder teilweise Auflösung das Bild dendritischer Fortsätze u. dgl., welche Kunstprodukte selbst durch die Fixation mittels Durchspülung nicht immer ganz zu vermeiden sind, da keine Blutgefäße in der Nähe dieser Zellen verlaufen und die Diffusion der fixierenden Reagenzien zu ihnen oft zu langsam eintritt. Nur bei direkter Applikation der Reagenzien auf den freigelegten Ductus cochlearis bekommt man die richtige Form der Zellen zu Gesicht (vgl. Abb. 76). Nach oben hin sind sie durch eine ovale cuticulare Platte abgeschlossen, auf der die Hörhaare inserieren. Betrachtet man diese Platte von der Fläche, so bemerkt man eine etwas hellere, gegen die Außenseite der Schnecke zu gelegene und den Rand des Kopfes erreichende Area, in welcher das Diplosom der Zelle liegt. Meistens ist nur ein Körnchen erkennbar. Mehr centralwärts in ganz flachem Bogen entspringen die Haare. Basalkörperchen fehlen hier.

Deutlicher bei *Tieren* als bei Menschen erkennt man, daß die proximale Hälfte der Haare verdickt ist, aber mit äußerst feiner Spitze in die Zelloberfläche sich einfügt. Das freie Ende der Haare erscheint leicht keulenförmig abgestumpft.

Nahe dem unteren flaschenförmig verdickten Teil der Zellen liegt der ovale, etwa  $5 \mu$  große, mit einem kleinen Kernkörperchen versehene Kern und man erkennt gelegentlich in der basalen Zellkuppe kleine Granula.

Die inneren Haarzellen werden von dem dünnwandigen und oft grobvakuiolisierten Protoplasma der inneren Phalangenzellen und Grenzzellen festgehalten, aber ein deutlicher Stützapparat ist darin nicht entwickelt.

Gelegentlich findet man eine oder die andere innere Haarzelle in einer zweiten Reihe nach innen zu von der ersten angeordnet.

HELD (1926) fand an den inneren Haarzellen des Menschen in der ersten Windung 41—44 Sinneshaare, in denen der zweiten Windung, wo ich 30—40 fand, bis zu 64 Haare. Sie stehen auf dem Kopf der Zelle in vier Reihen, beim *Meerschweinchen* und anderen *Säugetern* nur in zwei Reihen.

Die äußeren Haarzellen zeigen bei bester Fixation eine cylindrische Kontur, die nach oben durch ein fast kreisrundes Plättchen cuticularer Sub-

stanz abgegrenzt ist, in welchem man, wiederum nach außen zu gelegen, eine hellere Area mit dem deutlichen Diplosom auffindet.

In allen Epithelien der Cochlea kann man beim neugeborenen *Tier* die Diplomen und Geißeln mit Silber nach BIELSCHOWSKI-AGDUHR gelegentlich elektiv kohlschwarz gefärbt bekommen, einen Innenfaden sah ich nicht. Die Sinnes-

haare, Hörhaare, stehen auf der mittleren, central leicht verdickten Partie des Plättchens, beim Menschen ist ein ganzes M-förmiges Feld davon vorhanden. Der Rand der cuticularen Platte ist durch einen Streifen verstärkt, an welchem die Haarzelle durch Kittsubstanz mit den benachbarten Köpfen der Stützzellen verlötet ist. Das basale Ende der äußeren Haarzellen ist rundlich und ist schwer isoliert darzustellen, da es äußerst innig mit den sogenannten Stützpolstern der

DEITERSschen Zellen verbun-

den ist. Diese Verbindung, die offenbar erst gegen Ende des Fetallebens ihre volle Ausbildung erfährt, ist in den einzelnen Windungen der Schnecke bei den meisten *Säugetern* verschieden, indem in der Basalwindung die Haarzelle von dem Cytoplasma des „unteren Kopfes“ und den dieses verstärkenden Stützgebilden, dem „Stützkelch“ oder „Zangenbecher“ der DEITERSschen Zellen, umschlossen wird, während in den höheren Windungen nur einzelne Stützfäden in den un-



Abb. 74. Äußere Haarzelle der Basalwindung des Menschen mit cuticularer Abschlußplatte, die die verschieden langen Hörhaare trägt, darunter der HENSENSche Körper, wahrscheinlich dem Netzapparat entsprechend und Diplosom, basalwärts vom Kern eine Verdichtung, der RETZIUSsche Körper. Vergr. 899fach.



Abb. 75. Äußere Haarzelle eines *Meerschweinchens* aus der obersten Schneckenwindung. Bichromat-Formol-Eisessig. Die verschieden langen Hörhaare auf der cuticularen Deckplatte, darunter die HELDSche Fasereinlage, neben den Haaren ein winziges Diplosom mit einer kleinen Geißel. Basal unter dem Kern der RETZIUSsche Körper. Vergr. 666fach.



Abb. 76. Querschnitt des CORTISchen Organes des Erwachsenen. Osmiumräucherung des vorsichtig freigelegten Ductus cochlearis. Nachfixierung Bichromat-Formol-Eisessig. Innere und äußere Haarzellen besonders gut erhalten, ebenso die äußeren Spiralzüge. Membrana tectoria abgehoben. Vergr. 191fach.

teren Kopf der Stützzelle einstrahlen, in den obersten Windungsanteilen auch diese weniger deutlich hervortreten. Die Verbindung aber ist fest genug, um bei Isolations- und Macerationsverfahren die DETTERSSchen Zellen mit den von ihnen getragenen Haarzellen als eigenartige Doppелеlemente im Zupfpräparat zu ergeben, was schon den älteren Untersuchern auffiel.

Die äußeren Haarzellen enthalten, bei guter Fixation, in ihrem sonst recht homogen erscheinenden Cytoplasma zwei dunkler färbbare Substanzportionen. Eine liegt nahe unter der cuticularen Deckplatte, es ist der sogenannte HENSENSche Körper, welcher besonders bei längerer Behandlung mit osmiumhaltigen Lösungen hervortritt und daher wahrscheinlich mit dem Netzapparat der Zelle zu identifizieren ist (s. diesen). Basal vom Kern läßt sich beim Menschen, seltener bei Tieren (*Schwein*), eine Protoplasmaverdichtung nachweisen, der von RETZIUS (1884) entdeckte, nach ihm genannte RETZIUSsche Körper. Es gelingt vorläufig nur bei *Mäusen* und *Ratten* im Cytoplasma der Haarzellen ein enges Neurofibrillengerüst darzustellen. Vielleicht entspricht ein ähnliches in seinem basalen verdichteten Teil dem RETZIUSschen Körper des Menschen. HELD (l. c.) beschreibt den RETZIUSschen Körper als einen Haufen von Körnchen, was ich bei optimaler Fixation nicht beobachten konnte. Der Körper der Haarzellen enthält bei gewissen Fixationsverfahren ziemlich oberflächlich gelegene, kleine rundliche Körnchen, wahrscheinlich Plastochondrien. In Embryonalstadien sind längere Plastokonten nachweisbar. (ALAGNA 1914, eigene Beobachtung.) (Siehe Abb. 77.) Außerdem läßt sich durch bestimmte Fixations- und Färbeverfahren im Cytoplasma dieser Zellen eine Substanz darstellen, die mit den Lipoiden der Markscheiden der Nerven färberische Reaktionen gemeinsam hat, bei leichter Zelldegeneration sich mit  $OsO_4$  schwärzt und als Myelinoid der Haarzellen bezeichnet wurde (NAKAMURA 1919). HELD (1902) hat an der Basis mittels Methylenblaufärbung oder auch an der überlebend isolierten Zelle äußerlich kleine Körnerhaufen, die er als Neurosomen bezeichnet, beschrieben.

HELD (1902) erwähnt auch Vakuolen in den Haarzellen, die ich aber ausschließlich in Fällen ungünstiger Konservierung, also offenbar erst beim Absterben auftretend, beobachtete. Der runde Kern der Zelle enthält wenig Chromatin und ein kleines Kernkörperchen.

HELD (1902) beschrieb an Stelle des HENSENSchen Körpers eine aus feinen Fasern bestehende „Fasereinlage“, die bis zur cuticularen Abschlußplatte der Zelle reicht, und die er am überlebend frischen Objekt beobachten konnte. Ich beobachtete diese Bildung nur beim *Meerschweinchen* in den äußeren Haarzellen der obersten Windung am fixierten Objekt mit großer Deutlichkeit, konnte sie aber bei vielen *Säugetern* und beim Menschen nicht nachweisen.

Bei bester Konservierung erscheinen die Sinneshaare der Haarzellen etwas

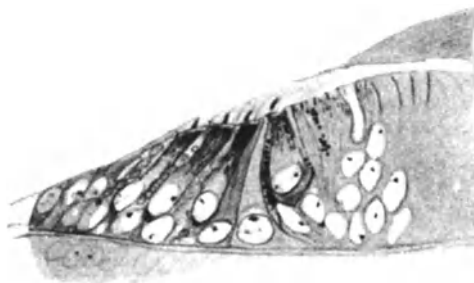


Abb. 77. Darstellung der Plastochondrien in den Stütz- und Sinneszellen des CORTICISchen Organes bei einem 2 Tage alten *Hunde*. Fixation nach KULL. Eisen-hämatoxylin. Vergr.



Abb. 78. Haare der inneren Haarzellenreihe der *Katze* im Tangentialschnitt mit endständigen leichten Verdickungen. Vergr. etwa 700 fach.

verschieden. Die Haare der inneren Haarzellen, die auf der Abschlußplatte der Zelle in einer geraden oder nur schwach gekrümmten Linie angeordnet erscheinen, weniger deutlich die Haare der äußeren Haarzellen bei stärkster Vergrößerung, lassen einen basal verdickten, etwas dunkler gefärbten Teil und einen distalen, etwas zarteren, längeren und weniger färbbaren Anteil erkennen. Der proximale dickere Anteil scheint mit einem außerordentlich feinen Spitzchen auf der Abschlußplatte der Zelle aufzusitzen. Das freie Ende des Haares scheint minimal trommelschlägelförmig verdickt. All diese Einzelheiten sieht man bei *Tieren* weitaus besser (besonders deutlich sah ich sie bei *Katzen*) als beim Menschen, da hier auch die Zellhaare zumeist rasch postmortalen Veränderungen unterliegen (Abb. 78). Sie scheinen aus einem leicht veränderlichen cytoplasmatischen Anteil zu bestehen und aus einem starren cuticularen, welcher relativ länger die postmortalen Zerfallsvorgänge übersteht als die dazugehörigen Zellkörper. Sie lassen sich oft noch auf Flachschnitten durch das CORTISCHE Organ relativ wenig verändert an Leichenmaterial erkennen, wo die übrigen Anteile des CORTISCHEN Organs schon weitgehend postmortal zerfallen sind.

Die Haarzellen des CORTISCHEN Organes sind an beiden Enden befestigt und zwar an elastischen Trägern, die sie, wahrscheinlich allseits von Flüssigkeit umgeben, ausgespannt erhalten, wodurch ihnen besonders günstige Stoffaustauschbedingungen gewährt sind. Wir können uns vorstellen, daß durch Erregung etwa ausgelöste Dissimilationsvorgänge rascher und leichter von entsprechenden Assimilationsvorgängen hier abgelöst werden können als bei anderen Sinnesapparaten (etwa Retina).

Die Erfahrungen über Ermüdung und Erholung am Gehörorgan stehen mit der Annahme, daß beide Prozesse wohl kaum im Aufnahmeapparat, sondern eher in den Centren sich abspielen, in genügender Übereinstimmung.

Ich konnte nachweisen, daß auf den äußeren Haarzellen des Menschen die Haare die Figur eines großen M ergeben und zwar in zahlreiche Reihen gestellt sind, so daß die längsten Haare zu äußerst die Figur des M begrenzen und das Innere dieser Figur reihenweise von gegen den Modiolus zu immer niedrigeren Haaren, die schließlich kaum 1—2  $\mu$  hoch sind, ausgefüllt wird. Diesen Befund hat neuestens auch HELD (1926) bestätigt und für den Menschen bis über 100 Haare auf einer Zelle gezählt (vgl. Abb. 79).

Die Sinneshaare aller Sinneszellen im Labyrinth sind unbeweglich. Nur die Verwechslung mit den außerordentlich beweglichen und lange überlebenden Geißeln der Auskleidung des sogenannten Vestibulum der *Cyclostomen* hat bei den älteren Autoren den Gedanken an eine Beweglichkeit der Zellhaare aufkommen lassen. Alle anderen *Wirbeltiere* entbehren aber solcher Einrichtungen vollkommen.

Über die funktionelle Bedeutung der Hörhaare auf den Zellen wurden verschiedene Hypothesen aufgestellt. HENSEN (1902) und einige, die sich ihm angeschlossen haben, glaubten, ein Mitschwingen abgestimmter, verschieden langer Haare auf den Zellen annehmen zu müssen, doch hat der Nachweis der Gallerten für die Vorhofendstellen diese Annahme als irrig erkennen lassen. Der Versuch HELDS, etwas Ähnliches für das Mitschwingen der Haare auf dem CORTISCHEN Organ anzunehmen, was ihm wegen der Insertion mit feinsten Spitzchen plausibel schien, ist von den späteren Untersuchern kaum mehr berücksichtigt worden, da sie beim Menschen und den *Anthropoiden* etwa viel zu dicht stehen, als daß ein Schwingen wahrscheinlich wäre. HELD (l. c.) selbst ist in seiner neuesten Darstellung nicht mehr auf diesen Gedanken zurückgekommen.

Diese Vorstellung mußte auch von jenen Untersuchern abgelehnt werden, die einen Zusammenhang der Tectoria mit den Haaren der Haarzellen annehmen zu

müssen glaubten (früher AYERS 1891, neuerdings wieder WITTMACK n 1924), ebenso von denen, welche, wie die meisten neueren, zumindest eine Berührung der Haare durch die Tectoria im Ruhezustand voraussetzten, was einem freien Schwingen derselben im Wege stünde.

Für seine obenerwähnte Annahme führt HELD (a 1902) die interessante Tatsache an, die ich bei den verschiedensten *Säugetieren* bestätigen konnte, daß ebenso wie die Höhe und Breite des CORTISCHEN Organes und die Länge der Haarzellen auch die Länge der Hörhaare von der Basis gegen die Spitze der Schnecke zu gleichzeitig von der innersten Zellreihe zu der äußersten konstant zunimmt. Ich habe nachgewiesen (e 1908), daß auch bei den *Primaten*, im Gegensatz zu den übrigen *Säugetern*, nicht bloß eine Reihe, sondern ein ganzes Feld dicht nebeneinander stehender Haare auf den Haarzellen vorkommt. Interessant ist auch der Nachweis, daß die *Halbaffen* mehr Haare als die *Insectivoren*, *Raubtiere* und *Fledermäuse* auf den Haarzellen der Schnecke besitzen, die *Affen* mehr Haare als die *Halbaffen* und noch mehr die *Anthropoiden* und der Mensch, so daß wir hier eine ganze Stufenleiter an Zahlen finden, für die niederen *Säuger* 8–12 auf einer Zelle, bis zu über 60 bei *Anthropoiden* und über 100 beim Menschen. Zählungen lassen sich nur gut an feinsten Flachschnitten, dicht oberhalb der Zelloberfläche, bei bestkonservierten Objekten, am besten am Mikrophotogramm ausführen.

Die meisten Untersucher stimmen darin überein, daß die Haare die mechanischen Verlagerungen der Endolymphe durch die Schallwellen auf das Protoplasma der Haarzellen, als eine Art von Hebelapparat, übertragen. Das gilt für alle Endapparate des Labyrinths; Cupula und Otolithenmembran greifen in erster Linie an den Haaren an. Im CORTISCHEN Organ, sei es nun, daß die Basilmembran und das CORTISCHE Organ hier gegen die Tectoria schwingen, oder aber die Tectoria selbst Schwingungen gegen das CORTISCHE Organ ausführt, werden die Haare gegen die Tectoria gedrückt, gepreßt oder sogar entlang geschoben, wie TER KUILE (1906) (neuerdings MYGIND 1926) annimmt. Die, von einzelnen Autoren (SCOTT 1909) angegebene, hakenförmige Krümmung der Haare ist eines der zahlreichen postmortalen Kunstprodukte, die man oft schon eine Stunde nach dem Tode antrifft.

Die einzelnen Zellarten treten bei den *Säugetieren* bei der Entwicklung der Papilla basilaris in der Querrichtung in einem bestimmten Zahlenverhältnis auf.

Während die meisten *Säugetiere* in den basalen Windungen stets drei Reihen von äußeren Haarzellen aufweisen und nur in den obersten Partien des Schneckenkanals gelegentlich eine vierte Reihe gefunden wird, zeigt es sich, daß bei den *Affen* auf einer größeren Strecke der oberen Windungsanteile vier Zellreihen vorkommen, bei den *Anthropoiden* und dem Menschen ist dies fast für die ganze Schnecke mit Ausnahme der Basalwindung die Regel und es findet sich bei den *Menschenaffen* häufig, konstant beim Menschen, in den mittleren und oberen Partien eine fünfte Haarzellenreihe, was eine gewisse zahlenmäßige Überlegenheit, ähnlich wie die vermehrte Anzahl der Hörhaare, darstellen würde. Allerdings fand ich neuerlich auch in der kurzen Papilla basilaris von *Proechidna* vier Reihen äußerer Haarzellen, doch mögen hier



Abb. 79. Anordnung u. Anzahl der Sinneshaare in der Ansicht von der freien Fläche der Köpfe der inneren und der drei äußeren Haarzellen, auf jeder Zelle noch die Geißel von einem Basalkorn ausgehend. (Nach HELD.) Vergr. etwa 2000 fach.

vielleicht Verhältnisse vorliegen, die Reminiszenzen an den *Saurier-* und *Vogeltypus* der Papilla basilaris darstellen, wo ja außerordentlich viel mehr äußere Haarzellen in der relativ sehr kurzen Papilla basilaris entwickelt sind.

Die bisher vorliegenden Angaben über die Zahl der Haarzellen, Pfeilerzellen usw. im CORTISchen Organ des Menschen (s. S. 319) lassen, wenn es sich um wirkliche Zählungen und nicht bloß um annähernde Schätzungen handeln sollte, da sie einigermaßen voneinander abweichen, die Vermutung zu, daß eine gewisse Variabilität der Zellzahl und damit auch der Länge und der feineren Ausbildung des CORTISchen Organs beim Menschen denkbar wäre und somit eine individuelle Ausbildung des Endapparates gegeben sein könnte, die dem verschiedenen Hörvermögen (abgesehen von Varianten der Centren) zugrunde liegen könnte. Die Schwierigkeiten für diesbezügliche exakte Zählungen sind aber außerordentlich große. In späteren Embryonalperioden, etwa nach dem vierten Lunarmonat, sind beim Menschen Vermehrungen von Sinneszellen oder Stützzellen innerhalb der Labyrinthendstellen bisher niemals beobachtet worden, und es scheint das Labyrinth diesbezüglich noch ungünstiger gestellt zu sein, als das Centralnervensystem, bei dem ja doch einzelne Untersucher postfetal Zellvermehrung noch gefunden haben (AGDUHR). Auch bei pathologischen Prozessen (echte Tumoren des Neuroepithels des Labyrinthes sind kaum je beschrieben worden) scheinen Mitosen von Sinnes- und Stützelementen ebensowenig wie solche des indifferenten Labyrinthepithels kaum jemals beobachtet worden zu sein. Ein Defekt der Nervenendstellen dürfte also in Übereinstimmung mit klinischen Tatsachen, wenn einmal entstanden, in keiner Lebensperiode reparabel sein und führt stets zum dauernden Ausfall der Funktion der betreffenden Elemente.

Bezüglich des *Urodelenlabyrinths* wurde in neuerer Zeit der interessante Nachweis von PROEBSTING (l. c.) erbracht, daß die Papilla basilaris bei den *Tritonen* stets eine bestimmte Anzahl von Zellen besitzt. Bei der langen Papilla basilaris der *Vögel* und noch mehr bei den *Säugetieren*, macht es ziemliche Schwierigkeiten, eine genaue Zählung aller Zellelemente durchzuführen. Daher ist vorläufig ein Beweis, daß etwa auch bei diesen *Tieren* ein ähnlicher „Numerus clausus“ der Zellen vorhanden wäre, bisher nicht erbracht worden, scheint hier aber durchaus möglich.

#### b) Stützelemente.

Im Stützapparat des CORTISchen Organs unterscheiden wir folgende Elemente: 1. gegen die Außenseite zu Zellen, welche keine besondere Differenzierung aufweisen, die HENSENSchen Zellen, 2. die DEITERSschen Zellen, in 3—4 Reihen angeordnet, die durch ihre komplizierte Ausbildung und Form dem Verständnis große Mühe bereiten, 3. ebenfalls kompliziert gestaltete Pfeilerzellen, welche miteinander den sogenannten Tunnelraum überbrücken. Das Wesen dieser Stützgebilde ist die Ausbildung von einzelnen oder zu Bündeln angeordneten Stützfibrillen, welche offenbar aus einer gegen mechanische und chemische Veränderungen etwas widerstandsfähigeren Substanz gebildet sind als das Cytoplasma der Zellen selbst. Diese Fibrillen treten daher noch erkennbar hervor, wenn beispielsweise durch nicht allzu starke postmortale Veränderungen das Cytoplasma der sie umhüllenden Zellen schon weitgehend zerfallen ist. Man bekommt dadurch den Eindruck einer Art von Stützskelet der Papilla basilaris. Der innere Pfeiler besteht aus einem fast gerade gestreckten Abschnitt, der sich mit einer dreieckigen Verbreiterung auf der Membrana basilaris ansetzt, sich dann mit einem verjüngten Teile, dem Stützstab, gegen die Oberfläche der Papilla fortsetzt, und dabei in einen schaufelförmig gekrümmten konkav-konvexen, in der Mitte aber etwas verbreiterten Teil über geht. Jeder innere

Pfeiler verbindet sich mit seinen beiden Nebenpfeilern und mit der zu ihm gehörigen äußeren Pfeilerzelle und zwar besitzt er deshalb an seinem verbreiterten Kopfteile vor allem eine tiefe, konkave, an eine Gelenksgrube erinnernde Ausbuchtung, in welcher der konvexe Anteil des äußeren Pfeilers liegt, und zwei kleine seitliche Flächen, die sich mit den Nachbarpfeilern verbinden. Der der Schneckenachse zugewendete Rand trägt einen Ausschnitt, an den sich die Kopfplatte der inneren Haarzelle, von den Köpfen der Innenphalange begleitet, anlehnt. Der Stützstab besteht aus einem Bündel von Fibrillen, die unmittelbar an den Ansatz der Zelle auf den Fasern der Membrana basilaris heranreichen, wo sie rings um ein kleines spitzes Kegelchen, den Stützkegel, sich ansetzen. Im Mittelteil dicht aneinander gelagert, fast miteinander verschmelzend, da hier die Zelle nur 2–3  $\mu$  dick ist, weichen die Fasern im Pfeilerkopf füllhornförmig auseinander, um teilweise in der cuticular versteiften Oberfläche des Kopfes zu enden, teilweise

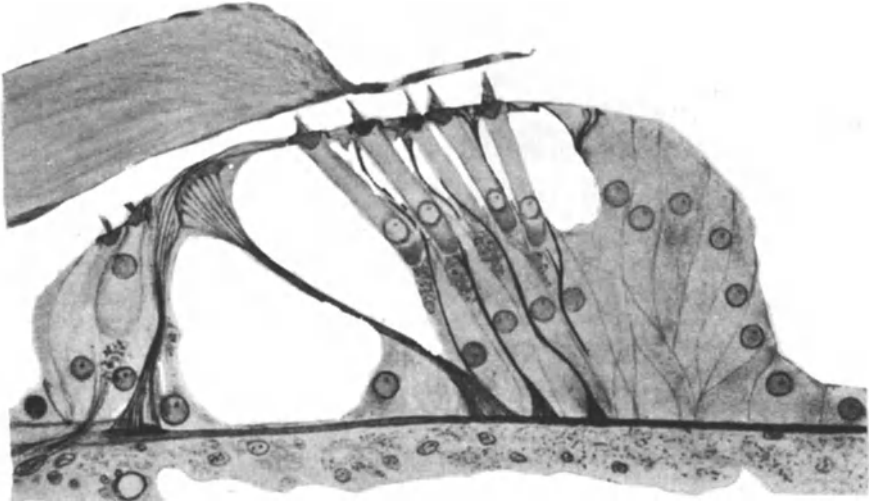


Abb. 80. Radiärschnitt des CORTISCHEN Organes eines Erwachsenen in der Spitzenwindung; das Verhalten der Stützfasern in den Pfeilern und die Verbindung der Pfeiler, die Lage der inneren, hier stellenweise in zwei Reihen gelegenen Haarzellen, und der fünf äußeren Reihen der Haarzellen zeigend. Die Membrana tectoria eine Spur geschrumpft. Vergr. 550fach.

schließlich parallel ziehend, an dem der ersten äußeren Haarzellenreihe zugewendeten schmalen Saum des schaufelförmigen Fortsatzes zu inserieren. Das Cytoplasma der Zelle, das während der Entwicklungsperiode die genannten Stützgebilde aus sich hervorgehen läßt, ist nur in spärlichsten Resten am oberen Teile des Pfeilers zu erkennen, während am Fußteil ein halbmondförmig gegen den Tunnel zu sich erstreckender Cytoplasmazwikel den unregelmäßig ovalen, 6–7  $\mu$  großen Kern enthält. Blickt man auf die obere Fläche des Pfeilers, in schrägen Schnitten durch das CORTISCHE Organ, so erkennt man nahe am Schaufelrande das meist schräg gestellte Diplosom. Der Kern enthält einen kleinen Nucleolus.

Der äußere Pfeiler erscheint stets viel länger als der entsprechende innere. Auch er besitzt einen Stützfaserstab, dessen Tonofibrillen, kegelförmig wieder um ein intensiv färbbares spitzes Kegelchen angeordnet, auf der oberen Grenzschichte der Basilaris sich ansetzen und welche dann im Mittelteil, der zumeist eine ganz schwache Krümmung erkennen läßt, zu einem engen Bündel zusammengefaßt, im Kopfe gegen dessen Grenzen auseinanderweichen. Der Kopfteil zeigt einen sehr komplizierten Bau, den man nur dann richtig erkennen kann, wenn man, wie übrigens auch bei den anderen Anteilen des CORTISCHEN

Organes, neben den Radiärschnitten auch schräg tangentielle Flachschnitte betrachtet. Am auffälligsten ist die Konvexität des Kopfes, welche in die Ausbuchtung des inneren Pfeilers ganz genau eingepaßt ist und mit ihr durch eine Kittmasse verbunden zu sein scheint. Letzteres ist daraus zu erkennen, daß in

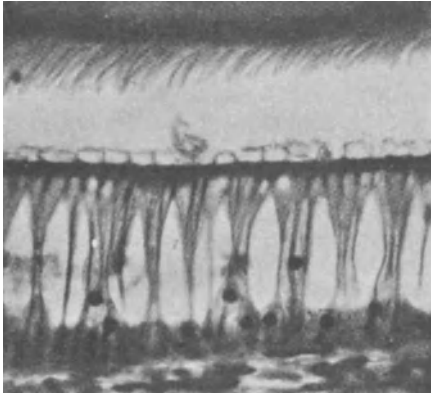


Abb. 81. Tangentialschnitt durch die Reihe der äußeren Pfeiler eines erwachsenen Menschen. Vergr. 260 fach.

Isolationspräparaten die Köpfe beider Pfeiler fest miteinander verkittet gefunden werden. Es besteht somit, obwohl die Verbindung beider Pfeiler die Form eines Gelenkes nachahmt, keinerlei bewegliche Verbindung zwischen ihnen. Alle Pfeiler sind miteinander ziemlich fest verkittet und zwar sind mehr innere als äußere Pfeiler vorhanden. Es entsprechen etwa vier äußere fünf inneren Pfeilern.

Die Fasern für das Phalangeruder des äußeren Pfeilers entspringen einzeln unmittelbar an den auseinandergewichenen Stützfäsern im Kopfe des Pfeilers und konvergieren dann zu einem schmalen Strang, um schließlich wieder im Außenruder auseinander zu weichen und mit minimalen Verbreiterungen sich an seinem cuticularen Rand anzusetzen.

Die Stützfäsern des Pfeilers setzen sich in eine dünne, dunkel färbbare, mit Löchern versehene Membran fort, welche die Begrenzung des Kopfes modioluswärts zu bildet, während nach außen zu das Cytoplasma nur durch eine Oberflächenschichte abgeschlossen erscheint.

Bei den einzelnen Säugern bestehen auffällige Unterschiede in der Struktur

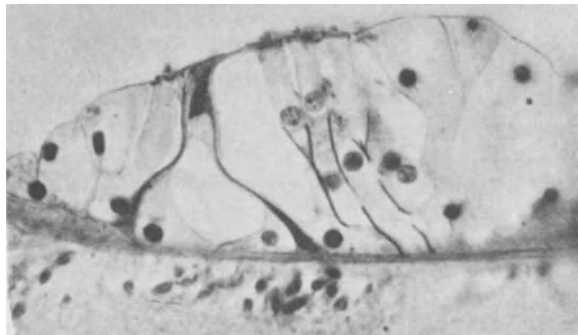


Abb. 82. Pfeiler- und Stützelemente in den DEITERSschen Haarzellen der Basalwindung eines menschlichen Hingerichteten. Mikrophotogr. überzeichnet. Vergr. 500 fach.

der Pfeilerköpfe gegenüber dem Menschen, indem bei *Carnivoren* und manchen *Nagern* sich anscheinend kompakte, dunkel färbbare „Kopfeinschlüsse“ (JOSEPH 1900) finden. (Abb. 83.)

Die DEITERSschen Zellen sind ohne Zweifel jenes histologische Element des Säugerkörpers, dessen Form am schwierigsten zu verstehen ist, da alle möglichen Einflüsse bei ihrer Entwicklung mitwirken, die ihnen eine äußerst komplizierte Gestalt verleihen. Sie sitzen alle mit einer annähernd zylindrischen Basis der oberen Grenzschicht der Membrana basilaris auf, werden aber hier durch



gegenseitige Beeinflussung meist zu unregelmäßigen Prismen umgeformt. In der Mitte des basalen Teiles sehen wir einen, mit einem kleinen Kegel sich ansetzenden Stützfaden an der Basilaris befestigt, welcher schräg von dieser, innerhalb des unregelmäßig prismatischen Teiles der Zelle, nach aufwärts verläuft. Dieser Abschnitt des meist homogenen, sehr substanzarmen und wasserreichen, schwierig zu fixierenden Plasmas enthält den fast immer kugelrunden, mit einem kleinen Nucleolus versehenen Kern; weiter oben bildet die Zelle auf der einen Seite eine in den einzelnen Windungen der Schnecke verschiedenartig gestaltete Ausbuchtung ihres Körpers, den sogenannten „unteren Kopf“ der Zelle, während daneben in schräger Richtung ein allmählich sich verdünnender Zellfortsatz schräg gegen die Membrana reticularis, die Oberfläche des CORTISCHEN Organs aufwärts verläuft, indem hier der Zellkörper, in einen schmalen zylindrischen Strang umgewandelt, den Stützfaden, der selbst wieder in mehrere kleinere Fäserchen zerfällt, begleitet. Nahe der Oberfläche der Papilla basilaris weichen die erwähnten Stützfäden kelchförmig auseinander und inserieren mit ihren leicht dreieckig verbreiterten Enden an dem verdickten, stark färbaren und widerstandsfähigeren cuticularen Randreifen der biskuitförmigen Phalangenendplatte, welche in das Mosaikwerk der Membrana reticularis eingekittet erscheint. Diese biskuitförmigen Endplatten finden wir so angeordnet, daß sie mit ihrer größeren Achse genau radiär dem Querschnitt des CORTISCHEN Organes entsprechen. Sie liegen in drei Reihen, dort wo drei, in vier Reihen, dort wo vier oder mehr Reihen von äußeren Haarzellen entwickelt sind, und ihre Reihen alternieren, die Köpfe der Haarzellen zwischen sich fassend, miteinander, so daß ein sehr zierliches Mosaik entsteht. (Siehe Abb. 85—86.)

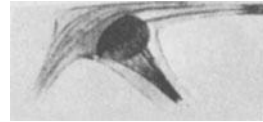


Abb. 83. Köpfe der Pfeiler des Meerschweinchens mit der sog. Kopfeinlage. Vergr. 374fach.

Wo mehr als drei oder vier Reihen von Haarzellen angetroffen werden, finden sich beim Menschen auch die DEITERSSCHEN Zellen vermehrt, so daß jede Haarzelle stets von Köpfen von DEITERSSCHEN Zellen eingefaßt ist.

Die faserartigen, den Stützstab umgebenden, von diesen Platten zum unteren Kopf ziehenden Anteile ziehen nun in schräger Richtung innerhalb der Papilla basilaris zum unteren Kopf, so daß über dem kerntragenden Zellkörper auf einem Radiärschnitt niemals der Phalangenfortsatz derselben Zelle, sondern mehrere einander nahe überdeckende Fortsätze von DEITERSSCHEN Zellen getroffen erscheinen, welche im Verbands des CORTISCHEN Organs um 3—5 Zellbreiten weiter basalwärts auf der Basilmembran aufsitzen. Man kann eine ganze DEITERSSCHE Zelle somit ausschließlich auf tangential das CORTISCHE Organ treffenden Schnitten, die parallel zur Modiolusachse geführt werden, überblicken.

Nach HELD (1902) verhalten sich die DEITERSSCHEN Zellen der äußersten Reihe, beim Meerschweinchen wenigstens, etwas anders, so daß sie der ganzen Länge nach im Radiärschnitt zu übersehen sind.

HELD (1926) beschrieb auch beim Menschen in der ersten Windung DEITERSSCHE Zellen, welche zwei Kelche bilden, die zwei verschiedene Haarzellen als Stützpunkte umfassen.

HELD (1926) findet auch in der dritten Windung des Menschen in den unteren Köpfen der DEITERSSCHEN Zellen deutliche zarte Stützkelche; an meinem Material fand ich sie hier nicht.

In Übereinstimmung mit HELD finde ich in der obersten Windung des CORTISCHEN Organs auch einen äußeren Stützbogen, ähnlich wie beim Meerschweinchen, doch lange nicht so deutlich ausgebildet.

Von dem dicht gedrängten Faserbündel, das den Stützfaden der DEITERSschen Zelle bildet, und das manchmal sich kaum in seine Einzelfäden auflösen läßt, gehen in der Basalwindung beim Menschen und den *Tieren* ganz dicht gedrängte Stützfibrillen in den unteren Kopf der Zelle hinein. Sie bilden unter Umständen einen homogenen, mit Beizhämatoxylinen dunkel färbbaren Kelch, der eine modioluswärts gerichtete Spalte besitzt, durch welche das Nervenfasерchen zu der Basis der Haarzelle, die in diesem trichterartigen oder „zangenbecher“-förmigen Gebilde eingeschlossen ist, Zutritt. Die Haarzelle ist hier wahrscheinlich durch eine Kittsubstanz, die sich gesondert bisher nicht darstellen ließ, festgehalten. In der Höhe der mittleren Windung sehen wir allmählich keine deut-

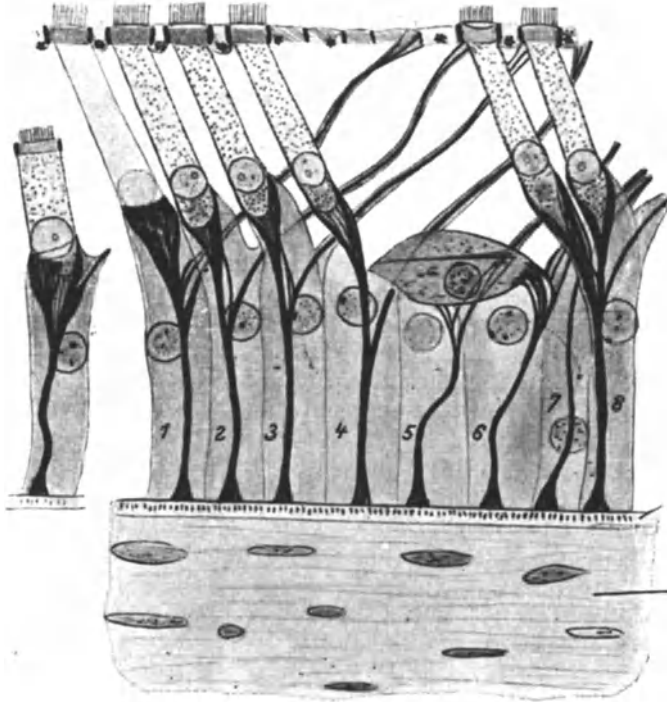


Abb. 84. Basale Stützkelche der äußeren Haarzellen im Anfang der ersten Windung der menschlichen Schnecke von der axialen Seite her gesehen. (Nach HELD.) Vergr. etwa 900fach.

lichen Stützkelche mehr ausgebildet, an deren Stelle tritt bloß eine Gruppe von Fasern, welche, auseinanderweichend, rings um das untere Drittel der Haarzelle im Protoplasma der DEITERSschen Zelle enden. Schließlich sehen wir in der obersten Windung die zu Bündeln angeordneten Stützfibrillen, bloß in der Nähe des Haarzellenansatzes etwas auseinanderweichen und auf diese Weise als Stützpolster die Basis der Sinneszelle einigermaßen tragen. Beim Menschen und bei einzelnen *Tieren* sieht man in verschiedenen Höhen der Schnecke in der Cytoplasmapartie unterhalb des „unteren Kopfes“ mit kleinen Fortsätzen mit den Stützfibrillen in Verbindung stehende, hakenförmige, beim *Meerschweinchen* verzweigte dunkel färbbare Einschlußgebilde, die zuerst HELD (1902) abbildete, deren Natur nicht näher bekannt ist (KOLMER e 1907, f 1909, RETZIUS 1912). Besonders ausgebildet ist die äußerste Reihe der DEITERSschen Zellen, indem hier der Phalangenfortsatz nach außen besonders stark ausladet und in ihm unter Um-

ständen 5—10 isolierte Fibrillen im mittleren Teile der Zelle auseinanderweichen, dann aber gegen das obere Ende zu wieder strangartig verlaufen und erst nahe der cuticularen Platte ein wenig wieder auseinanderweichen. Es bilden diese Zellen auf diese Weise eigenartige Tragbogen. Wie dies zuerst HELD (l. c.) getan hat, kann man das ganze System der Stützzellen mit ihren Fibrillen als einen komplizierten Stütz- und wahrscheinlich elastischen Aufhängeapparat für die Sinneszellen betrachten. Die Köpfe der Pfeiler überdecken einander und sind modioluswärts mit den Köpfen der inneren Haarzelle durch deren Randleifen verkittet, zwischen je zwei inneren Haarzellen, auch mit den dazwischen liegenden kleinen Platten der Innenphalangen, die zu den Elementen des Sulcus spiralis internus überleiten. Nach außen zu ist die Kopfplatte des inneren Pfeilers mit dem Randleifen der äußeren Haarzellen der ersten Reihe verkittet, welche seitlich von den Phalangen-

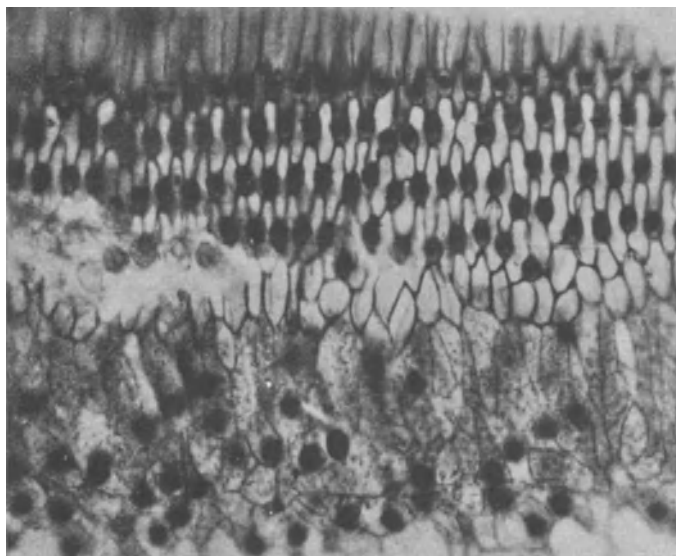


Abb. 85. Flachschnitt der Oberfläche des CORTISCHEN Organes des Erwachsenen, die Membrana reticularis darstellend. Vergr. 500fach. Von unten nach oben: HENSENSCHE, DEITERSSCHE Zellen (hell) und Haarzellenköpfe (dunkel), Pfeilerköpfe. Phot.

rudern der äußeren Pfeiler umschlossen werden. An diese schließt sich radiär der Kopfteil, die biskuitförmige Platte der DEITERSschen Zellen an, welche im Verbands des CORTISCHEN Organes ihrerseits wieder miteinander verkittet, in regelmäßiger Weise, zwischen sich die Köpfe der weiteren Haarzellenreihe umfassen. Dadurch, daß alle diese charakteristischen Arten von Zellabschlüssen reihenförmig gestellt, in regelmäßiger Weise miteinander alternieren, entsteht ein äußerst zierliches Oberflächenmosaik, die Membrana reticularis der Autoren, das, nur stellenweise individuell variierend, Unregelmäßigkeiten aufweist, indem gelegentlich zwischen zwei Haarzellen zwei Stützzellen in die verschiedenen Reihen eingeschoben sind. Die auffallend regelmäßige Anordnung der Zellelemente hat den Vergleich mit serienweise gebauten oder angeordneten Musikinstrumenten (Klaviatur usw.) von jeher nahegelegt.

An die äußersten DEITERSschen Zellen schließt sich eine Reihe von noch höheren, unregelmäßig geformten großen Epithelien an, die polygonale, leicht gekrümmte, einander überdeckende Gebilde von wechselndem Querschnitt darstellen. Diese HENSENSchen Zellen sind die höchsten Elemente der Papilla basilaris und stehen

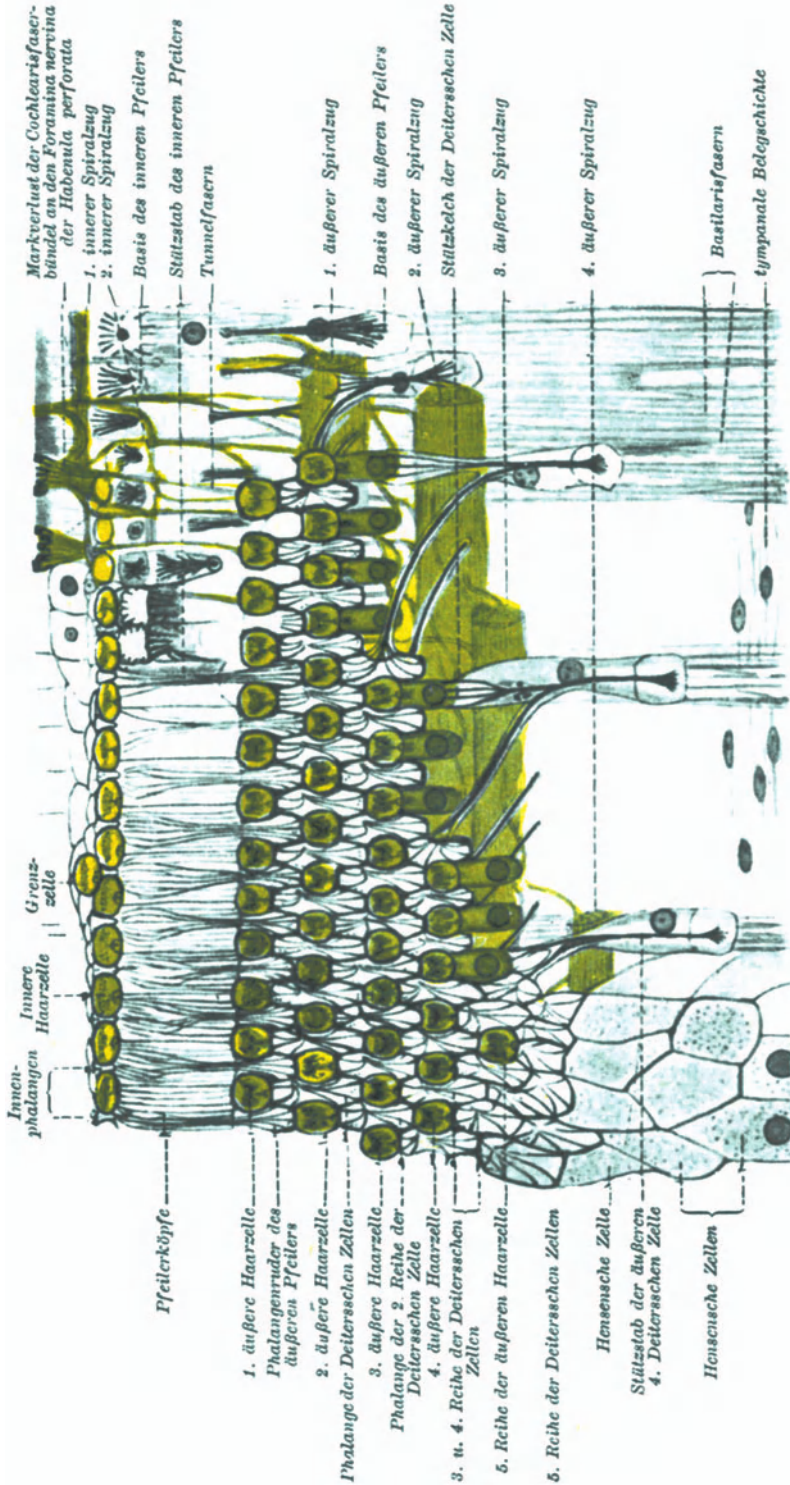


Abb. 86. Schematische Darstellung des Cortischen Organs aus der obersten Windung des Menschen nach eigenen Befunden. Die Sinneszellen und die nervösen Leitungen sind gelb, die Stützelemente schwarz gehalten. Das Cortische Organ ist in Aufsicht senkrecht auf die Wölbung der Papilla basilaris und teilweise durchsichtig gedacht. Auf der rechten Seite der Abbildung durch schichtenweisen Abbruch die tiefer gelegenen Anteile der Elemente, schließlic auch die Basilmembran dargestellt.

auf dem Radiärschnitt nur in einer Reihe auf der Basalmembran auf, wiewohl durch unregelmäßig schräge Überlagerung häufig der Eindruck einer Schichtung der Epithelzellen zustande kommt. Die innersten Zellen sind am stärksten gekrümmt. Ihre Kerne sind an der Basalwindung rund, an der Spitzenwindung mehr elliptisch, 5–7  $\mu$  groß. Ihr Protoplasma ist mit saueren Farbstoffen nur schwach färbbar, etwas stärker in der Spitzenwindung.

Die HENSENSchen Zellen zeigen manchmal mit Eisenhämatoxylin ziemlich dunkel färbbares Protoplasma, in Osmiumpräparaten, nahe der Oberfläche, häufig dicht gedrängte geschwärzte Fettkörnchen. Bei *Nagern* wie *Meerschweinchen* und *Eichhörnchen* enthalten sie besonders bei gemästeten, älteren *Tieren* oft überraschend große auffallende Tropfen von Neutralfett, einige Male sah ich so einen Tropfen auch beim Menschen nahe an der Zellbasis dieser Elemente.

Außer in den HENSENSchen Zellen in Form kleinster Tröpfchen scheint Fett im Labyrinth als normaler Bestandteil bei *Säugetern* nicht vorzukommen.

Als Innenphalangenzellen beschrieb HELD (1902) zuerst Zellen, welche an der axialen Seite der Innenpfeiler eine enggepreßte Reihe bilden, deren schlanker, schwer zu fixierender Zelleib mit kleinen eckigen Fußflächen dicht an der Eintrittsstelle der Hörnervenfasern der Habenula perforata stehen, während ihre Phalangenplatten, kleine cuticulare Abschlüsse, mit den einander zugekehrten Seitenrändern zweier innerer Haarzellenköpfe durch Schlußleisten verkittet sind. HELD (1926) findet beim Menschen in ihnen, nicht bei den meisten *Tieren*, einen einfachen oder gegabelten Stützfaden. Das Diplosom der Zelle liegt am axialen Rand der Kopfplatte.

Der Reihe der inneren Haarzellen liegt auf der Seite des Sulcus spiralis internus auf dem Querschnitt eine Zelle an, welche HELD als Grenzzelle bezeichnete und als Stützelement ansieht, wenn auch in ihr nur selten eine Faserstruktur sich nachweisen läßt. Sie ist ebenfalls wohl wegen hohen Wassergehaltes ziemlich schwierig zu fixieren.

Diese Grenzzellen bilden eine oder stellenweise zwei Reihen von Elementen, an ihnen kann man auf Flachschnitten das Diplosom in der zwickelförmigen Abschlußplatte erkennen.

HELD (l. c.) nimmt an, daß die Innenphalangenzellen und Grenzzellen in ihrer basalen Hälfte ähnlich den Gliazellen, die den Randschleier des Centralnervensystems bilden, aufgelöst sind, es ist möglich, daß durch deren Zwischenräume Nervenfasern, vom Protoplasma umfaßt, verlaufen, was auch embryonale Befunde am Menschen vermuten lassen.

Der Stützapparat des CORTISchen Organs setzt sich, wie schon erwähnt, aus den CORTISchen Pfeilern, den DEITERSschen Zellen und einer zweiten Gruppe von Elementen, den Innenphalangen und Grenzzellen, zusammen. Man kann mit HELD (1902), der diese Strukturen zuerst genau beschrieb, einen allgemeinen Tragbogen, ferner basale Stützen dieses Tragbogens und weitere basale, besondere Stützen der Haarzellen unterscheiden. Als allgemeinen Tragbogen sieht HELD einen inneren Bogen an, den die Innenpfeilerzelle mit ihrer Kopfplatte liefert, einen äußeren Bogen, welchen die Fasersysteme der dritten DEITERSschen Zelle bilden. Diese beiden sind durch einen mittleren Teil verbunden, der durch die miteinander verschränkten und verkitteten Reihen der alternierenden Kopfplatten wie der Phalangenfortsätze oder Außenruder der äußeren Pfeiler und der Phalangenplatten der DEITERSschen Zellen zusammengesetzt ist und in seiner Gesamtheit „Ringfassungen“ für die Köpfe der äußeren Haarzellen liefert. Die Ringfassungen der inneren Haarzellenreihen liegen als seitlich angegliederte Vorrichtungen am axialen Winkel des inneren Bogens. Sie werden zusammengefügt aus den axialen Randausschnitten der

Kopfplatten der Innenfeiler bzw. deren Innenschnäbeln, sowie den Kopfplatten der inneren Phalangen und Grenzzellen (HELD).

Die unteren Schenkel des allgemeinen Tragbogens sind durch die verkitteten Fußflächen des Innenfeilers bzw. der dritten oder in anderen Windungshöhen beim Menschen der vierten DEITERSschen Zelle auf der Membrana basilaris befestigt, beide Schenkel konvergieren leicht zueinander. Der innere ist kürzer, leicht von innen her eingebogen, der äußere höher und ein wenig nach außen vorspringend. Diese, von HELD beim *Meerschweinchen* gegebene Beschreibung ist mit geringen Modifikationen für alle *Säugetiere* und auch für den Menschen gültig. HELD betont, daß der mittlere Teil des Tragbogens mit seinen Ringfassungen in geringem Grad eingesunken ist, was ich beim Menschen an den bestkonservierten Objekten nicht mit Sicherheit gesehen habe.

Der allgemeine Tragbogen wird von der Membrana basilaris her durch basale Stützen versteift und ausgedehnt gehalten, welche von den unteren



Abb. 87. Sulcus spiralis externus mit „Wurzelzellen“ der Basalwindung des Hingerichteten. (Nach FLEMING.) Vergr. 300fach.



Abb. 88. Sogenannte Wurzelzellen im Epithel des Sulcus spiralis externus der erwachsenen Katze ins Bindegewebe hineinreichend. Reticulierte Zellen am Rande der Stria vascularis. Vergr. 291 fach.

Fasersystemen des Außenfeilers, den oberen seines Außenruders, sowie von den durchgehenden Fasern der Phalangenfortsätze der ersten und zweiten, beim Menschen auch dritten DEITERSschen Zellen gebildet wird. Die Fußflächen aller dieser basalen Stützen stehen auf jenem Abschnitt der Membrana basilaris, welchen man für stärker schwingungsfähig ansehen muß. Sie greifen an dem oberen Tragbogen mit seinen Ringfassungen der äußeren Haarzellen in schräg axial aufsteigender Richtung an. Für die Ringfassung der inneren Haarzellenköpfe finden sich nur schwach ausgebildete Stützeinrichtungen ausgeprägt, die sich aus den dünnen oberflächlichen Fortsätzen der Phalangenzellen und Grenzzellen zusammensetzen. Infolge ihrer dicht dem Winkel des inneren Bogens angefügten Lage und Eingreifen der kurzen und ausgedehnten Innenschnäbel erscheint ihre obere Befestigung jedoch als eine feste und sichere (HELD). Die dritte Gruppe im Stützapparat der Haarzellen zeigt besondere basale Stützen für das untere Ende der Haarzellen, deren verschiedene Ausbildung in den einzelnen Windungshöhen bei der Besprechung der DEITERSschen Zellen geschildert wurden.

In der Basalwindung, manchmal auch in der Mittelwindung, finden sich unter

der Lage der HENSENSCHEN Zellen bis zu fünf Reihen kleiner kubischer oder noch flacherer Elemente eingeschoben, die als BÖTTCHERSCHE Zellen bezeichnet werden. Sie werden manchmal ganz vermißt, ihre Bedeutung ist unbekannt. Es wurde vermutet, daß sie Ersatzelemente für die darüber liegenden Zellen darstellen, doch liegen dafür keine Beobachtungen vor. An die Epithelien des eigentlichen CORTISCHEN Organes schließen sich die niedrigen CLAUDIUSCHEN Zellen an, die den Sulcus spiralis externus auskleiden. Gelegentlich erkennt man in ihrem sonst homogenen Protoplasma eine winzige kugelige Sphäre.

Stützfasern, wie sie VAN DER STRICHT (e und g 1920) bei *Fledermäusen* beschrieb, sind beim Menschen in den CLAUDIUSCHEN Zellen bisher nicht beobachtet worden.

Bei einzelnen Menschen lassen sich zweierlei Arten von CLAUDIUSCHEN Zellen unterscheiden: die äußeren, die gegen die Prominentia spiralis zu überleiten, sind dadurch charakterisiert, daß in ihnen näher zum freien Rande Körnchen angehäuft sind, die vielleicht Reste des Netzapparates darstellen.

Einzelne *Tiere* lassen Andeutungen von Stützfäden gelegentlich hier erkennen. Nach außen geht dieses Epithel in ein anderes über, das eine Vorbuchtung des Bindegewebes überzieht, die in den Ductus cochlearis vorspringt, die Prominentia spiralis, so daß diese Epithelpartie mit den CLAUDIUSCHEN Zellen eine Bucht einschließt, die je nach der Höhe der CLAUDIUSCHEN Zellen, welche gegen die Spitze der Schnecke zu immer niedriger werden, eine verschiedene Gestalt besitzt.

Als Prominentia spiralis wird ein Vorsprung dicht unterhalb der Grenze der Stria vascularis bezeichnet, der etwas auffälliger in den Ductus cochlearis sich vorwölbt und besonders deutlich in der Basalwindung entwickelt ist. In ihm findet sich ein auffallendes capillares Gefäß, das Vas prominens.

Die Prominentia spiralis besteht aus auffallenden, eigenartig gebauten Epithelien und darunterliegenden bindegewebigen Elementen.

Bei jugendlichen *Tieren*, insbesondere *Katzen* oder *Fledermäusen*, selten und weniger deutlich beim Menschen, sieht man hier Züge von faserartig geformten Epithelien, die schon lange die Aufmerksamkeit der Untersucher auf sich gezogen haben, weil sie mit verzweigten Fortsätzen in das Bindegewebe des Ligamentum spirale zu verfolgen sind. TODD und BOWMAN (1846) sahen in ihnen ein contractiles Gebilde und hielten sie für eine Art Akkomodationsmuskel des Ohres, der die Aufgabe hätte, die Spannung der Basilarisfasern zu verändern; spätere Untersucher, wie PRENANT (1892), konnten sich davon nicht überzeugen. SHAMBOUGH (1909) sah zwischen Strängen solcher Zellen mit dem Ductus cochlearis kommunizierende röhrenförmige Hohlräume und wollte sie als Drüsen auffassen. In ausführlichen Untersuchungen hat neuestens IWATA (b 1925), der diese Zellen als „Wurzelepipithelien“ bezeichnet, festgestellt, daß es sich bald um einzelne verzweigte Epithelien, bald um ein Syncytium darstellende Zellverbindungen, die er „Wurzelstöcke“ nennt, handle. Sie sollen eine feine Längsstreifung besitzen, ohne daß man deshalb auf ihre contractile Natur schließen könnte. SHAMBOUGH (l. c.) will besondere Beziehungen dieser Gebilde zu Capillaren festgestellt haben.

HELD (1926) glaubt, ähnlich wie RETZIUS (1884), Zusammenhänge zwischen diesen geschwänzten Epithelien und Bindegewebszellen beobachtet zu haben.

Diese eigenartigen Elemente finden sich besonders bei jungen *Tieren* hauptsächlich in der Basalwindung, am deutlichsten bei *Katze*, *Ratte* und *Fledermaus*, bei letzterer auch in der Mittelwindung. Da sie schwierig zu fixieren sind, erscheinen an ihrer Stelle manchmal undeutlich abgegrenzte Hohlräume. Beim Menschen kommen sie wohl in der Basalwindung vor, sind aber niemals so deutlich wie bei *Tieren*.

Mit Hohlräumen, die bei nicht exakter Fixation an Stelle der leicht schrump-

fenden Wurzelzellen auftreten, dürfen gelegentlich vorkommende von Kittleisten begrenzte Ausbuchtungen nicht verwechselt werden.

Gelegentlich sieht man tatsächlich, besonders deutlich bei manchen *Tieren*, an dieser Stelle eine Anordnung der Epithelien in Form von kurzen, blinden Hohlräumen, die in das Bindegewebe versenkt sind, so daß man in ihnen drüsenartige Strukturen vermutet hat (SHAMBOUGH, HELD).

Da bisher in solchen Hohlräumen keinerlei Sekret gesehen wurde und auch Absonderungserscheinungen an den sie begrenzenden Zellen nicht nachgewiesen wurden, haben wir vorläufig keinen sicheren Anhaltspunkt dafür, in diesen kurzen schlauchförmigen Gebilden irgend etwas Drüsenartiges zu sehen.

Der in allen Körperzellen als Bestandteil des Protoplasmas festgestellte Netzapparat („Apparato reticolare“ von GOLGI, „Binnenapparat“ oder „Endopeigma“ von KOPSCH 1925) ist offenbar bei der Behandlung mit Osmiumsäure als sogenannter HENSENScher Körper in den äußeren Haarzellen der *Nager* überhaupt zum erstenmal von HENSEN (1870) dargestellt worden. Doch wurde er damals

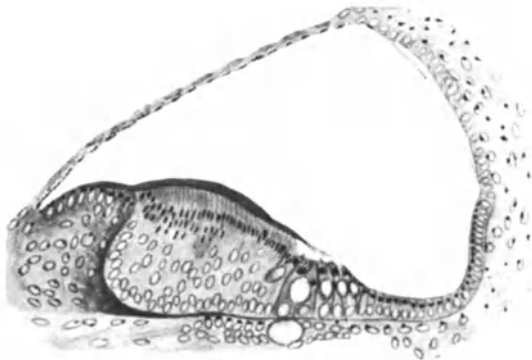


Abb. 89. Ductus cochlearis einer 2 Tage alten Ratte. Durch RAMON Y CAJALS Uransilbermethode erscheinen in allen Epithellen sowohl der REISSNERSchen Membran als des Limbus, des großen und des kleinen Wulstes, auch im Sulcus spiralis externus und im umgebenden Bindegewebe die Netzapparate neben den Kernen, im Bereiche der Stria vascularis sind sie verschwunden. Vergr. 200 fach.

als ein spezifisches Gebilde nur dieser Zellen lange angesehen. Erst nach der Ausbildung geeigneter Darstellungsmethoden wurde er durch RAMON Y CAJAL (1907), später von KOLMER (n 1916), ausführlich von KAWANO (l. c.) in allen Zellen des Labyrinthepithels beschrieben, dabei zeigte sich, daß er hier embryonal, ähnlich wie in allen anderen Auskleidungen von Hohlräumen, auftritt, in diesen Zellen ziemlich einfach ausgebildet ist, in den Stützzellen eine etwas andere Form aufweist, als in den Haarzellen, ferner daß er in den flachen Zellen der indifferenten

Labyrinthauskleidung, der Zellform gemäß, eine besondere Modifikation mit buchstabenähnlichen Formen aufweist. Man findet ihn später mehr minder rückgebildet, wenig auffallend in den späteren Entwicklungsperioden, im Gebiet des Limbus spiralis, in den Köpfen der Zellen des großen Wulstes, am besten in den äußeren Haarzellen erhalten, undeutlicher in den inneren Haarzellen, während ein Nachweis in den DEITERSschen Zellen und Pfeilern ausgebildeter *Tiere* (bei den Embryonen ist er auch hier deutlich zu erkennen), noch nicht möglich war (vgl. Abb. 89).

In den Maculae und Cristae sind sehr einfache Netzapparate vorhanden, im Gebiet der sezernierenden Epithelien der Stria vascularis scheint er relativ früh vollkommen zu verschwinden oder wenigstens mit den üblichen Methoden unkenntlich zu werden. Interessant ist das Verhalten der Netzapparate in den Bindegewebszellen, welche dem sich entwickelnden Schneckenkanal unmittelbar anliegen. Während in frühem Embryonalalter die durch die Linie Kern—Centrum des Netzapparates gekennzeichneten Zellachsen der Mesenchymzellen keine bestimmte Orientierung aufweisen, und das Mesenchym den Eindruck durcheinandergewürfelter Bauelemente macht, ergeben sich in späteren Stadien von der äußeren Oberfläche des epithelialen Kanals ausgehende, richtende



Kräfte, welche dazu führen, daß in allen, schließlich diesem Kanale unmittelbar anliegenden Zellen, eine Art Ausrichtung der Zellachsen erfolgt, so daß sie alle nunmehr senkrecht auf der Epithelgrenze oder, besser gesagt, radiär auf die Schneckenachse orientiert angetroffen werden. Die Darstellung der Netzapparate scheint im Labyrinthepithel, mit Ausnahme der Haarzellen, leichter durch die Silbermethoden nach CAJAL und DA FANO als durch die Osmiummethoden zu gelingen.

Die Darstellung der Netzapparate in den Ganglienzellen des Octavus erfolgt nicht so leicht, wie in anderen Ganglien. Sie umfassen hier den Kern mit zusammenhängenden Maschen. (Siehe Abb. 104.)

Alle Elemente der Papilla basilaris oder des CORTISCHEN Organs ändern ihre Dimensionen von Anfang bis zum Ende des Schneckenkanals, es kann somit jeder Radiärschnitt des CORTISCHEN Organs, bestehend aus verschiedenen geneigten, verschiedenen langen Pfeilern, verschiedenen geformten, verschiedenen langen DEITERSCHEN Zellen, und den an ihnen ausgespannten, verschiedenen langen äußeren Haarzellen mit verschiedenen langen Haaren, als ein verschieden abgestimmter Resonator mit demselben Recht aufgefaßt werden, wie man dies lange Zeit von den Fasern der Basilar membran angenommen hat. Es soll dabei betont werden, daß die verschiedene Höhe und Ausbildung der einzelnen Elemente jedes Querschnittes vielleicht an sich schon eine verschiedene Belastung und dadurch verschiedene Spannung der Fasern der Basilar membran in dem von einer Resonatorhypothese verwendeten Sinne anzunehmen gestattet.

### c) Die Basilar membran.

Die Membrana basilaris, der Hauptteil der Lamina spiralis membranacea der Autoren, hat, da sie durch ihre besondere Festigkeit auch an Leichenmaterial eine Untersuchung erlaubt, und selbst am Trockenpräparat sich noch manchmal nachweisen läßt, die Aufmerksamkeit schon früherer Untersucher besonders gefesselt, noch mehr, seitdem HELMHOLTZ, im Anschluß an die ursprünglichen von SCARPA geäußerten Gedanken, in ihren Fasern ein System von abgestimmten Resonatoren zu finden geglaubt hat. Seit damals sind äußerst zahlreiche Untersuchungen anatomischer, physikalischer, physiologischer und experimentell-pathologischer Natur angestellt worden, um über eine derartige Rolle der Basilarfasern Klarheit zu erhalten. Man unterscheidet, bei bester Konservierung, eine Schichte auf der Seite der Scala tympani, die als tympanale Belegschichte bezeichnet wird und in ihrer Dicke und cytologischen Ausbildung individuell einigermaßen variiert. Sie besteht aus den Resten jener mesenchymatischen Zellage, welche zur Fetalzeit die Scala tympani auskleidet. Die Mittellage der Membran besteht aus gerade verlaufenden, kollagenen Bindegewebsfasern, die alle untereinander annähernd gleiche Querschnitte aufweisen, während sie an Länge von der Anfangsregion der Schnecke bis zum Endpunkte der Papilla basilaris allmählich und konstant an Länge zunehmen. Sie erscheinen, durch die Wachstumsprozesse, überall im Schneckenkanal gleichmäßig ausgespannt. Ihr peripherer Ansatzpunkt liegt in den konvergierenden Fasermassen des Ligamentum spirale, die teilweise in sie übergehen, während auf der Gegenseite des Schneckenkanalquerschnittes diese Substanz direkt und unmittelbar in die dichte Grundsubstanz des Bindegewebes der Lamina spiralis ossea, am Labium tympanicum, in der Gegend jenseits der Habenula perforata, überzugehen scheint. Untereinander erscheinen diese Fasern ziemlich fest durch eine homogene Grundmasse, in die sie eingelagert sind, miteinander verbunden und diese Masse dürfte vielleicht auch die Fasern ringsum in minimaler Ausdehnung umgeben, was man gelegentlich durch Eisenhämatoxylinfärbung nachweisen kann.

Die Gebilde der Papilla basilaris, also Stützzellen und Sinneszellen, im ausgebildeten Zustande nur die ersteren, sitzen auf der vestibularen Seite einer die Fasern überlagernden homogenen Schichte auf. An der Seite der Prominentia spiralis geht ein Teil der Fasersubstanz in eine Bindegewebslage über, die der Basalmembran des Ductus cochlearis entspricht und auch als „Glashaut“ von einzelnen Autoren

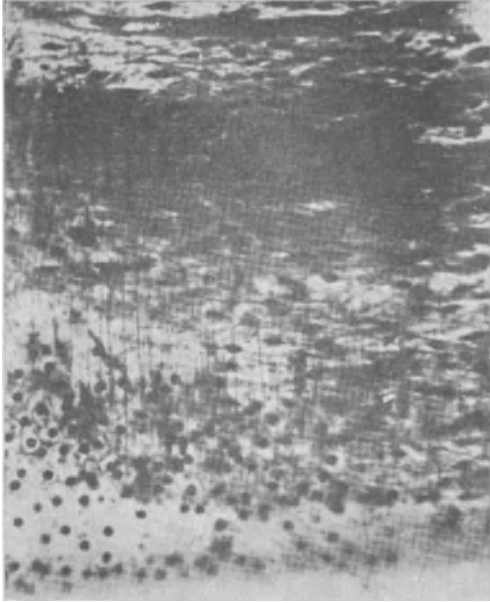


Abb. 90. Fasern der Basilar-membran des Menschen im Flachschnitt. Vergr. 345 fach.

bezeichnet wird (s. Abb. 93). Diese Lage wird bei einzelnen *Tieren* von den langgeschwänzten Wurzelepithelien (s. diese) im Sulcus spiralis externus durchbohrt. Elastisches Gewebe ist im häutigen Labyrinth von WATSUJI (1903) nachgewiesen, scheint in der Basilar-membran aber zu fehlen. (Auch an den Arterien im ganzen Gebiete des Labyrinthes scheint es sehr spärlich zu sein oder vollkommen zu fehlen.)

In der Basilar-membran unterscheiden manche Autoren ein oberflächliches, den Basen der Epithelien des CORTISCHEN Organs zunächst gelegenes, homogenes Häutchen, das unter anderen v. EBNER (1902) auch auf Isolationspräparaten dargestellt hat, darunter die eigentliche Lage der Basilarisfasern und auf der Seite der Scala tympani eine weitere, sehr dünne homogene Schichte, welcher wieder die tympanale Belegschrift aufsitzt.

Die kürzesten Basilarfasern gibt HELD (1926) mit  $104 \mu$ , die längsten mit  $504 \mu$  an. Nach HARDESTY (1915) bilden die Basilarisfasern übrigens eine Art dichte Sehne, bei der gröbere Züge durch zartere sie verbindende zusammengehalten werden.

Die Basilarisfasern sind nach HENSEN mit  $41 \mu$  am kürzesten unmittelbar am Ansatz im Caecum vestibulare und besitzen nach HELD und RETZIUS in der Basalwindung eine Länge von  $210-104 \mu$ . In der Mittelwindung messen sie  $340-336$ , in der Spitzenwindung  $360-504$ , so daß ihre Dimension sich beim Menschen um das 3-5fache vermehrt. Es ist die Frage, ob eine Schwingungsfähigkeit dieser Fasern im Sinne eines Einzelschwingens, wie manche bei der Darstellung der HELMHOLTZschen

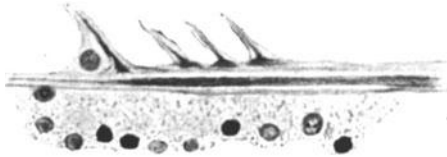


Abb. 91. Querschnitt der Basilar-membran des *Rhesus affen* samt den darauf befestigten Basen der Stützelemente. Vergr. etwa 500fach.

Theorie sich vorstellen, denkbar ist. Sie sind außerordentlich innig miteinander verbunden, was allerdings für ein lokales Schwingen regionärer Streifen der miteinander zu einer Membran durch die Kittmasse vereinigten Fasern kein Hindernis sein soll. Trotzdem erscheint es bei einzelnen *Säugern* fraglich, ob eine solche Schwingungsfähigkeit an einzelnen Örtlichkeiten in Betracht kommt, da regionenweise die tympanale Belegschrift das Schwingen hindern dürfte, andererseits bis in diese Schichte hinein manchmal Verknöcherungsprozesse

beobachtet werden. Zweifellos ist, daß die Gebilde der Papilla basilaris jede Lageveränderung und auch Schwingung von Basilarisfasern zwangsläufig mitmachen müssen.

Die Autoren unterscheiden an den Basilarisfasern, besonders auf Grund der älteren anatomischen Präparationsmethoden, eine Pars pectinata und eine Pars tecta. Als letztere ist die Region, die die Papilla basilaris trägt, aufzufassen, während der Rest als der schwingungsfähigere Anteil von den Pfeilern überbrückt ist und auch als Pars arcuata bezeichnet wird.

Während die Fasern der Zona arcuata, die von den Pfeilern überspannt wird, äußerst fein sind, sind die der Zona pectinata des äußeren Anteiles, auf welchem die DEITERSschen Zellen aufsitzen, um vieles gröber. Nach HELD stimmen sie in ihrem feineren Verhalten weder mit kollagenen noch mit elastischen Fasern vollkommen überein. Nach v. EBNER sind sie positiv doppelbrechend.

RETZIUS (1884) fand auf 1 mm 680 Fasern, so daß die ganze Basilarmembran bei einer Länge von 33,5 mm 24000 Einzelfasern beim Menschen enthalten würde.

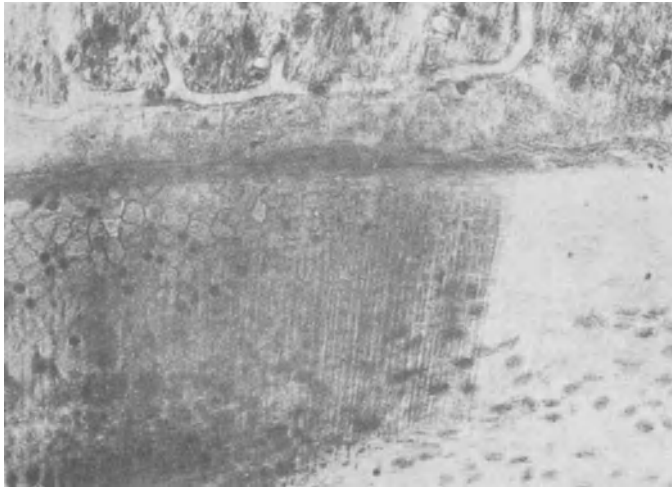


Abb. 92. Fasern der Basilarmembran des Hundes im Flachschnitt. Vergr. 258fach.  
Gefäße des Ligamentum spirale.

Die Länge der kürzesten Basilarisfasern scheint individuell einigermaßen zu variieren. (Vgl. die Tabelle 1 S. 318.)

TER KUILE (1906) hat darauf hingewiesen, daß die Zona arcuata den Vögeln fehlt und dementsprechend keine Grundeinrichtung des Gehörorgans bedeuten könne. Auch die Annahmen älterer Autoren, besonders EWALDS (1903), daß die Zona arcuata der Säuger, durch im Kopfgelenk spreizbare Pfeilerzellen, in ihrer Spannung regulierbar sei, hat an Interesse verloren, nachdem es sich herausgestellt hat, daß von einer wirklichen Gelenksverbindung der Pfeiler gar keine Rede sein kann.

Auf Grund von Abbildungen aus der Literatur und eigenen Präparaten von Hutaffe, Hund, Katze, Meerschweinchen, Ratte sowie zwei Fledermausarten und Eichhörnchen konstatiert K. W. ZIMMERMANN in Übereinstimmung mit TER KUILE, daß die inneren Pfeiler auf der Lamina spiralis ossea stehen, somit bei Bewegungen der Basilarmembran um diesen Punkt als Punctum fixum eine Winkelbewegung ausführen müssen. Es soll nun die Unterfläche der Membrana tectoria durch die darin verlaufenden Fibrillen, die mit dem Radius der Rand-

krümmung der Membran einen Winkel von  $45^\circ$  bilden, mit feinen, durch minimale Furchen getrennten Rillen versehen sein, und so müssen die Hörhaare, wenn sie in einer Radiärbewegung an der Unterfläche der Tectoria hin und her gleiten, durch das Gleiten über diese Rillen mechanisch erregt werden. Die Basilarmembran bei der *Fledermaus* ist am Anfang der untersten Windung  $104$ , in der Mitte  $126$ , in der Mitte der mittleren Windung  $158 \mu$  breit, um sich dann noch weiter zu verbreitern. Auf dem Radiärschnitt ist sie oben glatt begrenzt, während nach unten zu zwei ungleich breite, auf dem Querschnitt als Höcker erscheinende, spiralig ununterbrochen verlaufende Verdickungen, also durch Rinnen voneinander getrennte Leisten vorhanden sind. An den dünnsten Stellen, an der Kante des Ligamentum spirale, ist die Basilarmembran  $2,5 \mu$ , unter der Basis der äußeren Pfeiler  $1,7 \mu$  dick, während dazwischen eine Verdickung der Leiste  $14 \mu$  in die Scala tympani hinein vorragt, die nächste Verdickung je eine  $13$  und  $8,5 \mu$  hohe sekundäre Leiste aufweist. Daraus wird geschlossen, daß bei Schwingungen

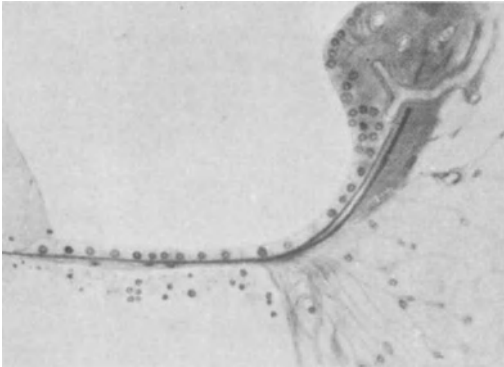


Abb. 93. Mensch. Äußere Verankerung von Fasern der Basilarmembran in der Gegend der Prominentia spiralis. Verbindungen des Vas prominens. Vergr. etwa 250 fach.

die Basilarmembran nicht einen Kreisbogen, sondern einen Winkel bilden muß, auf dessen maximalster Exkursionsstelle gerade der Fuß des peripheren Pfeilers steht. Die starke Verdickung des Saitenlagers dürfte ein schwierigeres Ansprechen der Saiten bedingen, wodurch vielleicht der Umstand zu erklären ist, daß die Tonempfindlichkeit mit steigender Schwingungsfrequenz rasch sinkt, oder umgekehrt, bei der Abnahme derselben zunimmt, da gegen die Schneckenspitze zu die Wülste abnehmen, und in der

Oberwindung die Basilarmembran keine mehr aufweist, sondern eine minimal dünne Membran bildet, deren größte Schwingungsexkursion nicht mehr unter den Füßen der peripheren Pfeiler, sondern weiter peripher liegt.

Ich sah bei *Vesperugo noctula* dasselbe.

Prinzipiell ähnliches, wenn auch in Einzelheiten verschiedenes Verhalten der Basilarmembran habe ich bei den *Insectivoren*, besonders beim *Igel* (KOLMER 1913), beschrieben und abgebildet.

Die Fasern, aus welchen die Basilarmembran sich aufbaut, lassen eigentlich an ihren beiden Anheftungsstellen nicht irgendeine Begrenzung erkennen, sondern gehen nach außen wie nach innen unmerklich in das übrige Bindegewebsgerüst des Ductus cochlearis über, d. h. auf der Innenseite, unter dem Limbus spiralis, in den Rand der Lamina spiralis ossea, auf der Außenseite, unter dem Epithel der Eminentia spiralis, in das Gewebe des Ligamentum spirale.

Aus dem Fasergeflecht hier treten einzelne Fäserchen hervor, die sich im Gebiete der Eminentia spiralis eine Strecke weit zwischen die niedrigen Epithelzellen einschieben.

HELD legt besonderen Wert auf die nach aufwärts verlaufenden Schichten der Basilarisfasern, die dicht unter dem Epithel verlaufen, er meint, daß dieser subepitheliale Anheftungstreifen der Membrana basilaris, dessen vestibularwärts offene Konkavität oft einer gleichsinnigen Einbiegung der REISSNERSCHEN Membran entspricht, als eine mechanisch wirksame Einrichtung aufgefaßt werden

soll. Besonders da die Ausbreitung der Schallwellen von der Steigbügelplatte her auf dem Wege der Flüssigkeit der Scala vestibuli auf die Endolymphe des Ductus cochlearis übergreift, um sich erst in der Scala tympani auszugleichen. (Abb. 93.)

Die tympanale Belegschichte, die im Beginn der Basalwindung und bei manchen *Tieren* äußerst zart, von der Dünne eines Endothels, ja fast kaum nachweisbar sein kann, findet sich bei *Tieren*, aber auch beim Menschen, in den mittleren und oberen Windungen, manchmal so mächtig ausgebildet, daß ihr Volumen auf dem Querschnitt fast dem der Papilla basilaris gleichkommen kann, was für die Schwingungsfähigkeit des ganzen Komplexes nicht gleichgültig sein kann.

Die tympanale Belegschichte besteht aus faserig verlängerten Bindegewebszellen, die in verschiedener Mächtigkeit bei der Rückbildung der ursprünglich mesenchymatischen Ausfüllung der Scala tympani zurückbleiben. Die Zellen mit ihren länglichen Kernen verlaufen vereinzelt radiär, den Basilarisfasern parallel gelagert, zumeist aber in spiraliger Richtung senkrecht auf die Basilarisfasern orientiert und werden somit auf Radiärschnitten der Schnecke im Querschnitt getroffen.

Untersucht man zahlreiche menschliche Schnecken, so sieht man, daß bei manchen die tympanale Belegschichte durchwegs sehr zart entwickelt ist, bei anderen streckenweise, wieder bei anderen in allen Windungsanteilen verhältnismäßig stark hervortritt. Vom Standpunkt der HELMHOLTZschen Resonanztheorie und ihrer Modifikationen könnten wir diese Varianten etwa in folgender Weise deuten: Prädisposition zu sehr feinem Hören (bei Verdünnung der tympanalen Belegschicht), zu geringem musikalischen Unterscheidungsvermögen (bei starkem Erhaltenbleiben derselben in der Embryonalentwicklung). Diese Verhältnisse könnten auch regionär verschieden entwickelt sein.

Die am proximalen Ende des Ductus cochlearis gelegenen Teile der Membrana basilaris können bei vielen *Tieren* wohl überhaupt nicht als schwingungsfähig angesehen werden, da hier, wie ich beim *Igel* und beim *Tümmler* beispielsweise beobachten konnte, eine teilweise Verknöcherung des Bindegewebes des Ligamentum spirale beobachtet wird, auch die gegenüberliegende Ansatzstelle, ja manchmal die ganze Basalmembran, von einem dünnen Knochenplättchen gestützt sein kann.

HELD stellte mit KLEINKNECHT (1925) über die Rolle der Basilarmembran Versuche an, indem sie mit einer feinen Bohrmaschine ein 100  $\mu$  breites Loch beim *Meerschweinchen* nach Eröffnung der Paukenhöhle genau über dem Ansatz der Basilarmembran durch die Knochenkapsel hindurchbohrten, so daß dadurch ein schmaler Streifen der Zona pectinata entspannt sein mußte, was sich bewerkstelligen ließ, ohne daß Blut oder Endolymphe ausfloß. Es ergab sich, ohne daß am CORTischen Organ nachweisbare Veränderungen eintraten, eine durch Prüfung des PREYERSchen Ohrreflexes nachweisbare, minimale Lücke in der Tonreihe, die zwei nebeneinanderliegende Töne umfaßte. Nach einiger Zeit verschwand diese Tonlücke infolge von Regenerationsprozessen, konnte durch Sondierung des alten Loches wieder herbeigeführt werden, während durch Bohrung eines zweiten entsprechenden Loches höhere oder tiefer gelegene Tonlücken erzielt werden konnten. Die Autoren schließen daraus, daß die Basilarmembran nicht nur der Angriffsort der Schallwellen ist, sondern auch eine Resonanz besitzt, wie sie am einfachsten in der HELMHOLTZschen Resonatorentheorie zum Ausdruck kommt.

## d) Die Membrana tectoria.

Die Membrana tectoria ist ein Gebilde, das durch seinen Aufbau und den wahrscheinlich großen Wassergehalt äußerst leicht durch alle präparatorischen Maßnahmen, die ihre Beobachtung ermöglichen, verändert wird. Im frischen Zustande stellt sie ein gallertartiges Band dar, das genügende Festigkeit besitzt, um unter der binokulären Lupe in toto aus dem Schneckenkanal sich isolieren zu lassen, wie es HARDESTY (1915) beim *Schwein* gelungen ist. Der Querschnitt ist bei allen *Säugetieren* annähernd übereinstimmend, plankonvex, der Mensch und die *Primaten* zeigen eine nur wenig gewölbte, fast plane, dem CORTISCHEN Organ zugewendete, basale Fläche und eine stark gewölbte, über dem CORTISCHEN Organ und dem Sulcus spiralis internus gelegene Konvexität. Diese geht in einen scharfen Rand an der freien Lippe der Tectoria über, während die Krümmung auf der Seite des Limbus spiralis allmählich zur basalen Fläche sich abdacht, um einen ganz dünnen Abschnitt der Membran zu begrenzen, welcher im voll ausgebildeten Organ auf den Zellen des Limbus spiralis befestigt ist. Die Substanz der Membran besteht aus einem Faserwerk, dessen Fasern in unregelmäßigen, in einzelnen Abschnitten annähernd parallel verlaufenden Zügen vom Limbus

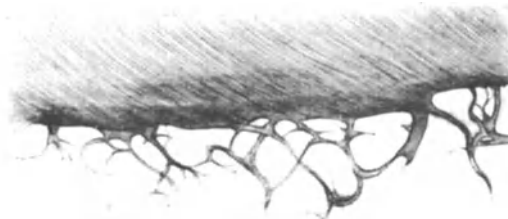


Abb. 94. Randfasernetz der Membrana tectoria eines Erwachsenen. Aus einem Flachschnitt parallel zur Oberfläche des CORTISCHEN Organs. Vergr. 480 fach.

in gekrümmten Trajektorien zum freien Rande ziehen. Zwischen diesen Fasern erscheint eine homogene gallertige Grundmasse eingelagert. Die freie, von dem CORTISCHEN Organ abgewendete Oberfläche erscheint durch eine Grenzschicht abgeschlossen, in welche stärkere Fasern eingelagert erscheinen, welche Farbstoffe, besonders nach Beizung, stärker als die

übrigen Fasern festhalten. Diese Fasern, leicht schräg auf die Querachse der Membran orientiert, sind untereinander durch bogenförmige Verbindungen und Brücken vereinigt, das Ganze wurde von den Autoren als Randfadenmembran bezeichnet. Das freie Ende der CORTISCHEN Membran über der Papilla basilaris, etwa in der Gegend der HENSENSCHEN Stützzellen gelegen, trägt ein grobes Maschenwerk aus cuticularer Substanz, welches mit den Fäden der Randfasermembran kontinuierlich zusammenhängt, das sogenannte Randfasernetz, das nur bei sehr guter Konservierung deutlich wahrgenommen wird und dann flächenhaft über der Papilla basilaris zu schweben scheint, bei den häufigen Deformierungen der Membran aber, zumeist auf die konvexe Oberseite derselben zurückgeschlagen, aufgerollt und wie angeklebt gefunden wird. Abb. 80.

Es besteht, seitdem die Einzelheiten des Aufbaues des CORTISCHEN Organs einigermaßen bekannt geworden sind, ein großer Zwiespalt unter den Autoren über die Herkunft, die Zusammensetzung und die Lage der Membrana tectoria, besonders aber über ihre theoretisch vielfach erörterten Beziehungen zu den oberflächlichen Gebilden der Papilla basilaris.

Diese Beziehungen haben eine große Bedeutung für die Theorie der Schallwahrnehmung und es sind deshalb ihre Einzelheiten von besonderem Interesse. Die vergleichend anatomische Betrachtung lehrt, daß bei den *Reptilien* und *Vögeln* das cuticulare, der Membrana tectoria der *Säuger* homologe Gebilde durch sehr zahlreiche feinste Substanzbrücken mit der Oberfläche der Membrana reticularis der Papilla basilaris anscheinend dauernd fest verbunden ist

und zwar, wie HELD, dessen Befunde ich voll bestätigen konnte, zuerst ausgeführt hat, hängen diese Fäserchen an dem bei diesen *Tieren* winzigen oberflächlichen Plättchen der Stützelemente. Da nun gelegentlich bei den *Säugetieren* ebenfalls ein Zusammenhang der Tectoria mit der Oberfläche des CORTISCHEN Organs gefunden wird, haben manche Autoren den Standpunkt vertreten, daß dies das physiologische Verhältnis darstelle. Diese Lagebeziehung wird häufig bei schlechter Fixierung des Labyrinths angetroffen. Bei guter Erhaltung des CORTISCHEN Organs ist sie aber viel seltener zu beobachten, als eine Lage der Membrana tectoria, bei welcher sie abgehoben, in einiger Entfernung von der Oberfläche der Membrana reticularis zu schweben scheint, wobei nicht selten ihr Randteil besonders stark von dieser Oberfläche entfernt erscheint, ja manchmal

bogenförmig gegen die REISSNERSCHE Membran zurückgeschlagen gefunden wird. Von physiologischer Seite (KREIDL und YANASE 1907) wurde diese Loslösung als die richtige Stellung der Membran angesehen, und da letztere Autoren diese Stellung der Membran in der postembryonalen Entwicklung der Ratte am 14. Tage vorfanden, an dem eben zuerst an diesem *Tier* Reaktion auf Schall beobachtbar ist, während in der Periode vor der Schallreaktion die Membran mit dem CORTISCHEN Organ verbunden gefunden wurde, gaben sie der Vermutung Ausdruck, daß erst die Loslösung der Deckmembran das CORTISCHE Organ zur Analyse des Schalles befähige. Ausgedehnte Erfahrung an den verschiedensten *Wirbeltieren* und auch am Menschen haben mir dagegen folgendes ergeben: Je sorgfältiger die Konservierung und Präparation des Labyrinths vorgenommen wird, be-

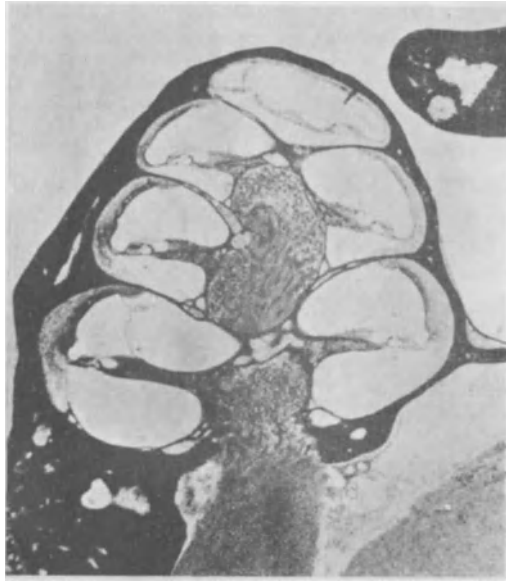


Abb. 95. Radiärschnitt durch die Schnecke eines *Ziesels*, die Membrana tectoria dem CORTISCHEN Organ in allen Windungen anliegend. Vergr. 26fach. Fixation: Durchspülung mit HELDSCHER Flüssigkeit nach Vorspülung mit Ringer + Novirudin.

sonders durch Konservierung vermittelt Injektion der Fixationsflüssigkeit in die Blutbahn des überlebenden *Tieres*, um so häufiger sieht man in mehreren oder in allen Windungsquerschnitten die Tectoria so gelagert, daß ihre untere Fläche die gestreckten Hörhaare der äußeren Haarzellen eben berührt, ohne diese zu verbiegen, eine Lagebeziehung, welche eine Erregung der Haarzellen durch das Anschlagen ihrer Haare an die Unterseite der Tectoria, oder ein leichtes Gleiten an deren unterer Fläche als physiologischen Reiz anzunehmen, nahelegt.

Bei dieser Lage der Tectoria scheinen nun gelegentlich auch bei guter Konservierung Zusammenhänge zwischen den Haaren und den Fasergebilden der Tectoria zu bestehen, welche Bilder schon vor mehreren Jahrzehnten AYERS (1891) veranlaßt haben, eine Darstellung der Tectoria zu geben, als ob sie aus verklebten Cilien der Zellen der Papilla basilaris bestünde. Erst in jüngster Zeit wurde diese längst verlassene Ansicht in modifizierter Form von WITTMACK (1926) wieder aufgegriffen, der ein direktes Umbiegen von Haaren in die Substanz der basalen

Faserlagen der Membrana tectoria beschrieb. Seinen Angaben ist bereits von HELD (d 1924) entgegengetreten worden.

WITTMACK (1926) behauptet, daß besonders bei der *Katze* ein kontinuierlicher Übergang der Sinneshaare in die Basalschicht der Membrana tectoria „in ein dort gelegenes Fasernetz“ mit Hell- und Dunkelfeldbeleuchtung sich feststellen lasse. Die bisherige Darstellung spitzer Haare beruhe auf lokalen Färbungsbedingungen. Auch der Raum zwischen der CORTISCHEN Membran und der Oberfläche der Papilla basilaris wird als gegen den Liquor labyrinthi abgeschlossen betrachtet, indem Verf. annimmt (gesehen hat er es nicht), daß die Oberflächenschichte der Tectoria sich als kontinuierliches Häutchen auf die HENSENSCHEN Zellen fortsetzte. Er nimmt an, daß dieser Raum durch die von Sinneshaaren gebildete hufeisenförmige Rinne mit Flüssigkeit versehen werde. Die Schrumpfungsvorgänge an den Haarzellen bei Fixation suchte er wie an den Vorhofsendstellen dadurch zu erklären, daß aus der CORTISCHEN Membran durch die Oberflächenschichte der Membrana reticularis Flüssigkeit zwischen Stütz- und Haarzellen in den NUELSENEN Raum hineingepreßt werde. Die ganze Darstellung dient Verf. für die Schlußfolgerung, daß der Sinneszellenapparat des CORTISCHEN Organs ebenso wie der Maculae und Cristae einem bestimmten „Tonus“ unterstehen muß. Verf. versteht darunter den Turgescenzgrad; der Ausdruck Tonus als „Labyrinthtonus“ (vom Labyrinth auf die Muskeln ausgeübte tonische Innervation, von EWALD 1892 eingeführt) hat bisher etwas ganz anderes bezeichnet, was zu Verwechslungen Anlaß geben kann. Man vergleiche den embryonalen Abschnitt und KOLMER 1926.

Es kann natürlich keine Rede davon sein, daß die Substanz der Haare, die sich durch Beizhämatoxyline intensiv blauschwarz färben läßt, wobei wir gleichzeitig mit sauren Farbstoffen die Fasern der Tectoria in einem anderen Farbton darstellen, Kontinuitätsbeziehungen zur Substanz der Tectoria besitzt. Allerdings findet man auch an gut konservierten Präparaten gelegentlich, wenn auch selten, lokale Anheftungen, die aber durch eine Zwischensubstanz bedingt sind. Solche fädige Verbindungen können, bei etwas schlechterer Fixation oder beginnenden postmortalen Veränderungen, dadurch entstehen, daß an der Oberfläche des CORTISCHEN Organs, wie an allen so labilen Sinnesepithelien, nicht präformierte Protoplasmotropfen austreten und bei der Gerinnung durch die Fixationsflüssigkeit zu einem Faden zwischen den Haaren und der Tectoria ausgezogen werden. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß winzige, faserige Niederschläge gelegentlich einmal als Gerinnungsprodukte der Endolymphflüssigkeit auftreten. Eine Reihe der hierhergehörigen Gebilde dürfte aber auf dem abnormen Erhaltenbleiben von Verbindungen zwischen der Tectoria und der Oberfläche des CORTISCHEN Organes beruhen, die normalerweise in der Embryogenese vorhanden sind und eine vorzügliche Darstellung beim *Kaninchen* von HELD gefunden haben. Diese Verbindungen lösen sich normalerweise beim Menschen schon im Lauf der beiden letzten Fetalmonate, bei der *Katze* innerhalb der ersten Woche des extrauterinen Lebens, bei *Kaninchen* und *Hund* etwa in der gleichen Periode, und zwar spielt sich dieser Lösungsvorgang, sowie die Differenzierung der Elemente des CORTISCHEN Organes überhaupt, ganz kontinuierlich, vom Caecum vestibulare angefangen zum Caecum cupulare fortschreitend, ab. Ganz selten werden solche, offenbar embryonale Verklebungsreste, die dann zu den inneren Haarzellen ziehen, auch in der Gegend des HENSENSCHEN Streifens gefunden (ich bildete einen 1910 ab, Befund am Hinggerichteten), das sind aber sicher embryonale Reste ohne funktionelle Bedeutung.

Das aufgelagerte Netzwerk der Randfasermembran läßt sich als eine eigene abgegrenzte Schicht feiner Fasern darstellen, die der eigentlichen Substanz der Membrana tectoria nur aufliegt. Sie wird wahrscheinlich zuerst von den Zellen des großen und kleinen Wulstes abgeschieden und ihre Fasern verdicken sich später durch Wachstumsprozesse, etwa im Sinne des Wachstums der Metaplasmen oder bloß durch Wasseraufnahme. Am deutlichsten tritt dieses Netzwerk in der Basalwindung hervor und wird bei starker Chromierung deutlich färbbar. Auch an der Unterseite der Membran beobachtet man gelegentlich einzelne Fäden;



konstant ist der HENSENSCHE Streifen, der auf dem Querschnitt etwas vorragt, sich dunkler färbt und selbst wieder etwas konkav ist.

HELD (1926) unterscheidet an der Tectoria eine Deckhaut mit Decknetz, eine Zwischenschichte, eine fibrilläre Hauptschichte, eine homogene Grundschichte und eine untere Grenzschichte, welche letztere durch eine Kittsubstanz mit den Köpfen der Epithelien des Labium vestibulare verbunden erscheint.

Diese Kittsubstanz tritt an ungefärbten Präparaten oft deutlicher hervor, als an gefärbten, am menschlichen Material, bei langer Einwirkung chromsäurehaltiger Lösungen, erscheint sie auffallend lichtbrechend kolloidartig. Manchmal erstrecken sich kleine Fortsätze dieser Substanz zwischen die Köpfe der Zellen des Limbus, was möglicherweise durch postmortale Veränderungen zustande kommt. Das Vorhandensein dieser Kittsubstanz in der ganzen Ausdehnung des Zusammenhanges der Tectoria mit dem Limbus spiralis spricht außerordentlich gegen die Vorstellung WITTMACKS (o 1926), daß die Tectoria einen Turgor besäße, der von den Limbusgefäßen aus verändert werden könne. Denn die hierzu erforderliche Diffusion durch eine Kittsubstanz hindurch wäre eine ganz ungewohnte Vorstellung.

Der Ansicht HELDS, daß die Membrana tectoria keine eigentliche Cuticularbildung genannt werden kann, muß man beipflichten, da sie keine homogene Ausscheidung, sondern, vom Beginn an, eine Summe von Fibrillen darstellt. Speziell beim Menschen sah ich ganz deutlich die erste Abscheidung ihrer Substanz, die zugleich der obersten Lage beim Erwachsenen entspricht, aus Fasern bestehen, welche zur Längsrichtung des Ductus cochlearis und untereinander annähernd parallel verlaufen. Ich fand die Membran, wie HELD, aus dem großen Wulst entstehen, in späteren Embryonalstadien beim Menschen, bis 75 mm, unmittelbar bis an den Punkt heranreichen, wo sich das Epithel des Ductus cochlearis durch Verdünnung zur REISSNERSCHEN Membran umbildet. Die später gebildeten Fibrillen, die die Hauptmasse der Tectoria bilden, verlaufen fast senkrecht auf die Richtung der erstgebildeten.

Dafür, daß die Tectoria in der Embryonalzeit oder später, über den später höchsten Punkt der Papilla basilaris hinausreicht, haben die mit modernen Methoden ausgeführten Untersuchungen auch bezüglich des Randfasernetzes keinerlei Anhaltspunkt mehr geliefert. Beim *Schwein* allerdings scheint im Gegensatz zu anderen *Säugetern*, wie es schon PRENTISS und HARDESTY darstellen, in der Entwicklung der oberen Windungen abweichende Verhältnisse zu bestehen, indem sich hier in der Spitzenwindung die Tectoria embryonal auffallend über den kleinen Wulst vorwölbt.

Wie das CORTISCHE Organ, so erfährt auch die Membrana tectoria, gleichzeitig mit den anderen Teilen, eine Veränderung in ihrer Breite und wie die Konstanz der Querschnittsbilder bei vielen Individuen lehrt, auch in ihrer Form. Fast niemals wird die Membrana tectoria vollkommen unverändert konserviert, da postmortale Veränderungen, Fixation, Entkalkung, am meisten wohl wasserentziehende Einbettungsmedien die Form dieses, aus feinsten Fasern und dazwischenliegender Gallerte zusammengesetzten Gebildes verändern.

Es lassen sich aber manche Einzelheiten bezüglich der Tectoria und des CORTISCHEN Organs mit Hilfe der in neuerer Zeit von HERINGA und BERGE (*Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie* 1924) bzw. ADRIAN angegebenen Gelatinegefrierschnittmethode besser erkennen.

Das Randfadennetz, das übrigens bei verschiedenen *Tierarten* und auch individuell recht ungleich deutlich hervortritt, zeigt mit seinen Elementen einen von der Faserrichtung der Grundsubstanz der Tectoria zumeist recht abweichenden Verlauf (LOEWENBERG 1864, KOLMER c, e, f, g 1907—1921, HELD 1926). Es

tritt auch, bei Färbung mit Beizfarbstoffen, manchmal deutlicher hervor. Auf der basalen Seite gelingt es nicht, eine entsprechende isolierte Faserschicht nachzuweisen.

HARDESTY gelang es beim *Schwein*, die Membrana tectoria in der ganzen Länge des CORTISCHEN Organs, das annähernd vier Windungen besitzt, in toto zu isolieren. Er fand sie hier 25,5 mm lang. Sie ist an der Schneckenspitze dreimal so breit und fünfmal so dick als im untersten Basalteil und ihre Dimensionen nehmen gleichmäßig ab, beide Enden sind blind. Ihr spezifisches Gewicht ist um ein geringes höher als das der Endolympe, in der sie schwebt. Sie besitzt einen geringen Grad von Elastizität, der eben dazu genügt, daß der dickere Anteil, wenn er isoliert wird, sich wieder in die normalen Windungen legt, besonders tritt ihre Elastizität beim Zug in der Längsrichtung hervor. Gegen Zug in der Richtung quer zu ihrer Längsachse zeigt sie große Elastizität. Sie besteht aus einer ungeheuren Anzahl feinsten Fasern von ungleicher Länge, die in eine gelatineartige Substanz eingebettet sind, die ausgesprochen klebrig ist. Diese Fasern ziehen, im allgemeinen, in der Querrichtung mit einer Neigung aus der Radiärriichtung gegen die Spitze hin, wobei diese Neigung an der oberen Fläche größer ist, als an der unteren. Infolge ihres Verlaufs und der Krümmungen in der Membran beteiligen sich viele dieser Fasern am Zustandekommen der oberen und unteren faserigen Grenzflächen. HARDESTY meint aus dem Studium der Membran während der Entwicklung und im voll ausgebildeten Zustand schließen zu können, daß die Fasern nicht durch die ganze Querrichtung der Membran sich erstrecken und sie niemals an beiden Enden befestigt sind, viele überhaupt nicht die Oberfläche erreichen. Den HENSENSCHEN Streifen faßt HARDESTY (l. c.) als ein Gebilde auf, welches durch Überkreuzung der Faserenden an der unteren Fläche, während der letzten Wachstumsvorgänge der Membran, zustande kommt. HARDESTY beschreibt eine außerordentlich zarte, nur selten für sich darstellbare akzessorische Membran, an der unteren Oberfläche der Tectoria, die etwas außerhalb des HENSENSCHEN Streifens beginnt und sich nur über den äußeren Reihen der Haarzellen findet. Diese Membran, die kein anderer Untersucher außer HARDESTY gesehen hat, konnte ich weder beim Menschen noch bei den zahlreichen *Säugetieren*, die ich untersuchte, jemals beobachten.

Die Basalarmembran hat HARDESTY an Flachschnitten mit Bindegewebsfärbungen untersucht und erklärt sie für eine dünne Sehne, die aus Faserbündeln besteht, die untereinander durch schräge Fasern plexusartig verbunden sind. Diese Fasern, meint er, sind ebenso wie die auf ihnen stehenden Pfeiler, besonders die äußeren, so enge miteinander verbunden, daß ein isoliertes Schwingen vollkommen unmöglich erscheint, weshalb er in der Tectoria eine schwingende Membran, von großer Wichtigkeit bei der Entstehung der Tonempfindungen, sieht.

SIEBENMANN (d 1898, e 1900) war der erste, der in der Tectoria ein Gebilde, das durch Tonschwingungen in Bewegung versetzt wird, erblickte, auch KISHI (c 1907) und SHAMBOUGH (1911), beide unter dem Eindruck stehend, daß die Basilarfasern nicht als Resonatoren funktionieren könnten, haben ähnliche Meinungen ausgesprochen.

### 3. Die Stria vascularis.

Die Stria vascularis ist ein Wandabschnitt des Ductus cochlearis, welcher einen etwas komplizierten Bau aufweist. Hier finden wir Epithelien, welche als niedrige Cylinderepithelzellen zu bezeichnen sind und deren Struktur auf sekretorische Vorgänge hinweist, besonders durch die Entwicklung einer basalen Streifung des Protoplasmas, die durch reihenförmig gestellte Plastokonten hervorgerufen

wird. Eigenartig ist auch das Verhalten der Blutgefäße zu diesem Epithel, welche, schon in relativ früher Embryonalperiode von einer ganz geringen Menge von Bindegewebe umgeben, zwischen die Epithelzellen hinein Capillarsprossen treiben.

Bei der weiteren Ausbildung des Epithels werden dann scheinbar nur diese Capillarschlingen ohne Bindegewebe vom Epithel umschlossen. Gelegentlich fand ich beim Menschen, besonders in der Spitzenwindung selbst, kleinste Venen von Epithel umschlossen (vgl. KATZ 1921, HANN 1906, LEIMGRUBER 1903, KOLMER 1921).

Daß Epithelzellen in dieser Region in das darunter liegende Bindegewebe verlagert würden, wie manche der älteren Autoren vermutet haben, ist heute kaum mehr anzunehmen. Bei gut fixierten menschlichen Embryonen des fünften



Abb. 96. Stria vascularis des Hingerichteten mit Capillaren innerhalb des Epithels im Längs- und Querschnitt. Parallele Streifung der oberflächlichen Epithelien. FLEMMINGsche Flüssigkeit. Vergr. 462fach.



Abb. 97. Schichtenbildung bei der Genese des Epithels der Stria vascularis des 5 monatigen Fetus. Die basale, gewöhnlich als „netzförmig“ bezeichnete Zellschicht enthält große, mittels Carmin nach BEST rotgefärbte Glykogenschollen, die bei der Weiterentwicklung verschwinden. Vergr. 235fach.

Monats beobachtet man, daß vorübergehend das Epithel mehrreihig, wenn nicht mehrschichtig wird und nur die oberflächlichen Zellagen ein dichtes Cytoplasma besitzen, das die Farbstoffe stark festhält, während die tieferen dem Bindegewebe gegenüberliegenden Zellagen große, den Kern fast allseitig umschließende, mit Flüssigkeit gefüllte Vakuolen aufweisen, in denen die spezifischen Reaktionen große Glykogenschollen nachzuweisen erlauben. Die Konsolidierung des Epithels zu jenem Zustand, welchen wir beim Neugeborenen antreffen, geht offenbar mit einer Resorption dieser großen Vakuolen und des darin enthaltenen Glykogens so vor sich, daß wir, da bekanntlich alle Vorgänge der Entwicklung in der Schneckenbasis den oberen Windungen vorseilen, auch diesen Entwicklungsprozeß in der Weise beobachten können, daß die basalen Anteile der Stria zu einer Zeit ihr Glykogen verlieren, wo in den oberen Windungen, gegen die Spitze, immer noch reichlich Glykogen gefunden wird.

Gegen den Ansatz der Membrana basilaris zu sehen wir das an die Stria unmittelbar anstoßende Epithel in einer ganz flachen Lage einschichtig entwickelt und das Bindegewebe, an dieser Stelle reichlich Capillaren führend, sich wulstartig vorbuchtet (*Prominentia spiralis*).

Behandelt man überlebend frisches Gewebe der Stria nach der Methode von NASSONOW, so kann man, wenigstens bei *Affen*, in der äußersten Zelllage eine intensive Schwärzung rundlicher oder keilförmiger Zellanteile bemerken, während die inneren Partien hellgrau erscheinen und im Cytoplasma neben Plastokonten zahlreiche Pigmentkörnchen sich finden. Netzapparate wurden nicht dargestellt, sie scheinen auffallenderweise speziell hier schon in früher Embryonalperiode zu verschwinden.

In höherem Maße, als dies VAN DER STRICHT (g) vom Limbus spiralis annimmt, können die Stria und die Eminentia spiralis, infolge wechselnder Füllung ihrer Gefäße, in gewissen Grenzen vielleicht ihre Lage ändern, wodurch Form und Volum der Ductus cochlearis beeinflußt werden muß.

ALEXANDER (1901) hat in der Stria festgestellt, daß bei den einzelnen menschlichen Individuen und den *Tieren* oft erhebliche Mengen von Pigmentzellen im Bindegewebe sich finden. Ich fand Pigment auch in den Epithelien. Die physiologische Rolle dieses schon bei jungen *Tieren* vorhandenen Pigments ist aber keineswegs geklärt.

Bei vielen menschlichen Individuen finden wir auch in den Epithelzellen der Stria ansehnliche Mengen brauner Pigmentkörnchen.

Die Stria gilt im allgemeinen als Stätte der Absonderung bzw. Erneuerung der Endolymph des Ductus cochlearis. Auch bei bester Fixation sieht man zuweilen Bilder an der Oberfläche der Striaepithelien, die an blasenförmige Sekretion erinnern. Es ist nicht recht zu entscheiden, ob es sich dabei nur um die Erneuerung der schon embryonal entstandenen Endolymph handelt, oder ob nur gewisse lebenswichtige Bestandteile für die Zellen des Ductus cochlearis hier gebildet werden (über diese Rolle könnte man vielleicht etwas gelegentlich regionärer Thromben der Striaefäße erschließen, die aber wohl kaum jemals isoliert zur Beobachtung kommen dürften). Hier sei erwähnt, daß nach VAN LENNEP (1910) die Rückbildungs- und Degenerationsvorgänge, die sich in der post-embryonalen Entwicklung des ursprünglich normal angelegten CORTISCHEN Organs der *Tanzmäuse* finden, durch Rückbildungsprozesse der Stria vascularis und ihrer Gefäße eingeleitet werden. Jedenfalls läßt die außerordentlich innige Beziehung der Capillaren zu den Epithelzellen und auch deren Protoplasmastruktur an sekretorische Funktion denken. Wenn man bedenkt, daß das CORTISCHE Organ, abgesehen von dem offenbar venösen Vas spirale, keine nahegelegenen und keine eigenen Blutgefäße besitzt, und daß die Sinneszellen, in denen wir in Analogie mit anderen Sinnesorganen den Ort eines regen Stoffwechsels vermuten dürfen, innerhalb des NUELSENEN Raums ausgespannt liegen, dieser letztere sich in dem allseits abgeschlossenen Canalis cochlearis befindet, welcher selbst wieder von den Flüssigkeitshohlräumen beider Scalen umgeben ist, so werden wir darauf hingewiesen, daß die Ernährung, vielleicht teilweise auch die Atmung, am wahrscheinlichsten auf dem Wege der Stria besorgt werden kann. Die übrigen Gefäße der Schnecke und die wenigen des Limbus, die innerhalb des Ductus cochlearis gelegen sind, erscheinen dafür wenig günstig angeordnet, die erwähnte komplizierte Einschachtelung der Sinneszellen in das innerste von drei Hohlraumssystemen legt den Gedanken nahe, daß dadurch die Sinneselemente von zeitweiligen chemischen Veränderungen des Blutes und der gesamten Körpersäfte möglichst unabhängig gehalten werden sollen, ebenso wie von nicht akustischen Erschütterungen. Andererseits haben besonders die äußeren Haar-

zellen dadurch, daß sie fast von allen Seiten von Flüssigkeit umspült sind, in ungewöhnlichem Grade Gelegenheit, mit dieser Flüssigkeit in regen Stoffaustausch zu treten und vielleicht beruht auf dieser Einrichtung der Sinneszellen das, gegenüber anderen Sinnesorganen, auffällige Fehlen von Nachwirkungen von Reizen (von Ermüdung an der Peripherie) im Gehörorgan und die Tatsache, daß Summationen von Gehörsreizen, wenn vorhanden, wohl nur in den Centren sich abspielen dürften.

Die Endstellen der Vorhofsapparate erscheinen diesbezüglich weit weniger günstig gestellt und es ist physiologisch bei ihnen das Moment der Reizsummationen seit BREUER (1903) öfters in den Vordergrund gestellt worden, wenn auch hier, an der Peripherie, der Summationseffekt vielleicht ein nur geringer ist und sich vorwiegend im Centrum abspielen dürfte (ABELS 1917).

Der Sulcus spiralis internus ist jener Raum, welcher den Übergang zwischen dem Hörzahn und der axialwärts gerichteten schrägen Abdachung des CORTISCHEN Organs bildet. Er ist beim Menschen in der Basalwindung mit etwa vier Reihen ziemlich flacher Epithelien ausgekleidet, während in der mittleren Windung bis zu sieben, in den obersten Windungen noch mehr Zellreihen gefunden werden. Die Kerne derselben sind oval und werden bis zu  $7\mu$  lang, die Zellenflächen sind unregelmäßige Polygone. An dieses Epithel schließen sich jene Zellen an, welche als Stützelemente der inneren Haarzelle fungieren und welche über sie dachziegelförmig gelagert sind, so daß ihr cuticularer Rand die Abschlußplatte der Haarzelle selbst erreicht. Diese Zellen sind gegen Veränderungen etwas widerstandsfähiger, während die unmittelbar auf sie folgenden Zellreihen, die in nicht ganz regelmäßiger Weise zwischen die Reihen der inneren Haarzellen eingeschoben sind, ein außerordentlich variierendes Bild darbieten, da ihre Konservierung, offenbar wegen des ganz besonders hohen Wassergehalts, die größten Schwierigkeiten macht. Für gewöhnlich sieht man am Leichenmaterial bloß den Kern dieser Zellen von ovaler Form  $5-7\mu$  von strangförmigen Resten des geschrumpften Protoplasmas umgeben.

Axialwärts geht das Epithel des Sulcus spiralis internus in die Epithelien des Limbus spiralis über.

#### 4. Hörzahn und Limbus spiralis.

Der Limbus spiralis (der Hörzahn) besteht in seiner definitiven Anordnung aus einer dichten, ziemlich homogenen Bindegewebsgrundsubstanz, in welcher einzelne verzweigte Bindegewebszellen mit länglichen Kernen eingeschlossen sind, die im basalen Gebiet des Limbus dichter nebeneinander angetroffen werden. Die Oberfläche des Limbus wird eingenommen von einer Schichte dicht aneinanderstoßender, abgeplatteter Epithelzellenköpfe, während die dazugehörigen kerntragenden flaschenförmigen Zellkörper in der Bindegewebssubstanz eingeschlossen gefunden werden und dabei einigermaßen unabhängig von der Konfiguration des Oberflächenmosaiks in radiären Reihen angetroffen werden, welche senkrecht auf die Längsrichtung des Ductus cochlearis orientiert sind und zwischen sich zellarme und zellfreie Räume, die nur aus der Grundsubstanz des Bindegewebes bestehen, freilassen. Diese Anordnung der zelligen Elemente und der Zwischensubstanz, die zu den widerstandsfähigsten Gebilden der Gewebe der Cochlea gerechnet werden müssen, bedingt die schon den frühen Autoren deshalb so auffällige zahnartige Bildung des Limbus, die zu der Bezeichnung Hörzahn geführt hat, da, in der Aufsicht von der Schnecken spitze her betrachtet und im Flachschnitt, der Limbus bei mittlerer Vergrößerung einen scheinbar gezähnten Rand aufweist.

Untersuchen wir Flachschnittserien quer auf die Modiolusachse, die die Ober-

fläche des Limbus treffen, so erkennen wir, daß die aus Bindegewebe bestehenden Zähne eine leicht mäanderartig gestaltete streifige Zeichnung zwischen je zwei Reihen der in sie versenkten Epithelien aufweisen, die durch die Enden der Bindegewebszellen entsteht, die, in der Grundsubstanz liegend, die Farbe stärker festhalten (s. Abb. 98).



Abb. 98. Limbus spiralis mit Hörzahn, dessen epithelialen und mesenchymatösen Anteilen, darauf der proximale Abschnitt der Membrana tectoria durch eine Kittsubstanz festgehalten. Vergr. 301fach.

Die Hörzähne (HUSCHKESche Zähne) sind von den flachen, verbreiterten Körpern der Epithelzellen überzogen, die, gegenseitig miteinander durch Kittleisten verbunden, auf ihnen eine flache endothelartige Schichte bilden. Dieser Schichte sitzt die Membrana tectoria unmittelbar auf, mit ihr durch eine zarte Kittsubstanz verbunden.

Das Bindegewebe des Limbus spiralis zeigt eine oberflächliche, verdichtete Faserschicht, die besonders bei Behandlung mit manchen Silbermethoden deutlich wird.

Die Anheftung der Membrana tectoria auf dem Limbus im ausgebildeten Zustande muß eine relativ feste sein, da an gut erhaltenen Präparaten der sehr zarte Ansatzteil der Membran hier bis zum Abgang der REISSNERSchen Membran glatt verankert zu sein scheint. Bei weniger guter Erhaltung allerdings gewinnt man den Eindruck, daß eine für sich allein darstellbare Kittsubstanz diesen Teil der Tectoria auf den Köpfen des Epithelmosaiks, das nur an Flächenschnitten gut erkennbar ist, festhält. Bei Lösung dieser Kittsubstanz durch irgendwelche Einflüsse kann dann auch dieser Teil der Membrana sich abheben.

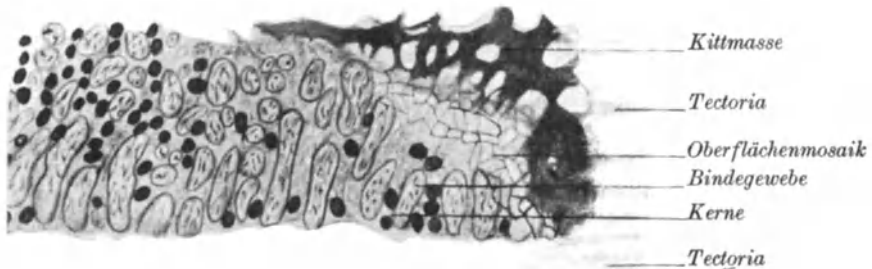


Abb. 99. Flächenschnitt durch die apikale Oberfläche des Limbus spiralis und der daran befestigten Membrana tectoria, rechts sind die Fasern der Tectoria, dann die Kittmasse, das Oberflächenmosaik der versenkten Epithelzellen, links die Körper der Epithelzellen mit den Kernen getroffen, mit den bindegewebigen Anteilen, die die Hörzähne bilden, alternierend, in diesen strichförmig die Ausläufer der Bindegewebszellen. Vergr. 292fach.

Für die von O. VAN DER STRICHT (l. c.) ausgesprochene Vermutung, daß die Höhe des Limbus über der Membrana tectoria durch den wechselnden Füllungsgrad der sie versorgenden Capillaren und den dadurch verschiedenen Turgor eine Änderung erfahren könne, womit eine Änderung der Lage der Tectoria verbunden wäre, ist es wohl schwer, irgendeinen Beweis zu erbringen. Der Gefäßreichtum des Limbus ist, soviel ich selbst beim Menschen und allen Säugern sehe, ein recht geringer und eine derartige durch Gefäße vermittelte „akkomodative Einrichtung“ erscheint mehr als problematisch.

In der Membrana vestibularis oder REISSNERSchen Membran haben

wir einen Teil der Epithelien der äußeren Wand des Ductus cochlearis vor uns, die offenbar durch den beim Wachstum zunehmenden Turgor der Endolymphe gedehnt; zu flachen, ungleich großen, endothelartigen Zellen sich verbreitern. Man findet in diesen Epithelien Fettkörnchen, Pigment in Körnern und Schollen, gelegentlich, beim Neugeborenen, in vielen Zellen 3–20  $\mu$  lange stäbchenartige Gebilde in großer Zahl (s. Abb. 100), die eine knöpfchenförmige Verdickung im Innern aufweisen können. Auf der Seite der Scala vestibuli begleiten mesodermale, ebenfalls zu einer endothelartigen Schichte ausgebreitete Zellen das Epithel der REISSNERschen Membran. Ihnen anliegend finden sich, nicht selten beim Menschen, zahlreiche Pigmentzellen.

Die Zellkerne beider Zellagen sind stark abgeflacht, etwa 5  $\mu$  groß, nach RETZIUS (g 1884) sollen beim Menschen häufig kleine Erhebungen aus dem Epithel vorkommen. In beiden Zellagen konnte ich auch deutlich die flächenhaften Netzapparate erkennen.

Bei guter Fixation erscheint die REISSNERsche Membran straff, eben ausgespannt, nur in der Nähe des Caecum cupulare scheint sie ausgebuchtet. Zwischen beiden Blättern soll nach GOTTSTEIN (1872) eine homogene Substanz in zartester Schichte eingeschoben sein.

WATSUJI (1903) hat in dieser zarten Bindegewebsschicht der REISSNERschen Membran sehr feinste elastische Fasern nachgewiesen.

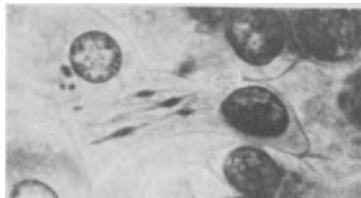


Abb. 100. Flächenbild des Epithels der REISSNERschen Membran des neugeborenen Menschen mit spindelförmigen Einschlusskörper. Vergr. etwa 750 fach.

### γ) Die Innervation der Schnecke.

Der Meatus acusticus internus ist nicht nur beim Fetus, sondern auch beim Erwachsenen von einer Fortsetzung der Dura ausgekleidet und von einem endothelialen Belag überzogen, der allerdings nur an Präparaten, welche mittels Durchspülung konserviert worden sind, deutlich zu sehen ist. Wo der Acusticus in den Knochen selbst eintritt, schlägt sich dieses Endothel auf den Acusticusstamm, um dessen Arachnoidea und Pialüberzug mit einer direkten Fortsetzung dieses Endothels zu bekleiden. Der Acusticusstamm ist durch Brücken lockeren Arachnoidealgewebes, welches Lymphräume enthält, im knöchernen Kanal fixiert. An dieser Stelle finden sich bei älteren Individuen sehr häufig Corpora arenacea.

Die Innervation der Schnecke erfolgt vom ROSENTHALSchen Ganglion, dem Ganglion cochleare (Ganglion spirale), aus, welches in einem spiraligen Kanal des Modiulus gelegen ist. Die Ganglienzellen, welche das Ganglion cochleare zusammensetzen, sind kleiner als die des Vestibularis. Sie liegen in kleineren oder größeren Gruppen zusammengefaßt, wie man auf Querschnittserien des Modiulus erkennt; zwischen ihnen finden sich Bindegewebsbündel und Gefäße. Diese Ganglienzellen sind ausschließlich bipolar. Einer ihrer Ausläufer geht als Faser des Cochlearis in den centralen Hohlraum des Modiulus, um dann in den Stamm des Octavus weiter zu ziehen und in die Oblongata einzutreten. Dieser Achsenzylinder ist markhaltig, seine Markscheiden sind von einer SCHWANNschen Scheide begleitet und wir können sie auf Längsschnitten oder auf Querschnittserien bis an eine Stelle im Meatus acusticus internus verfolgen, wo die SCHWANNschen Scheiden aufhören, und damit die markhaltige Nervenfasern ohne weitere Scheide den Charakter einer intracentralen Bahn annimmt. Die Punkte, an welchen dieses Aufhören der SCHWANNschen Scheiden bemerkbar wird und nun centralwärts die Fasern bloß durch Glia umscheidet und zusammengehalten

werden, liegen nicht bei allen Fasern in gleicher Entfernung von der Schnecke, sondern finden sich innerhalb des Acusticus in Form eines nach außen zu gewölbten Kegelmantels angeordnet, wie ALEXANDER und OBERSTEINER (l. c.) des näheren dargestellt haben.

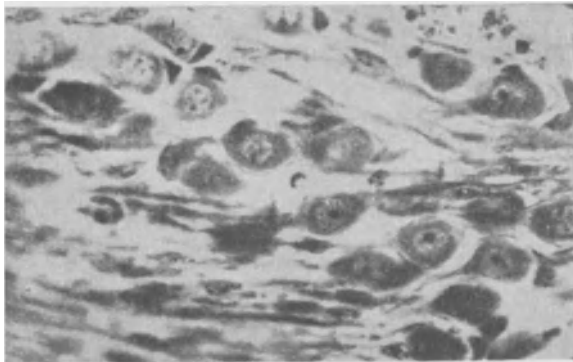


Abb. 101. Gruppe von Zellen des Ganglion cochleare des *Eichkätzchens*. Vergr. etwa 400fach.

Man bekommt deshalb auf Querschnitten das Bild von Bündeln hellerer Fasern, umgeben von dunkler gefärbten Bündeln von Markscheiden samt SCHWANNschen Scheiden. Bei *Fledermäusen* ist der Abschnitt central vom Ganglion, der Scheidenzellen trägt, sehr kurz, die Gliakerne reichen fast ans Ganglion spirale heran. Man muß sich hüten, das durch dieses Verhalten des Nerven hervorgerufene auffällige Bild mit Degenerationsbildern auf Schräg- und Querschnitten zu verwechseln. An dieser Stelle entstehen auch häufig Corpora amyacea, und zwar nur, soweit Glia vorhanden ist.

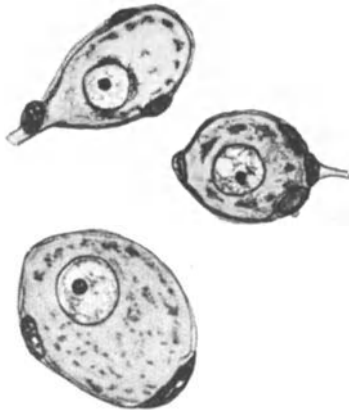


Abb. 102. Eine Ganglienzelle des Ganglion vestibulare und zwei kleinere Ganglienzellen des Ganglion cochleare des erwachsenen Menschen samt anliegenden Kapseln und deren Kernen bei der gleichen Vergr. etwa 500fach.

Die Ganglienzelle des Ganglion cochleare enthält ziemlich reichlich kleine NISSLSche Körperchen, in einem gewissen Abstand um den central gelegenen, großen, mit einem Kernkörperchen versehenen Kern. Der Körper der Ganglienzelle ist von einer Kapsel umgeben, welche meist nur einen einzigen Kern enthält. Bei bestem Fixationszustand läßt sich, auch an menschlichem Material, eine Andeutung eines sehr zarten Marküberzuges zwischen dieser Kapsel und der Oberfläche der Ganglienzelle beobachten, während bei *Tieren*, wie WITTMACK (c 1904) nachwies und wie insbesondere bei niederen *Wirbeltieren* leicht zu sehen ist, die Ganglienzellen des N. octavus eine deutliche Markscheidenumhüllung besitzen, was anderen Ganglienzellen nicht zukommt.

Charakteristisch für die bipolaren Ganglienzellen des Octavus, besonders deutlich am Ganglion cochleare der *Säuget* hervortretend, ist die Eigenheit, daß die beiden Pole der Zelle, d. h. die beiden Abgangsstellen der Zellfortsätze, gewöhnlich nicht, wie an Spinalganglien und bei niederen *Wirbeltieren*, in einer, auch die Kernmitte treffenden Zellachse gelegen sind, sondern nur ganz ausnahmsweise auf einem dünnen Schnitt beide Nervenfortsätze der Zelle der Länge nach getroffen erscheinen.



Was die Fasern des Nervus acusticus betrifft, so sind sie 3–5  $\mu$  dick und sind im proximalen, wie im distalen Abschnitt mit Markscheiden versehen. Der distale Abschnitt ist wesentlich dünner. Der distale Abschnitt wurde von v. EBNER (1903) als Dendrit der Zelle, der Acusticus als Neurit der Zelle aufgefaßt, das Kaliber beider ist ungleich. Die Bündel des Acusticus zeigen eine komplizierte Durchflechtung.

Auch in den Ganglienzellen des Ganglion vestibulare und cochleare sehen wir, ähnlich wie in den spinalen Ganglienzellen, den Netzsapparat ausgebildet und

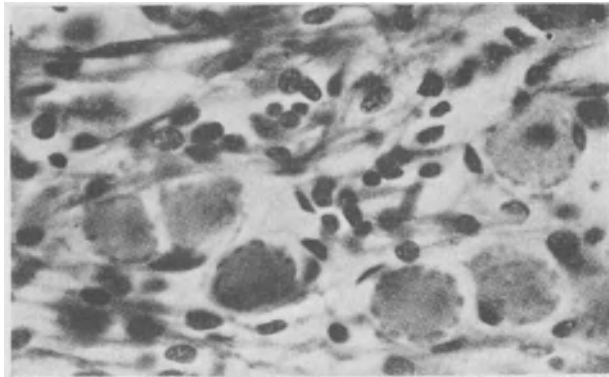


Abb. 103. Ganglion cochleare des Erwachsenen. Randständige Cytochromatinschollen und Kapselkerne. Vergr. 624 fach.

zwar entwickelt er sich in der Schnecke immer zuerst auf der vom Sinnesepithel abgewendeten und dem Acusticusfortsatz zugewendeten Seite. Da, im allgemeinen auch bei anderen bipolaren Zellen, der Pol des Achsenzylinders durch das erste Auftreten des Netzsapparates gekennzeichnet ist (Spinalganglien, PURKINJESCHE Zellen), gibt sich hier ein Anhaltspunkt, der die Entscheidung ermöglicht, welcher Fortsatz etwa im Ganglion cochleare als Achsenzylinder und welcher als Dendrit gewertet werden soll.

HELD (1926) faßt die Cochleariszellen, da ihre beiden Fortsätze Myelinscheide und Neurilemm besitzen, als „dineuritische“ Ganglienzellen auf.

Die peripheren Fortsätze dieser Ganglienzellen bilden nun schmale, aus wenigen Elementen bestehende Bündel, welche in radiärer Richtung vom ROSENTHALSCHEN Kanal weg, durch die fächerförmig angeordneten Kanäle der Lamina spiralis ossea sich in die Richtung der Lamina spiralis membranacea verteilen. Behandelt man eine frische Schnecke mit Osmiumsäure, so bekommt man, da die oberflächlich gelegenen Nervenfaserzüge in den dünnen, durchscheinenden Spiralblättern sich schwärzen, ein sehr deutliches Bild dieser fächerförmigen zierlichen Nervenausbreitung. Auf diesem Wege verlaufen aber die Nerven nicht ausschließlich radiär, sondern streckenweise auch in spiraler Richtung, so daß sie miteinander einen sehr komplizierten Plexus bilden; wie man besonders auf Schnittserien, welche senkrecht auf die Modiolusachse geführt werden und die Lamina spiralis ossea flach treffen, sehr deutlich sehen kann. Es werden dabei Bündel markhaltiger Fasern von anderen derartigen im rechten Winkel oder auch

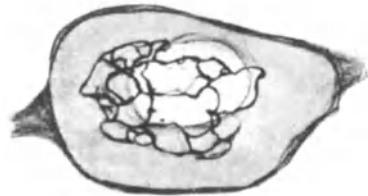


Abb. 104. Netzsapparat einer Zelle des Ganglion cochleare des Kaninchens.  $\frac{2}{3}$  des Zellkernes umgebend. CAJALS Uranmethode. Vergr. 840 fach.

schräg gekreuzt, schließlich erreichen die einzelnen markhaltigen Bündel, unter geringer Verschmälerung ihrer Fasern, die Habenula perforata, und hier enden die Markscheiden der Fasern und nur der Achsenzylinder tritt durch die engen Foramina nervina hindurch und zwar erfolgt dieser Durchtritt immer in Gruppen äußerst dicht zusammengedrückter Achsenzylinder. Die Zusammendrängung ist eine so enge, daß man Mühe hat, selbst bei bester Achsenzylinderfärbung und dünnen Schnitten, eine einzelne Nervenfasern zu verfolgen. Betrachten wir den Durchtritt der Cochlearisfasern auf Radiärschnitten der Schnecke, so sehen wir, daß er in jener Gegend erfolgt, wo einerseits die innersten Grenzen der Fußplatten der inneren Pfeiler gelegen sind, andererseits, proximal von ihnen, die



Abb. 105. Flachschnitt durch die Lamina spiralis ossea und membranacea der Schnecke eines menschlichen Embryo im 5. Lunarmonat (190 mm S.-St.-L.). Die Silberimprägnation nach AGDUHR zeigt die Plexusbildung der Fasern des Cochlearis auf dem Wege vom Ganglion cochleare zur Habenula perforata. Vergr. 61 fach.

Basen der Innenphalangen am Bindegewebe sich ansetzen und zwischen sich einen kleinen Hohlraum freilassen, in den, von oben her, die halbkugelige basale Abgrenzung der inneren, Haarzelle eingefügt ist. Schon in diesem Raume zeigen zahlreiche Achsenzylinder eine winkelige Ablenkung im Sinne eines Übergehens in einen spiralg verlaufenden Zug, den ersten inneren Spiralzug, der unterhalb der inneren Haarzellenreihe sich erstreckt. Man kann unter Umständen in diesem Zug eine innere und eine äußere Faserportion unterscheiden. Die hier spiralg verlaufenden Fasern biegen entweder in einiger Entfernung mehr apicalwärts zur Basis einer inneren Haarzelle ab oder aber die Nervenfasern begibt sich, mit einer weiteren rechtwinkeligen Abknickung zwischen dem unteren Drittel je zweier innerer Pfeiler hindurchtretend, in den Tunnel-

raum hinein, wo ein weiterer, spiralg verlaufender Strang von Fasern dem Protoplasmakörper der inneren Pfeilerzelle sich dicht anschmiegt, zweiter innerer Spiralstrang. Die Mehrzahl der bis hierher gelangten Fasern zieht aber, zumeist einzeln den mit Flüssigkeit gefüllten Hohlraum des Tunnels überquerend, in verschiedenen Winkeln leicht schräg nach aufwärts und zwischen den Stützstäben der äußeren Pfeiler hindurch. Sie kommen hier in den zwischen den äußeren Pfeilern, den unteren Köpfen der DEITERSschen Zellen und der Membrana reticularis, die von den Phalangenplatten und Haarzellen gebildet wird, allseitig abgeschlossenen NUELschen Raum. Jenseits des Tunnels finden wir nun bei den Tieren und im basalen Windungsanteil des Menschen drei, in der Mittel- und Spitzenwindung des Menschen, wo vier Reihen äußerer Haarzellen entwickelt sind, vier äußere Spiralfaserzüge. (Siehe auch Abb. 80 u. 86.) Diese äußeren Spiralfaserzüge liegen in oder zwischen den Protoplasmakörpern von je zwei Reihen von DEITERSschen Zellen, spiralg verlaufend. Der innerste

der äußeren Spiralzüge liegt der innersten Reihe dieser Zellen bloß tunnelwärts angeschmiegt und während beim Menschen die beiden äußersten Spiralzüge einen linsenförmigen Querschnitt aufweisen, ist der innerste derselben etwas schmaler und geht in der Richtung gegen die Basilarisfasern in einzelne, getrennte Faserzüge über.

Nur beim Menschen und den *Anthropoiden* sind die äußeren Spiralzüge kompaktere, aus vielen Einheiten zusammengesetzte Stränge, die bei unmittelbarer Osmiumeinwirkung deutlich hervortreten, aber leicht postmortalen Quellungen ausgesetzt sind. Bei den anderen *Säugetern* sind es bloß einzelne Reihen von Fasern, die übereinander wie eine Telegraphenleitung angeordnet sind. Bei guter Darstellung der Achsenzylinder mit Silber, die hauptsächlich bei älteren Embryonen übersichtlicher gelingt, kann man erkennen, daß die den Tunnel passierenden Fasern durch rechtwinklige Abknickung zwischen den einzelnen Reihen der Stützelemente in den ersten, zweiten und dritten Plexus übertreten und schließlich an die Basis der äußeren Haarzellen, nach weiterem rechtwinkligem Abbiegen aus den einzelnen Plexus, herantreten, wo diese Zellen im Stützkelch oder am Stützpolster der DETTERSSchen Zellen befestigt sind. Die Tunnelfasern können ziemlich glatt erscheinen oder aber kleine Varicositäten zeigen. Diese Varicositäten müssen nicht immer der Ausdruck postmortalen Veränderungen sein, sondern es kann sich um lokale, stärkere Ansammlungen periferibrillärer Substanz handeln, da wir auch bei unmittelbarer Räucherung des freigelegten überlebenden CORTISchen Organs solche Bilder gelegentlich zu sehen bekommen. Der Tunnelraum und der NUELsche Raum sind normalerweise die einzigen Stellen des *Wirbeltierkörpers*, bei denen wir marklose Nervenfasern eine Strecke weit frei durch Flüssigkeit

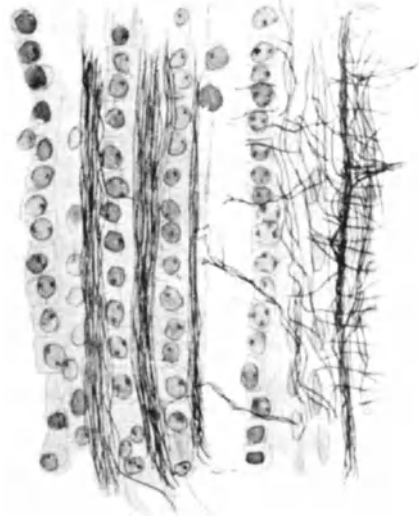


Abb. 106. Ausbreitung der Achsenzylinder im CORTISchen Organ. Flachschnitt der Mittelwindung der Schnecke eines menschlichen Embryo von 190 mm (5. Lunarmonat). Silberimprägnation nach AGDUHR. In der Gegend der inneren Haarzelle, innerer Spiralplexus, darin einzelne in ihre Ausgangsrichtung zurückkehrende Fasern, ferner Tunnelfasern den Zwischenraum überschreitend, und zwischen Haar- und Stützelementenbasis drei äußere faserreiche Plexus. Vergr. 500fach.

ausgespannt verlaufen sehen. Es handelt sich hier nicht darum, daß etwa die Fasern an dieser Stelle frei durch ein präformiertes Hohlraumssystem durchwachsen, sondern wir sehen entwicklungsgeschichtlich, daß die Fasern längst mit den Basen der äußeren Haarzellen verbunden sind, wenn die genannten Hohlräume im CORTISchen Organ sich ausbilden. VAN DER STRICHT (d 1919) läßt die Hohlräume durch Verflüssigung von Teilen des Cytoplasmas der Stützelemente und unter gleichzeitigem Wachstum dieser Zellen zustande kommen. Deshalb muß man auch daran denken, daß möglicherweise kleine Protoplasmaklümpchen, die sich an den Tunnelfasern erhalten, von diesen verflüssigten Zellkörpern herkommen könnten. Schwer zu beantworten ist die Frage, ob bei diesem Einwachsungsprozeß der Nervenfasern in die Papilla basilaris es sich um ein Auswachsen der Nerven zwischen den Zellen oder innerhalb des Cytoplasmas der zum Verbands des kleinen Wulstes dicht zusammengedrängten embryonalen Elemente des CORTISchen Organs handelt. Hier stehen sich die Ansichten der einzelnen Autoren unvermittelt gegenüber, und

so sehr ich mich bemüht habe, zwischen einem freien Durchwachsen im Sinne CAJALS oder HELDS, BOEKES und HERINGAS intracellulärem Wachstum zu unterscheiden, habe ich bisher niemals im CORTISCHEN Organ ein sicheres Kriterium hierfür auffinden können. Am schwierigsten ist es, über den Endverlauf der Fasern an der Basis der Haarzellen klare Bilder zu bekommen.

Die Achsenzylinder steigen aus den äußeren Spiralzügen oder Plexus schräg

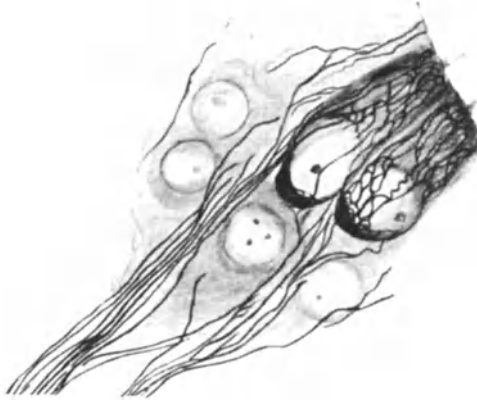


Abb. 107. Zutretende Nervenfasern und Neurofibrillen zweier innerer Haarzellen einer neugeborenen *Maus*, das Umbiegen der Fibrillen nahe der distalen Zelloberfläche deutlich. Silberimprägnation nach CAJAL. Vergr. 1280 fach. Zeiß 2 mm, Apert. 1,40, Komp.-OK. 12.

gegen die Basis der äußeren Haarzellen auf und treten an diese, von innen und unten, durch jene Lücke heran, welche durch den besonders in den unteren Windungen deutlich ausgebildeten Stützelch des unteren Kopfes der DEITERSschen Zellen freigelassen wird. Hier teilen sie sich in einzelne Fibrillen, die einen kleinen Löffel von neurofibrillärer Substanz stützen, der sich der Basis der Haarzelle innig anlegt. Er kann durch Zerzupfen oder Macerieren von ihr abgetrennt werden. HELD (1902) beschreibt an diesem Abschnitt des Nervenverlaufs die von ihm als Neurosomen bezeichneten Körnchen.

Bei der früherer Darstellung mittels Chromsilberimprägnation und mit der vitalen Methylenblaufärbung gelang bestenfalls die Darstellung bis an das basale Ende der Haarzellen. Die meisten Darstellungsmethoden ergaben so undeutliche Bilder, daß bald ein direkter Übergang in die Haarzellen, bald bloß eine Anlagerung mit Knöpfchen von den Autoren beschrieben wurde. Mit Hilfe der Silberimprägnationsverfahren von CAJAL und BIELSCHOWSKI ist es mir 1905 und auch LONDON und PESKER (1906) gelungen, in den Haarzellen neugeborener und etwas älterer *Mäuse* und

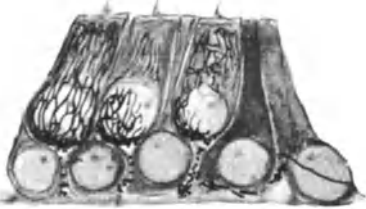


Abb. 108. Neurofibrillengitter in den äußeren Haarzellen einer 10 Tage alten *Maus*. 4  $\mu$  dicker Schnitt. Silberimprägnation nach CAJAL. Vergr. 1460 fach.

*Ratten* Neurofibrillen sicher darzustellen, welche sich ähnlich wie in den Vestibulumendstellen längs der Zelle hinauferstrecken und unter dem Kerne ein dichteres Gitterwerk bilden, das offenbar dem mit anderen Methoden darstellbaren RETZIUSschen Körper entspricht. CAJAL (l. c.) hat bisher nichts Ähnliches in den Haarzellen dargestellt, doch bringt er in seinen letzten Arbeiten, speziell bei *Vögeln*, Abbildungen, wo der Achsenzylinder sich an der Basis der Zelle aufzweigt und die Äste den Zell-

körper weit hinauf umfassen, was in früheren Arbeiten ebenfalls nicht dargestellt worden war. Trotz vielfacher Bemühungen ist es mir bisher nicht gelungen, beim Menschen das Neurofibrillengitter in den Haarzellen deutlich zu Gesicht zu bekommen, da offenbar dazu besondere Frische des Materials nötig ist. Doch sind die Bilder bei der *Maus* so klar und konstant, daß ich berechtigt zu sein glaube, das gleiche für die anderen *Säugetiere* und den Menschen anzunehmen. Es handelt sich wohl um Neurofibrillen, die relativ spät in den Zellen sich ausbilden, nachdem bereits die Nervenfasern bis zu ihnen hingewachsen sind. Bei

Embryonen des Menschen, in den letzten Fetalmonaten, bemerkt man, daß nicht alle Nervenfasern nur zu den Haarzellen zu ziehen scheinen, sondern man erkennt vereinzelte, welche schräg längs der Pfeiler aufsteigen und hier mit einem Knöpfchen endigen und auch einige, die längs der DEITERSschen Zellen aufsteigen. Ersteres findet man auch bei neugeborenen *Mäusen*. In der jüngsten Zeit ist es mir gelungen, an einer Schnecke des Erwachsenen, die in toto nach AGDUHR gefärbt wurde, solche Vorkommnisse vereinzelt zu beobachten. Nach den Schilderungen, die CAJAL von dem Einwachsen der Fasern ins Labyrinth gibt, kann es sich auch hier ganz gut um Fasern handeln, die abnorm verlaufen und später in der Regel rückgebildet werden.

Es sei ausdrücklich betont, daß auch in den vollständigst gefärbten Präparaten, abgesehen von vereinzelt Nervenfasern, die zwischen den innersten HENSENSchen Zellen eine Strecke weit verlaufen können, nach kurzem Verlaufen in Spiralrichtung, aber immer wieder zur Basis einer Haarzelle sich verfolgen lassen, keinerlei Nervenfasern, weder im Bereich der Basilmembran, noch zur Stria oder zu den Gefäßen verfolgbar waren. Die wenigen diesbezüglichen älteren Angaben beruhen offensichtlich auf Verwechslungen mit anderen dargestellten Strukturen. Das gilt auch von den einmal von WINKLER (1918) beschriebenen Nervenplexen der Bogengänge und der Basilmembran.

Auf die Tatsache, daß einzelne Nervenfasern in Beziehungen zu den Stützelementen zu stehen scheinen, haben bereits BIELSCHOWSKI und BRÜHL (1907) hingewiesen. Doch haben auch sie dies nur an nicht vollentwickelten *Tieren* beobachtet.

Während ich das direkte Herantreten radiär ziehender Fäserchen zu den inneren Haarzellen nunmehr übereinstimmend mit den neueren Angaben HELDS (e 1926) in einigen Fällen beobachtete, haben gut ausgefärbte Präparate der äußeren Spiralzüge mir doch immer für die den Tunnel überquerenden Fasern einen relativ weiten spiraligen Weg in der Richtung gegen das Schneckenende vor dem Erreichen der Verbindung mit den äußeren Haarzellen gezeigt. Erst nahe an ihrem Ende beobachtete ich dann einige dendritische Aufzweigungen.

Während ich bei der *Maus* und *Meerschwein* fast ausschließlich unverzweigte glatte Achsenzylinder bis an die Basis der äußeren Haarzellen verfolgen konnte und erst in unmittelbarer Nähe von deren unterem Pol gelegentlich eine Aufzweigung zu zwei verschiedenen Zellen, findet HELD sowohl die Verbindung einer Spiralfaser mit mehreren Haarzellen derselben Reihe durch dendritische Verzweigungen, als auch mit Haarzellen zwei verschiedener Reihen, was ich nicht beobachten konnte. Er bildet auch Verbindungen der Basis einer äußeren Haar-

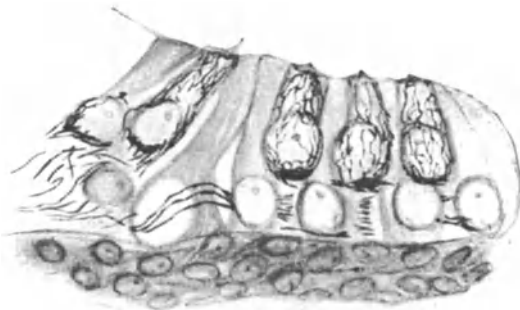


Abb. 109. Innervation der inneren und äußeren Haarzellen im CORTISchen Organ einer 8 Tage alten *Ratte*. Neurofibrillengitterbildung in den oberflächlichen Cytoplasmasschichten der Haarzellen. Tunnelfasern und die drei äußeren Spiralzüge. Vergr. 1100fach.



Abb. 110. Basale Neurofibrillengitter und Querschnitte der Fibrillen in den höheren Abschnitten der inneren Haarzellen aus einem Flachschnitt des CORTISchen Organs einer 10 Tage alten *Maus*. Vergr. 1250fach.

zelle mit Nervenendfüßen zwei verschiedener Spiralfasern ab. HELD (e 1926) beobachtet auch verzweigte rückläufige Fasern.

Es ist wahrscheinlich, daß der abweichende Befund HELDS auf vollständigeren Imprägnationen beruht. Doch stimmt seine Darstellung mit meinen Präparaten, was die Neurofibrillen der äußeren Haarzellen anbelangt, vollkommen überein, die nunmehr auch von ihm in gleicher Weise beobachtet wurden.

Auf Grund neuerer, vollständiger gefärbter Präparate muß ich mich nunmehr HELDS Ansicht anschließen, daß bei der *Maus* Endverzweigungen der Fasern der äußeren Spiralzüge beobachtet werden, so daß eine Endfaser mit dendritischen Verzweigungen zu mehreren Haarzellen in Beziehung tritt. Immerhin ist im Gegensatz zu der Versorgung mehrerer Haarzellen durch eine Faser, Versorgung einer Haarzelle durch mehrere Fasern, wie wir sie in den Vorhofendstellen als Bauprinzip antreffen, das Bild einzelner Fasern, die eine Gruppe oder eine einzelne Sinneszelle versorgen, also das Vorwiegen des Prinzipes isolierter Leitungen, in der ausgebildeten Schnecke auffällig. Die mehrfache Innervation einer Sinneszelle kommt wohl auch in der Papilla basilaris vor, gehört aber zu den Ausnahmen. Während die Fasern zu den äußeren Haarzellen fast ausschließlich nach spiraligem, mehrfach winkelig geknicktem Verlauf gelangen, bekommen die inneren Haarzellen auch ziemlich direkt radiär verlaufende Faserelemente.



Abb. 111. Nervenfasern in der Gegend des Tunnels. Neurofibrillen in der inneren Haarzelle und längs des inneren Pfeilers aufsteigend. 8 Tage alte *Maus*. Vergr. 770 fach.

Auch an den klarsten Nervenimprägnationen des CORTISCHEN Organes älterer menschlicher Feten, wie sie etwa eine vollkommen gelungene Färbung nach AGDUHR liefert, fällt es sehr schwer, die einzelnen Achsenzylinder in ihrem Verlaufe zu verfolgen, da sie außerordentlich dicht aneinander gelagert erscheinen und man selbst bei Anwendung der stärksten Objektive über Zusammenhang oder Nicht-

zusammenhang einzelner Nerven-elemente im Zweifel bleibt. Man sieht Gruppen von bis zu 15 Achsenzylindern durch die Löcher der Habenula perforata austreten. Sie bilden hier einen äußerst feinmaschigen Plexus im Bereich der inneren Haarzellen und schon in diesem Bereich sieht man einzelne Fasern bogenförmig in die Richtung ihrer Herkunft wieder umbiegen. Innerhalb dieses Plexus unterscheiden wir den inneren Spiralstrang, der bei menschlichen Embryonen des fünften Monats überall zumindest von 12 Fasern gebildet wird. Ob auch bei Erwachsenen solche rückläufige Achsenzylinder sich finden, konnte ich bisher nicht feststellen.

Es läßt sich leider nicht erkennen, ob solche rückläufige Fasern nicht bloß einen Anteil eines mäanderartigen Verlaufes der Faser bedeuten. Die große Mehrzahl der Fasern tritt zwischen den Basen der inneren Pfeilerzellen meist einzeln, nur selten zu zweit in den Tunnel ein und verläuft nahe der Basis des Tunnels. Andere Fasergruppen treten in etwas größeren Strängen, 4-5 Fasern enthaltend, neben der Mitte des Pfeilerstabes durch den Tunnelraum, wieder andere verlaufen dicht unter den Köpfen der Pfeiler, sich diesen eng anschmiegend. Es war mir jüngst möglich, festzustellen, daß dieser Verlauf mit dem definitiven übereinstimmt und nicht nur eine vorübergehende Phase darstellt, die mit der vollen Ausbildung des NUELSEN Raums und des Tunnelraums noch Änderungen erfährt.

In Horizontalschnittserien des CORTISCHEN Organes sieht man dann diese

Fasern, nach dem Durchtritt zwischen den Stäben der äußeren Pfeiler, unter den Basen der äußeren Haarzellen, in den drei äußeren Spiralzügen, wo mehr Zellreihen entwickelt sind, auch in einem vierten Spiralzug in der Weise weiter verlaufen, daß die einzelne Faser in einem stumpfen Winkel in die Züge des innersten der Spiralzüge übergeht, aus diesem dann wieder in ähnlichem Winkel Fasern an den nächsten und aus diesem an den äußersten Plexus abgegeben werden. Man gewinnt dabei den Eindruck, daß im Bereich der Papilla basilaris manche Fasern diesseits des Tunnels mindestens zwei, jenseits des Tunnels die zu den äußersten Haarzellenreihen gelangenden Fasern noch 2—3 winkelige Knickungen, zumeist gegen den Apex der Schnecke gerichtet, durchmachen. Die genaue Feststellung der Anzahl der Fasern in den einzelnen inneren und äußeren Spiralexus, welche uns ein Urteil darüber geben könnte, inwieweit auf dem Wege von einem Spiralexus zum anderen eine Vermehrung der Züge durch dendritische Aufteilung von Fasern zustande kommt, konnte ich nicht in exakter Weise durchführen. Es stellte sich bei genauer Durchsicht heraus, daß eine Minderzahl von Fasern, auch innerhalb der äußeren Spiralexus, in umgekehrter Richtung, also basilarwärts verlaufend, eine Strecke weit verfolgt werden kann, wodurch natürlich ein klares Urteil über den Verlauf der einzelnen Fasern noch mehr erschwert wird (HELD, SOLOWZOFF 1925). Ich gewann den Eindruck bei den genannten menschlichen Feten, daß die äußeren Spiralzüge der Basalwindung ärmer an Faserzügen sind, als die der Mittelwindung, auch die Spitzenwindung wieder etwas ärmer als diese. Nicht allzu häufig fanden sich Stellen, wo man eine dichotomische Aufteilung einer Faser zu sehen vermeinte. Doch gelang es mir nur selten, eine ganz sichere Entscheidung zu treffen, ob es sich nicht doch nur um Auseinanderweichen von Plexusmaschen dabei handle. Man gewinnt jedenfalls in den genannten Silberpräparaten den Eindruck, daß die Chromsilberimprägnationen, in denen noch mehr als in den BIELSCHOWSKI-Präparaten eine Verbindung dicht gelagerter Fasern durch Niederschläge möglich ist, die Entscheidung über das Vorkommen dendritischer Teilungen innerhalb der Plexus keineswegs ermöglichen.

Eine der schwierigsten Fragen in bezug auf die Innervation des CORTISCHEN Organes ist die Entscheidung, ob es auch hier zweierlei Formen von innervierenden Elementen gibt, wie sie an den Vorhofendstellen nachgewiesen wurden, ferner ob eine und dieselbe Faser bzw. Endverzweigung eines Achsenzylinders mit mehreren, näher beieinander oder in größerer Entfernung in der Papilla basilaris gelegenen Sinneszellen in Beziehung tritt. Diesbezüglich sind die Meinungen der Autoren noch recht verschieden. HELD (1898), der seinerzeit mit Chromsilberimprägnationen, bei *Katzenfeten*, die Frage untersuchte, hat angegeben, daß, nur mit wenig winkelligen Krümmungen, im wesentlichen doch ziemlich direkt zu den Zellen verlaufende Fasern vorkommen, welche einzeln zu je einer Haarzelle zutreten, während andere Fasern sich innerhalb der Papilla basilaris dendritisch aufzweigen sollen und unter den Haarzellen verlaufend, mit mehreren Elementen in Beziehungen treten sollen. v. EBNER (1903), der auf diese Frage großes Gewicht legte, unterschied die erstere Form als Orthoneuren gegenüber den zweiten als Spironeuren. Gegenüber den Resultaten der Chromsilbermethode wird immer eingewendet, daß gelegentlich Verklebungen zweier Elemente vorkommen können, ein Vorwurf, den man im allgemeinen den neueren Silberimprägnationen nicht macht. Mit letzteren habe ich bei *Mäusen* sehr selten mit Sicherheit Aufzweigungen von Endfasern gesehen, außer dicht unterhalb der Haarzellen, und immer den Eindruck bekommen, daß für jede Haarzelle eine vollkommen getrennte Leitung zum Centrum geht. Neuerdings hat SOLOWZOFF (l. c.) diese Frage am Material menschlicher Neugeborener mit der BIELSCHOWSKI-

Methode wieder studiert und hat dendritische Aufzweigungen, deren beide Endäste spiralig in entgegengesetzte Richtungen verlaufen, beschrieben. Aus eigener Erfahrung an den gleichen Objekten wie dieser Autor kann ich nur sagen, daß das Leichenmaterial zur Entscheidung dieser Frage nicht immer genügt, da gerade hier Verklebungen zweier feinsten Fäserchen, die wieder auseinander weichen, das Bestehen einer Faserteilung vortäuschen können, und es muß nur das frischeste Material, insbesondere auch *Tiermaterial*, zur Entscheidung dieser Frage herangezogen werden. Das Bestehen isolierter Leitungen im CORTISCHEN Organ ließe sich ja besonders günstig im Sinne der Resonatorenhypothese deuten, das Bestehen von Spironeuren, die von verschiedenen Endapparaten, eventuell in verschiedener Höhe des Schneckenkanals, mittels einer gemeinsamen Leitung Erregungen dem Centralnervensystem zuführen, ließe sich eher im Sinne der Klangbildtheorie EWALDS (1898) verwerten, doch wäre es durchaus nicht überraschend, wenn tatsächlich beide Bildungen nebeneinander vorkommen. Die Entscheidung dieser wichtigen Frage ist erst von zukünftigen Untersuchungen zu erwarten.

Ebensowenig geklärt ist die Bedeutung von Fasern, welche, nach HELDS älteren Angaben (1893), ohne mit Ganglienzellen in Verbindung zu stehen, den Modiolus und die Lamina spiralis durchlaufen und mit den anderen Fasern zum CORTISCHEN Organ treten. Solche Fasern, die vorläufig nur in frühen Embryonalstadien beobachtet wurden, könnten eventuell als centrifugale Elemente gelten. Doch wissen wir über sie noch zuwenig.

Der Nachweis solcher Fasern würde an ähnliche Fasern erinnern, die aus dem Centralnervensystem durch den Opticus in die Retina gelangen und deren Bedeutung ebensowenig festgestellt ist.

Da die Bündel der Nervenfasern auf ihrem Wege von den Gruppen der Ganglienzellen des Ganglion cochleare zur Habenula perforata in den Kanälen der Lamina spiralis ossea beim Menschen, von mindestens fünf Spiralzügen, die ebenfalls aus markhaltigen Faserverläufen bestehen, mehr minder rechtwinklig gekreuzt werden, und an den Stellen dieser Überkreuzungen Faseraustausch beobachtet wird, ergibt sich die Möglichkeit, daß eine Faser, bis sie von der Ganglienzelle zur Basis einer äußeren Haarzelle gelangt, zehn und mehr winkelige Knickungen mitmacht. Die Möglichkeit, eine und dieselbe Faser durch alle diese Knickungen verfolgen zu können, erscheint wohl, wenigstens beim Erwachsenen, sehr gering. Wir bekommen den Eindruck, daß niemals eine direkte radiäre Verbindung zwischen einem Anteil des Ganglion cochleare und den dazugehörigen Haarzellen des CORTISCHEN Organes vorkommt und stets von einem bestimmten Anteil des Ganglions nicht die nächstgelegenen, sondern weiter apicalwärts gelegene Haarzellen innerviert werden. Meine Bemühungen, festzustellen, wie groß die Strecke zwischen den Ganglienzellen und dem Endigungsgebiet in der Längs- und Wachstumsrichtung des Ductus cochlearis sein dürfte, lieferte beim Menschen leider noch kein greifbares Resultat. Befunde an Embryonen sind diesbezüglich, wie aus dem vorstehenden hervorgeht, nur sehr bedingt aufklärend. Schädigungen eines Abschnittes des CORTISCHEN Organes können Ganglienschädigungen weiter basalwärts entsprechen.

Im untersten Teil der Basilarwindung, in der Gegend des Caecum vestibulare, dürften vereinzelte Faserzüge auch in umgekehrter Richtung basalwärts ziehen.

Viel übersichtlicher sind die Verhältnisse im Plexus des CORTISCHEN Organes kleiner *Säugetiere*, speziell bei *Maus* und *Ratte*, da hier viel weniger Nerven vorhanden sind. Hier ist es möglich, bei den allerdings noch nicht vollentwickelten Schnecken Neugeborener und wenige Tage alter *Tiere*, den Verlauf der Nervenfasern auf größere Strecken zu übersehen. Ein prinzipieller Unterschied zwischen den hier



nachweisbaren Verhältnissen und denen beim Menschen scheint nicht zu bestehen und gerade hier ließ sich die Innervation des CORTISCHEN Organs durch Fasern, welche, zumindest innerhalb der Papille, nur ganz ausnahmsweise in ihrer Endstrecke dendritische Teilungen zeigten, mit größter Klarheit nachweisen.

Alle Cochlearisfasern verlieren ihre Markscheide vor dem Austritt aus den Foramina nervosa, während in den Vorhofendstellen einzelne Markscheiden sich bis ins Epithel hinein fortsetzen, ein Befund, der speziell bei manchen *Knochenfischen* sehr auffällig ist.

Es sei erwähnt, daß wir innerhalb des Modiolus der Schnecke zahlreiche Nervenzüge treffen, die sich durch ihre Anordnung von den trotz gewisser Unregelmäßigkeiten doch einen sehr typischen Verlauf zeigenden Bündel des Nervus cochlearis unterscheiden. Sie zeigen eine besondere Lagerung innerhalb des Bindegewebes und sind in einem anderen Farbton gefärbt als sämtliche gleichmäßig schwarz erscheinenden Äste des Cochlearis.

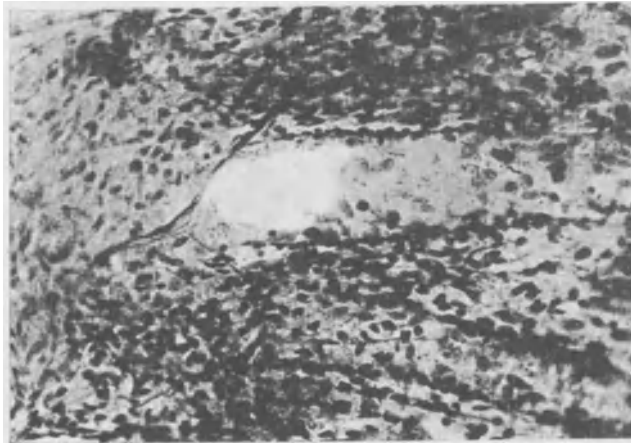


Abb. 112. Gefäßnerven an einer kleinen Arterie des Ramus cochlearis innerhalb des Modiolus der Schnecke eines 5 Monate alten menschlichen Fetus. Nach AGDUHR imprägniert. Vergr. 219fach.

Von besonderem Interesse ist die Frage, ob außer den Fasern des Nervus acusticus Fasern anderer Nervengebiete, insbesondere sympathische Fasern, in Beziehung zu den Labyrinthapparaten treten. Die Physiologie und die Klinik haben darauf hingewiesen, daß für gewisse Phänomene pathologischer Art, KOBRAK vermutet dies auch für den kalorischen Nystagmus, eine Reizung der Vasomotoren in Frage kommt. Auch Phänomene wie Ohrenklingen, Ohrensausen, die ganz vorübergehend im Cochlearapparat, andere, die ebenso von den anderen Labyrinthabschnitten von seiten des Vestibularapparates unabhängig vor sich gehen, werden von den Klinikern als vasomotorische Effekte gedeutet (GATSCHER, SPIEGEL und DEMETRIADES 1926).

Wir haben bisher über eine Innervation der Gefäße wenig gehört. Nur von BOVERO (1914) wurden Beziehungen sympathischer Fasern zum Ganglion vestibulare und cochleare erwähnt. Bei guter Färbung nach BIELSCHOWSKI-AGDUHR konnte ich Gruppen feiner Fasern in besonderen Bahnen innerhalb des Modiolus ziehen sehen, die mit den von den Acusticusfasern benützten Bahnen nicht übereinstimmen. Ich konnte ferner Gruppen solcher Fasern besonders an den größeren Arterien des Modiolus verfolgen, wie sie sich um die Gefäße aufzweigen und schließlich unter Aufspaltung außerhalb der Intima der Arterie an zarten Muskelfasern endigen. Es ist kaum zweifelhaft, daß es sich um die Vasomotoren

handelt. Vorhanden, aber weniger ausgeprägt, sind sie auch im Gebiet der Arterien, die die Vestibularendstellen versorgen, ja ich konnte sogar solche Fasern an kleinen in das Knochenmark des Petrosus eintretenden Arterien beobachten.

Diese Gefäßnerven dürften aller Wahrscheinlichkeit nach mit der Arteria labyrinthica von den Nervengeflechten des Circulus arteriosus Willisii und somit letzten Endes aus dem Plexus caroticus herkommen (SPÉGEL und DEMETRIADES 1926).

## 2. Gefäße des Labyrinthes.

In der Darstellung der Labyrinthgefäße folge ich der eingehenden Untersuchung von NABEYA (1923), welche, was die Menge des untersuchten Materials betrifft, über die älteren grundlegenden Untersuchungen von EICHLER (1892), SIEBENMANN (1894) und SHAMBAUGH (1903—1904) noch weit hinausgeht.

Die Arterien, die zum Labyrinth führen, entspringen von der Arteria basilaris, also jenem Teil der Kopfgefäße, in welchen durch die gegenseitige Einwirkung der Blutzufuhr durch beide Carotiden und beide Vertebrales, besonders konstante Druckverhältnisse vorhanden sein müssen.

Nach den neuesten Untersuchungen von NABEYA (l. c.) sind die Blutgefäße des Menschen-Labyrinths auffällig verschieden in ihrer Anordnung von denen der meisten *Säugetiere*, mit Ausnahme derer des *Affen*. Übrigens zeigen auch in der gleichen Familie, beispielsweise *Hund* und *Katze*, sowie verschiedene *Nager* untereinander bedeutende Unterschiede. An japanischen Leichen wurde unter 200 Fällen niemals eine eigentliche Arteria auditiva interna gefunden. Dagegen wurde nachgewiesen, daß die Arteria labyrinthica ein Ast der Arteria cerebelli inferior anterior ist. Sie ist entweder einfach oder es sind zwei Arteriae labyrinthicae vorhanden. Erstere Variante fand sich in 8,33 vH, letztere bei 16,7 vH. Beim *Affen* treten die Varianten immer symmetrisch auf. Der *Hund* zeigt nur die zweite Variante, *Meerschweinchen*, *Kaninchen*, *Ratte* und *Katze* nur die erstere mit seltenen Abweichungen. Die Arteria vestibuli anterior weist im Labyrinth der *Säugetiere* und des Menschen fast den gleichen Verlauf und die gleiche Verteilung auf. *Katze* und *Affe* zeigen etwas verschiedene Verhältnisse, indem bei der *Katze* diese Arterie einen besonderen Zweig besitzt, der über die periostale Wand des unteren Teiles des Vorhoffensters und zum proximalen Teil der Basalwindung zieht. Beim *Affen* ist eine Arteria sacularis vorhanden. Abgesehen von der Arteria vestibuli anterior weist das Arterien-system des Menschen zwei Varianten auf: die Arteria vestibulo-cochlearis und die Arteria cochleae propria, welche einen kurzen Stamm, Arteria cochleae communis in den Porus acusticus internus, wie SIEBENMANN (l. c.) es beschreibt, entsendet. Die andere Form ist die, von EICHLER und EBSER (l. c.) beschriebene, vereinigte Form der sogenannten Arteria cochleae. Die Verhältnisse der Arteria cochleae communis im Ohr des *Meerschweinchens*, des *Kaninchens* und der *Ratte* ähneln der zweiten Art, das Ohr der *Hunde* und des *Affen* mehr der ersten Variante beim Menschen, wenn auch die Arteria vestibuli posterior beim *Hund* von der menschlichen stark differiert. Der Hauptast der Arteria labyrinthica teilt sich bei der *Katze* in vier Äste, beim Menschen und den übrigen *Tieren* in 2—3. Die Arteria sacularis ist beim Menschen und den *Säugetieren* immer vom Ramus vestibularis der Arteria vestibulo-cochlearis abgezweigt, mit Ausnahme des *Affen*, wo sie von der Arteria vestibuli anterior abgeht. Nie aber entspringt sie nach NABEYA direkt vom Stamm der Arteria vestibulo-cochlearis, wie es SIEBENMANN angibt. Die Arteria utricularis geht bei allen *Tieren* immer von der Arteria vestibuli anterior ab.

Der Venenstamm des Labyrinths zeigt bei den *Säugetieren* zwei Varianten:



entweder doppelte Versorgung, eine Vena canaliculi cochleae und eine Vena aquaeductus vestibuli oder bloß die Vena canaliculi cochleae, welche in diesem Fall alle venösen Zuflüsse aufnimmt. Erstere Variante zeigen Mensch, Affe, Kaninchen, Ratte, Hund, während die zweite bei Meerschweinchen und Katze sich findet, mit Ausnahme einiger Fälle bei der letzteren. Beim Meerschweinchen ist die Vene am besten entwickelt, indem sie nicht nur das Blut aus dem gesamten Vorhof, also auch einen Ast von der Cochlea, aufnimmt, während die Vena aquaeductus vestibuli eine Hälfte des Vorhofsgebietes versorgt. Eine Vena cochlearis centralis wurde von NABEYA trotz größter Sorgfalt bei der Untersuchung der Venae auditivae internae weder bei Tier- noch Menschenmaterial gefunden. (Siehe Abb. 113.)

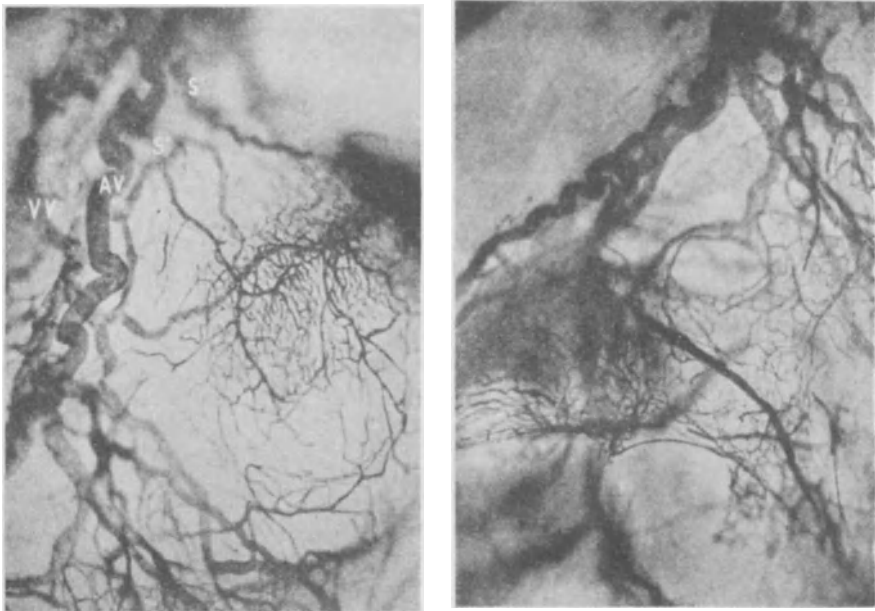


Abb. 114. Gefäßversorgung einer Macula und einer Crista. Die Capillarnetze an dicken Schnitten einer Celloidincorrosion des injizierten menschlichen Labyrinthes dargestellt. (Nach NABEYA.) Schwach vergr. S' und S'' Gefäßstämme, die getrennt erscheinen, aber gemeinsam abgehen; VV Vena vestibularis; AV Arteria vestibularis.

Der Blutzufuß zum Labyrinth und der Abfluß desselben schlagen also ganz verschiedene Wege ein.

Die Dickenverhältnisse der Vena spiralis anterior und posterior variieren beträchtlich beim Menschen und Affen. Meerschweinchen, Kaninchen besitzen keine Vena spiralis anterior, den ganzen venösen Abfluß besorgt die Vena spiralis posterior. Diese bekommt bei Mensch und Tier einige radiär verlaufende Zweige aus dem proximalen Anteil der Lamina spiralis. Eine Vena vestibuli-anterior fehlt dem Meerschweinchenlabyrinth. Die Arteria vestibuli anterior ist bei Kaninchen und Katze von der des Menschen und der übrigen Tiere ganz verschieden. Die radiär verlaufenden Arterien in der Scala vestibuli und auf der Lamina spiralis sowie im Ganglion spirale zeigen drei Varianten: Die größte Anzahl der radiären Arterien hat das Meerschweinchen, die geringste die Ratte, beim Menschen und Affen gibt es vier Arten von in Serien angeordneten radiären Gefäßen, auf der Scala vestibuli, auf der Lamina spiralis, auf der Scala tympani und im Ganglion spirale, während die anderen Tiere jene in der Scala vestibuli

entbehren. Bei *Hund* und *Katze* sind Arterien und Venen der *Lamina spiralis* ebenso zart als zahlreich. Die *Vena laminae spiralis* kommt beim *Kaninchen*, *Hund* und *Katze* vor, fehlt bei *Meerschweinchen* und *Affen*, ist beim Menschen inkonstant. Unter dem Tunnel des CORTISCHEN Organs gibt es nur ein Spiralgefäß. Die anderen Gefäße in diesem Bereich sind spiralförmige Anteile des capillaren Netzwerks der *Crista spiralis* und auf der tympanalen Oberfläche des *Limbus*, wenigstens beim Menschen und *Affen*. Beim *Kaninchen*, das unter dem Tunnel kein Spiralgefäß besitzt, finden sich dagegen besondere Capillaren auf der REISSNERSCHEN Membran und an der *Zona pectinata*. Ebenso beim *Schaf* und *Rind* nach HELD (1902). Diese letzteren wurden nur einmal beim reifen menschlichen Embryo gefunden.

Bezüglich der Blutversorgung der Bogengänge stimmt der Mensch nur mit dem *Affen* überein, die übrigen *Tiere* verhalten sich grundverschieden. Beim Menschen verlaufen Arterie und Venenstamm im Endost des knöchernen Kanals, während sie bei den übrigen *Säugetern* direkt auf dem membranösen Bogengang verlaufen, was nach NABEYA mit der Verschiedenheit des relativen Lumens zusammenhängt. Da die knöcherne Kapsel der Gefäße überhaupt entbehrt, finden sich keine Gefäßverbindungen zwischen der knöchernen Kapsel und dem membranösen Labyrinth, mit Ausnahme eines Teiles der Basalwindung, was sich an durchsichtig gemachten injizierten Labyrinthkonstruktionen konstatieren läßt. Im *Nervus acusticus* finden sich eine Menge feinsten Capillaren, sie sind besonders dicht in der *Intumescencia ganglii Scarpae*. Sie kommen vom Stamm der *Arteria cerebelli inferior anterior*. Die Endstellen des Vorhofes, besonders die *Maculae* und *Cristae*, weisen ein enges, feines Capillarnetz auf, das in der *Crista* der Wölbung des Epithels folgt (Abb. 114).

Beim *Ziesel* habe ich auffällige Gefäßknäuel auch in der Umgebung der *Cristae* beobachtet, was mir bei keinem anderen *Säugeter* bisher bekannt scheint.

In der Umgebung des *Modiolus* bilden die Schneckenarterien oberhalb der Ganglienspirale beim Menschen viele Knickungen und Windungen, bei den *Raubtieren* und manchen anderen *Säugetern* sogar knäuelartige, als *Glomeruli* bezeichnete Aufwindungen. Von ihnen gehen Zweige für den Schneckenerv und das Ganglion spirale ab, noch zartere radiär verlaufende erstrecken sich am Periost der Vorhofstreppe und an der Zwischenwand zwischen dieser und der *Scala tympani* und gehen durch das knöcherne Spiralblatt zum *Limbus spiralis* und zum inneren Teil der *Membrana basilaris*. Man könnte in dieser Anordnung eine Einrichtung zur Abschwächung pulsatorischer Stöße am CORTISCHEN Organ vermuten. Sie bilden untereinander unter dem CORTISCHEN Tunnel und innerhalb des *Limbus* arkadenförmige, annähernd capillare Verbindungen. Eine derselben ist jene auffallende präcapillare Vene, die innerhalb der tympanalen Belegschicht gelegen ist und als *Vas spirale* bezeichnet wird. Die *Membrana vestibularis* REISSNERI wird beim Menschen stets gefäßfrei gefunden. Die *Stria vascularis* und das *Ligamentum spirale*, das, wie auch HELD (l. c.) neuerdings betont, häufig sehr reich an Gefäßen ist, erhalten ihr Blut von in der Decke der *Scala vestibuli* verlaufenden Arterienästen. Sie treten aber niemals in Verbindung mit den Gefäßen der *Basilaris*, besonders dem *Vas spirale*. Deshalb ist die äußere Zone der *Membrana basilaris* die *Zona pectinata*, vollkommen gefäßfrei, was möglicherweise eine physiologische Bedeutung hat, da die Fortleitung von Capillarpulserschütterungen dadurch vermieden wird. Den Anfängen der Venen begegnen wir in der Gegend der *Prominentia spiralis*, sie ziehen am Periost der Paukentreppe weiter, um unterhalb des Ganglions sich mit den Venen der *Lamina spiralis ossea* und auch durch Anastomosen mit der centralen Schneckenvene zu vereinigen. Aus letzterer besonders entsteht dann ein Geflecht, dessen Äste sich wieder vereinigen und mit der Arterie durch den *Meatus acusticus*

internus als Vena auditiva interna weiterziehen. Eine zweite Vene, die Vena canaliculi cochleae, die nahe am Schneckfenster verläuft, führt einen Teil des venösen Blutes direkt zur Vena jugularis. Entsprechend dem individuell so wechselnden Bilde der Architektur des Modiolus, zeigt die Gefäßverteilung im Labyrinth häufige Varianten. Die Gefäße, die die Peripherie des Schneckenhohlraums durchziehen, liegen stets im Periost. Es scheint, daß die von diesem Periost ausgebildete, sehr dichte innerste Knochenlamelle diesen lückenlos umgibt, so daß zwischen den letztgenannten Gefäßen und den Arterien der bald mehr spongiösen, bald mehr kompakten Knochensubstanz der Compacta des Felsenbeins keine Verbindungen beobachtet werden.

Nur an einzelnen Stellen im Bereiche des Promontoriums wurde eine Kommunikation mit Gefäßen des Mittelohrs beobachtet (POLITZER 1876, ZANGE 1912, ALEXANDER f 1904, BUHE 1902).

Schon POLITZER (l. c.) hat bei solchen Verbindungen betont, daß sie Gelegenheit geben können, daß entzündliche Prozesse auf dem Gefäßwege vom Mittelohr ins Innenohr sich fortsetzen.

Die Blutgefäße im *Vogellabyrinth* hat SNAPP (1924) studiert.

### 3. Verhalten des Gehörorganes bei Vitalfärbung.

Die Hohlräume des Labyrinthes scheinen in eigenartiger Weise gegenüber verschiedenen im Blute zirkulierenden Substanzen, besonders körperfremden Substanzen, abgeschlossen zu sein und man kann hier analoge Verhältnisse konstatieren, wie zwischen den Blutgefäßen und dem Gehirn bzw. den das Gehirn umgebenden Subdural- und Subarachnoidalräumen. Es sind diese eigenartigen Permeabilitätsverhältnisse besonders mit Hilfe vital färbender, speicherungs-fähiger Farbstoffe, so wie dies zuerst GOLDMAN an Gehirn und Rückenmark und seinen Hüllen und am Plexus chorioideus ausgeführt hat, mit verschiedenen sauren und basischen Vitalfarbstoffen von FLEISCHMANN (1908) am Labyrinth geprüft worden. Auch ich selbst habe solche Versuche zur Orientierung ausgeführt.

Es zeigt sich dabei, daß basische Farbstoffe, wie Methylblau und Neutralrot, ebenso saure Farbstoffe, wie Lithioncarmin, Trypanblau und Pyrrholblau, in die Blutbahn eines Tieres eingebracht, nicht in der Endolymphe erscheinen.

Pyrrholblau wird wie in anderen Stellen des Organismus von bestimmten Bindegewebszellen (den „reticulo-endothelialen“ Elementen?) gespeichert, welche wir im Labyrinth nur so weit finden als gewöhnliches Bindegewebe vorkommt (DEMETRIADES 1923), das heißt im Ligamentum spirale, in Bindegewebszügen der perilymphatischen Räume, vereinzelt in der tympanalen Belegschicht. Die epithelialen Elemente der Pars superior und die Gebilde des Cortischen Organs nehmen keinen Farbstoff auf.

Während wir im Bindegewebe der Vestibularisganglien besonders im Perineurium einzelne Pyrrholzellen finden, bleibt die Stria und das Ligamentum spirale von ihnen frei, auch alle Gebilde, die innerhalb des Modiolus liegen, bleiben ungefärbt, auch wenn reichliche Speicherung im äußeren und Mittelohr auf den Schnitten zu konstatieren ist. Besonders reichlich speichern das Pyrrholblau das Bindegewebe des äußeren Gehörgangs, das Perichondrium des Knorpels daselbst, Bindegewebszellen in der Faserlage des Trommelfells und die Bindegewebsstränge längs der Gehörknöchelchen, sowie die Bindegewebspolster in der Umgebung der Binnenmuskeln des Mittelohres. Hier finden wir große, dunkel durch Körnchen hervorgehobene Pyrrholzellen. Auch die Adventitia größerer Gefäße, besonders auch das Knochenmark des Felsenbeins speichern Pyrrholblau in reichlicherem Maße.

Das CORTISCHE Organ selbst ist vollkommen gefäßlos, muß also nur auf dem Lymphwege die Zufuhr von Nahrungsstoffen, sowie Sauerstoff erhalten, das einzige in seiner Nähe gelegene capillare venöse Gefäß, ist das Vas spirale, unter der Basilmembran, dieser dicht anliegend.

#### 4. Lymphräume.

Als Lymphräume im Labyrinth können wir die perilymphatischen Räume, die Scalen sowie den Ductus perilymphaticus auffassen. Allerdings hat STREETER gegen die Bezeichnung Endolympe und Perilymphe den gewichtigen Einwand erhoben, daß bisher eine Verbindung mit den übrigen Lymphräumen und Gefäßen des Körpers nie nachgewiesen wurde und will sie durch die Bezeichnung endotische und periotische Flüssigkeit ersetzt wissen.

Ob außer den genannten Lymphräumen eigene Lymphgefäße im Gehörorgan vorkommen, ist mehr als zweifelhaft, man kann als Lymphräume höchstens die periarteriellen Räume im Modiolus auffassen und müßte annehmen, daß sie sich möglicherweise längs der Arterie bis in die Schädelhöhle fortsetzen, doch ist bei guter Fixation das mesenchymale Gewebe hier so dicht, daß man von Lymphspalten nicht gut sprechen kann.

Dieses perivascularäre Gewebe erinnert mit seinen feinverzweigten bindegewebigen Elementen weitgehend an die WHARTONSche Sulze des Nabelstrangs, bei ungünstiger Konservierung könnte man perivascularäre lymphatische Räume hier vermuten, doch scheint die enge Verfilzung der Zellfortsätze den Gedanken an ein Strömen von Flüssigkeit nicht recht aufkommen zu lassen.

### IV. Entwicklung des Gehörorganes.

#### 1. Entwicklung des äußeren Ohres.

Die erste Kiemenfurche wird frühzeitig von wulstigen Rändern umgeben, aus denen sich am Ende des ersten Monats sechs kleine Höcker, die Auricularhöcker, Colliculi branchiales externi, differenzieren. Nach GRADENIGO (1886—1888) gehören die drei vorderen dem mandibularen, die drei hinteren dem Hyaloidalbogen an, was auch SCHWALBE (1892—1898) bestätigte. Sie begrenzen den Meatus auditorius externus und lassen eine Grube zwischen sich, die Fossa angularis. Hinter den drei mittleren Höckern wächst als selbständige Faltenbildung aus der Körperwand die freie Ohrfalte heraus, aus welcher der größte Teil der Ohrmuschel hervorgeht. Eine ähnliche Faltenbildung erscheint am dorsalen Ende der ersten Kiemenspalte. Sie steht hinten mit der freien Ohrfalte in Verbindung, vorn bildet sie die vordere Begrenzung des zweiten und dritten Höckers. Indem diese Falte mit der freien Ohrfalte und den genannten Höckern verschmilzt, entsteht der ganze Zug der Helix, und zwar aus dem ersteren plus dem dritten Höcker die Helix ascendens, aus der letzteren die Helix descendens. Das Crus helicis entsteht durch Verwachsung des zweiten Höckers mit dem dritten, gleichfalls unter Vermittlung jener vorderen Falte. Die sich gegenüberliegenden beiden ventralsten Höcker 1 und 6 werden zum Tragus und Antitragus, während der vierte den Anthelix und der fünfte die beim Menschen nicht ausgebildete Crista anthelicis inferior liefert. Der Lobulus entwickelt sich erst relativ spät als eine Verdickung des unteren Endes der freien Ohrfalte. Die Knorpel der Ohrmuschel erscheinen zuerst am Anfang des dritten Monats beim menschlichen Embryo, und zwar am oberen Teil der freien Ohrfalte. Beim 20 mm langen Embryo stellt nach MÜNCH (1897) der Ohrknorpel eine einheitliche Platte dar, die durch den Isthmus in Muschel und Gehörgangsknorpel geschieden ist. Auf

dem ersteren, der ungefähr löffelförmig gestaltet ist, hebt sich schon die Anthelix in Form zweier Leisten ab. Die Veränderungen, die nun in dieser einheitlichen Anlage auftreten, beruhen auf einem ungleichen Wachstum, indem einzelne Teile zurückbleiben, andere an Größe stark zunehmen. Die beiden SANTORINISCHEN Incisuren entstehen durch Schwund von Knorpelsubstanz. Wenn der Muschelknorpel das Epithel der freien Ohrfalte erreicht, bildet dasselbe gleichsam ein Hemmnis für seine weitere Ausdehnung und zwingt ihn, sich einzufalten. Für diese mechanische Auffassung sprechen unter anderem die Angaben von TATAROFF (1887), daß beim Erwachsenen Fett und Haare überall da fehlen, wo die Haut stark über den Knorpel gespannt ist, während beim Embryo die Haare gleichmäßig über die ganze Ohrmuschel verbreitet sind. Bei langohrigen Tieren ist der Knorpel in mehrere Stücke gegliedert (wie besonders aus dem Atlas von BOAS [1924] hervorgeht). Die Muskeln des äußeren Ohres sind Abkömmlinge des

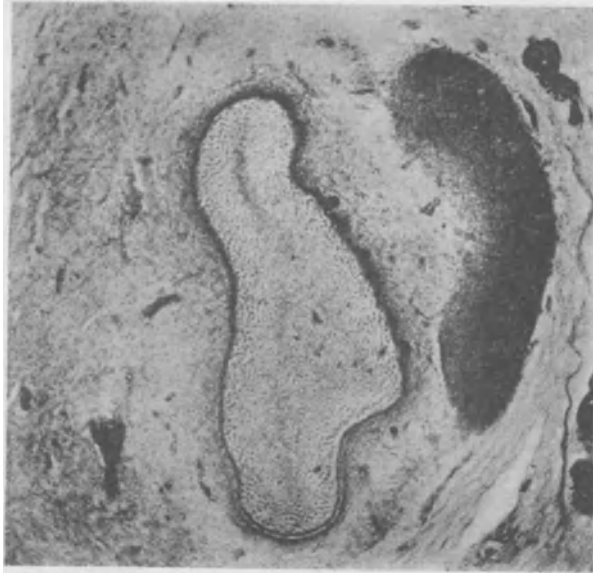


Abb. 115. Epithelptropf, welcher den äußeren Gehörgang des menschlichen Embryo von 75 mm, des 3. Monats, ausfüllt, daneben Anlage des Gehörgangknorpels. Vergr. etwa 41fach.

Hyoidbogens und phylogenetisch aus dem Platysma nach RUGE (1897) hervorgegangen (zitiert nach SCHWALBE und R. KRAUSE 1902, vgl. HENNEBERG 1907).

Der äußere Gehörgang entwickelt sich relativ spät als ein von der Gehörgangsöffnung ausgehender fingerförmiger Fortsatz. Da in dieser Hautpartie starke Abschilferung von Epithel stattfindet, kann beim Neugeborenen und noch später sein Lumen von einem Pfropf abgestoßener Epidermiszellen erfüllt sein, welche dann unter dem Einfluß des Sekretes der Gehörgangsdrüsen sich auflösen. Schon im fünften Monat findet man reichlich verzweigte, wohl eingewanderte Zellen im Epithel.

Das neugeborene Kind, bei dem der äußere Gehörgang noch nicht ganz frei ist und die Mittelohrräume von dem sulzigen Gewebe des Schleimhautpolsters fast vollkommen erfüllt sind, verfügt nur über ein mangelhaftes Hörvermögen, auch die Trommelfelloberfläche ist uneben und das Trommelfell dick. Durch die fortschreitende Resorption des Schleimhautpolsters im Mittelohr stellt sich in den ersten Lebenswochen normale Hörschärfe ein (vgl. SUPPINO l. c.).



## 2. Entwicklung des Mittelohres.

Mit HAMMAR (1902) unterscheidet man eine bis in die siebente Woche sich erstreckende Periode, in der sich die Trommelhöhle anlegt, Embryonen von 3 bis 18,5 mm. Daran schließt sich bis zur Embryolänge von 24 mm eine Periode des tubo-tympanalen Rohres, worauf die Umformungsperiode, unter Umbildung des tubo-tympanalen Rohres in die definitive Trommelhöhle und die Tube sich anschließt, was bis ins postfetale Leben hineinreicht. Die durch die erste Schlundtasche dargestellte erste Anlage entspricht nach SIEBENMANN (b 1894) etwa dem mittleren Drittel der Paukenhöhle. Der vordere Trommelhöhlenabschnitt entwickelt sich etwa in der Mitte der sechsten Embryonalwoche, nachher entwickelt

sich die Tube, deren enger Kanal durch Längenwachstum der primären Paukenhöhle und Abrücken derselben vom Pharynx zustande kommt. Das dorsale Ende der Tasche liegt nach SIEBENMANN bis zum Ende der siebenten Woche dicht unter dem Epidermisüberzug der lateralen Gesichtshälfte, wo die dünne Decke der Trommelhöhle als Verschußplatte bezeichnet wird. In dieser Gegend liegt die erste Anlage des Trommelfells, welche nicht der Verschußplatte selbst, sondern auch der ventralen Wand der Kiementaschenspitze angehört und durch die Gehörgangswülste im Anfang der sechsten Woche abgegrenzt wird. In diesem Stadium ist ihr Dickendurchmesser beinahe so groß, wie derjenige der Labyrinthwand und nur wenig kleiner als die Länge des Gehörganges (SIEBENMANN). Nachdem zunächst die vordere Hälfte des Trommelfells als Membran entwickelt ist, entsteht die hintere Hälfte durch die Ausdehnung der Trommelhöhle in



Abb. 116. Erste Anlage der Paukenhöhle (P) (Kiemenspaltenbucht) eines 4 mm langen menschlichen Embryos, mit 28 Urwirbeln. Präparat des Embryologischen Instituts, Prof. FISCHER. Vergr. etwa 25 fach.

dorsaler Richtung über das Gebiet der embryonalen Gehörknöchelchen hinaus. Vom dritten Monatsbeginne bis in den siebenten Monat hinein findet KEIBÆL (1889) das peritympanale Gallertgewebe, welches, unter der Mucosa gelagert, einen tympanalen und einen epitympanalen Anteil unterscheiden läßt.

Dadurch, daß sich dieses Gewebe schubweise verflüssigt, kommt es in den späteren Fetalmonaten zu immer stärkeren Erweiterungen der Paukenhöhle, so daß schließlich, zur Zeit der Geburt, schon ein Teil der Trommelhöhle für die Luft wegsam ist, während stellenweise sich dieses Gewebe erst postfetal zurückbilden muß.

Fox (1901) unterscheidet bei der Entstehung der ersten Kiementasche eine Periode der Bildung der typischen Tasche, eine zweite der Umwandlung in die primäre Tympanaltasche, eine dritte der Unterteilung dieser Tasche in den tympanalen Abschnitt und die Tube. Schrittweise entfernt sich die Tasche vom Ectoderm. Die ventralen Divertikel werden zuerst in der Mitte unterbrochen und nach und nach in den Boden des Pharynx aufgenommen, wobei sie ver-

schwinden (vgl. FRAZER a 1910, b 1914, c 1922, GUTHRIE 1908, GUGGENHEIM 1912).

Das Trommelfell wird gebildet durch die fortschreitende Annäherung der ventro-lateralen Portion der Tympanaltasche und der dorso-internen Oberfläche des äußeren Gehörgangs. Der zuerst mit ansehnlichen Bindegewebsmassen ausgefüllte Zwischenraum wird immer schmaler. Was übrig bleibt, bildet das Bindegewebe des Trommelfells (Abb. 117). Die Bildung des Trommelfells beginnt an der ventro-lateralen Oberfläche der Tasche und erstreckt sich nach und nach dorsalwärts, so daß sie den Teil, der die Fossa manubrii enthält, einschließt. Nachdem sie sich so differenziert hat, wächst die Tasche seitlich und der Länge nach.



Abb. 117. Anlage des Rachenraumes (*Ph*), der Tube (*T*), des äußeren Gehörganges (*ME*) und des MECKEL'schen Knorpels (*CM*) eines 45 mm langen menschlichen Embryos. Präparat des Embryologischen Instituts, Prof. FISCHEL. Vergr. 19 fach.

Durch Erhöhung der Ränder nimmt sie eine schalenförmige Form an, deren Konkavität dem Promontorium anliegt. Diese Entwicklungsvorgänge sind bei Mensch, *Schwein* und *Kaninchen* ziemlich ähnlich.

In spätembryonalen Präparaten sieht man den großen Reichtum an Nerven, welche das Trommelfell durchziehen und auch zu dessen Gefäßen in enge Beziehung treten.

Die Knochenwände der Paukenhöhle, das Trommelfell, der Aditus und das Antrum bleiben beim Neugeborenen nur wenig in ihren Dimensionen hinter denen des Erwachsenen zurück.

Auch das Labyrinth, als Ganzes, zeigt, wie besonders ALEXANDER (1902) an Ausgüssen studiert hat, nur einen sehr geringen Größenzuwachs nach der Geburt (Abb. 118).

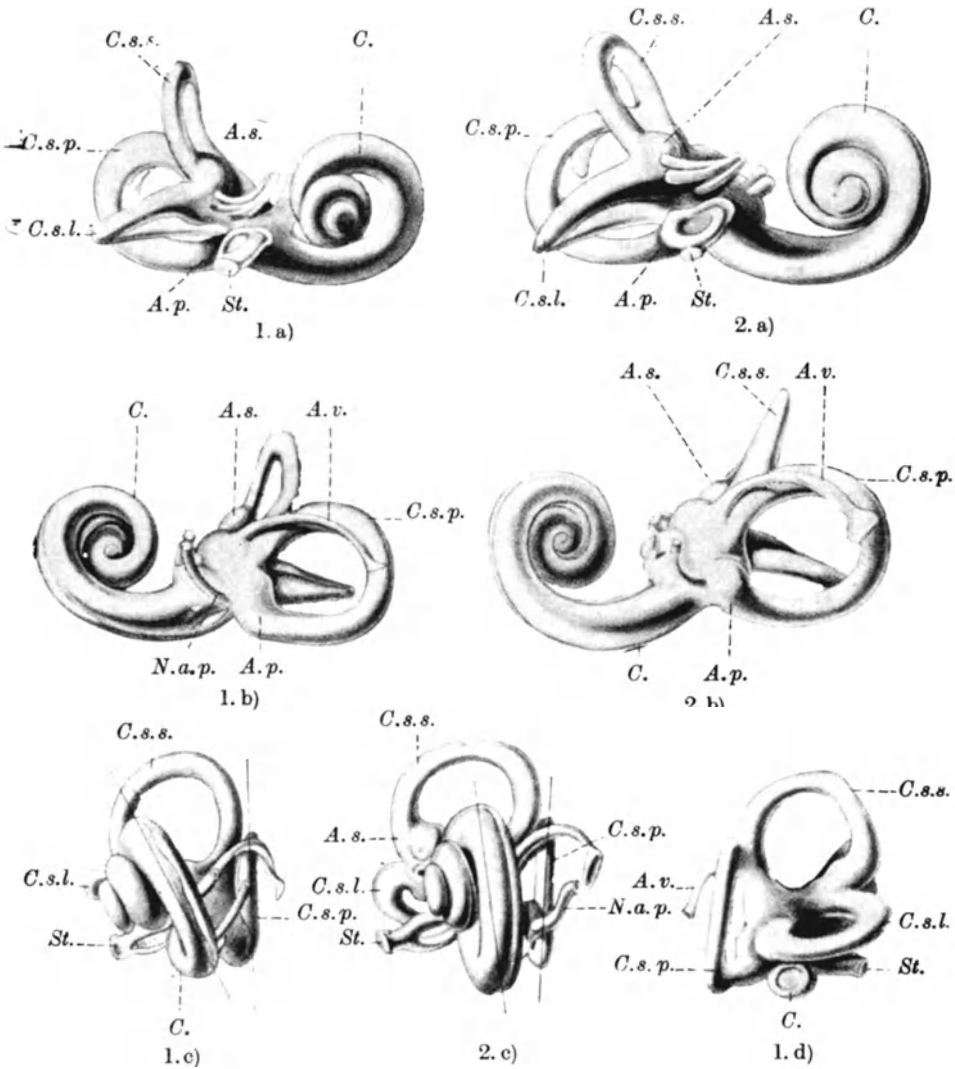


Abb. 118. Das postembryonale Wachstum des Labyrinths an Metallkorrosionen der Schnecke des Neugeborenen und des Erwachsenen. (Dargestellt nach ALEXANDER 1902.) Ausgüsse der endo- und perilymphatischen Räume. *Ap.*. Ampulla posterior; *A. s.* Ampulla superior; *A. v.* Aquaeductus vestibuli; *C. s. l.* Canalis semicircularis lateralis; *C. s. p.* Canalis semicircularis posterior; *C. s. s.* Canalis semicircularis superior; *C.* Cochlea; *N. a. p.* N. ampullaris posterior; *St.* Stapes.

1. Ausguß des Labyrinthes des Neugeborenen: a) in der Ansicht von außen;  
 b) " " " " innen;  
 c) " " " " vorne;  
 d) " " " " hinten.  
 2. Ausguß des Labyrinthes vom Erwachsenen: a) in der Ansicht von außen;  
 b) " " " " innen;  
 c) " " " " vorne.

### 3. Entwicklung der Gehörknöchelchen.

Wie aus den Arbeiten von BAUMGARTEN (1892), BROMAN (1891), DREYFUSS (1893), FUCHS (1905, 1906), HEGETSCHWEILER (1898), IWANZOFF, SIEBENMANN (1894), ZONDEK (1895) und anderer hervorgeht, entwickelt sich die Grundlage der Gehörknöchelchen im Blastem des ersten und zweiten Kiemen-Visceralbogens. Während sich aus dem ersten Bogen der Hammer, der MECKELsche Knorpel

und der Amboß entwickeln, geht aus dem zweiten der Steigbügel und der REICHERTSche Knorpel hervor, wobei beide ursprünglich durch das Interhyale nach BROMAN miteinander verbunden sind. Am menschlichen Embryo fand SIEBENMANN am Ende der vierten Woche die Anlage des Steigbügels in Form eines von dem Blastem der Labyrinthkapsel durch mesodermales Gewebe deutlich getrennten Blastemlappens. In der sechsten Woche tritt die erste Anlage von Hammer und Amboß nach SIEBENMANN gleichzeitig mit dem MECKELschen und REICHERTSchen Knorpel auf und erinnert schon an die definitive Form. In dem Stadium des Vorknorpels hängen die Gehörknöchelchen mit dem Vorknorpel der Kiemenbogen und der Innenohrkapsel noch zusammen. SIEBENMANN ist nicht der Ansicht, daß die menschlichen Gehörknöchelchen als Derivate des ersten und zweiten Kiemenbogens angesehen werden müssen, sondern

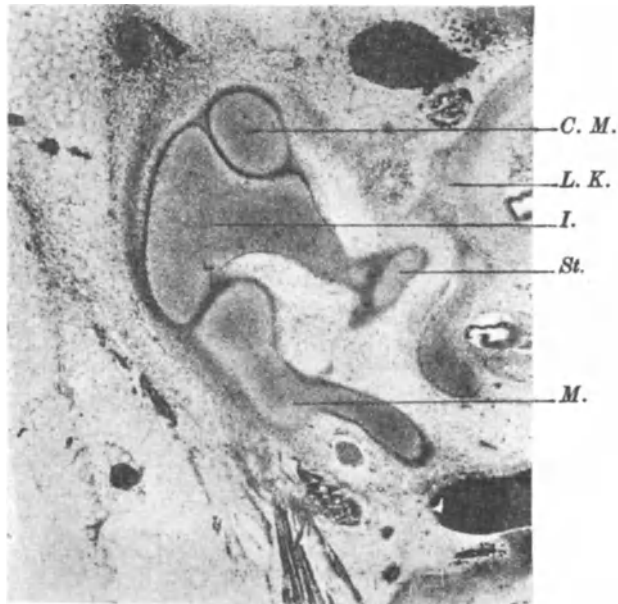


Abb. 119. Knorpelige Anlage der Gehörknöchelchen. Menschlicher Embryo von 64 mm des 3. Monats. Präparat des Embryologischen Instituts, Prof. FISCHEL. Vergr. 23fach. C. M. MECKELscher Knorpel; L. K. Labyrinthkapsel; I. Incus; St. Stapes; M. Malleus.

möchte sie, gleich dem Knorpel des Innenohrs, als besondere Teile des vorknorpeligen Schädelskelets ansehen. Die Gehörknöchelchen, sowie die Innenohrkapsel zeigen am Ende des zweiten Lunarmonats beginnende Verknöcherung. Im Bereich des späteren inneren Ohrfensters treten durch Auseinanderweichen des Vorknorpels Bindegewebslagen auf. Aus diesen letzteren geht in weiterer Folge die Membran des Schneckenfensters, das Ringband des Steigbügels und der mesodermale Überzug desselben hervor, nach SIEBENMANN auch der Knorpelüberzug der vom Annulus stapediale gelieferten Stapesplatte. BAUMGARTEN (l. c.) fand in diesem Stadium Hammerkopf und Amboßkörper durch eine anders sich färbende Zwischenscheibe deutlich voneinander getrennt und in den MECKELschen Knorpel unmittelbar übergehend. Eine Verbindung des hinteren Endes des REICHERTSchen (zweiten) Kiemenbogenknorpels bzw. seines als „Facialismantel“ bezeichneten Schaltstückes mit dem Annulus stapediale ist dagegen nicht mehr vorhanden (SIEBENMANN [zitiert nach ALEXANDER s 1926]). FUCHS will den ganzen Steigbügel ontogenetisch von der Innenohrkapsel ableiten,

auch hält er die Verbindung der Hammer-Amboßanlage mit der ersten Visceralanlage für eine sekundäre. KEIBEL (1911), der betont, daß die histologische Deutung von Skeletanlagen in diesem Vorknorpelstadium sehr subjektiv sein kann, hält dagegen an der alten Anschauung REICHERTS fest, wonach Hammer und Amboß dem ersten, der Steigbügel dem zweiten Visceralbogen angehören. Sehr eingehende Arbeiten über die Vergleichbarkeit der Gehörknöchelchen rühren von GAUPP (1899, 1912) her.

Von den Muskeln des Mittelohres ist, nach KILLIAN (a, b 1890), der *Musculus stapedius* phylogenetisch der ältere, der *Musculus tensor tympani* der jüngere. Ontogenetisch ist es beim Menschen umgekehrt (R. KRAUSE d 1902). Nach BROMAN (Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte 1921) erscheint der *Tensor tympani* beim

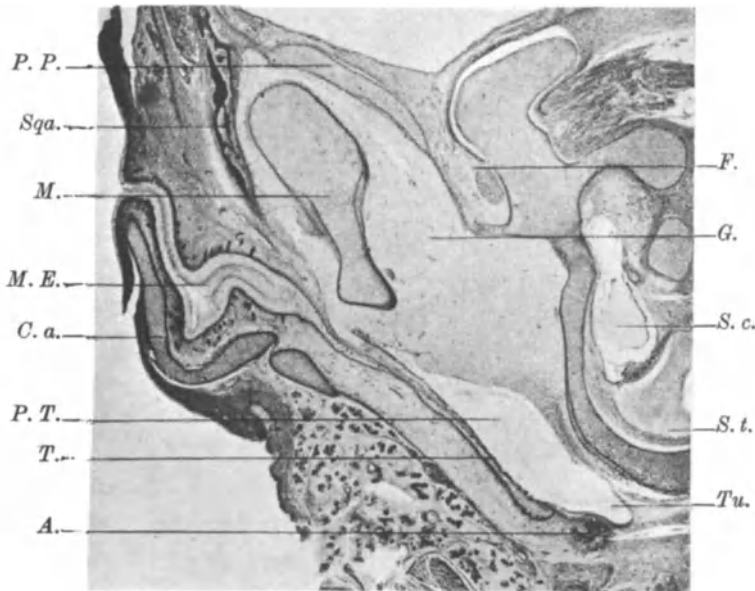


Abb. 120. Anlage des äußeren Gehörgangs, der Ohrmuschel und des Mittelohrs im Frontalschnitt. Menschlicher Embryo 5. Monat. Präparat des Embryologischen Instituts, Prof. FISCHER. Vergr. etwa 10fach. *P. P.* Processus perioticus; *Sqa.* Squama; *F.* Facialis; *M.* Malleus; *G.* Gallerte des Mittelohrs; *M. E.* Meatus externus; *C. a.* Cartilago auricularis; *S. c.* Scala vestibuli; *P. T.* Paukentasche; *S. t.* Scala tympani; *T.* Trommelfell; *Tu.* Tubenmündung; *A.* Annulus tympanicus.

Menschen bereits im zweiten Monat, an seinem distalen Ende mit dem *Musculus tensor veli palatini* zusammenhängend, der *Musculus stapedius* dagegen erst in der Mitte des dritten Monats (vgl. ESCHWEILER b, c 1904).

Der lange Fortsatz des Ambosses erstreckt sich vertikal nach abwärts und ist an seinem Ende rechtwinklig abgebogen. Das Ende selbst ist knöpfchenförmig aufgetrieben und trägt die Gelenkfläche zur Verbindung des Ambosses mit dem Steigbügelköpfchen. Entwicklungsgeschichtlich steht das abgebogene knöpfchenförmige Ende des Ambosses zum langen Schenkel im selben Verhältnis wie eine Epiphyse zur Diaphyse. So erfolgt die knöcherne Vereinigung beider normalerweise noch intrauterin. Die Verbindung zwischen Hammer und Amboß und Amboß und Steigbügel, beim Menschen einfache Syndesmosen, sind nicht bei allen Tieren erhalten, da beispielsweise bei manchen Nagern mit vorzüglichem Hörvermögen die Gelenkflächen miteinander knöchern vereinigt erscheinen (ALEXANDER).

Für gewöhnlich ist die Substanz der Gehörknöchelchen ziemlich kompakt, ge-

legentlich enthalten sie größere Markräume. Hammer und Amboß sind Derivate des ersten Kiemenbogens. Sie gehen aus dem hintersten Abschnitt des MECKELschen Knorpels hervor, an dessen vordersten Anteil sich die Belegknochen des Unterkiefers anlegen. Der Steigbügel und der Stielfortsatz sind, wie das Ligamentum stylo-hyoideum und das untere Zungenbeinhorn, Abkömmlinge des zweiten Kiemenbogens.

Ein kleines Knöchelchen, das sich in Embryonalserien von *Didelphys*, *Dasyurus viverrinus* und *Trichosurus vulpecula*, sowie bei anderen Säugetieren nachweisen ließ, wird als Skeletstückchen von PAAUW bezeichnet. Es scheint sich um einen Rest der Extracolumella der *Sauropsiden* zu handeln (VAN DER KLAUW f 1924).

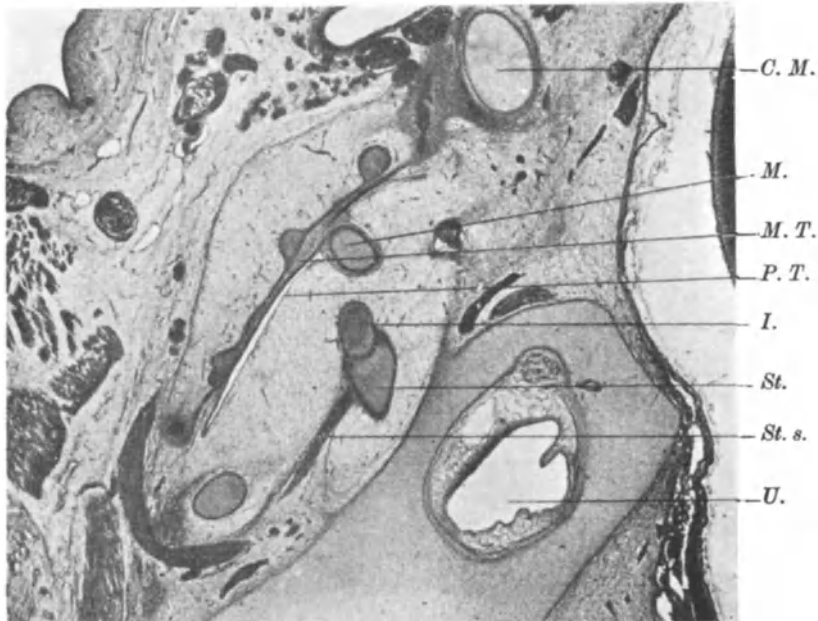


Abb. 121. Gallerte des Mittelohres, die Anlage des Trommelfells und den Hammer mit seinem Ansatz am Trommelfell, sowie den Sehnenansatz des Tensor tympani umschließend, eines menschlichen Embryos von 75 mm des 3. Monats. Überlebend injiziert. Vergr. 16fach. C. M. Cartilago Meckelii; M. Hammergriff; M. T. Membrana tympani; P. T. Paukentasche; I. Incus; St. Stapesköpfchen; St. s. Stapediussehne; U. Utriculus.

Das Schläfenbein entsteht aus drei Bildungsherden: 1. Aus dem Primordial- oder Chondrocranium (Labyrinthkapsel und dorsaler Teil des Tegmen tympani), 2. aus dem Desmocranium (Deckknochen, Schläfenbeinschuppe), 3. aus Anteilen des Kiemenbogens.

Die im zweiten Embryonalmonat in Knorpel umgewandelte, ursprünglich bindegewebige Labyrinthkapsel entsendet einen über die Gehörknöchelchen nach vorne wachsenden Fortsatz (Processus perioticus superior GRADENIGO), aus diesem geht im Verein mit einer sich an ihn ventralwärts anschließenden fibrösen Platte das Tegmen tympani hervor. (GRADENIGO l. c.)

Der erste Kiemenbogen wird in seinem hinteren Anteil durch den Nervus trigeminus in eine laterale und mediale Hälfte zerlegt. Der proximale Teil der lateralen Hälfte bildet den Incus, während der proximale Teil der medialen Hälfte den Malleus und den MECKELschen Knorpel aus sich hervorgehen läßt.

Dem zweiten Kiemenbogen gehört der Annulus stapedius an, der in frühen

Entwicklungsstadien durch ein kurzes Zwischenstück (Interhyale) mit dem Hauptteil des zweiten Kiemenbogens verbunden ist. Lateral von diesen Skeletteilen differenziert sich ein länglicher Knorpelstab, das Laterohyale, das später mit dem Hauptteil des zweiten Kiemenbogens und mit der Labyrinthkapsel verwächst. Da gleichzeitig das Interhyale verschwindet, bleiben zwei voneinander getrennte knorpelige Kiemenbogenderivate zurück, der Annulus stapedius und ein nunmehr von der Labyrinthkapsel bis zur Kiemenbogencopula reichender Stab, der als REICHERTScher Knorpel bezeichnet wird. In diesem treten späterhin Verknöcherungszentren auf, eines für den dorsalen und oberen Teil, das Tympanohyale, und eines für den anschließenden ventralwärts ziehenden Teil, das Stylohyale. Der vorderste Teil verknöchert gleichfalls und wird zum kleinen

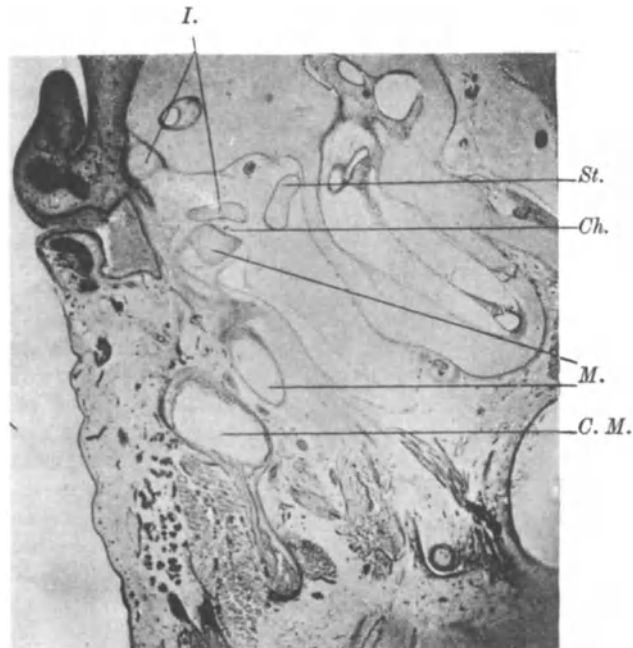


Abb. 122. Anlage des äußeren Gehörgangs der Ohrmuschel, des Mittelohrs und der Labyrinthkapsel, menschlicher Embryo von 90 mm. Präparat des Embryologischen Instituts, Prof. FISCHER. Vergr. etwa 7fach.  
I. Incus; St. Stapes; M. Malleus; C. M. MECKEL'Scher Knorpel; Ch Chorda tympani.

Zungenbeinhorn, während der zwischen ihm und dem Stylohyale gelegene Teil das Ligamentum stylohyoideum wird. Aus dem Tympanohyale geht die hintere und untere Paukenhöhlenwand hervor, aus dem Stylohyale der Processus styloideus. Endlich beteiligen sich an der Bildung des Schläfenbeines mehrere Deckknochen, die Schuppe, der Processus folianus mallei, der vordere Teil des Tegmen tympani und das Os tympanicum. Dieses entwickelt sich zu Beginn des dritten Monats und wächst bogenförmig nach vorne und hinten aus. Beim Neugeborenen stellt es noch einen offenen Ring dar, der in den ersten Lebensjahren zu einer Rinne auswächst, die durch Verwachsung mit der Squama ein geschlossenes Rohr, den Gehörgang, bildet (nach G. POLITZER und G. MAYER 1925). BROMAN (l. c.).

SIEBENMANN findet beim menschlichen Embryo am Ende der vierten Woche in der dorsalen Wand der ersten Schlundtasche ein kernreiches Blastem als Bildungsstätte des Steigbügels. Dieser Blastemlappen ist von der Blastemzone der Labyrinthkapsel an Stelle des späteren ovalen Fensters anfangs durch meso-

dermales Gewebe deutlich getrennt und wird von einem aus der Carotis interna entspringenden Gefäß, der Arteria stapediale, durchzogen. Hammer und Amboß differenzieren sich als vorknorpelige Gebilde des ersten und zweiten Kiemenbogens und gleichzeitig mit ihnen erscheint der MECKELSche und REICHERTSche Knorpelstab. Sie hängen mit den Kiemenbogensvorknorpeln und der Labyrinthkapsel anfangs zusammen. SIEBENMANN (l. c.) kommt zu dem Schlusse, daß die Gehörknöchelchen beim Menschen nicht dem einen oder anderen Kiemenbogen angehören, sondern, daß sie, gleichwie das Labyrinth, als besondere Teile des vorknorpeligen Schädelskelets anzusehen sind. Bei Embryonen von 3 cm Nackensteißlänge ist das vorknorpelige Gewebe der Gehörknöchelchen wie auch der

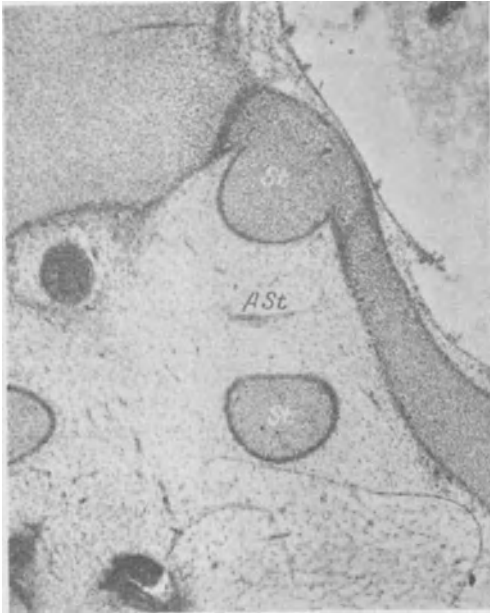


Abb. 123. Stapeschenkel (*St*) und in Rückbildung begriffene Arteria stapedia (*A. St.*) eines menschlichen Embryos von 90 mm. Präparat des Embryologischen Instituts, Prof. FISCHER. Vergr. etwa 35fach.

Labyrinthkapsel schon in embryonalen Knorpel umgewandelt, mit Ausnahme der Stellen der späteren Labyrinthfenster, wo der Vorknorpel eine bindegewebige Umwandlung erleidet.

Im Laufe des vierten Monats (8 cm Länge) bildet sich der MECKELSche Knorpel in seiner unteren Hälfte zum Ligamentum petrotympanicum zurück, während die obere Hälfte als Processus anterior (folianus) des Hammers zurückbleibt. Der Knorpel bildet sich dann weiter zurück und die Ossifizierung des Hammers beginnt im medialen Teil seines Kopfes. Auch an der entsprechenden Stelle des Amboßkörpers zeigt sich ein Knochenkern. Das Dach der Paukenhöhle wird in seiner vorderen Partie von einem Deckknochen des Os squamosum gebildet, während die hintere Hälfte des Os petrosum als Processus perioticus superior aus Knorpel besteht. Am Ende des fünften Monats ist vom Ham-

mer der ganze Kopf und Hals, vom Amboß der Körper und der lange Schenkel verknöchert. Vom Steigbügel sind erst die Schenkel ossifiziert und auch von diesem nur die der Lamina zugewendeten zwei Drittel. Der Annulus tympanicus ist vollständig knöchern und mit dem Processus folianus des Hammers durch Bindegewebe eng verbunden. Von den die Paukenhöhle umgebenden Wänden ist noch knorpelig die Eminentia styloidea der Bogengangskapsel, sowie der Rand des ovalen Fensters und ein Teil des Tegmen tympani. Der Canalis pro tensore tympani und die Eminentia pyramidalis des Steigbügelmuskels sind noch von Bindegewebe gebildet. Das hintere laterale Ende der Paukenhöhle ist noch, wie bei jüngeren Embryonen, von submucösem Schleimgewebe überzogen, das Trommelfell dagegen annähernd auf seine endgültige Dicke reduziert. In diesem Schleimhautpolster, also außerhalb des Lumens der Paukenhöhle, liegen Tensorsehne und Hammerkopf, Amboß und Steigbügel. Der knöcherne bzw. knorpelige Acutus endigt blind und ohne weitere Fortsetzung kurz hinter der Spitze des horizontalen Amboßschenkels.



Von diesem Zeitpunkt an sind die weiteren Umwandlungen der Mittelohrteile makroskopisch-anatomisch zu verfolgen (ALEXANDER s 1926).

Eine ausführliche Zusammenfassung der neueren Arbeiten über die Entwicklung der Gehörknöchelchen hat vor kurzem VAN DER KLAUW (f 1924) gegeben, auf die hier verwiesen sei.

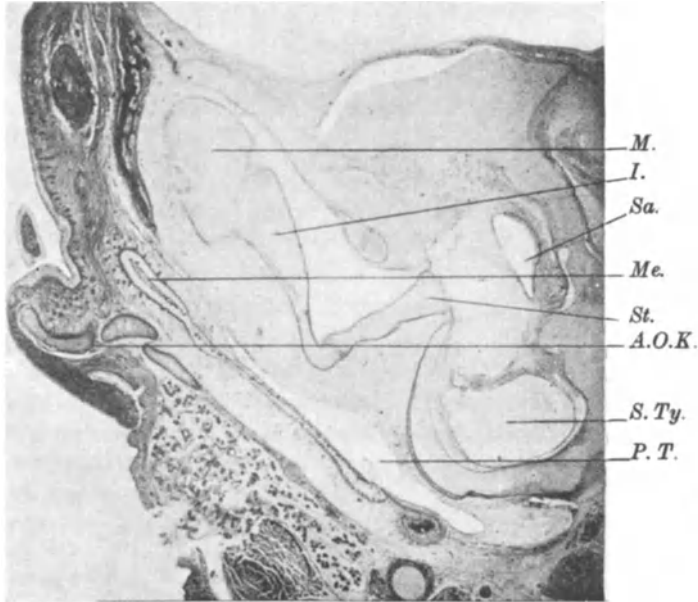


Abb. 124. Kette der Gehörknöchelchen eines menschlichen Embryos des 5. Monats samt anliegenden Teilen des Labyrinths. Präparat des Embryologischen Instituts, Prof. FISCHEL. Vergr. etwa 9fach. *M.* Malleus; *I.* Incus; *Sa.* Sacculus; *Me.* Meatus acusticus externus; *St.* Stapes; *A.O.K.* äußerer Ohrknorpel; *S. Ty.* Scala tympani; *P. T.* Paukentasche.

Beim neugeborenen Menschen ist der lange Fortsatz des Hammers blattartig verbreitert und fast ebenso lang wie der gesamte Hammer, doch erfährt der periphere Teil des Processus longus in den ersten sechs Lebensmonaten eine rasche Rückbildung.

#### 4. Entwicklung des Labyrinths.

Die erste Anlage des Labyrinths, das Gehörgrübchen, findet sich zu beiden Seiten des Nervenrohres, etwa an der Grenze zwischen dem Myelencephalon und Metencephalon und zwar dorsal von jener Stelle, an welcher beim Menschen die erste Kiemenfurche auftritt (CORNING 1912). Dies ist das Hörfeld (vgl. den Embryo PFANNENSTIEL III, Modell von ELTZE, aus KEIBELS Normentafeln (VIII)).

Die Entwicklung des menschlichen Gehörorgans ist, was die ersten Stadien betrifft, in neuerer Zeit besonders von BARTELMÉZ (1922) geschildert worden. Dieser Autor findet schon bei Embryonen mit 2–3 Urwirbeln, als erste Anlage des Labyrinths, eine Verdickung des Entoderms, welche den Neuralfalten des Nachhirnes gegenüberliegt. WILSON (zitiert nach BARTELMÉZ) will im Stadium von drei Urwirbeln etwas Derartiges gesehen haben. In einem vorzüglich erhaltenen Embryo mit vier Urwirbeln (STERNBERG: Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 82, S. 142. 1927) ist aber noch nichts von einer Hörplacode zu sehen gewesen. Im Stadium von acht Urwirbeln ist die Hörplatte schon deutlich abzugrenzen, in der nächsten Nähe legt sich das Ganglion acustico-faciale, als eine Verdickung der noch

offenen Neuralrohrwand, etwas weiter oralwärts an. In einem etwas späteren Stadium, bei 2—2,5 mm, bildet sich in der Platte eine breite, seichte Grube, der Sulcus oticus, aus. Es wird als sicher angegeben, daß man die Abstammung des

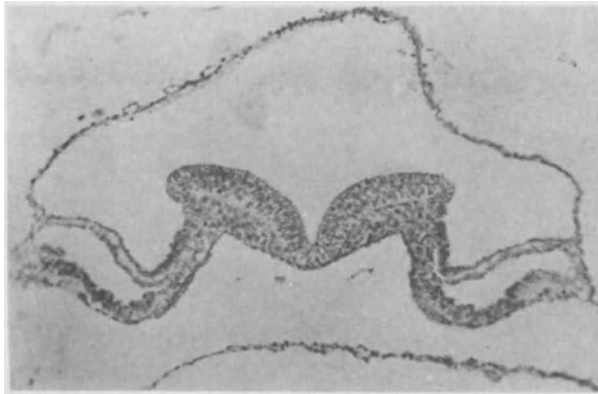


Abb. 125. Gegend der Hörplatte eines 27 mm langen Embryos mit 4 Ursegmentpaaren. Embryo STERNBERG des Embryologischen Instituts, Prof. FISCHEL. Vergr. 104fach.

Ganglions von der Wand des Hirnbläschens noch vor dem Schluß des Neuralrohrs feststellen kann. TOKURA (1925) behauptet, beim *Frosch*, experimentell, die Abstammung des Ganglion vom Labyrinthbläschen festgestellt zu haben. Nach BARTELMÉZ (l. c.) läßt sich die Anlage des akustischen Epithels durch eine Verlängerung der distalen Zellenden und an einer Art Bürsten-

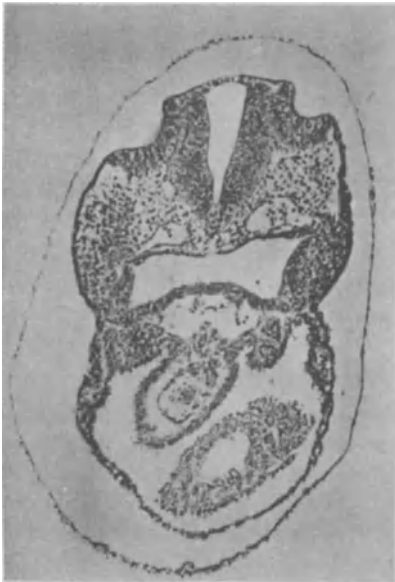


Abb. 126. Querschnitt durch einen menschlichen Embryo mit 18 Urwirbeln im Amnion 4 mm N.-St.-L. in der Höhe der beiden Hörgruben. Fixation: BOUINSche Flüssigkeit. Präparat des Embryologischen Instituts, Prof. FISCHEL. Vergr. 40fach.

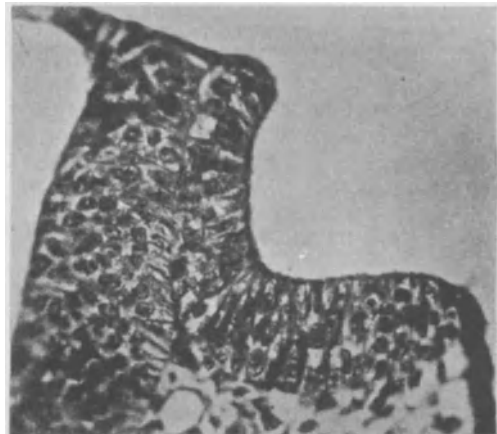


Abb. 127. Hörgrübchen des nebenstehenden menschlichen Embryos von 4 mm N.-St.-L. Fixation: BOUIN. Präparat des Embryologischen Instituts, Prof. FISCHEL. Vergr. 263fach.

besatz an den Zellen cytologisch erkennen. An eigenen, vorzüglich erhaltenen Objekten habe ich von diesem besonderen Saum nichts wahrnehmen können. Bei 10—12 Urwirbeln, einer Länge von 2—3,5 mm entsprechend, stülpt sich das Hörbläschen ein und wir finden bei 16 Urwirbeln schon eine tiefe Hörgrube. Gerade beim Menschen soll die Hörplatte früher erkennbar sein, als bei allen

sonst darauf untersuchten *Wirbeltieren*. Nach eigenen Erfahrungen scheinen diesbezüglich, wie übrigens in sehr vielen zeitlichen embryonalen Korre-

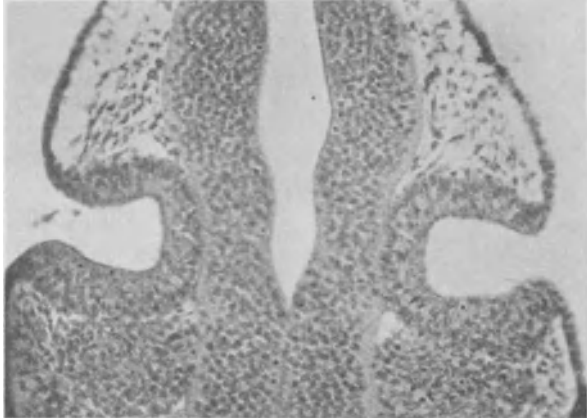


Abb. 128. Querschnitt durch die Hörgruben eines menschlichen Embryos von 2,5 mm N.-St.-L. nach einem Präparate der ersten Anatomischen Lehrkanzel, Prof. TANDLER-Wien. Fixation: ZENKER. Vergr. etwa 350fach.

lationen, große Varianten vorzukommen, so daß bei Embryonen von 2,2 mm Länge und vier Urvirbeln die Anlage der Platte noch nicht sichtbar sein muß. andererseits bei einer Länge von 2,8 mm das Hörbläschen bis auf einen schmalen Kanal schon geschlossen sein kann. Man kann weder aus der Embryonallänge, noch aus der Anzahl der Urvirbel einen sicheren Schluß auf das Stadium der Labyrinthentwicklung ziehen. Der Verschluß dieses Kanals, der von deutlichen Kittleisten begrenzt ist, erfolgt durch weitere Verschmälerung und das gleichzeitig ins Kopfmesoderm sich einsenkende, eben geschlossene Bläschen zieht einen Strang von Oberflächenepithel, den Recessus labyrinthi, nach sich. In diesem verschwindet das Lumen und schließlich trennt sich das Bläschen vom Oberflächenepithel (s. Abb. 129).

Diesen Strang von Epithelien, der in geschlossenem Zustande das Labyrinthbläschen mit dem Ectoderm verbindet, habe ich bei manchen menschlichen Embryonen eine Zeitlang bestehen gesehen, bei anderen nicht. Jedenfalls gehen offenbar seine Zellen unter pyknotischen Veränderungen bald zugrunde. (Abb. 131.)

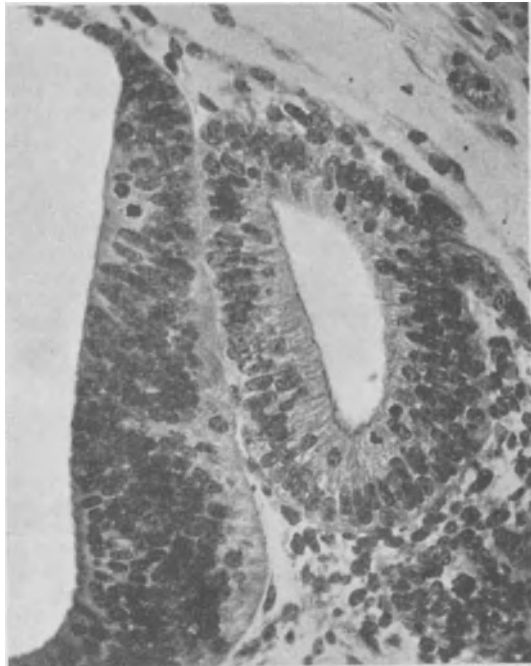


Abb. 129. Abschnürung des Hörbläschens von der Oberfläche. Menschlicher Embryo von 2,8 mm gr. Länge. Zeiß 3 mm 1,40. Komp.-Ok. 4. Fixation: Susalösung.

Nach den Untersuchungen von STREETER (a 1907) erkennt man den Ductus endolymphaticus beim menschlichen Embryo von 4 mm, indem sich hier eine röhrenförmige Ausstülpung bildet.

Auch beim Menschen läßt sich, so wie es bei verschiedenen *Tieren* in

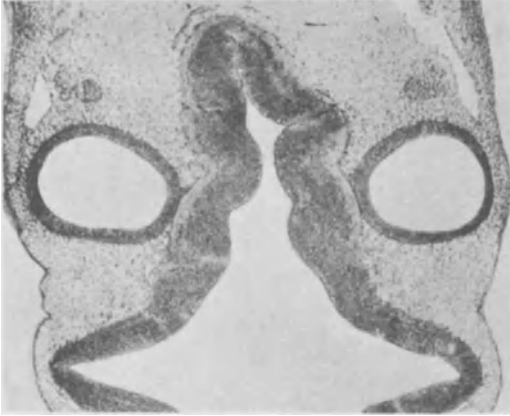


Abb. 130. Menschlicher Embryo von 8,5 mm N.-St.-L., beide Hörblasen im Querschnitt. Vergr. 40fach. ZENKER.

*Petromyzon, Pristiurus, Mustelus, Lepidosteus, Atherina, Scopelus, Exocoetus, Salamandrina, Siredon, Discoglossus, Lacerta, Cavia* und *Ovis* untersucht. Er konnte drei Typen des Verschlusses der Otocyste, den einen bei den *Selachiern*, den zweiten bei den *Amnioten*, den dritten bei *Cyclostomen* und *Amphibien* nachweisen. Aus seinen Resultaten geht hervor, daß der Aquaeductus vestibuli der *Selachier*, der aus einem sehr kurzen Stiel besteht, der die Otocyste mit dem Ectoderm verbindet, durch Loslösung einer Ectodermplatte, die verdickt ist, und die sich auf dem Rücken des Embryos caudal von der Öffnung des Aquaeductus ausbreitet, und einer Epithelverdickung entspricht, welche caudalwärts bei jüngeren Embryonen die Hörplacode fortsetzt, sich ausbildet. Hierzu kommt Differenzierung der dorsalen Abschnitte der Otocyste, welche durch gradweise Verengung den proximalen Anteil des Aquaeductus bilden. Das so entstandene Organ wächst später aus eigenem. Es geht daraus eine partielle Homologie mit dem Recessus labyrinthi der anderen *Vertebraten* hervor, weil bei der Bildung beider die dorsale Spitze der Otocyste sich beteiligt, welche den proximalen Anteil des Aquaeductus und den distalen des Recessus bildet. Während an erstere sich das Verbindungsstück der Ectodermplatte anschließt und am äußeren Ende durch Einfaltung der verdickten Ectodermplatte seinen Zuwachs erhält, entsteht beim Recessus labyrinthi eine Rinne, die sich von der medialen Wand der Otocyste abschnürt.

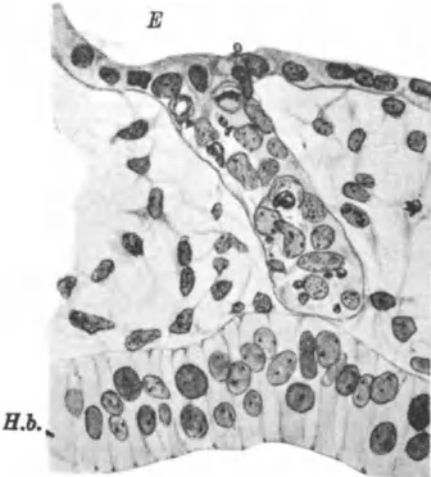


Abb. 131. Loslösung der Hörblase (*H.b.*) vom Ectoderm (*E*) eines menschlichen Embryos von 5 mm N.-St.-L. Ein Strang degenerierender Epithelien. Vergr. 500fach. Susafixation.

Bei der weiteren Vergrößerung der Hörblase kann man nicht nur, wie RANZI (a 1924) es betont hat, bei *Lurchen*, sondern auch beim Menschen abwechselnd Wachstum durch Zellvermehrung der Wandung und Volumzunahme unter Vermehrung des flüssigen Inhalts und gleichzeitiger Wandverdünnung beobachten. Bei diesen und anderen Entwicklungsvorgängen müssen wir uns ein langsames Aneinandervorübergleiten der offenbar sehr plastischen Zelleiber vorstellen,

neuerer Zeit nachgewiesen wurde, beobachten, daß sich der Ductus endolymphaticus, unabhängig von der Loslösungsstelle des Hörbläschens vom Epithel, entwickelt und die Spuren dieser Trennung, wenn auch nicht konstant, noch zu einem Zeitpunkt bemerkbar sind, wo der Ductus endolymphaticus als kleiner Blindsack dorsal von der Trennungsstelle sich ausbuchtet. (Vgl. FINEMANN 1915, PEROVIC und AUST 1915.)

Um zu entscheiden, ob der Aquaeductus vestibuli der *Selachier* dem Recessus labyrinthi der anderen *Vertebraten* homolog ist oder nicht, hat RANZI (b 1924) Serien von *Torpedo, Bufo, Rana, Anas, Columba, Gallus, Petromyzon, Pristiurus, Mustelus, Lepidosteus, Atherina, Scopelus, Exocoetus, Salamandrina, Siredon, Discoglossus, Lacerta, Cavia* und *Ovis* untersucht. Er konnte drei Typen des Verschlusses der Otocyste, den einen bei den *Selachiern*, den zweiten bei den *Amnioten*, den dritten bei *Cyclostomen* und *Amphibien* nachweisen. Aus seinen Resultaten geht hervor, daß der Aquaeductus vestibuli der *Selachier*, der aus einem sehr kurzen Stiel besteht, der die Otocyste mit dem Ectoderm verbindet, durch Loslösung einer Ectodermplatte, die verdickt ist, und die sich auf dem Rücken des Embryos caudal von der Öffnung des Aquaeductus ausbreitet, und einer Epithelverdickung entspricht, welche caudalwärts bei jüngeren Embryonen die Hörplacode fortsetzt, sich ausbildet. Hierzu kommt Differenzierung der dorsalen Abschnitte der Otocyste, welche durch gradweise Verengung den proximalen Anteil des Aquaeductus bilden. Das so entstandene Organ wächst später aus eigenem. Es geht daraus eine partielle Homologie mit dem Recessus labyrinthi der anderen *Vertebraten* hervor, weil bei der Bildung beider die dorsale Spitze der Otocyste sich beteiligt, welche den proximalen Anteil des Aquaeductus und den distalen des Recessus bildet. Während an erstere sich das Verbindungsstück der Ectodermplatte anschließt und am äußeren Ende durch Einfaltung der verdickten Ectodermplatte seinen Zuwachs erhält, entsteht beim Recessus labyrinthi eine Rinne, die sich von der medialen Wand der Otocyste abschnürt.

worauf RUFFINI bei ähnlichen Prozessen im Geruchsorgan hingewiesen hat. Nun tritt eine weitere Differenzierung in der Weise auf, daß zwei Falten am Bläschen sichtbar werden. Während aus der ventraleren Falte der horizontale äußere Bogengang wird, entstehen aus der dorsalen Falte die beiden vertikalen Bogengänge in der Weise, daß von beiden Seiten her zwei Dellen gegeneinander sich einsenken und sich an der tiefsten Stelle treffen, worauf hier das Epithel atrophiert. Es bilden sich auf diese Art zwei Bogengänge, welche einen gemeinsamen mittleren Schenkel (*Crus commune*) miteinander besitzen, welcher aus dem übrigbleibenden Teil der Falte zwischen beiden Einstülpungen hervorgeht (ALEXANDER h, i 1900, s 1926, STREETER a 1907). Schon währenddem sich diese Vorgänge abspielen, machen sich Wachstumsvorgänge geltend, die eine Lageänderung der beiden Bogengänge bedingen, so daß sie nach und nach in eine winkelige Stellung zu einander geraten. Die nicht an der Faltung beteiligte Partie des Bläschens wird zum Utriculus und gleichzeitig entwickelt sich, in der Richtung gegen die Chorda hin, eine Ausstülpung. Auf diesem Stadium kann man zum erstenmal eine Sonderung der

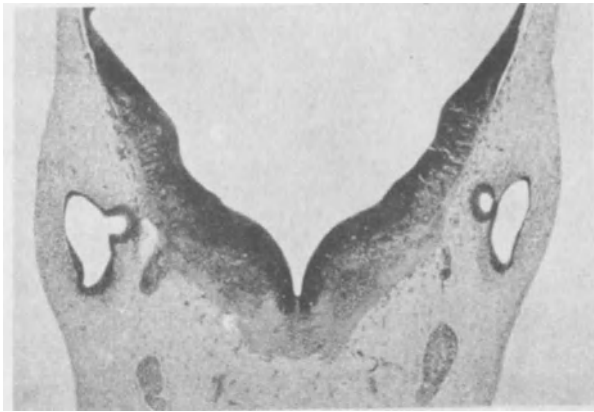


Abb. 132. Abschnürung des Ductus endolymphaticus, menschlicher Embryo von 5 mm N.-St.-L. ZENKER. Vergr. etwa 48 fach.

Labyrinthanlage in zwei Teile erkennen, in die Pars superior, die sich aus dem Utriculus und den Bogengängen zusammensetzt, und die Pars inferior, die den Sacculus und die Schneckenanlage umfaßt. Diese Teilung, die sich mit Ausnahme der *Cyclostomen* bei allen übrigen *Wirbeltieren* mehr minder deutlich ausprägt, geht bei einzelnen *Knochenfischen* so weit, daß die beiden genannten Teile sich vollkommen voneinander trennen können (BIERBAUM 1914).

Die Scheidung der Pars vestibularis und Cochlearis oder inferior ist beim Menschen zuerst angedeutet und erfolgt erst später.

STREETER (1921) fand, daß ein rotiertes Labyrinthbläschen sich wieder in die richtige Lage bringt, bzw. sich richtig aufdifferenziert. OGAWA fand, daß dies auch geschieht, selbst wenn das Labyrinthbläschen von *Rana sylvatica* auf die Larve von *Rana catesbiana*, ja selbst auf das entfernt verwandte *Amblystoma* überflanzt wird.

OGAWA (1921) zeigte, daß die von STREETER erkannte Wiederaufrichtung des Hörbläschens in seine normale Lage, bei Transplantation in verschiedenen Neigungswinkeln auch eintritt, wenn man das Bläschen von *Rana* in verkehrter Stellung auf *Amblystoma* und vice versa transplantiert. Dreht man das Bläschen um die Transversalachse um 180°, wird die Wiederaufrichtung durch Verschmelzung mit der Haut manchmal verhindert (vgl. auch TOKURA 1924—25).



## 5. Entwicklung des Vestibularapparates.

In dem Hörbläschen verdickt sich zuerst eine Partie der Wandung in auffallender Weise, um auf diese Weise die sogenannte *Macula communis* zu liefern, welche vorübergehend eine gemeinsame Anlage der Endstellen darstellt. Während des folgenden Längenwachstums des Hörbläschens wächst diese *Macula* mit, und indem nun das verlängerte Hörbläschen sich in zwei Anteile, die sogenannte *Pars superior* und die *Pars inferior*, spaltet, trennt sich auch die *Macula communis* in einen oberen und unteren Teil, die noch eine Zeitlang durch eine Brücke von charakteristischem Epithel verbunden bleiben. Diese Brücke wird, nach ALEXANDER (i 1900), schließlich durch Auftreten von reinem indifferentem Wandepithel durchschnitten und es bestehen dann, eine Zeitlang, zwei Neuroepithelflecken im inneren Ohr, von denen der eine in der *Pars superior*, der andere in der *Pars inferior* liegt. Der letztere bleibt weiter im medialen und vorderen Teil der Ohrblase liegen, während der andere, infolge der Größenzunahme der *Pars superior*, durch Wachstumsvorgänge an deren untere, äußere Wand zu liegen kommt. Mit der Entwicklung der Bogengänge und Ampullen wird von der gemeinsamen Nervenendstelle der *Pars superior*, später die *Crista ampullaris lateralis* abgespalten, während der übrigbleibende Teil zur *Macula utriculi* wird.

Die *Pars superior* behält zunächst die rundliche Gestalt, die *Pars inferior* nimmt die Form eines schwach gekrümmten Fingers an. Unter starker Größenzunahme der gesamten Hörblase nach hinten und abwärts legt sich die obere Bogengangstasche an.

Später nimmt die Winkelstellung der beiden Bogengänge zueinander bis zu  $90^\circ$  zu. Das Ampullenende ist von Anfang an deutlich erweitert.

Die gemeinsame Nervenendstelle der *Pars inferior* (ALEXANDER i 1900) entsendet nach innen und oben einen Fortsatz in die hintere Ampulle, der zur *Crista ampullaris posterior* wird. Im übrigen wächst die Nervenendstellenanlage der *Pars inferior* in die Länge und wird schließlich in einen kleineren oberen und größeren unteren Anteil getrennt. Ersterer wird zur *Macula sacculi*, der letztere, der sich immer weiter entwickelt, wird zur *Papilla basilaris cochleae*. Bei niederen *Wirbeltieren* entwickelt sich aus dem äußersten Ende dieses Epithelabschnittes auch noch die *Macula lagenae*. Während dieser Entwicklungsvorgänge kann es bei beschleunigtem Wachstum gelegentlich zu Abschnürung kleiner Epithelpartien, besonders an den Trennungsstellen der *Pars superior* und *inferior*, kommen und wir haben uns so das Auftreten von akzessorischen Epithelflecken zu erklären, worauf ALEXANDER (z 1920) und FISCHER (b 1922) hingewiesen haben.

Während die Ontogenese der einzelnen Nervenendstellen, wie ALEXANDER betont, mit der phylogenetisch gerechtfertigten Einteilung des inneren Ohres in *Pars superior* und *inferior* nicht vollständig in Einklang steht, da eine zur *Pars superior* zugehörige Nervenendstelle, die *Crista ampullaris posterior*, entwicklungsgeschichtlich aus dem Neuroepithel der *Pars inferior* hervorgeht, sehen wir den ontogenetischen Zusammenhang der *Macula sacculi* mit dieser *Crista* schon in der Versorgung durch einen gemeinsamen Nervenast ausgedrückt. R. KRAUSE (d 1906) hat angenommen, daß die *Crista ampullaris posterior* aus dem oberen Anteil des gemeinsamen neurolabyrinthären Epithels hervorgeht (s. STREETER 1907 usw., ferner Entwicklung der *Macula neglecta*, S. 297—299).

Der rundliche Querschnitt der Bogengänge entwickelt sich erst nach und nach. Unter weiterem Wachstum bildet sich am *Ductus cochlearis* der Vorhofs- und der Kuppelblindsack durch regionäre Erweiterung der Röhre mit gleichzeitiger Verengerung im proximalen Abschnitt.

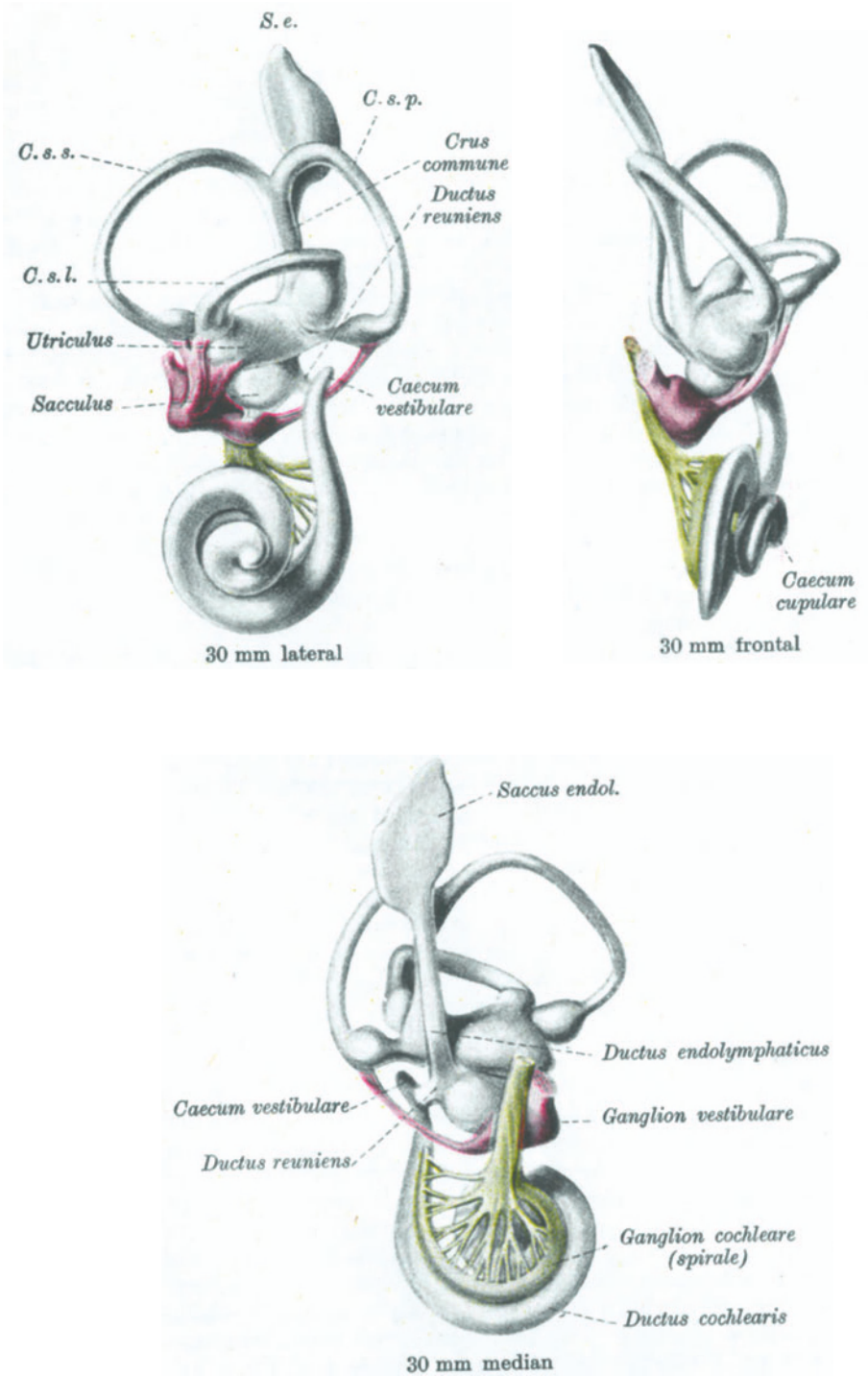


Abb. 134. Darstellung der Labyrinthentwicklung nach Modellen des Menschen nach STREETER. Späteres Stadium. 39 mm Sch.-St.-L.



Vorübergehend mündet der Ductus endolymphaticus in einen kurzen, weiten Gang, den Canalis utriculo-saccularis. Wahrscheinlich durch eigene lokale Wachstumsprozesse, nach Ansicht anderer Autoren durch den Druck einer vorwachsenden Mesenchymmasse, wird dieser Kanal medianwärts winkelig eingebogen und da an der Spitze dieses Winkels die Einmündung des Ductus endolymphaticus sich findet, gewinnen wir den Eindruck, als ob dieser sich in zwei Schenkel spalten würde, von denen der eine mit dem Utriculus, der andere mit dem Sacculus in Verbindung steht.

Die Bogengänge besitzen anfänglich eine ziemlich unregelmäßige plumpe Form; ein Stadium, in welchem die Lumenachse auch nur eines Bogenganges vorübergehend genau in einer Ebene gelegen wäre, wird eigentlich niemals vorgefunden. Ihre definitive Form nehmen sie erst nach und nach an.

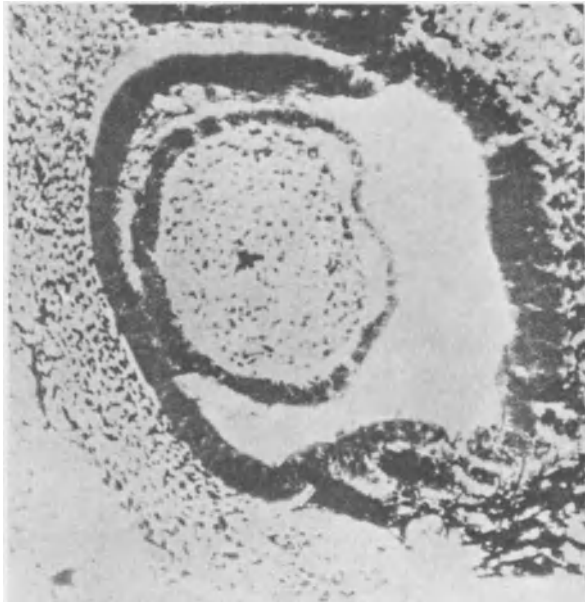


Abb. 135. Bogengang mit einwachsenden Nerven im Längsschnitt. *Mausembryo* von 10 mm S.-St.-L. Vergr. 150fach. AGDUHRS Silberfärbung.

Die Entwicklung des *Vogellabyrinths* ist in neuerer Zeit, speziell beim *Kiebitz*, von FUCHS (1923) studiert worden, das Labyrinthbläschen löst sich vom Ectoderm seitlich ab, wird dann annähernd birnenförmig und man kann erkennen, daß der Recessus labyrinthi und damit der Ductus endolymphaticus primär durch Ausstülpung der kranialen Bläschenwand schon zu einer Zeit entsteht, wo die Abschnürungsstelle an der lateralen Bläschenwand noch deutlich markiert und fixiert ist.

Beim *Kiebitz* wird zuerst der hintere Bogengang, dann der obere durch den Durchbruch der Bogengangstasche abgeschnürt, etwas später erst der laterale. Nach FUCHS scheint bei *Huhn*, *Ente* und *Kiebitz* ein einheitlicher Modus der Abschnürung des Ductus endolymphaticus nachgewiesen zu sein.

Die Entwicklung des Labyrinths verfolgten bei den *Cyclostomen* R. KRAUSE und TRETJAKOFF (1908), bei den *Selachiern* (*Torpedo*) HELLMAN (1898) und R. KRAUSE (1902), bei den *Teleostiern* MITROPHANOW (1890), NOORDEN (1883), OKAJAMA (1911), (*Salmo*) SIDORIAK (1899), WENIG (1911).

Bei den *Amphibien* REED (1915), LEWIS (1907), NETTO (1898), (*Axolotl*) NORRIS (1892), (*Axolotl*) OSAWA (1898), PETER (1898), (*Ichthyophis*) PROEBSTING (b), (*Triton*), RANZI (1924) (*Bufo*), SPEEMAN (1910, 1911), STREETER (1906), VILLY (1890), WENIG (1913) (*Rana*), HIRZEL (*Salamandra atra*), GÖTTE (1877) (*Unke*), KOTHE (1910) (*Columella*), KINGSBURY (1908).

Bei den *Reptilien* CORDS (1909) (*Lacerta*), FUCHS (1901), GOLDBY (1925) (Mittelohr), HOCHSTETTER (1916), KEIBEL (1916) (*Schildkröte*), KUDO (1918) (*Trigonocephalus*), KILLIAN (1890) (*Krokodile*), KUNKEL (1912) (*Emys*), MÖLLER (1905) (*Ringelnatter*), NOAK (1906), (*Hatteria*) OKAJAMA (1915), (*Schlangen*) PEROVIC (1913), (*Emys*) PETER (c 1901), (*Lacerta*) RABINOWITSCH (1903) (*Emys*), SMITH (1914), (*Columella Chrysemys*) VERSLUYS (1903).

Bei *Vögeln* R. KRAUSE (1902), FUCHS (1923) (*Vanellus*).

Bei den *Säugetern* sehr zahlreiche Autoren.

Die Entwicklungsvorgänge des Labyrinths spielen sich bei den einzelnen Klassen der *Wirbeltiere* etwas verschieden ab, so entnehmen wir den Schilderungen NOORDENS und WENIGS, daß bei den *Knochenfischen* zuerst der obere vertikale, dann der hintere vertikale Bogengang sich bildet, erst zuletzt der horizontale, was von letzterem Autor als Ausdruck seiner phylogenetisch späteren



Abb. 136. Utriculus, Ampulle und Crista, Beginn lokaler Divertikelbildungen, das Ganze umgeben von Vorknorpelgewebe bei einem 10 mm langen menschlichen Embryo. Vergr. 48fach.

Entstehung aufgefaßt wird. Man erkennt schon frühzeitig die Cristae in den Bogengängen, noch bevor die Bogengänge selbst deutlich sind, dagegen sproßt der Ductus endolymphaticus erst aus, wenn alles übrige schon ausgebildet ist.

Nach HERTER (1921) wird bei *Bombinator*, *Pelobates*, *Hyla* und *Rana* zuerst der horizontale, dann der vordere, dann der hintere vertikale Bogengang ausgebildet. Bei *Bufo* entsteht der vordere vor dem horizontalen. Bei Labyrinthzerstörung an jungen *Larven* wird ein Ausgleich in erheblichem Maße durch Regeneration verursacht.

Zur Zeit, da sich die geschilderten Umwandlungsvorgänge abspielen, sehen wir die Wandung des Labyrinths aus einem mehrschichtigen, an manchen Stellen fünf- bis sechsschichtigen Epithel bestehen, dessen Zellen noch keine besondere Differenzierung aufweisen. Bald aber sieht man, daß stellenweise eine Verdünnung auf ein bis zwei Zellschichten eintritt, während an anderen Orten ein dickes Epithellager als die Anlage der sich entwickelnden Nervenendstellen bestehen bleibt. [Es sei nebenbei hier erwähnt, daß, wie aus Versuchen von STREETER (1909), SPEEMAN (1910) und LEWIS (1907) hervorgeht, wenigstens bei den *Amphibien* sich eine Vertauschbarkeit der einzelnen Bezirke des Hörbläschens bezüglich ihrer prospektiven Bedeutung ergeben hat, indem diese

Forscher bei Verlagerung und Verdrehung der Bläschenanlage doch normale Labyrinth an den *Larven* erhielten.]

Beim Menschen bewirken Abschnürungsvorgänge, daß schließlich ein kurzer Kanal den Utriculus mit dem Sacculus verbindet, indem der hier sich abgliedernde Ductus endolymphaticus so einmündet, daß er durch den Ductus utriculo-saccularis gabelförmig einerseits mit dem Utriculus, andererseits mit dem Sacculus in Verbindung steht. Gerade an dieser Stelle des Labyrinthes finden wir, bei den verschiedenen *Wirbeltieren*, recht zahlreiche, von diesem Verhalten abweichende Varianten.

Beim menschlichen Embryo von 15 mm, manchmal auch noch später, ist das Epithel der Endstellen derart entwickelt, daß die Oberfläche ganz gleichgroße Mosaikplättchen zeigt, in denen das Diplosom zu erkennen ist, aber eine

*Bogengang*



Abb. 137. Utriculus, Ampulle mit Crista, Ductus utriculo-saccularis mit Abgang des Ductus endolymphaticus, Anlage des Ductus cochlearis und des Ganglion cochleare der knorpeligen Labyrinthkapsel, von Hammer und Amboß bei einem 23 mm langen menschlichen Embryo. A. Ampulle; D. c. Ductus cochlearis; D. e. Ductus endolymphaticus, D. u.-s. Ductus utriculo-saccularis; S. Sacculus; U. Utriculus. Vergr. 14fach.

Differenzierung zwischen Stütz- und Sinneszellen nicht möglich ist. Bei tieferer Einstellung dagegen sieht man, daß unter einem Teil der Endplatten die turgescenzen Sinneszellen, unter den anderen die zusammengepreßten peripheren Teile der Stützzellen liegen. Es ist dies ein klarer Ausdruck dafür, daß vorübergehend, auch beim Menschen, die Entwicklung der Labyrinthwände, insbesondere der Sinnesendstellen, bloß durch Zellvermehrung mit gleichzeitiger Zellverkleinerung vor sich geht und dieses Stadium durch ein zweites abgelöst wird, in dem, bei gleichbleibender Zellzahl, bloß durch Zellwachstum die Weiterentwicklung und die Volumszunahme herbeigeführt wird.

Dort, wo sich die Endstellen der Maculae und Cristae bilden, sehen wir während der Wachstumsvorgänge des Labyrinths die volle Dicke der Schicht erhalten bleiben, während in der Umgebung die Wandung sich verdünnt. Es kommt nach und nach auch hier zu einer Umlagerung der Epithelien, in der Art, daß man eine zu innerst gelegene Schichte größerer, etwas stärker turgescenter Zellen als Anlage

der Sinneszellen neben einer tiefer gelegenen Schichte schmalerer Zellen, der späteren Stützzellen, erkennen kann. Sehen wir die Oberfläche dieses Epithels flach getroffen, so erkennen wir die etwas stärker hervortretenden Kittleisten, die die Köpfe der Haarzellen und die der Stützzellen unterscheiden lassen. Jede dieser cuticularen Platten läßt, wie HELD (1902) und VAN DER STRICHT (a 1907) zuerst dargestellt haben, ein winziges Diplosom erkennen. Bei optimaler Fixation, die allerdings recht selten gelingt, besitzen alle Zellen in diesem Stadium eine von den Diplosomen ausgehende Innen- und Außengeißel. Das Sinneshaar, eigentlich eine Gruppe feinsten Härchen, sproßt neben dem Diplosom hervor, und bald differenziert sich auch daneben die Gallerte der Sinnesendstellen.

STUDNÍČKA (1912) einerseits und WITTMACK (1918), in etwas modifizierter Auffassung andererseits, sehen in diesen Gallerten ein Netzwerk feinsten seitlicher Fortsätze der Sinneshaare und STUDNÍČKA rechnet daher die Gallerten zu den außerhalb der Zelle gelegenen „Exoplasmen“, hält sie also noch für lebende Substanz.

Die Möglichkeit, nach den verschiedensten Fixationen die Haare mit ihren äußerst feinen Spitzen vollkommen scharf mit Hämatoxylin, besonders Molybdänhämatoxylin, zu färben und dabei keinerlei Übergang zu der mit saurem Farbstoff, etwa Säurefuchsin, gefärbten Gallerte zu konstatieren, läßt die Vorstellung eines solchen Zusammenhanges vollkommen abweisen und wir müssen, wie ich glaube, diese Gallerten als ein Sekret auffassen, wie das Chitin der *Arthropoden* und nicht mehr lebendiger als etwa das in einer Zelle gespeicherte Fett oder Glykogen.

Die Cupulae, die schon im dritten Monat deutlich zu unterscheiden sind, nehmen an Größe noch weiter zu und sind beim Neugeborenen voll entwickelt.

In den Maculae und Cristae scheint die Entwicklung im wesentlichen centrifugal stattzufinden, d. h. die am weitesten an der Peripherie der Macula und die am tiefsten am Abhang einer Crista gelegenen Elemente sind als die jüngsten anzusehen und an diesen Orten allein sehen wir in den letzten Entwicklungsstadien noch mitotische Vorgänge ablaufen.

Während der Entwicklung scheint das Wachstum des Labyrinthes wohl nur unter dem Bilde mitotischer Teilungen vor sich zu gehen. Amitotische Teilungen scheinen nicht vorzukommen, ich habe sie nie beobachtet und auch nirgends erwähnt gefunden.

Von einem bestimmten Zeitpunkt an scheint die Entwicklung der Nervenendstellen im Labyrinth so vor sich zu gehen, daß durch Zellvermehrung eine bestimmte Zellenzahl für die Endstelle erreicht wird, wobei unter fortwährenden Teilungen die dichtgedrängten Zellelemente sehr klein werden. In der folgenden Periode geschieht nun das weitere Wachstum des Labyrinths im Gegensatz hierzu ausschließlich durch Zellwachstum und nicht mehr durch Zellvermehrung, wenn auch vielleicht eine Übergangsperiode vorhanden ist, bei der an den Vorhofendstellen, vielleicht noch an der Peripherie Mitosen sich abspielen, während solche im Centrum schon fehlen. Bei der Schnecke ist ein anderer Entwicklungsmodus vorhanden, da schreiten die Entwicklungsvorgänge von der Basis zur Spitze fort, so, daß bis zur definitiven vollständigen Ausbildung aller Zellen gegen die Spitze zu noch relativ jüngere Entwicklungsverhältnisse herrschen, also Zellvermehrung beispielsweise noch vorhanden ist, während an der Basis dieser Vorgang schon aufgehört hat. Aber selbst bei *Tieren* mit weit in die Postembryonalzeit sich



Abb. 138. Flachschnitt durch das Epithel einer Crista eines 18,5 mm langen menschlichen Embryos. Mosaik der Oberfläche des Cristae epithels, in den Deckhäutchen der Stützzellen Diplosomen, stellenweise Geißeln, darüber hervorragend die kleinen spitzen Kegel der sich entwickelnden Haare der Haarzellen, auch in diese ein Diplosom mit zarter Geißel. Vergr. etwa 700 fach.

fortsetzenden Entwicklungsprozessen, wie *Mäusen* und *Ratten*, *Hunden* und *Katzen*, scheinen nach der Geburt auch in der Cochlea Mitosen nicht mehr vorzukommen. Die Zelldifferenzierungsvorgänge setzen sich gleichwohl noch während der zwei ersten Wochen fort, vielleicht auch noch etwas darüber hinaus.

Beim neugeborenen Menschen scheinen, nach meinem Material zu urteilen, wenn man wirklich reife Neugeborene untersucht, die Nervenendstellen vollständig gebrauchsfertig ausgebildet zu sein. Ja, man kann diese Vollausbildung des CORTISCHEN Organes geradezu unter die Reifezeichen des Neugeborenen rechnen. Postembryonal wächst beim Menschen gleichwohl das Labyrinth, doch nur in sehr geringem Maße, wie dies ALEXANDER (c 1902, vgl. auch BALINSKY) durch Messungen an Plattenmodellen und Korrosionen festgestellt hat. (Abb. 118 S. 371.)

Das Labyrinth des Neugeborenen zeigt, nach ALEXANDER, ein weiteres Wachstum von etwa 18 vH bis zu den Maßen, die es beim Erwachsenen erreicht.

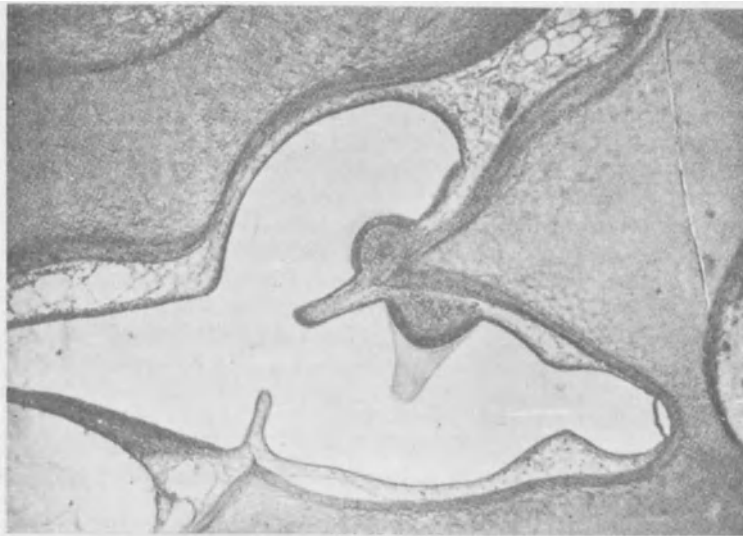


Abb. 139. Anlage der Macula utriculi, zweier Ampullen, der Cristae und der Cupulae eines menschlichen Embryos des 4. Lunarmonats. Kaliumbichromat-Formol-Eisessig. Beginn der Entwicklung der perilymphatischen Räume. Vergr. 90fach.

Ein geringfügiges Wachstum einzelner Elemente des CORTISCHEN Organes, geringe Verbreiterung der Haarzellen ist vielleicht möglich. Im allgemeinen aber erscheinen die Nervenendstellen, die verschiedenen Deckmembranen und wahrscheinlich auch die Verhältnisse der Innervation keine sicher feststellbare Veränderung nach der Geburt mehr durchzumachen.

Es muß hervorgehoben werden, daß die einheitliche Entstehung und der bleibende Zusammenhang aller Teile des häutigen Labyrinths, bis zu einem gewissen Grade, für eine gemeinsame Funktion derselben spricht (VON EBNER 1902) und diesbezüglich muß man sich immer vor Augen halten, daß die ontogenetische Rekapitulation der Formen, die wir in der Phylogese der höheren *Wirbeltiere* antreffen, kaum in irgendeinem Organe so deutlich zum Ausdruck kommt, wie bei der Entwicklung des Labyrinthes.

Auch für jeden einzelnen Labyrinthabschnitt, speziell die einzelnen Endstellen, müssen wir eine Wachstumsperiode unterscheiden, bei der das Wachstum durch Zellvermehrung, eine zweite, wo es bloß durch Zellvergrößerung erfolgt. Diese beiden Perioden sind in den Vorhofsendstellen Maculae und Cristae annähernd

gleichzeitig vorhanden. Wenigstens treffen wir bei den verschiedensten *Wirbeltieren* entweder noch Mitosen in der Anlage aller Endstellen oder überhaupt keine mehr. Die Papilla basilaris der Schnecke macht davon wie auch sonst vielfach eine Ausnahme, da wir die proximalen Anteile des spiralig gekrümmten Rohres zu einer Zeit schon ausgebildet und nicht mehr Mitosen zeigend antreffen, zu welcher die distalen Anteile durch weitere Zellvermehrung noch lange in der Richtung des Apex der Schnecke weiterwachsen. Immerhin kommen auch hier relativ früh die Zellvermehrungsvorgänge zu einem Stillstand. Es fehlen noch genaue Untersuchungen darüber, ob erhebliche Varianten in Größe und Zellzahl in einer Labyrinthendstelle vorkommen können. In der Querrichtung des Schneckenkanals und der Elemente der Papilla basilaris scheint die Zahl der Zellen sehr wenig zu variieren. Wir finden mit großer Konstanz, bei den *Säugetern* wenigstens, in den unteren Schneckenwindungen ganz bestimmte schematisch angeordnete Zellreihen, die eine innere und drei äußere Haarzellen und die dazugehörigen Stützzellen. Diesbezügliche Abnormitäten sind sehr selten.

Das Vorkommen einer vierten äußeren Zellreihe hat KOLMER (1924) einmal bei *Proechidna*, sonst nur nahe der Spitze, auch in der Mittelwindung bei den *Primaten*, einer fünften nur bei den *Anthropoiden* und dem Menschen in den oberen Schneckenanteilen konstatiert. Ist somit in der Querrichtung des Schneckenkanals bei *Säugetern* eine numerische Regulation der Wachstumsvorgänge schon auffallend, so wurde für die Papilla basilaris der *Tritonen*, die überhaupt nur relativ wenig Elemente enthält, von PROEBSTING (l. c.) eine ganz bestimmte Zellzahl als konstant festgestellt (Numerus clausus) und es wäre von höchstem Interesse, diesbezüglich die *Säuger* und den Menschen untersuchen zu können.

Der Recessus labyrinthi verlängert sich immer mehr, indem er unter Gliederung in Ductus und einen proximalen Endteil gegen den Plexus chorioideus des Nachhirns auswächst, in dessen Nähe der distale Teil des Rohres zu einer flachen Tasche, den Saccus endolymphaticus, sich erweitert. Wir finden diesen Sack, sich bei Embryonen von 30 mm allmählich entwickelnd, in ähnlichen topographischen Beziehungen wie beim Erwachsenen, indem, er von den gespaltenen Blättern des Bindegewebes der Dura eingeschleitet, der medialen Wand des Sinus transversus anliegt. Ductus endolymphaticus und Saccus umgeben sich bald mit einem Gefäßplexus, der gegen den Sinus ableitet. Von einer Embryolänge von 100 mm an bildet sich dieser Plexus teilweise zurück, bis schließlich nur die Vena aquaeductus vestibuli sowie kleinere Gefäße hier dauernd das Labyrinth mit dem Sinus transversus verbinden. Die Schilderung STREETERS (1916), betreffend die venösen Blutgefäße, welche den Ductus endolymphaticus im späteren Fetalalter begleiten und bis zum Saccus endolymphaticus sich verfolgen lassen, konnten wir durchaus bestätigen. Diese Venenplexus bilden jedenfalls einen auffallenden Gefäßzusammenhang zwischen dem Labyrinth und dem Inhalt der Schädelhöhle, der gewiß bei der Ausbreitung pathologischer Vorgänge, etwa bakterieller Injektion, von Bedeutung sein könnte. Schon bei niederen *Vertebraten* findet sich Ähnliches.

## 6. Entwicklung der Otolithen.

Für STUDNÍČKA (1912) entstehen die Deckmembranen in der Weise, daß von den Zellhaaren, also nur von den Bestandteilen der Haarzellen, feinste Seitensprossen in großer Zahl sich entwickeln, die sich miteinander zu einem gallertartigen Exoplasma verbinden. (Dieser Autor sieht auch in der gallertigen Grundsubstanz des Bindegewebes ein aus solchen verzweigten Fortsätzen der Zellen sich bildendes „Mesostroma“.) Diese am *Cyclostomen*labyrinth beobachteten Entwicklungsvorgänge hält STUDNÍČKA (1912) für das Prototyp aller Deck-

membranbildungen bei *Wirbeltieren*. WITTMACK (1926) nimmt auch für die *Säuger* entsprechende Vorgänge an. Eigene Beobachtungen lassen letztere Annahme nicht als begründet erscheinen.

Die ersten Spuren des Auftretens der Deckmembranen an den Maculae und Cristae können wir darin sehen, daß auf ihnen eine, in den allerersten Anfängen homogene, gallertartige Schichte sich ausscheidet, was beim Menschen erst nach einer Abgliederung von der Macula communis beginnt. In diesen Stadien sind die Epithelien der Endstellen außerordentlich dicht aneinander gedrängt und die Endplatten der noch sehr schmalen Elemente sind höchstens  $1-2 \mu$  breit und durch deutliche Kittleisten verbunden. Trifft man sie auf Flachschnitten, so ist zu dieser Zeit eine Unterscheidung der Köpfe schwer möglich. Auf jedem der winzigen Polygone erkennt man ein Diplosom, in besonders günstigen Fällen auch eine daraus hervorgehende Geißel. Während die ersterwähnte Gallerte alle Zellen gemeinsam überzieht, sehen wir wenig später, zu Beginn des

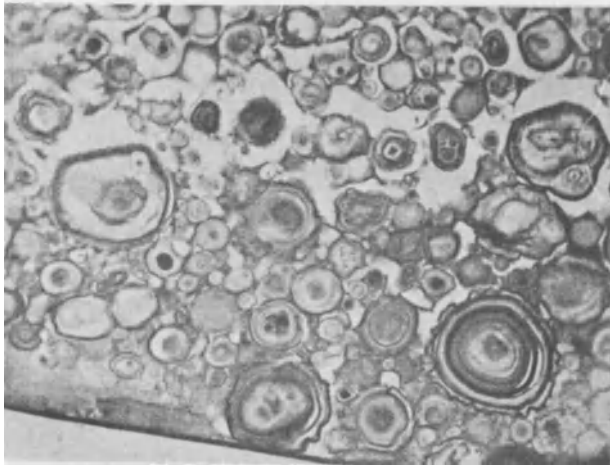


Abb. 139. Geschichtete, sprudelsteinartige Kalkkörper im Innern einer Gallerte gelegen, welche einen Otolithen des *Haifisches Heptanchus* bilden. Vergr. 142fach.

dritten Lunarmonates, nur feinste Gallertfädchen von dieser zarten Schichte zu den Köpfen der Stützzellen herabziehen und je weiter sich die Entwicklung der Deckgallerten, Cupula und Otolithenmembran vollzieht, um so deutlicher bleiben kleine Hohlräume über den Köpfen der Haarzellen frei, in welchen Räumen dann die Sinneshaare, anfangs sehr kurze konische Gebilde, hervorsprossen. Im weiteren Fortschreiten der Entwicklung bildet sich die Gallerte weiter aus, es bleiben enge zylindrische Hohlräume in ihr ausgespart, welche Hohlräume in den Deckmembranen der Maculae etwa die Höhe der Zellänge, in den Cupulae aber ein Vielfaches dieser Länge besitzen.

Die Bildung der Otolithen geht so vor sich (HERZOG 1925, KOLMER 1925, NISHIO 1926), daß bei allen *Wirbeltieren* offenbar minimale Spuren eines gallertigen Körpers, zuerst in die Endolymphe ausgeschieden werden, was wohl als sekretorische Tätigkeit der zu dieser Zeit meist noch nicht in einzelne Abschnitte differenzierten Sinnesepithelanlage aufzufassen ist. Kurz danach erfolgt im Bereich der Macula communis eine hochgradige Anreicherung des Inhaltes der Labyrinthanlage mit Kalksalzen und aus dieser schließlich gesättigten Lösung fallen wahrscheinlich die möglicherweise vorher zum Teil an Eiweißkörper gebundenen Carbonate um die ersten gallertigen Sekrete als Kern aus,

wobei die Otolithen allmählich an Größe zunehmen. Während bei *Cyclostomen* von vornherein zahlreiche einzelne Otoconien auftreten, die sich dann sekundär zu einem oft hohlen Stein vereinigen, bei *Myxine* aber getrennt erscheinen, finden wir bei manchen *Selachiern* bald sprudelsteinartig geschichtete, von vornherein um viele Centren entstehende Abscheidungen in einer gemeinsamen Gallertmasse. Bei anderen, wie beispielsweise *Acanthias*, finden wir kristallisierte Kalkkörper dicht nebeneinander, durch Gallerte zu einem Brei vereinigt, der auch in den Ductus endolymphaticus hineinreicht.

Bei psammophilen Formen, wie *Rhina*, *Squatina*, *Torpedo marmorata*, werden keine körpereigenen Otolithen gebildet, sondern kleine Sandkörner beliebiger Herkunft, offenbar schon frühzeitig beim ausgeschlüpften *Jungfisch* durch den Ductus endolymphaticus aufgenommen.

Bei *Teleostiern* finden sich, von vornherein, an drei Punkten angeordnete, sehr feste, annähernd konzentrisch geschichtete Körper, in denen man die Ab-

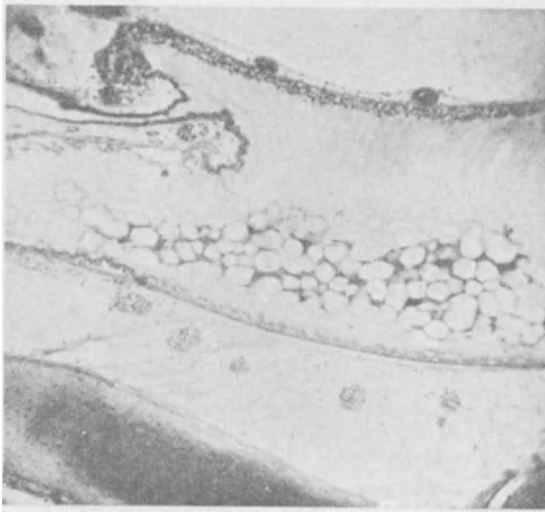


Abb. 141. Krystallinische Körperchen innerhalb einer zarten Gallerte den Otolithen von *Acanthias vulgaris* bildend.  
Vergr. 49 fach.

scheidung der Salze auf ein gallertiges Gerüstwerk nach schonender Entkalkung erkennen kann. Der beim Wachstum des *Fisches* jährlich als Schichtung erkennbare Substanzzuwachs erfolgt, nach REIBISCH, FRYD (1901) und IMMERMANN (l. c.), in seinem dunkleren, an organischer Substanz reicheren Anteil in den Wintermonaten, in seiner helleren, an Arragonit reicheren Anteil in der Hauptnahrungsperiode des Sommers.

Bei *Reptilien* werden die Otolithen als Kryställchen oder krystallähnliche Körper mit abgerundeten Ecken, offenbar aus einer konzentrierten Lösung, als ein durch Gallerte verbundener Brei niederge-

schlagen. Dies gilt auch für die Kalkmassen der *Amphibien*, die nicht nur auf den Maculae vorkommen, sondern sich vom Sacculus in den Ductus und Saccus endolymphaticus erstrecken, bei den *Anuren* in die längs des Rückenmarks auswachsende Fortsetzung des Ductus reichen, welche in der Höhe jedes Spinalganglions eine diesem anliegende Erweiterung bildet, und so das System der Kalksäckchen formt. Die Funktion letzterer ist noch recht unklar (HERTER 1922).

Bei *Vögeln* entwickeln sich die Otoconien, von vornherein, als viele Arragonitkryställchen in mehrschichtiger Anordnung und ihre Schichtung nimmt während der Entwicklung besonders auf der Macula lagenae zu.

Bei *Säugetern* erfolgt relativ frühzeitig, beim Menschen manchmal schon etwa bei 48 mm, ihre Abscheidung als winzigste längliche Körperchen an der Oberfläche der Deckgallerten der Maculae. Beim *Schwein* sind die ersten Spuren schon bei 18 mm zu erkennen. Nur langsam vergrößern sich diese Körperchen zu kleinen Prismen mit aufgesetzten Pyramiden, die die Größe von  $5 \mu$  bei *Säugetern* selten überschreiten.

Den von STUDNICKA beschriebenen Bildungsmodus konnte ich bei den *Cyclo-*



*stomen* wohl beobachten, nicht aber bei anderen *Vertebraten*. Auf die von R. KRAUSE (1902), VAN DER STRICHT (l. c.), WITTMACK (i 1919), neuerdings DONADEI (1925) entwickelten Anschauungen über die Otolithenbildung, die ich alle bei genauer Nachprüfung nicht bestätigen konnte, sei hier nur hingewiesen. Auch das an einer Stelle von R. KRAUSE (1902) bei *Fischen* erwähnte Auftreten von Otolithen in Vakuolen von Epithelzellen, mit dem eine vereinzelte Bemerkung STUDNICKAS übereinzustimmen scheint, habe ich nirgends beobachten können.

Die Angaben in der Literatur über das Vorkommen von otolithenartigen Körpern, an anderen Stellen als den *Maculae*, sind mit Vorsicht aufzufassen, da erfahrungsgemäß, durch Ausfallen von Kalksalzen, nach dem Entkalkungsprozeß, an verschiedenen Stellen des Labyrinths, ebenso wie an jedem Punkte des Kopfinnern solche Kalkkörper vorgetäuscht werden können, was besonders bezüglich der Angaben von GRAY (b 1905) am *Seehund* und von KUBO (*Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk.* Bd. V, S. 133. 1923) am *Meerschweinchen* gilt, die in den Bogengängen Kalk beschrieben haben.

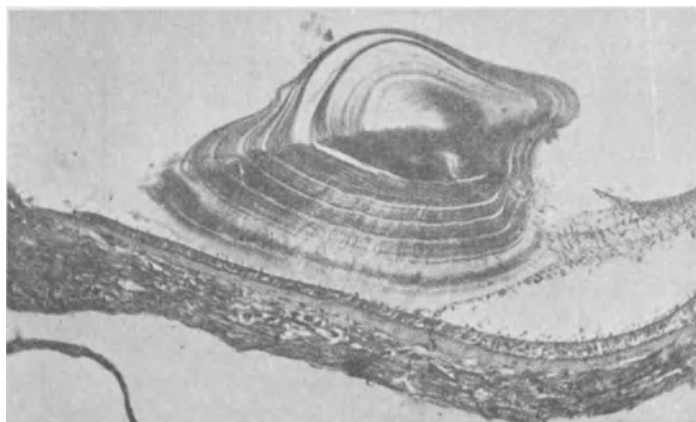


Abb. 142. Schichtung des Otolithen des Knochenfisches *Perca fluviatilis*. Vergr. 87 fach.

Die beim Menschen zuerst auftretenden Otolithen sind so klein, daß sie schwer gesehen werden, am ehesten noch mit der Polarisationsvorrichtung. Die geringsten Mengen freier Säure bringen sie zum Verschwinden. Sie selbst lassen sich nur durch Silber färben, auch die zwischen ihnen vorhandene Gallerte nimmt kaum irgendeine Farbe an. In Balsam verschwinden sie fast vollkommen und treten darin nur im polarisierten Licht wieder deutlich hervor, das sich auch für die Beobachtung ihres ersten Auftretens am besten eignet. Es ist deshalb gar nicht zu verwundern, wenn ALEXANDER (s 1926) sie erst bei 125 mm Scheitel-Steißlänge gesehen hat.

## 7. Entwicklung der Schnecke.

Aus dem *Sacculus* stülpt sich der *Ductus cochlearis*, die Schneckenanlage, ursprünglich als kurzer Blindsack aus, wobei sein blindes Ende der Stelle entspricht, wo wir bei *Sauropsiden* und niederen *Wirbeltieren* die *Lagena* mit ihrer *Macula* finden. Der proximale Teil, der nach und nach immer mehr und mehr auswächst und dabei eine spiralförmige Form annimmt, enthält die, hauptsächlich am Ende, fortwährend durch Zellvermehrung sich verlängernde *Papilla basilaris*, die Anlage des *CORTISCHEN* Organs. Die dem *Sacculus* zunächst liegende Partie zeigt, bei manchen *Tieren*, ebenfalls ein mehrreihiges Epithel, so daß ALEXANDER (g 1897) hier, beim *Meerschweinchen*, eine transitorische, rudimentäre

Nervenendstelle vermutete, die er als *Macula ductus reunientis* bezeichnete; auch bei menschlichen Embryonen finden sich davon gelegentlich Rudimente (s. Abb. 144).

Beim Menschen und anderen *Tieren* verschmälert sich diese Partie schon frühzeitig, beim *Meerschweinchen* etwas später, zu einem engen, mit einschichtigem Epithel ausgekleideten Gang, dem *Ductus reuniens* oder *Sacculo-cochlearis*. Beim Erwachsenen verengt sich das Rohr sehr und ist von flachen Epithelien ausgekleidet, daß einzelne Untersucher, wie KRAUT (1910), eine vollständige Obliteration und damit eine Abtrennung der Schnecke vom übrigen Labyrinth annahmen, was durch die Untersuchungen von SIEBENMANN und ONO (1918), die die Persistenz dieses Ganges nachwiesen, als irrtümlich festgestellt wurde.

Der *Ductus cochlearis* zeigt eine besondere Art von Entwicklung, indem er einerseits in die Länge wächst und sich dabei spiralig anlegt, andererseits gleichzeitig die Elemente, die seine Wandung zusammensetzen, sich allmählich differen-

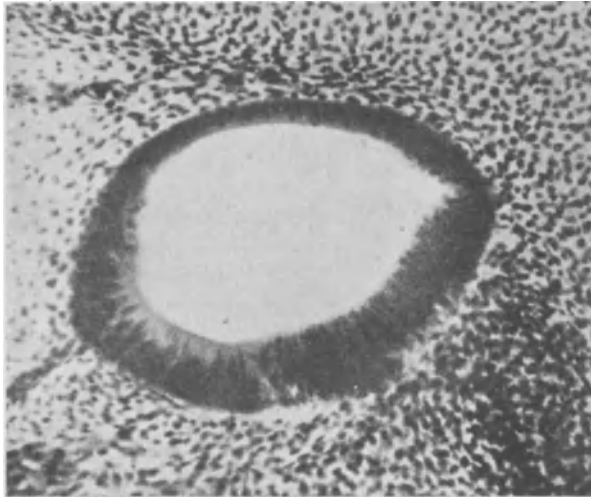


Abb. 143. *Ductus cochlearis* eines menschlichen Embryos von 36 mm Länge, die ersten Spuren der Tectorialbildung. Großer und kleiner Wulst noch nicht differenziert. Vergr. etwa 187fach. ZENKER.

zieren, was dazu führt, daß wir an der Basis der Schnecke, während der Entwicklung, viel fortgeschrittenere Stadien der Differenzierung zu einer Zeit finden, in welcher gegen die endständigen Windungen hin noch viel weniger differenzierte Partien vorliegen. Diese eigentümliche Wachstumstendenz bedingt auch die merkwürdige Art der Zusammenhänge im *CORTISCHEN* Organ, vor allem, daß die Fortsätze der *DEITERS*schen Zellen gegen die Richtung des *Helicotrema* schräg nach aufwärts ziehen und daß auch die Spiralzüge der Nerven von der Basis gegen die Spitze verlaufen. Nur an Stellen, wo es an einem Nervenende im *CORTISCHEN* Organ zur Ausbildung von Dendriten kommt, kann die einheitliche, von der Basis zur Spitze gerichtete Wachstumstendenz durchbrochen werden, indem dann auch in umgekehrter spiraliger Richtung Wachstum sich beobachten läßt.

Die *Papilla basilaris* schließt gegen den *Ductus reuniens* mit einer Rundung ab. Dort, wo diese liegt, findet sich eine Erweiterung und Ausbuchtung des Kanals, das *Caecum vestibulare*. Die Nerven des *Cochlearis* reichen genau bis hierher.

Der *Ductus cochlearis* hat ursprünglich einen längsovalen Querschnitt, zu Beginn des dritten Monats wird die große Achse des Ovals länger, im vierten

nimmt er allmählich Dreiecksform an und es beginnen sich einzelne Regionen in seinen epithelialen Auskleidungen zu entwickeln. Nach und nach wird die Wand, die später der REISSNERSCHEN Membran entspricht, zweischichtig, schließlich zweireihig und zum Schluß einreihig, wobei sich die ursprünglich lang zylindrischen Zellelemente plastisch aneinander verschieben und immer mehr abflachen, so daß sie schließlich, am Ende des vierten Monats, schon stark verdünnt vorgefunden werden. Während der Ductus cochlearis, in den ersten Stadien seines Aussprossens, auf seinem ovalen Querschnitte überall annähernd gleich dicke Wandungen aufweist, nimmt er bald einen unregelmäßig dreieckigen Querschnitt an und zwar machen sich diese, sowie alle zu schildernden Veränderungen, zuerst im basalen, dem Ductus reuniens



Abb. 144. Rudiment einer Macula an der Wandung des Ductus reuniens eines 5 monatigen menschlichen Embryos, den Hohlraum fast verschließend, Stützzellen, dazwischen Hohlräume von spärlichen Nervenfasern versorgt. Vergr. 250 fach.

zunächst gelegenen, Abschnitte bemerkbar, wo die ältesten Zellelemente des Ductus cochlearis gelegen sind, während alle, von dieser Stelle mehr distal gelegenen Abschnitte, da sie ja während der ganzen folgenden Entwicklungsvorgänge erst durch Zellproliferation weiter auswachsen, alle Entwicklungsvorgänge wesentlich später durchmachen. Die Gestaltveränderung des Ductus cochlearis erfolgt nicht nur dadurch, daß auf der einen Seite die Epithelien bloß

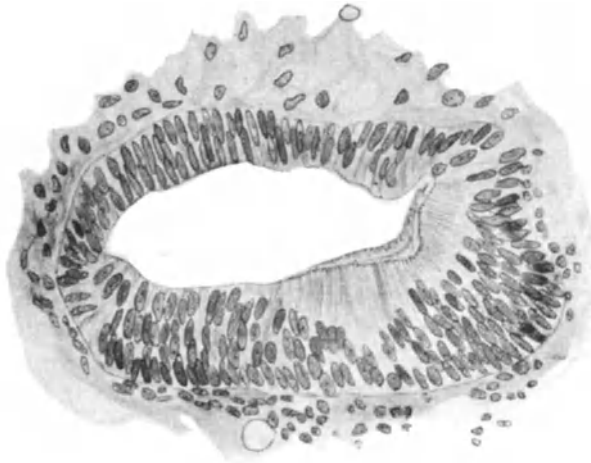


Abb. 145. Späteres Stadium der Entwicklung des Ductus cochlearis und der Membrana tectoria in der Basalwindung eines menschlichen Embryos von 40 mm N.-St.-L. Der große Wulst eben hervortretend. Vergr. etwa 250 fach.

zweischichtig, später einschichtig werden, sondern auch, indem der übrige Teil einen, in der Richtung nach außen zu, langsam sich abdachenden Wulst geschichteter, unregelmäßig zylindrischer Epithelien aufbaut. Die Zellelemente, die diesen Wulst zusammensetzen, erscheinen ursprünglich ziemlich gleichartig, doch differenzieren sie sich bald derart, daß der anfangs gleichmäßige Wulst sekundär in einen niedrigeren, äußeren Abschnitt, den sogenannten kleinen Wulst, und einen höheren Abschnitt, den großen Wulst der Autoren,

sich gliedert. Schon in relativ frühen Stadien sehen wir in dem kleinen Wulst eine Differenzierung in hellere und dunklere Zellelemente auftreten.

Beide Wülste sind beim Menschen ursprünglich weniger deutlich zu erkennen, als bei den meisten *Tieren*. Den beiden Wülsten dicht anliegend, entwickelt sich, etwa gleichzeitig, eine äußerst zarte cuticulare Auflagerung, die Anlage der späteren Deckmembran oder, besser gesagt, ihrer oberflächlichsten Schichte, die sogenannte Randfadenmembran der Autoren. Allmählich differenzieren sich die hellen Zellen zu den Stützelementen, die dunklen Zellen zu den Sinneselementen. Während des Zeitpunktes dieser Differenzierungsvorgänge finden in dem entsprechenden Abschnitt des Ductus cochlearis keinerlei mitotische Teilungen mehr statt und alle Wachstumsvorgänge sind von nun ab nur durch Zellwachstum und Zelldifferenzierung zu verstehen.

Wie aus den bisherigen Erfahrungen aller Autoren hervorgeht, finden wir in einem bestimmten Entwicklungsabschnitte den großen Wulst nicht mehr vor, und an dessen Stelle innerhalb des Ductus cochlearis einen Kanal, welcher als

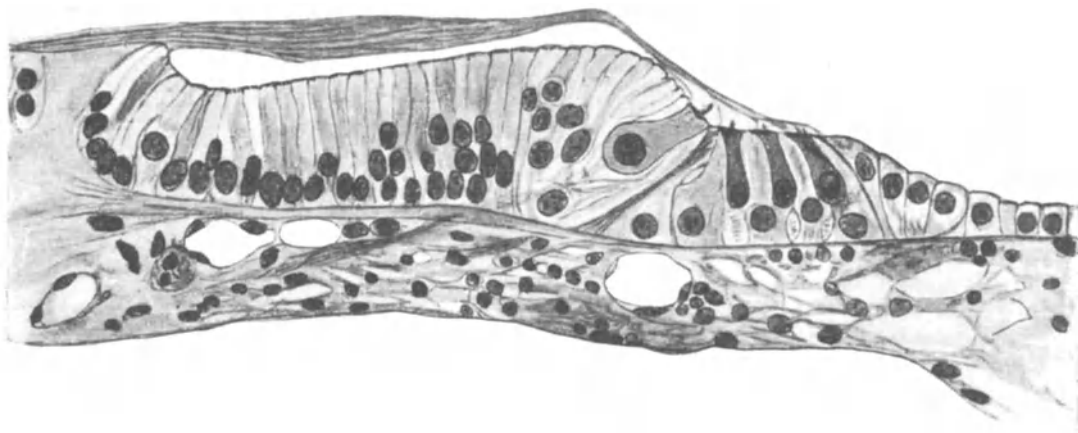


Abb. 146. Beginnende Loslösung der Membrana tectoria vom großen Wulst mit Erhaltenbleiben feiner Verbindungen des peripheren Anteiles, des späteren Randfadennetzes, mit den Stützelementen des kleinen Wulstes, der späteren Papilla basilaris. Menschlicher Fetus des 6. Lunarmonats. Vergr. 311fach.

Canalis spiralis internus bezeichnet wird. Dieser Kanal besitzt ein niedriges Epithel, das zwischen dem Cortischen Organ und dem Limbus 5 Reihen von Elementen umfaßt, während ursprünglich viel mehr Reihen von Elementen vorhanden waren. Man kennt die Tatsache des Verschwindens dieser merkwürdigen Bildung, doch finden sich in der Literatur keine näheren Angaben, in welcher Weise dies zustande kommt. An besonders günstigem Material menschlicher Feten war ich in der Lage, hier die entsprechenden Zellrückbildungsvorgänge zu beobachten. Die Zellen des großen Wulstes lassen ein oberflächliches Netzwerk von Kittleisten erkennen, welche die sehr kleinen cuticularen Grenzhäutchen der einzelnen Elemente miteinander verkitten. Während in jüngeren Stadien eine voll turgescente Zelle einer jeden derartigen Endplatte entspricht, finden wir in einem späteren Stadium ganz verjüngte, fadendünne Zelleiber noch mit dem erhalten bleibenden distalen, an eine Membrana reticularis erinnernden Anteil zusammenhängend, bald lösen sich auch diese Zusammenhänge, offenbar infolge gewisser Verflüssigungsvorgänge innerhalb der Epithelzellen, vollkommen auf und wir sehen dann die Zelleiber vollständig verschwinden. Ob die Zellen, welche an Stelle dieser schmalen, langen Epithelien als flache Elemente den Sulcus spiralis internus schließlich auskleiden, durch eine Kontraktion der langen Elemente

zustande kommen oder ob einzelne, basal gelegene Zellen sich derart verändern, daß wir, von ihnen ausgehend, vielleicht durch ein amöboides Hinüberkriechen den Zellbelag zustande kommen sehen, ist nur auf Grund der Erfahrungen sehr vieler in der Entwicklung einander nahestehender Stadien zu erschließen. Die Tatsache, daß vorübergehend ein Stadium existiert, in welchem eine derartige zarte Membran über den Sulcus spiralis internus, bei Degeneration der darunter gelegenen Zelleiber, persistiert, scheint den bisherigen Untersuchern entgangen zu sein. Während der geschilderten Vorgänge hat die eigenartige, cuticulare Auflagerung beider Wülste eine weitere Verdickung erfahren. Unterhalb der erstentstandenen Schichte, einer feinfaserigen, aus parallel zur Längsrichtung des Ductus cochlearis verlaufenden Fasern bestehenden Substanz, haben sich weitere faserige Schichten abgeschieden, welche sich färberisch etwas different von den ersten Schichten verhalten, und deren Zugrichtung in ihrem welligen Verlauf im allgemeinen nicht mit dem der erstgebildeten Fasern übereinstimmt, sondern schräg auf den Radius des Ductus cochlearis verläuft. Es sind alle Elemente des großen und des kleinen Wulstes und, nach Rückbildung des ersteren, die Elemente des kleinen Wulstes allein, durch die Verkittung der oberflächlichen cuticularen Anteile zu einer Einheit, der Membrana reticularis, verschmolzen und durch diese gegenüber dem übrigen Hohlraum des Ductus cochlearis abgegrenzt.



Abb. 147. Vorgänge beim Verschwinden der Epithelien des großen Wulstes in der Basalwindung der Schnecke eines menschlichen Embryos, Ende des 5. Monats. Die Köpfe der Epithelzellen über dem Sulcus spiralis internus sind noch erhalten, die Zellkörper fadenförmig verlängert, zumeist schon teilweise verflüssigt. Die Tectoria ausschließlich noch in Verbindung mit den Stützelementen der Papilla basilaris. Vergr. 200fach.

Besonders bei der Untersuchung des kleinen Wulstes auf Flachschnitten erkennt man, daß die innere Haarzelle in bezug auf Differenzierung ihrer cuticularen Endplatte und das Auftreten der Hörhaare den äußeren Haarzellen einigermaßen vorauseilt. Die Differenzierung der Stützelemente, die ursprünglich ein viel weniger färbbares Protoplasma aufweisen als die embryonalen Haarzellen, erfolgt auch erst geraume Zeit später, indem nach und nach die Stützfäden und ihre Abkömmlinge, schließlich die Köpfe der Pfeiler und die Faserzüge der Phalangenruder derselben sich ausbilden.

Die Hohlräume, welche im Innern des CORTISCHEN Organes gefunden werden, stehen, wie besonders die Untersuchungen von O. VAN DER STRICHT (1919) klargelegt haben, nicht in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem Hohlraum des Ductus cochlearis, sondern erscheinen einerseits durch die Körper der HENSENSCHEN Zellen, andererseits durch die lückenlos dicht aneinander geschlossenen Mosaikplatten der Köpfe der Haar- und Stützzellen, die die Membrana reticularis bilden, gegen den Hohlraum des Ductus cochlearis abgeschlossen.

Die genannten Hohlräume, der Raum, in welchem die Körper der äußeren Haarzellen an ihren beiden Enden ausgespannt befestigt erscheinen, und der Raum, der zwischen den Pfeilern beim ausgebildeten Gehörorgan vorhanden ist, also der sogenannte NUELSCHE Raum und der Tunnelraum, stehen untereinander durch enge intercelluläre Spalträume in Verbindung, die sich zwischen den mittleren Teilen der äußeren Pfeilerzellen vorfinden. Beide Hohlräume sind während der Entwicklung des CORTISCHEN Organes noch nicht

vorhanden und gehen, nach der Ansicht von VAN DER STRICHT (l. c.), aus ursprünglich protoplasmatischen Anteilen der Epithelzellen durch Verflüssigung dieser Anteile hervor. Tatsächlich läßt sich auch erkennen, daß gewisse Partien der ursprünglich dicht aneinander liegenden Elemente der Papilla basilaris nach und nach unter gleichzeitiger Flüssigkeitsbildung zwischen ihnen auseinanderweichen, was am deutlichsten für den Tunnelraum sich nachweisen läßt, schwieriger für den NUELSENschen Raum zu verfolgen ist. Man wird sich diese Verflüssigungsvorgänge, die ihr Analogon in zahlreichen anderen Verflüssigungsvorgängen speziell im Bereiche der embryonalen Schnecke besitzen, am ehesten durch Bildung von Vakuolen im Cytoplasma vorstellen können.

Während dieser Umwandlungen im fünften bis sechsten Lunarmonat treten an den sich immer mehr verschmälernden Zellen des großen Wulstes winzige bürstensaumartige, parallele Streifungen auf, die später wieder verschwinden (s. Abb. 146).

Nach ZIMMERMANN (1926) erhalten sie sich auf den homologen Zellen auch bei ausgewachsenen *Fledermäusen* (*Pterygistes*), was ich bei anderen Arten nicht beobachten konnte. Zu dieser Zeit ist die Tectoria noch nicht vollkommen ausgebildet, es lassen sich an ihr zwei Schichten unterscheiden, die etwas verschieden gelagerte Streifung aufweisen und von einer minimalen Zwischensubstanz getrennt sind. Die den freien Rand bildenden Schichten sieht man mit feinen fädigen Ausläufern an den Stützelementen im kleinen Wulste befestigt, während die dem großen Wulste aufliegenden, in diesem Zustand sich schon abhebenden, feingestreiften Anteile nur mehr mit den dem Modiolus naheliegenden Elementen im Zusammenhang stehen. Die Form der Membrana tectoria und ihre Lagerungsverhältnisse gegenüber dem CORTISchen Organ und dem Sulcus spiralis internus, sind zu dieser Zeit noch ganz verschieden von den definitiven, die wir beim Neugeborenen sehen. Wir können uns das Entstehen dieser Lagerung am besten mit den Vorstellungen erklären, die HELD am *Kaninchen* entwickelt hat und die ich bei der *Katze* und besonders am menschlichen Material, mit geringen Modifikationen, in gleicher Weise feststellen konnte. Nämlich, daß erst in den letzten Entwicklungsstadien der freie Rand der Membrana tectoria jene Lagerung bekommt, die das Randfasernetz noch etwas über die HENSENSchen Zellen der ersten Reihe hinaus verlagert und ein etwas dickerer Teil der Tectoria über den gestreckten Haarreihen der äußeren Haarzellen gelagert ist. Es handelt sich also um eine Verlagerung der CORTISchen Membran gegenüber den Elementen des kleinen Wulstes während jener Zeitabschnitte der Entwicklung, in welchen der große Wulst durch Degenerationsvorgänge, vielleicht auch durch vollständige Auflösung einzelner Zellelemente, sich rückbildet, um an seiner Stelle nur die flachen, den Sulcus spiralis auskleidenden Zellen übrig zu lassen, von denen wir an der Basilarwindung drei bis fünf Reihen, in den höheren Windungen etwas mehr, anstatt der zahlreichen Elemente des distalen Abschnittes des großen Wulstes wiederfinden. Die axialen Anteile des großen Wulstes sind ja in die epithelialen Zellreihen zwischen den Hörzähnen des Limbus aufgegangen.

Diese Verlagerung können wir uns am ehesten noch durch Quellungsvorgänge erklären, die wahrscheinlich weniger die faserige Substanz der Tectoria selbst, als deren homogene Zwischensubstanz betreffen dürften (s. RICKENBACHER 1901, PRENTISS 1913 und HARDESTY 1915). Auch der sogenannte HENSENSche Streifen wird wahrscheinlich durch diese Verlagerung erst in die Nähe des Kopfes der inneren Haarzelle gebracht.

Während der Entwicklung des äußeren Wandabschnittes zu der Stria vascularis findet man zuerst ein einreihiges Epithel an der äußeren Wand des Ductus cochlearis, das durch eine deutliche Basalmembran von darunter liegendem

Bindegewebe getrennt ist. In einem zweiten Stadium findet sich eine zweite netzartige Zellage unter oberflächlichen epithelialen Lagen. In diesem Stadium ist die Basalmembran vollständig verschwunden, und im Reticulum haben sich Blutgefäße gebildet. Im dritten Stadium, das in die Verhältnisse des Erwachsenen übergeht, stellt die Stria ein schmäleres Band dar, protoplasmatische Fortsätze der oberflächlichen Epithellage haben die ganze Stria durchwachsen, und das Reticulum scheint vollständig ausgefüllt. SHAMBOUGH nimmt an, daß, wie durch die Lage der Basalmembran während der Entwicklungsvorgänge gekennzeichnet wird, die reticulirte Lage teilweise von ectodermalen, teilweise von mesodermalen Zellelementen gebildet wird. Wie ich fand, ist das „reticulirte“ Aussehen der Zellen nur durch den großen Reichtum ihres Cytoplasmas an Glykogen bedingt, das während der Ausbildung wieder verschwindet. (Siehe Abb. 97, S. 347.) Beide Lagen sind aber ectodermal.

### 8. Entwicklung der Membrana tectoria (CORTI).

Während der Embryonalentwicklung sehen wir, daß die Auskleidung des embryonalen Schneckenkanals durch das Heranwachsen der Zellen zwei Wülste trägt, einen mehr lateral gelegenen „kleinen“ Wulst, der auf jedem Querschnitt des Ductus cochlearis sichtbar ist, und daneben einen mehr median gelegenen „großen“ Wulst. Beide Wülste sind beim Menschen weniger deutlich zu erkennen als bei den meisten Tieren. Nach den Schilderungen, die HELD (l. c.) von der Embryonalentwicklung der Schnecke gegeben hat, und welche im wesentlichen mit den Resultaten früherer Untersucher und auch mit eigenen Erfahrungen übereinstimmen, kommt die Ausbildung der Tectoria dadurch zustande, daß auf der Oberfläche beider Wülste zuerst eine ganz zarte Lage einer cuticularen Ausscheidung sich absondert und daß diese dann langsam schichtenweise einen Zuwachs erhält. Von JOSEPH (b 1902) wurde angegeben, daß beim Meerschweinchen in einem bestimmten frühen Embryonalstadium, am gesamten Epithel des Ductus cochlearis, eine solche zarteste Ausscheidung zu bemerken sei, eine Tatsache, die ich an dem mir vorliegenden Material weder bei Tieren noch Menschen beobachten konnte. Man sieht nun in den folgenden Embryonalstadien eine gewisse Schichtung der abgeschiedenen Substanz sich ausbilden, wobei die ursprünglich ausgeschiedenen Lagen der späteren Randfadenmembran entsprechen, die später ausgeschiedenen die eigentliche Deckmembran darstellen. Die späteren Wachstumsvorgänge, welche mit der Ausbildung des CORTISCHEN Organes und des Sulcus spiralis internus und externus einhergehen, führen erst nach und nach dazu, daß die Tectoria längs der Oberfläche des kleinen, vielleicht auch teilweise des großen Wulstes etwas verschoben wird. Schließlich sieht man in späteren Stadien sie mit ihrem äußersten Zipfel, der dem späteren Randfasernetz (LÖWENBERG 1866) entspricht, nur auf dem kleinen Wulst, also an der Stelle, wo sich die Köpfe der Haar- und der Stützzellen entwickeln, aufrufen, während der große Wulst sich inzwischen in einer eigentümlichen Art zurückgebildet hat, die zwar von den Autoren, insbesondere RÆTZIUS (1884) und HELD (l. c.), offenbar schon gesehen, aber bisher nicht eingehend beschrieben wurde. Es handelt sich darum, daß in der Gegend des großen Wulstes ein einreihiges Epithel vorhanden ist, bei welchem lange schmale Zellelemente bis zur Oberfläche reichen, wo sie mit winzigen Plättchen endigen. Es ist fast nicht mit Sicherheit zu unterscheiden, ob man in späteren Embryonalstadien das Epithel in der Gegend des großen Wulstes als ein geschichtetes Zylinderepithel oder bloß als mehrreihiges Epithel auszufassen hat. In den, beim Menschen, aus gewissen ärztlich technischen Gründen am seltensten ganz frisch zur Beobachtung kommenden Stadien (Anfang des fünften bis siebenten Lunarmonats) tritt nun der Prozeß ein, durch welchen

der große Wulst bei besonderer Ausbildung des Bindegewebes und eine eigenartige Umlagerung der Zellen, mit Umgestaltung der Zellform, in den epithelialen Anteil des Limbus spiralis sich umwandelt, während der mehr periphere Teil des Wulstes in eigentümlicher, schon geschilderter Weise verschwindet. Es handelt sich um einen wahrscheinlich autolytischen Prozeß, der die dicht gelagerten langen Zellen ergreift, durch welchen das Protoplasma derselben unter Freiwerden des Kernes zerfällt, wobei auffallend lichtbrechende Tropfen, die wahrscheinlich Glykogen enthalten, auftreten. Schließlich bleiben nur die basal gelegenen Zellelemente übrig, die sich inzwischen unter der oberen Reihe ausgebildet haben und werden unter weiterer Abflachung zu den Epithelien, die den Sulcus spiralis internus auskleiden. Es ist dies ein Vorgang, der sich bei *Tieren* offenbar relativ rasch abspielt, so daß es nicht leicht ist, Präparate, in denen er eben zu beobachten ist, zu finden. Bei *Tieren* mit postembryonaler Entwicklung des CORTISCHEN Organs, wie *Raubtieren* und einigen *Nagern*, kann man beobachten, wie das Randfadennetz, in entsprechenden Stadien, mit den Stützzellen



Abb. 148. Vorgang der Loslösung der Membrana tectoria und ihrer Randfasermembran von den Gebilden des CORTISCHEN Organs bei einem 3 Tage alten *Kätzchen* in der Basalwindung der Schnecke. Es bestehen bloß Verbindungen mit Stützelementen, während die Hörhaare der Sinneszellen in Hohlräume frei hineinragen. Vergr. 300fach.

der Papilla basilaris durch feine gallertige Fädchen zusammenhängt, zwischen welchen die Sinneshaare der Haarzellen, ohne mit ihnen in Zusammenhang zu stehen, frei hervorragen. Solche Zusammenhänge bestehen auch im Bereiche der Innenphalangen, in frühen Perioden vielleicht auch der Pfeiler. Schon in diesen Stadien läßt sich mit voller Sicherheit feststellen, daß eine Kontinuität zwischen solchen Fädchen und den Sinneshaaren nirgends besteht, und auch die Färbbarkeit beider Gebilde eine durchaus verschiedene ist. Natürlich muß verlangt werden,

daß alle diesbezüglichen Untersuchungen an überlebend frischem und geeignet konserviertem Material gemacht werden.

Die Abbildungen, auf welche WITTMACK (1918) seine abweichende Ansicht über die CORTISCHE Membran basiert, indem er für dauernden Zusammenhang mit den Hörhaaren, ja Fortsetzung derselben in eine basale Schichte der Tectoria eintritt, zeigen durch sein Verfahren entstandene hochgradige Schrumpfungen und Veränderungen, welche es nicht berechtigt erscheinen lassen, aus solchen Kunstprodukten das normale Verhalten feinsten Einzelheiten zu beurteilen.

Die Loslösung und Abhebung der CORTISCHEN Membran beruht offenbar auf Schrumpfungsvorgängen bei der Fixation der wahrscheinlich sehr wasserhaltigen Zwischensubstanz, die ihre Fibrillen verbindet. Wir finden sie dann mehr minder vom CORTISCHEN Organ abgehoben. KREIDL und YANASE (1907) fanden bei *Mäusen* mit dem Auftreten der Hörreflexe am 14. Tage gleichzeitig die Membran abgehoben, während sie vorher dem CORTISCHEN Organ anlag. Bei entsprechend guter Fixation von den Gefäßen aus muß es nicht zur Abhebung kommen und die Membran kann, die Hörhaare berührend, gefunden werden, bei der gewöhnlichen Fixation wird sie nur während der postembryonalen Entwicklung durch Wasseraufnahme immer stärker schrumpfbare und auch die Reste der embryonal sie mit der Papilla basilaris verbindenden Gallertfädchen werden immer mehr verflüssigt, so daß sie schließlich bei nicht ganz schonender Fixierung



sich ablöst. Die von einigen Autoren, von KISHI (1907) und SHAMBOUGH, in neuerer Zeit von WITTMACK (1911) ausgesprochene Vermutung, daß die Tectoria noch über die dritte Reihe der äußeren Haarzellen nicht nur mit der Randfasermembran hinausreicht, habe ich bei allen gut durchspülten Objekten nicht bestätigt gefunden. Es wird dies nur beobachtet, wenn das CORTISCHE Organ gleichzeitig deformiert ist und die Membran ihm anliegt. Eine Ausnahme scheint die Tectoria in der obersten Windung mancher, vielleicht nicht aller Schweinerassen zu bilden.

Die Randfasermembran reicht gelegentlich etwas weiter darüber hinaus. Befestigung derselben am CORTISCHEN Organ muß, wenn beobachtbar, als Bestehenbleiben einer embryonalen Verbindung, somit als Hemmungsmißbildung angesehen werden. Solche Reste von Verbindungen mit den DETERSSCHEN Zellen, nicht aber mit den HENSENSCHEN Zellen, werden bei guter Fixation vereinzelt beobachtet.

## 9. Entwicklung der Innervation des Ohres.

Der Acusticus entsteht in der Weise, daß zuerst von der Ganglienleiste ein Teil sich zwischen der Anlage des Nachhirns und dem Labyrinthbläschen abspaltet und sich zu einem rundlichen Zellhaufen anordnet, der bald gegen das Labyrinthbläschen, diesem sich enge anschmiegend, konkav wird. Aus den Zellen dieser Ganglienanlage wachsen sehr bald, beim Menschen schon im Stadium von 5 mm, einzelne Achsencylinder an die Peripherie des Gehörbläschens und treten in dessen Epithel ein, während vielleicht erst etwas später die am anderen Pol der Zellen sich entwickelnden Acusticusfasern sich in das Medullarrohr unter Aufspaltung einsenken. Sie werden bald von Lemmoblasten umgeben, und bald werden am distalen Abschnitt der Fasern Markscheiden gebildet werden. Der proximale Abschnitt dieser Fasern bleibt frei von SCHWANNschen Kernen, dort treten zwischen den Fasern später Gliaelemente auf.

Schon in sehr früher Periode tritt das Labyrinthbläschen in Beziehung zu den Octavusfasern, welche sich durch Auswachsen der Achsencylinder aus dem unmittelbar neben dem Hörbläschen aus einem Anteil der Ganglienleiste sich entwickelnden, ursprünglich eine gemeinsame Masse bildenden Acustico-facialisganglion ausbilden.

Schon bei dem Embryo von 5 mm Nacken-Steißlänge kann man das Eindringen einzelner Nervenfasern zwischen die Epithelien des Labyrinthbläschens in der Gegend der Macula communis, noch ehe diese selbst deutlich differenziert ist, beobachten.

Die Beziehungen der Zellen des Ganglion acusticum zum Labyrinthbläschen sind von vornherein sehr innige.

Die Ganglien des Nervus octavus sind sehr frühzeitig entwickelt. Die

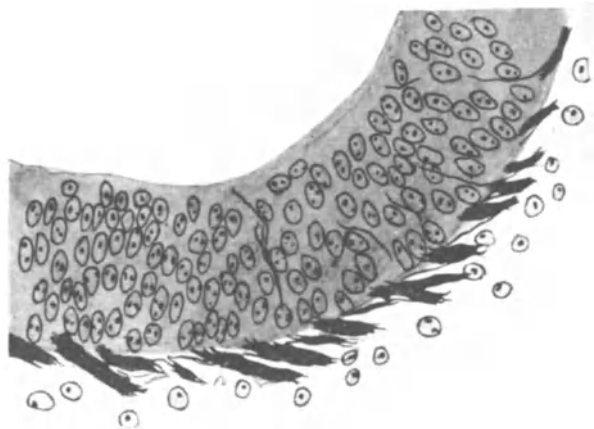


Abb. 149. Einwachsen von Achsencylindern des Nerv. vestibularis in das Epithel der Macula communis eines 10,5 mm langen menschlichen Embryos. Silbermethode nach BIELSCHOWSKI-AGDUR. Vergr. 500fach.

Ganglienzellen und ihre Ausläufer zeigen schon in sehr frühen Stadien eine auffällige Affinität zu Silbersalzen, die so spezifisch ist, daß sie, was hervorgehoben zu werden verdient, durch diese mit den verschiedensten Silberimprägnationsmethoden häufig schon dargestellt werden können, wo alle anderen Nerven des Embryos ungefärbt bleiben. Aus dem oberen Teil der Ganglienanlage entwickelt sich das Ganglion vestibulare, aus dem unteren das Ganglion spirale, das aber lange nicht vollständig von dem oberen getrennt wird. Nach STREETER (l. c.) treten schon beim 10 mm langen Embryo die von den Ganglien centralwärts ziehenden Fasern, knapp lateral vom Nervus intermedius, als geschlossene Fasermasse in den Hirnstamm.

Diese Ganglien, das Ganglion vestibulare und das Ganglion spirale, liegen zunächst dicht am vorderen Umfange des Gehörbläschens, rücken aber allmählich auf die mediale Seite desselben. Beim Menschen gliedert sich etwa bei 20 mm Länge aus dem ventralen Teil die einheitliche von vornherein kleinere Elemente aufweisende Ganglienzellenmasse des Ganglion spirale ab, die sich der Konkavität des auswachsenden Ductus cochlearis anlegt und mit ihm in der Richtung des Caecum cupulare weiter auswächst, während gleichzeitig die centralen Fortsätze dieser Ganglienzellen als Radix cochlearis in das Myelencephalon einwachsen, während die entsprechenden Fortsätze der etwas größeren Elemente des Ganglion vestibulare die Radix vestibularis des Nervus octavus bilden.

Bei einem Embryo von 10,5 mm Nacken-Steißlänge, in dem sich die Einschnürung zwischen Pars superior et inferior labyrinthi eben zu zeigen beginnt, findet man bei gelungener Achsenzylinderfärbung an einer Stelle des Bläschens Achsenzylinder in einer dichten Gruppe die Epithelwand durchsetzend, am anderen Pole des Bläschens ziehen die Achsenzylinder in Gruppen am äußeren Umfang der Wandung und entsenden zahlreiche, selten auch innerhalb des Epithels sich aufzweigende Fäserchen bis an die innere Oberfläche des Epithels. Beziehungen zu irgendwelchen Zellen sind nicht nachweisbar.

Bei einem 16 mm langen Embryo sieht man einen sehr reichlichen Faserplexus unter den sich entwickelnden Sinneszellen der Maculae mit einzelnen Fasern, die bis dicht an die Zellbasen, auch etwas zwischen sie reichen.

In gewissen Entwicklungsstadien beschrieb HELD Neurofibrillengitter in den Zellen des Acusticofacialisganglions, wobei er direkte Verbindungen der Neurofibrillengitter von einer Zelle in die benachbarten abbildet (Entwicklung des Nervensystems 1908), in meinen Präparaten konnte ich dergleichen nicht beobachten.

Schon innerhalb der ersten Anlage des Ganglions bei einem 4,6 mm langen Embryo konnte ich zahlreiche pyknotische Kerne beobachten, neben zahlreichen Mitosen, so daß offenbar neben den Vermehrungsvorgängen auch Zelldegeneration sich äußert, wie dies von den verschiedensten Punkten des Embryos (vgl. ERNST 1926) bekannt ist.

STREETER (1907) vertritt auf Grund seiner Modelle den Standpunkt, daß die Innervation des Ductus cochlearis von der der übrigen Labyrinthendstellen vollkommen getrennt sei, was physiologisch wohl verständlich wäre. Er fand bei seinen Rekonstruktionen der Nerven keinen Abgang von Fasern vom Cochlearis zu den Ampullen, so daß seine Angaben mit den neueren von DE BURLET (1924) in großem Widerspruch stehen.

Die ersten Nerven, welche wir in das Labyrinthbläschen bei *Vögeln* und *Säugern* einwachsen sehen, zeigen in ihrer Anordnung sehr wenig Übereinstimmung mit irgendeinem Teil des definitiven Nervenverlaufes im Epithel. CAJAL (a 1904) hat festgestellt, daß die meisten peripheren Nerven nicht ohne weiteres direkt zu dem Orte ihrer Bestimmung hin gelangen, sondern daß sich

sehr häufig beobachten läßt, daß Züge dieser Nerven längs einer Grenzfläche des Epithels, für das sie bestimmt sind, außen hinziehen, oft stückweise umkehrend in entgegengesetzter Richtung verlaufen, so daß er zur Erklärung dieses Phänomens die Annahme macht, daß die Nerven nur im allgemeinen in die Gegend einer bestimmten Gewebsformation durch „hologenetische“ Substanzen gelenkt werden, dabei aber vielfach einzelne unrichtige Bahnen einschlagen und erst später auf Grund neuer richtunggebender chemotaktischer Kräfteinwirkungen an den definitiven Bestimmungsort gelangen. Dies zusammen mit der Beobachtung, daß schon während der Embryogenese und auch späterhin immer einzelne Achsenzylinder mit Anzeichen von Degeneration gefunden werden und neue noch gebildet werden, legt die Annahme nahe, daß die ursprünglich einwachsenden Nerven nicht den definitiven entsprechen und frühe Verbindungsbahnen durch spätere wenigstens stellenweise ersetzt werden können, und es erscheint sehr wahrscheinlich, daß besonders die Ausbildung der Endstrecke des Nerven erst den späteren embryonalen, bei manchen den postembryonalen Stadien angehört. Gegenüber den früheren Annahmen (HENSEN), daß die Nerven durch Zellbrücken vorgebildet wären, ist so ziemlich alles, was wir in den letzten Jahren über die Entwicklung der Nerven gehört haben, gerichtet. Auch die modifizierten Vorstellungen HELDS und BOEKES sind schwer mit manchen Tatsachen der experimentellen Forschung in Einklang zu bringen, da es sich zeigt, daß an beliebige Stellen gebrachte Labyrinthbläschen samt dem Ganglion Anlaß zum Auswachsen von Nerven geben können, ohne Rücksicht auf irgendwelche vorgebildete Strukturen. Ob dabei die Nerven innerhalb von Zellkörpern, also intraprotoplasmatisch, ihren Weg suchen, oder ob zwischen den Zellen, ist, wie an vielen anderen Sinnesorganen, äußerst schwer zu entscheiden. Gerade das Labyrinth bietet aber Gelegenheit, zu dieser Frage Stellung zu nehmen. Wir sehen, daß schon im Epithel des noch nicht differenzierten Labyrinthbläschens Achsenzylinder bald gerade, bald schräg die Epithellage durchsetzen. Ob ihnen dabei das Protoplasma ausweicht, ist allerdings kaum sicher festzustellen, denn es dürfte in diesen Stadien außerordentlich plastisch sein. Wir sehen aber gelegentlich, was mir besonders manchmal an *Hühnerembryonen*, aber neuerdings auch beim Menschen nachzuweisen gelungen ist, daß die Nerven auch in freie Hohlräume jenseits der Epitheloberfläche durch irgendeine *Vis a tergo* getrieben hineinwachsen und dasselbst über 100  $\mu$  weit im Innern der Endolympe fortschreiten können, wobei mehrere getrennt das Epithel durchsetzende Achsenzylinder sich manchmal zu einem Strange vereinigen, was im Sinne eines freien Auswachsens, wie es RAMON Y CAJAL und HARRISON vertreten, spricht. Das Labyrinth, speziell das CORTISCHE Organ, bietet übrigens auch Gelegenheit, Nerven, die in einer Flüssigkeit ausgespannt sind, nämlich im Tunnelraum und stellenweise schwieriger zu sehen, im NUELSCHEN Raume zu beobachten. Dieser Teil des Nervenverlaufs dürfte allerdings erst sekundär durch Verflüssigung der zunächst gelegenen Protoplasma-massen zustande kommen, wenn wir für die beiden genannten Hohlräume mit VAN DER STRICHT (1919) die Entstehung durch Verflüssigung von Zellanteilen annehmen.

BOEKE (1925) hat neuestens wieder den Verlauf von Neurofibrillen auch in sekundären Sinneszellen für erwiesen erklärt und eine Geschmackszelle abgebildet, in deren Cytoplasma ein mit der Endfaser verbundenes Endnetz zu sehen ist, Man könnte demnach auch ein Hineinwachsen von Neurofibrillen in das Cytoplasma von Haarzellen vom Ende des Achsenzylinders aus für möglich halten; beweisende Bilder für solche Vorgänge habe ich trotz eifriger Suchens nie gefunden.

Bei der Durchmusterung fraglicher Stellen in den besten mir zur Verfügung

stehenden Präparaten gewann ich immer den Eindruck, daß die innerhalb von Sinneszellen konstaterbaren Neurofibrillenmaschen allerdings zuerst an der Zellbasis unter dem Kerne, aber doch ohne nachweisbaren direkten Zusammenhang mit den zutretenden Neurofibrillen der Octavusfasern spätembryonal sich ausbilden.

Relativ spät scheinen sich auch die in der nächsten Nähe der Sinneszellen des CORTISCHEN Organes gelegenen lokalen dendritischen Verästelungen zu bilden, wo solche überhaupt vorkommen. Man müßte als Anlaß zu diesen Bildungen mit CAJAL (l. c. e) die Anhäufung von hodogenetischen Substanzen an der Basis bestimmter Haarzellen in diesem Zeitpunkt annehmen.

Die definitive Ausgestaltung der Nerven im CORTISCHEN Organ findet erst in den letzten Fetalmonaten statt, denn ich beobachtete bei einer gutgefärbten Frühgeburt des sechsten Monats eine noch schwache Ausbildung der äußeren Spiralzüge, die sich von ihrer Ausbildung in den späteren Perioden ähnlich unterscheiden wie die Plexus niederer Säuger, von denen des Menschen.

Bei der *Maus*, seltener beim Menschen, beobachtete ich während der späteren Entwicklungsstadien auch das gelegentliche Einwachsen von Nerven in den großen Wulst, also zwischen Elemente, die bestimmt sind, zugrunde zu gehen. Es kann sich dabei um eine abortive Nervenbildung handeln und man könnte versucht sein, darin einen Hinweis auf phylogenetisch ältere Innervation dieses Epithelhügels zu erblicken, die ontogenetisch wiederholt wird und dann zugrunde geht, wie etwa die des JAKOBSONSchen Organes bei manchen Individuen. HELD hat bei *Vögeln* auch außerhalb der eigentlichen Basilarpapille Fasern endigen gesehen.

Zuerst treten die Fasern aus dem Ganglion vestibulare in den Hirnstamm ein. Die Fasern aus dem Ganglion cochleare, die phylogenetisch jünger sind, finden erst etwas später ihren Weg dorthin und treten dorsal von der spinalen Trigeminuswurzel in die Randzone des Hirnstammes ein, wo sie das Auftreten des Tuberculum cochleare (acusticum) bewirken.

Der Nervus facialis verläuft am Embryo lateral vom Knie an der äußeren Wand der Innenohrkapsel unter der Crista parotica und über der Fenestra vestibuli nach hinten und abwärts, weiterhin rein abwärts und endlich am medio-caudalen Umfang des Processus styloideus ventralwärts. Von den Ästen des Anfangsteiles geht der Nervus petrosus superficialis major (der Nervus palatinus der niederen *Vertebraten*) sofort am Orificium externum des primären Kanals ab und läuft manchmal durch eine schon im Knorpelstadium abgetrennte Öffnung (Hiatus spurius) am lateralen Umfang des Processus cochlearis der Ohrkapsel nach vorn, die Chorda tympani trennt sich vom Stamm hinter dem Processus styloideus und läuft, indem sie diesen Fortsatz von außen umschlingt, nach vorne, ohne in einen Kanal eingeschlossen zu sein (GAUPP a 1899, b 1912, zitiert nach ALEXANDER 1926).

Einzelne zarte Faserbündel, offenbar den Nervi nervorum entsprechend, konnte ich im Perineurium des Facialis nachweisen.

Die Ganglienzellen im Plexus caroticus und den mit ihm verbundenen Plexus, sowie ein Teil der Zellen des Plexus tympanicus entstehen nach STEWART (1920, zit. S. 191) als Ausbreitungen vom Ganglion cervicale superius des Sympathicus.

## 10. Entwicklung der perilymphatischen Räume.

Der ganze epitheliale Labyrinthschlauch ist zuerst von lockerem Mesenchym umgeben, in dem anfänglich keinerlei weitere Differenzierung zu beobachten ist. Die einzelnen Mesenchymzellen liegen, wie in dem übrigen Mesenchym des

Kopfes, anscheinend recht ungeordnet. Durch Darstellung des Netzapparates der Zelle sind wir imstande, die Lage der Zellachse festzustellen, wenn wir durch die Mitte des Netzapparates und den Kern die Richtung der Zellachse, wie bei den Epithelien, als gegeben erachten. Es folgt dann eine weitere Differenzierung des Mesenchyms, wobei in undeutlicher Weise zuerst eine Grundsubstanz zwischen den Zellen abgeschieden wird, die Zellkörper selbst sich abrunden und so in der Umgebung des Labyrinths der Vorknorpel entsteht. In späteren Stadien sehen wir, daß in unmittelbarer Nähe des Labyrinthepithels zuerst lockere, später fibrillär angeordnete Bindegewebelemente, im wesent-



Abb. 150. Axialschnitt durch die embryonale Schnecke des *Meerschweinchen*s mit Färbung der Nervenfasern und Ganglienzellen nach AGDUHR. Vorknorpel, Knorpel und Gallertgewebe der späteren perilymphatischen Räume. Mittlere Vergr.

lichen mit ihrer Längsachse flach auf die Oberfläche des Epithels orientiert, sich innerhalb des Vorknorpels abgliedern. Zwischen diesem und dem festeren Bindegewebe bleibt eine Lage von lockerem Mesenchym.

Während nun gleichzeitig der Vorknorpel durch stärkere Ausbildung der Grundsubstanz sich in Knorpel umwandelt, beginnt zuerst an einzelnen Stellen, dann immer weiter um sich greifend, ein eigenartiger Verflüssigungsprozeß in der Schichte des lockeren Mesenchyms. Es werden dadurch nach und nach größere, miteinander kommunizierende Hohlräume hergestellt, zwischen denen allerdings stellenweise einzelne Reste des Bindegewebes in etwas festerer Form erhalten bleiben. Während des weiteren Wachstums und der Dimensionszunahme des Bogenganges breitet sich auch das lockere perilymphatische Bindegewebe weiter im Knorpel aus, und allmählich sehen wir die perilymphatischen Räume rings um das Labyrinth entstehen und an Umfang zunehmen. Bald erkennen wir auch in ihnen übrigbleibende kleine Bindegewebsportionen, die *Ligamenta canaliculorum et sacculorum*. In der unmittelbaren Umgebung der Nervenend-

stellen bleibt im perilymphatischen Raume die Verflüssigung des Bindegewebes aus und es bildet sich besonders hier viel derbes, bei manchen *Tieren (Selachiern)* auffallend festes Bindegewebe, das eine Lageverschiebung innerhalb der Umgebung verhindert. Schließlich sehen wir die Teile des Vestibulums, Bogengänge und Säckchen von einer Lage straffen Bindegewebes umgeben, welche der eigentlichen Labyrinthwand, im Inneren der perilymphatischen Räume, nahe liegt und nur durch die Ligamente an der Wand des Knorpels befestigt ist. Letzterer ist an der Innenseite mit einer Lage von Bindegewebszellen, welche kein eigentliches Endothel bilden, ausgekleidet. Bei der späteren Verknöcherung des Knorpels entsprechen diese Bindegewebszellen einem Endost.

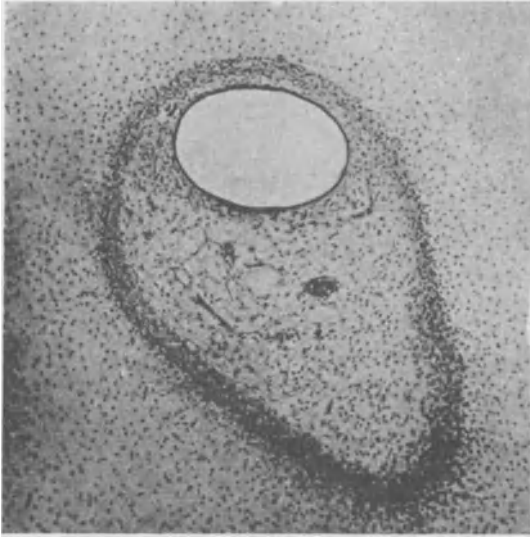


Abb. 151. Bogengang und perilymphatisches Gewebe im Vorknorpel eines 36 mm langen Embryos. Erster Beginn lokaler Verflüssigungen im perilymphatischen Gewebe, im Bogengang-epithel die „Raphe“ deutlich zu erkennen. Vergr. 171fach.

In der Gegend des Utriculus und Sacculus ist die Partie des sich verflüssigenden Bindegewebes besonders ausgedehnt, und es bildet sich hier die *Cysterna perilymphatica*.

In der Umgebung des Ductus cochlearis treten die Verflüssigungsvorgänge im umgebenden Mesenchym bis zur Bildung der Scalen nur um ein geringes später auf, als in der Vestibularpartie, dabei schreiten auch bezüglich dieser Veränderung die basalen Anteile der Schnecke den apicalen voraus. Große Hohlräume, die dann miteinander konfluieren, liefern die Scala tympani, doch wird hier nicht das gesamte Mesenchym verflüssigt.

Bei der Verflüssigung sollen die Zellen eine Fettmetamorphose durchmachen (BÖTTCHER l. c.).

Außer einer zarten wandständigen Schichte, die die Scalen später als Endost auskleidet, bleibt, peripher vom Ductus cochlearis, eine Bindegewebsschichte erhalten, die das Ligamentum spirale liefert. Basalwärts unter dem Ductus cochlearis liefert das Mesenchym zwei Schichten. Den Zellbasen des großen und kleinen Wulstes entsprechend, werden in äußerst gleichmäßiger Weise Bindegewebsfasern ausgebildet, die späteren Elemente der Basilarmembran. Die unter ihnen gelegenen Bindegewebszellen der zweiten Lage werden beim Menschen in individuell ganz wechselnder Weise nur zum Teil rückgebildet, so daß eine bald sehr zarte, bald ansehnliche Bindegewebsschichte als tympanale Belegsschichte zurückbleibt.

Auch auf jener Seite des Ductus cochlearis, wo durch äußerste Verdünnung des Epithels die REISSNERSche Membran zustande kommt, bleibt hier eine Mesenchymschichte, deren Elemente nach Art eines flachen Endothels ausgebreitet sind, als zweite vestibulare Zellschichte angelagert, welche manchmal, wie die verschiedensten Stellen perilymphatischen Gewebes, Pigment enthalten kann.

Auch bei der Bildung des Limbus spiralis tritt das Epithel mit dem Mesenchym in enge Lagebeziehungen, indem die Körper der innersten Zellen des großen Wulstes von den verzweigten Bindegewebszellen und den zwischen ihnen aus-

geschiedenen Massen der Zwischensubstanz umschlossen werden, was zu komplizierten Lagerungsverhältnissen Anlaß gibt.

Man kann deutlich unterscheiden, daß in einer bestimmten Phase dieser Umlagerungsvorgänge das Mesenchym unter dem richtenden Einfluß der epithelialen Elemente steht. Wie besonders FISCHER (1922) im Anschluß an die Resultate der Transplantationsversuche von SPEMANN (1910), STREETER (1909, 1915) usw. ausgeführt hat, läßt sich nachweisen, daß vom Labyrinthepithel aus, offenbar in einer gegebenen Reihenfolge, alle jene Einflüsse ausgehen, die zur Anordnung des Mesenchyms und zur Bildung der Ohrkapsel mit ihren perilymphatischen Räumen führen. Denn wenn das Labyrinthbläschen bei *Anuren*-Embryonen in verschiedenen Stellen des Kopfmesenchyms oder selbst des Rumpfmesenchyms,

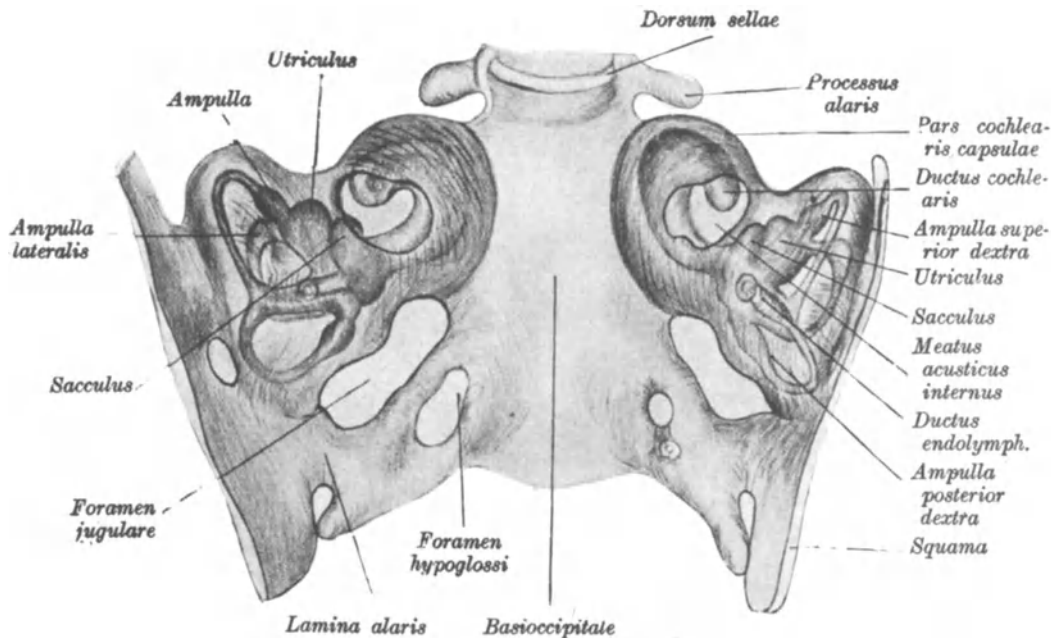


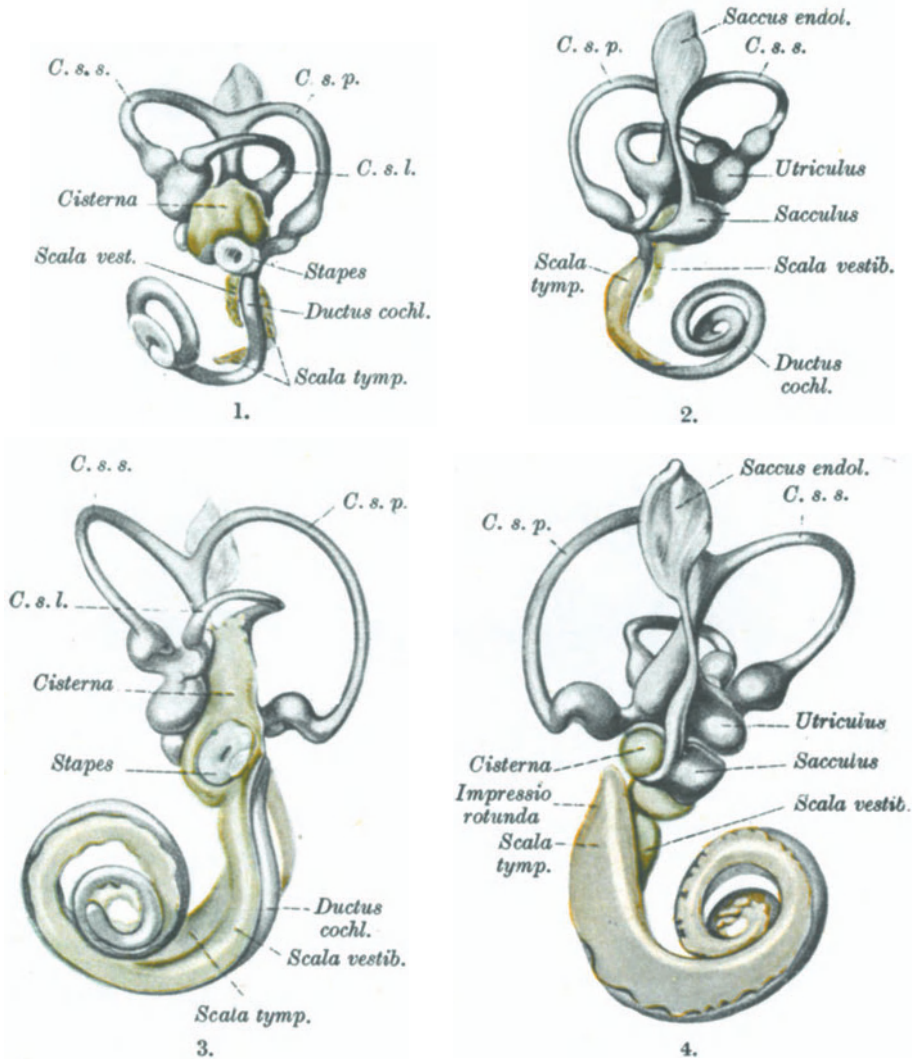
Abb. 152. Anlage der Schädelbasis und der Knorpelkapsel des Labyrinthes nach einem Modell von STREETER.

ja sogar in die Nierengegend transplantiert wird, ist es imstande, hier aus dem ihm fremden Mesenchymmaterial selbst einer verwandten *Tierart* sich seine Knorpelkapsel mit den entsprechenden perilymphatischen Räumen zu schaffen, was sich besonders dann erkennen läßt, wenn man die Ohrblase eines *Tieres* mit pigmentiertem Mesoderm in das Mesenchym eines pigmentarmen oder vice versa verpflanzt. (Gelegentlich wird allerdings durch diesen Reiz an dieser Stelle eine Extremitätenbildung hervorgerufen.)

Bei der Entwicklung des *Maus*-Labyrinths konnte ich beobachten, daß der Einfluß der epithelialen Elemente auf die des mittleren Keimblattes sich auch darin ausdrückt, daß in einer bestimmten Entwicklungsperiode die Zellachsen, die bis dahin im Mesenchym eine ganz ungeordnete Lage in den einzelnen Zellhaufen aufweisen, überall dort, wo die Elemente dem Epithel nahe liegen, senkrecht auf die Trennungsebene beider in ganz regelmäßiger Weise umgelagert werden.

Nach STREETER (1918) macht die Gewebsmasse der Gehörkapsel, in der Entwicklungsperiode der Embryonen zwischen 4–30 mm Länge, drei histo-

genetische Stadien durch, indem zuerst ein mesenchymales Syncytium, dann Vorknorpel, schließlich Knorpel gebildet wird. Während auf einer Seite neuer Knorpel angelegt wird, wird dort, wo Hohlräume entstehen, der angelegte Knorpel wieder entfernt und der Bildungsprozeß kehrt sich um. Die Gewebe kehren an



solchen Stellen in frühere Embryonalstadien zurück, über Vorknorpel zum mesenchymalen Syncytium.

Das Perichondrium geht aus dem periotischen Reticulum hervor und liegt nicht dem wirklichen Knorpel direkt an, sondern bleibt von ihm eine Zeitlang, teilweise durch Vorknorpel, teilweise durch das Reticulum getrennt, bis zur Länge von 130 mm. Erst bei 70 mm tritt das Perichondrium deutlich hervor. Die periotischen Gewebshohlräume faßt STREETER (l. c.) als Erweiterung des Maschenwerkes des Reticulums auf. Er glaubt nicht, daß Zellen zugrunde gehen oder sich auflösen, sondern bloß durch die Formveränderung des Zellprotoplasmas



werden die Trabekel auseinander gezogen und es entstehen so größere Hohlräume. Schließlich legen sich die Zellen, die diese Hohlräume auskleiden, zu einer „mesothelialen“ Grenzmembran zusammen, unter welcher Elemente mit abgeplatteten Kernen liegen, die einem fibrillären Bindegewebe entsprechen.

Der Anfang der Bildung der periotischen Hohlräume beginnt in der Nähe des Staples im Zwischenraum zwischen Sacculus und Vorhoffenster. STREETER (l. c.) will die Ausdrücke Endolymphe und Perilymphe, da eine Verbindung der von diesen Flüssigkeiten erfüllten Hohlräume mit dem Lymphsystem des Körpers nach seiner Ansicht nicht nachweisbar sei, durch die Ausdrücke endotische und periotische Flüssigkeit ersetzt wissen. Man kann bei Embryonen zwischen 30—40 mm die Gewebemaschen größer und unregelmäßiger werden sehen, so daß hier der erste Beginn der Bildung der Cysterna sich bemerkbar macht, lange noch bevor Spuren der Scalen ausgebildet sind. Schon vor dem 50-mm-Stadium ist diese Cysterna deutlich vom umgebenden Reticulum differenziert. Es folgt die Ausbildung der Scala tympani bei 43-mm-Feten in der Gegend des Schneckfensters, bei 50 mm Länge folgt die Ausbildung der Scala

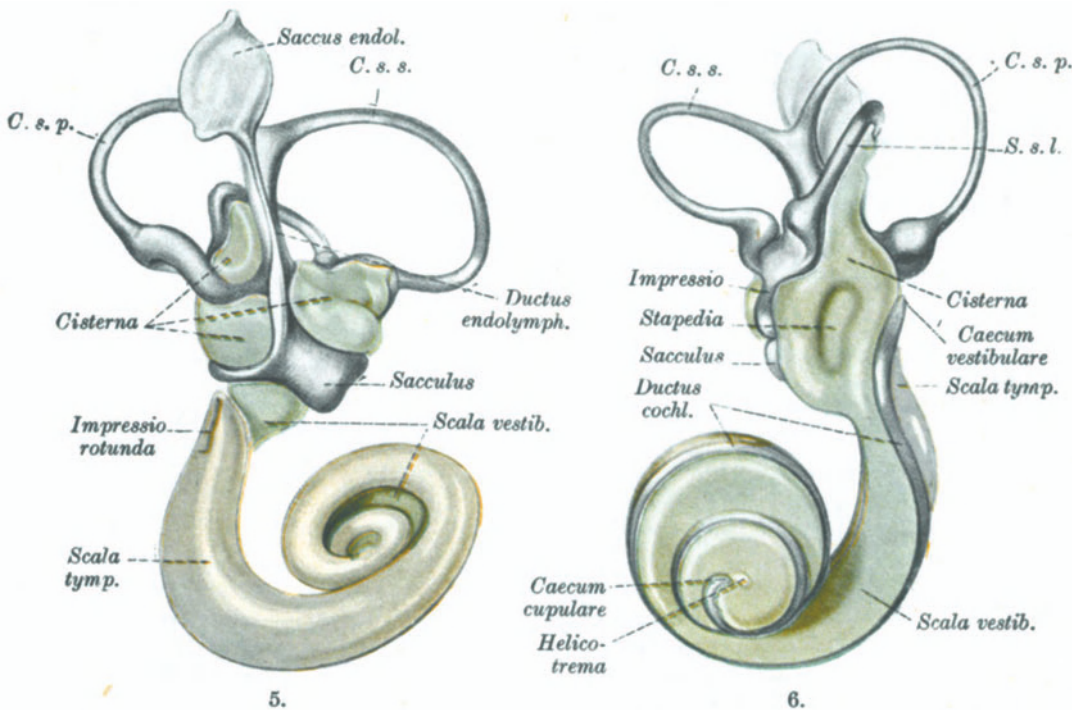


Abb. 153. Drei Stadien der Entwicklung der perilymphatischen Räume des menschlichen Labyrinthes. (Nach den Modellen von STREETER, Contributions to embryology Bd. 7, Nr. 20, 1913.) Die endolympatischen Räume grau; die perilymphatischen Räume der Scala vestibuli und der Cysterne grün; die perilymphatischen Räume der Scala tympani gelb gehalten. *C. s. s.* Canalis semicircularis superior; *C. s. p.* Canalis semicircularis posterior; *C. s. l.* Canalis semicircularis lateralis; 1. Embryo von 50 mm Sch.-St.-L. von lateral; 2. dasselbe von medial; 3. Embryo von 85 mm Sch.-St.-L. von lateral; 4. dasselbe von medial; 5. Embryo von 130 mm Sch.-St.-L. von lateral; 6. dasselbe von medial.

vestibuli. Erst bei 85 mm erstrecken sich beide Scalenhöhlräume bis zum Ende des Ductus cochlearis, bleiben aber bis zum Stadium von 130 mm Länge getrennt, und verbinden sich erst hier durch eine freie Öffnung, die das Helicotrema darstellt. Längs der Bogengänge kommt es überhaupt nicht zu so weitgehender Entwicklung von Hohlräumen. STREETER vergleicht die periotischen Räume

in ihrer Entwicklung den Pia-Arachnoidalräumen. Es besteht aber zwischen beiden Bildungen kein Zusammenhang, auch der Aquaeductus cochleae entsteht später sekundär. Bei 85 mm findet sich an dessen Stelle erst eine röhrenförmige Tasche, die sich von den Subarachnoidalräumen längs des Nervus glosso-pharyngeus der Scala tympani annähert. Eine Verbindung erfolgt erst nach dem 130-mm-Stadium.

Währendem die Scalenbildung einsetzt, tritt durch Verdichtung des Faser-netzes im Mesenchym das Ligamentum spirale in Dreiecksform hervor.

Durch die Resorption des mesodermalen, perilymphatischen Gewebes, lateral vom Utriculus und Sacculus, entsteht die Cysterna perilymphatica vestibuli. Bei der Verflüssigung des Mesoderms der Scalen schreitet die Scala tympani der Scala vestibuli etwas voraus. Gleichzeitig mit der Scala tympani entwickelt sich der Ductus perilymphaticus (Aquaeductus cochleae), der aber von einem lockeren mesenchymatösen Gewebe ausgefüllt und von einer Vene durchzogen bleibt und erst verhältnismäßig spät, im Zuge der regionären Verknöcherung der Innenohrkapsel, eine Verengung erfährt. Die Vene bleibt meistens darin erhalten (ALEXANDER 1926, KARLEFORS 1923).

Während der Entwicklungsvorgänge scheint, was bisher wenig berücksichtigt wurde, Glykogen als Reservesubstanz, in geringer Menge, als Tröpfchen nachweisbar, in verschiedenen Zellelementen des Labyrinths eine Rolle zu spielen. Auffällig gehäuft erscheint es in den basalen Schichten der Stria, um in späteren Fetalmonaten langsam wieder zu verschwinden (KOLMER 1926).

## 11. Entwicklung der Teile des Felsenbeins.

Verschiedene Anteile des Kopfskelettes liefern entwicklungsgeschichtlich das Temporale oder tragen zumindest zu dessen Entwicklung bei. Das Felsenbein (die Pars petromastoidea) geht aus der primären Ohrkapsel und der Parietalplatte hervor. Eine selbständige Entwicklung als Deckknochen beobachten wir bei der Schläfenbeinschuppe, dem Paukenbein und dem Processus folianus des Hammers. Der erste Schlundbogen liefert Hammer und Amboß, während Steigbügel und Processus styloideus sich aus dem zweiten Schlundbogen entwickeln, der sich auch an der Entwicklung des distalen Teiles des Canalis facialis und des Foramen stylomastoideum beteiligt. VROLIK (1873) fand, daß die Innenohrkapsel, das anschließende Gebiet der Parietalplatte und das Tectum synoticum aus sechs getrennten Knorpelherden hervorgehen. FICALBI (1887) konstatierte noch mehr solcher Herde. Nach Graf SPEE (1898) treten letztere zum erstenmal am Ende des fünften Fetalmonats, im mesodermalen, das häutige Innenohr umgebenden Gewebe auf, nehmen rasch an Größe zu und erscheinen am Ende des sechsten Fetalmonats bereits untereinander verschmolzen (zitiert nach ALEXANDER 1926).

Der ursprünglich vorhandene Knorpel wird in den verschiedensten Richtungen von Blutgefäßen durchwachsen, in deren Verlauf die Ossification beginnt, wobei der erste Ossificationspunkt als primäres Promontorium am Vorderteil des Schneckenkanales auftritt und unter Größenzunahme unter dem Schneckenrohr hinweg, an den inneren Umfang der Ohrkapsel vorwächst. Bald tritt ein zweiter zwischen oberer und äußerer Ampulle und Facialis auf. Aus ihm geht, neben den Tegmen tympani, die äußere Labyrinthwand bis zum Vorhofsfenster hervor. Nach außen vom Schneckenkörper gelegen, tritt ein dritter Ossificationspunkt auf, ein vierter am inneren Umfang des membranösen Innenohrs, medial von der späteren Fossa subarcuata, ein fünfter nahe dem hinteren Bogengang, ein sechster etwas davor, wobei beide letzteren sich in die Parietalplatte und den

Anfang des Tectum synoticum (Pars mastoidea, GAUPP) ausdehnen. HUXLEY (l. c.) sah im Petrosium drei Ossificationsherde auftreten, das Prooticum, dem zweiten, dritten und sechsten Ossificationscentrum VROLIKS (1873) entsprechend, das Opisthoticum dem ersten und vierten, und das Epioticum dem fünften Centrum VROLIKS entsprechend. Die Knochenschichte, die die Hohlräume des inneren Ohres unmittelbar begrenzt, wie auch die knöchernen Anteile des Modiolus und die Lamina spiralis ossea, treten selbständig im mesodermalen Bindegewebe auf. KÖLLIKER erklärt dies als eine vom Innenperiost der Ohrkapsel auf das Bindegewebe ins Innere sich erstreckende Verknöcherung. So soll auch der Grund des äußeren Gehörganges entstehen. Der Canalis facialis setzt sich, wie ALEXANDER (1926) auseinandersetzt, ontogenetisch aus drei Anteilen zusammen. Sein oberstes Stück geht, vom inneren Gehörgang bis zum Facialisknie, aus dem primären, im Chondrocranium befindlichen Kanal hervor, der mittlere und untere Teil dadurch, daß die laterale Wand der Innenohrkapsel bei ihrer Verknöcherung den Nerven umwächst, der ihr in einer Rinne anliegt, wobei ursprünglich der Facialis und der Musculus stapedius, nur durch Bindegewebe getrennt, in einem gemeinsamen Knorpelrohr liegen. Die bei manchen *Säugetern* überhaupt nicht auftretende knöcherne Zwischenwand tritt beim Menschen durch Vorwachsen und Verschmelzung von Knochenleisten, im Inneren des gemeinsamen Kanals, ziemlich spät auf. Am distalen Anteil des Facialiskanals beteiligt sich auch der Zungenbeinbogen. Bei manchen *Nagetieren* und *Carnivoren* bleibt der Nerv in einer dauernd nach außen nicht abgeschlossenen knöchernen Rinne, auch beim menschlichen Neugeborenen bleibt häufig eine Stelle zwischen äußerem Bogengang und Vorhofs fenster offen. ALEXANDER und BENESCHI (Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. 55) haben solches häufig bei kongenitalen Mißbildungen, wie Atresie des äußeren Gehörganges bei erhaltenem Mittelohr, festgestellt. Nach Graf SPEE (1898) entwickelt sich der Canaliculus chordae tympani erst nach der Geburt, wobei der Anfangsteil, im Anschluß an den Facialiskanal, durch knöcherne Umwachsung der Chorda gebildet wird, während der anschließende Teil, an der Grenze des Petrosium und der Squama, ausgespart bleibt. Die Eminentia stapedia entwickelt sich dadurch, daß der Knochen, in seinem Wachstum vom Facialiskanal ausgehend, den peripheren Teil des Muskels bis an die Sehne umwächst (ALEXANDER l. c.).

In bezug auf die Ossification nimmt das Felsenbein eine ganz besondere Stellung ein, indem die Verknöcherungsverhältnisse hier mit denen bei keinem der übrigen Knochen vollkommen übereinstimmen.

Nach MEYER (1924) besteht die Labyrinthkapsel, in embryonaler Zeit, ähnlich wie die Röhrenknochen aus kompaktem Knorpel, hat aber eine Hülle von mehr lockerem mesenchymalem Gewebe, das nur teilweise wie richtiges Perichondrium straff und schmal ist. Bei Beginn der Ossification zeigt die Labyrinthkapsel prinzipiell dieselben Vorgänge wie die Röhrenknochen. Nachdem der primäre Markraum gebildet ist, setzt aber ein Unterschied in der Entwicklung ein. Die Knorpelgrundsubstanzsäulen sind dann zum Teil verschwunden und die ausgezackten Knorpelreste schon mit Globuli ossei und häufig mit einem schmalen Knochensaum umgeben. Während bei den Röhrenknochen, in diesem Stadium, Resorption der Knorpelknochensäulen und Entstehung eines großen Markraumes einsetzt und dann der perichondrale geflechtartige Knochen allmählich durch lamellären ergänzt, später vollständig ersetzt wird, wird in der Labyrinthkapsel das Netz aus Knorpelknochenkörpern ohne wesentliche Resorptionsvorgänge durch dauernde Apposition von lamellärem Knochen immer kompakter. Der perichondral gebildete geflechtartige Knochen wird auch durch lamelläre Knochen ergänzt, aber nicht ersetzt. Der Lamellenknochen füllt nur

Maschen des geflechtartigen aus. Der Röhrenknochen des Erwachsenen ist ein durch Umbau entstandenes neues Gebilde, das keine embryonalen Bestandteile mehr besitzt, dagegen findet man in der Labyrinthkapsel embryonale Bestandteile, in der enchondralen Kapsel die Knorpelreste, in der perichondralen die geflechtartigen Knochenbalken. Der lamelläre Knochen in beiden Anteilen stammt zum größten Teil aus der Embryonal- und Jugendzeit, da der Umbau minimal ist. Die baulich wichtigen Elemente der Labyrinthkapsel sind im enchondralen Teil die Knorpelreste, im perichondralen Teil das Netzwerk geflechtartiger Knochenbalken. Die Haversischen Systeme sind nur Füllungen. Ob dieser Unterschied statisch bedingt ist, darüber kann man nur Vermutungen äußern. Während der Röhrenknochen durch das ganze Leben hindurch dauernd umgebaut wird, ist der Bau der Labyrinthkapsel mit dem zweiten Lebensjahr fast vollständig abgeschlossen. Funktion der enchondralen Kapsel scheint nur die Umkapselung des Sinnesorganes zu sein, welches durch seine verborgene Lage

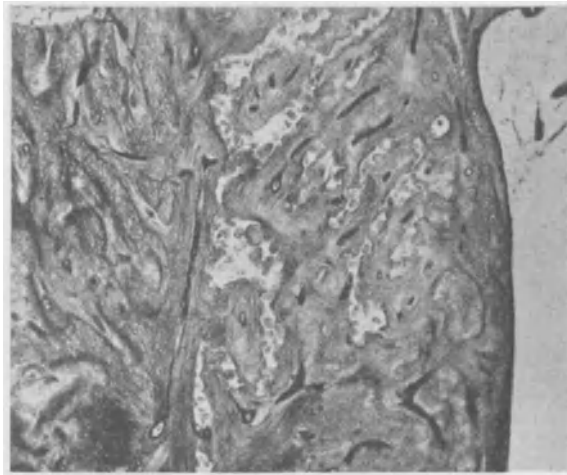


Abb. 154. Charakteristische Form der Verknöcherung des Petrosium mit Knorpelinseln an der Basis der Cochlea. Vergr. 40fach.

Zug- und Druckkräften vollständig entzogen ist. Daher scheint ein Umbau auszubleiben. Die perichondrale Kapsel dagegen dürfte als Bestandteil der Schädelbasis auch Zug- und Druckkräften ausgesetzt sein, womit vielleicht etwas lebhaftere Umbauprozesse in ihrer Oberfläche zusammenhängen.

Die Verknöcherung des Modiolus erfolgt zuerst in Form einer netzförmigen Ablagerung von Kalk in das Bindegewebe, das die Nervenstränge umhüllt, und greift dann immer weiter gegen die Schneckenkapsel über.

Auch die Verknöcherung des Modiolus und der Abgrenzungen der Scala vestibuli schreiten von der Basis zur Spitze fort, so daß wir die oberen Anteile im achten Monat noch bindegewebig, die basalen bereits verknöchert finden.

Im Felsenbein erhalten sich die Markräume normalerweise bis ins zweite Lebensjahr, die Knorpelinseln können bis ins 30. Jahr bestehen, zumeist kann jenseits des zweiten Jahres nicht mehr von einem selbständigen knöchernen Labyrinth gesprochen werden. In Ausnahmefällen bleibt die knöcherne Labyrinthkapsel von großen Hohlräumen, Markräumen oder pneumatischen Zellen durchsetzt und wird dadurch im Petrosium mehr weniger deutlich isoliert. (Bei manchen Tieren bleibt die Verwachsung mit den übrigen Teilen durch feste Knochen-substanz aus, wie beim *Schwein*, oder tritt sehr spät ein, wie beim *Elefanten*, so

daß das Petrosium mit geringer Gewalt aus dem übrigen Schädel herausgelöst werden kann. Bei anderen *Tieren*, *Nagern*, *Fledermäusen* und *Affen*, ist nur an wenigen Stellen eine Verbindung bzw. Überlagerung der knöchernen Labyrinthkapsel durch die übrige Knochensubstanz vorhanden, so daß man die Form der Ampullen und Bogengänge bei einzelnen *Nagern*, wie *Meerschweinchen*, *Ziesel* und *Eichhörnchen*, auch die der distalen Windungen der Schnecke deutlich erkennen kann, was für experimentelle Eingriffe von Wichtigkeit ist. Beim *Maulwurf* bleibt, ähnlich wie bei den meisten *Vögeln*, infolge hochgradiger Pneumatisation der Spongiosa des Schädels, das knöcherne Labyrinth fast an allen Stellen in seinen äußeren Konturen erkennbar und ist besonders leicht zu isolieren (KOLMER 1913), besser noch bei der *Rennmaus* (*Gerbillus*).

Nach WITTMACK (1918) kann in seltenen Fällen die Labyrinthkapsel in spongiöses Gewebe umgewandelt erscheinen.

Die Labyrinthkapsel besteht aus einer inneren endostalen Knochenschichte, die die gesamten Hohlräume des knöchernen Labyrinthes umgibt. Sie setzt sich in die knöchernen Zwischenwände der Schneckenwindung und die Knochengitter der Maculae cribrosae fort, welche ebenfalls durch embryonale Bindegewebsknorpel entstehen. Am dünnsten in der Umgebung der Bogengänge, besteht sie nur aus wenigen Lagen längsverlaufenden Faserknochens, dessen dicht gelagerte, verhältnismäßig kleine Knochenkörperchen nur kurze Knochenkanälchen besitzen (ECKERT-MÖBIUS 1926).

Ferner finden wir eine äußere periostale Knochenschichte und eine mittlere enchondrale Knochenschichte.

Nach dem vollendeten zweiten Lebensjahr findet in dem inzwischen völlig kompakt gewordenen Knochen ein weiterer sichtbarer Umbau überhaupt nicht mehr statt.

In der Labyrinthkapsel findet sich in den ersten Lebensjahren regelmäßig ein in ganzer Ausdehnung noch gefäßhaltiger Bindegewebsstrang, der der Knorpelfuge vor dem ovalen Fenster entspricht (*Fissura ante fenestram*, SIEBENMANN 1897). Nach dem fünften Lebensjahre kommt es meist auch hier zu Verknocherungsprozessen. Nach SIEBENMANN (1897) besteht auch am hinteren unteren Rande des ovalen Fensters in ähnlicher Weise eine dorsale Fortsetzung des Ringbandes in der *Fissura post fenestram*, eine Strecke weit senkrecht zur Oberfläche nach hinten ziehend. Auch zwischen der runden Fenesternische und der hinteren Ampulle findet sich nach MANASSE (1897) und ZANGE (1912) ein besonders auf Horizontalschnitten deutlich hervortretender schmaler gefäßhaltiger Bindegewebsstrang. Ein anderer Bindegewebszapfen durchbricht in der Gegend der *Fossa subarcuata* die enchondrale Labyrinthkapsel, ein kleinerer in das Centrum des hinteren vertikalen Bogengangs hineinragender Zapfen wird von ECKERT-MÖBIUS (1926) als Gefäß-Bindegewebszapfen der *Fossa retro-arcuata* bezeichnet.

## V. Vergleichend-histologische Bemerkungen.

Was die statischen Organe und Gehörorgane der *Wirbellosen* betrifft, so sei auf die neueren Darstellungen von BROCK (1926) in DENKER-KAHLERS Handbuch der Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde, PLATES Allgemeine Zoologie, Bd. 2, und KOLMER: Statische Organe und im Handbuch der vergleichenden und pathologischen Physiologie von BETHE, Bd. 11, hingewiesen.

Bei *Amphioxus* ist weder beim ausgebildeten *Tier* noch in irgendeinem *Larvalstadium* irgendein dem Labyrinth entsprechendes Organ vorhanden. Das einfachste Labyrinth finden wir unter den *Cyclostomen* bei *Myzine* (RETIUS 1881),

wo es einen Ring darstellt, in dessen Kanal eine gemeinsame *Macula communis* und zwei breite Ampullen, die zu dem einen halbzirkelförmigen Kanal gehören, sich finden. Etwas dem äußeren Bogengang Entsprechendes fehlt. Die gemeinsame *Macula* entspricht wahrscheinlich der Anlage der drei *Maculae* anderer *Wirbeltiere*. Der *Ductus endolymphaticus* ist sehr kurz. Es handelt sich offenbar, wie bei anderen Sinnesorganen von *Myxine*, um das reduzierte Organ eines *Tieres* mit halb parasitischer Lebensweise. Wesentlich höher entwickelt ist das Labyrinth bei den *Petromyzonten* (RETZIUS 1881, R. KRAUSE 1905, KETEL 1870, MOZEIKO 1913, NORRIS 1898, STUDNICKA 1912, TRETJAKOFF 1916), das ebenfalls ziemlich dicht, durch Bindegewebe, in eine kleine Knorpelkapsel, die nur für den Nerven medialwärts den Durchtritt gestattet, eingeschlossen ist. Eigentliche perilymphatische Räume fehlen hier. Es zeigt eine große Blase, das Vestibulum, das durch eine dorso-ventral verlaufende Furche in eine rostrale und caudale Hälfte zerlegt wird. Man unterscheidet auch einen rostralen und caudalen Bogengang mit je einer Ampulle, welche sich mit einer Commissur vereinigen. Äußerlich erkennt man auch noch auf der dorsalen Seite einen dorsalen und ventralen Gang und ventralwärts einen sackförmigen Anhang. Das Innere enthält im ganzen sieben Nervenendstellen, zwei *Cristae*, drei *Maculae*, je eine in den medialen Abteilungen der rostralen und caudalen Ampulle, eine im Säckchen, ferner zwei Papillen, eine im sackförmigen Anhang und eine im dorsalen Gang. Stellenweise ist das indifferente Epithel ein niedriges polygonales, in dem Anteil, der als Vestibulum bezeichnet wird, ein kubisches Epithel, von dem aus vielen Einzelhaaren verklebte, lange, lebhaft schlagende und lange überlebende zusammengesetzte Geißeln ausgehen, die von einer gemeinsamen cuticularen Platte entspringen, wie sie sich sonst nirgends im Labyrinth finden. Die Sinneszellen der *Maculae* und *Cristae* der *Petromyzonten* unterscheiden sich von denen anderer *Tiere* durch ein von dem langen Sinneshaar ins Innere der Zelle ziehendes, manchmal bis unter den Kern verfolgbares Bündel von Innenfasern, die sich in der Zelle spiralig winden (KRAUSE, TRETJAKOFF), Verhältnisse, die übrigens in den Sinneszellen der *Maculae* und *Cristae* der *Cephalopodenotocyste*, wie ich bei *Eledone* beobachtete, vollkommen analog sind. Die *Macula utriculi* und *sacculi* tragen aus kugeligen Konkrementen zusammengesetzte Otolithen, die einer Gallerte aufliegen, in welche die Haare der Sinneszellen hineinreichen.

Eine „*Macula incerta*“ im medialen Nebenraum der hinteren Ampulle wird zuweilen als der *Macula neglecta* homolog angesehen, während PLATE (1925) die Endstelle des Dorsalganges für die *Macula neglecta* hält. Das Centrum der Otolithen umschließt einen gallertigen Kern.

Bei den *Cyclostomen* sollen die Otolithen durch Auftreten kleinster Bläschen oder Kügelchen einer schleimartigen Substanz, längs der Haare und Kalkeinlagerung in diese Kügelchen, nach STUDNICKA (l. c.), zur Ausbildung kommen. Ein anscheinend aus verzweigten Haaren hervorgehendes gallertiges Gebilde, mit dessen Oberfläche die neugebildeten Kügelchen, die Statokonien, verschmelzen, bezeichnete STUDNICKA als *Otosoma*. Ich fand bei *Myxine* die Bildung der aus vielen Kügelchen auf Gallerten sich zusammensetzenden Otolithenmembran von der Bildungsweise derselben bei den *Petromyzonten*, die STUDNICKAs Beschreibung zugrunde liegt, etwas abweichend.

Die *Selachier* zeigen theoretisch interessante Verhältnisse (TAFANI 1885, HOWES 1883, LLOYD und SHEPPERD 1922) dadurch, daß bei ihnen die Einstülpung des Labyrinths von der Ectodermoberfläche, als *Ductus endolymphaticus*, dauernd mit dieser in Verbindung bleibt und somit auf der Haut mit einem offenen Porus endet, durch den bei einzelnen Formen in Jugendstadien Fremdkörper der Außenwelt als Statolithen (wie wir es auch von gewissen *Arthropoden* kennen) auf-

genommen werden sollen (*Rhina*). Während dieser Gang bei den *Seekatzen* (*Chimaera*) geradlinig zur Haut aufsteigt, bildet er bei anderen *Selachiern* und *Rochen* eine oft komplizierte Knickung, an welcher Stelle das Epithel zottenartige Fortsätze, die entweder sekretorischer Natur sind oder auch ventilartig wirken können (PORTMANN 1920), ausbildet. Das Labyrinth aller *Selachier*, dessen Entwicklung von HELLMANN (1893) und RANZI (1926) geschildert wurde, ist durch seine auffallende Größe ausgezeichnet, es ist durchwegs von Knorpel eingeschlossen und weist besonders gut ausgebildete, weite perilymphatische Räume auf. Wir finden bei den *Selachiern* überhaupt die absolut größten Labyrinthformen, mit Bogengängen bis zu 18 cm und 6 mm langen Ampullen, bei großen Formen (*Somniosus microcephalus*) (KOLMER und EISINGER 1923). Der Ductus endolymphaticus kann

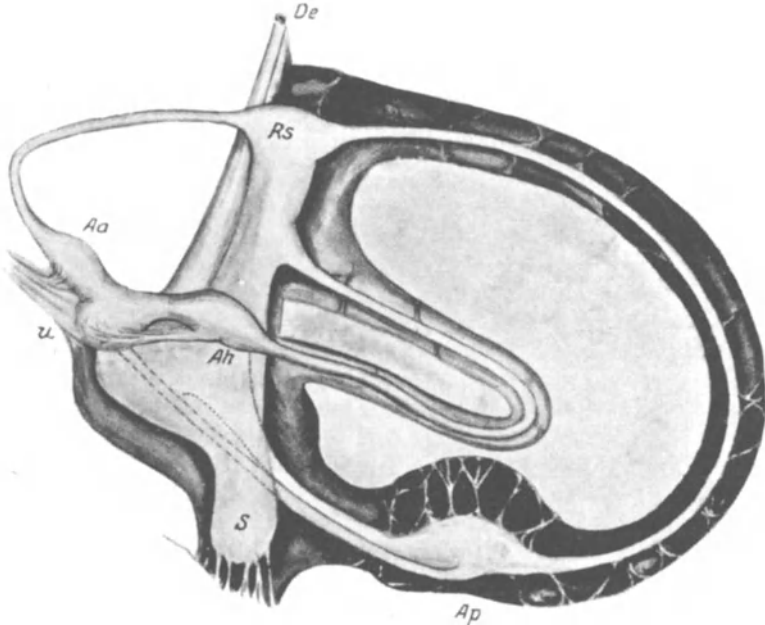


Abb. 155. Labyrinth des *Elishaies Somniosus microcephalus* mit seinen perilymphatischen Räumen in  $\frac{3}{4}$  der natürlichen Größe gezeichnet. Die Ampulle *Ap*, des hinten vertikalen 185 mm langen Bogenganges allein 15 mm lang. *Rs* Recessus superior; *u* Utriculus; *Ah* Ampulla horizontalis; *Aa* Ampulla anterior; *Ap* Ampulla posterior; *De* Ductus endolymphaticus; *S* Sacculus.

von Otolithenbrei erfüllt sein. Er mündet mit einer trichterförmigen Erweiterung in den relativ großen Sacculus, der eine ventrale Ausbuchtung, die Lagena, besitzt, in welcher, ebenso wie im Sacculus, eine Macula mit Otolithenbelag gelegen ist. Diese breiigen Otolithen bestehen aus sprudelsteinartig geschichteten Tausenden von Kügelchen, die durch eine gallertige, schleimige Masse zusammengehalten werden. Mit dem Sacculus hängt, durch einen kurzen Kanal verbunden, der ringförmig in sich geschlossene, mit einer Ampulle versehene hintere Bogengang zusammen. Der Utriculus ist andererseits mit zwei Bogengängen durch einen verlängerten Anteil, den Recessus utriculi, und durch den kurzen Canalis recessus sacculi mit dem Sacculus verbunden. Der Utriculus enthält eine Macula, während wir im Sacculus bei *Rochen* und *Elasmobranchiern* außerdem noch eine Macula neglecta finden. Die Endstelle der Lagena ist nur bei den *Rochen* von der Macula sacculi vollständig abgetrennt. Bei *Chimaera* steht übrigens die knorpelige Gehörkapsel mit der Schädelhöhle in offener Verbindung, wie wir es auch bei *Knochenfischen* wiederfinden.

Von den *Selachiern* hat RETZIUS (1881) *Acanthias vulgaris*, *Scyllium canicula*, *Squatina angelus*, von *Rochen* *Raja clavata*, *Raja batis*, *Trygon pastinaca*, *Torpedo marmorata* und *Chimaera monstrosa* beschrieben. COLE beschrieb *Chimaera*. Für diese *Tiere* ist die Größe des Labyrinths charakteristisch, die Starrheit der Substanz, die die Wandung der häutigen Bogengänge bildet, die dem Knorpel in der Konsistenz nahe kommen. Da sie selbst durch weite perilymphatische Räume getrennt, in hyalinen Knorpel eingebettet sind, sind sie der Präparation, auch am lebenden *Tiere*, besonders leicht zugänglich. Wo die Nerven an das Labyrinth herantreten, werden sie von sehr widerstandsfähigem, straffem Bindegewebe begleitet (MORILL 1898).

Bei den *Selachiern* ist die Verbindung zwischen dem großen Utriculus und Sacculus ziemlich weit. Zu der im Utriculus nahe dem Abgang des hinteren Bogenganges gelegenen Macula neglecta zieht vom Ramus saccularis bei *Haien* und *Rochen* ein zarter Ast, der Ramulus neglectus. Vom Sacculus gliedert sich eine kleine Ausstülpung ab, die die Macula lagenae trägt.

Erst nach und nach hat man bei *Selachiern* die Einsicht gewonnen, daß einzelne Vertreter dieser Unterklasse Otolithen besitzen, die sie, wie andere *Fische*, selbst bilden, während einzelne von ihnen, anstatt der Otolithen, Fremdkörper der Außenwelt, hauptsächlich Sand, auf dem Wege des bei ihnen zeitlebens nach außen auf der Hautoberfläche offen ausmündenden Ductus endolymphaticus in den Sacculus und Utriculus aufnehmen.

Es findet also bei diesen *Wirbeltieren* etwas Ähnliches statt, wie wir es von gewissen decapoden *Krebsen* kennen, die auch ihre Otolithen, die hier wohl sicher nur als Statolithen zu bezeichnen sind, als Sandkörner aus ihrer Umgebung aufnehmen. Nur mit dem Unterschied, daß bei diesen *Tieren* diese Körperchen bei jeder Häutung ausgestoßen und wieder erneuert werden (STEWART [1906] bei *Echinorhinus*, *Cestracion*, *Rhina*, NISHIO [1926] bei *Squatina* und *Torpedo*).

RETZIUS (1881) beschrieb bei *Acanthias* neuerdings den von WEBER (1820) entdeckten Muskel, der an den erweiterten und geknickten Abschnitt des Ductus endolymphaticus heranzieht, den RETZIUS als Saccus bezeichnet. Es ist dies ungefähr jene Stelle, an welcher PORTMANN die ventilartige, zottentragende Einrichtung bei einigen *Selachiern* beschrieb. Physiologische Angaben über diesen Muskel, der diesen Saccus comprimiert, gibt RANZI (1926). Charakteristisch ist für die *Selachier*, daß Sacculus und Utriculus durch eine längliche Spalte miteinander kommunizieren, die Bogengänge nicht in den Utriculus, sondern in den Recessus münden, und der vordere Bogengang, ringförmig in sich geschlossen, nur durch einen dünnen Kanal mit dem Sacculus verbunden ist, also eine weitgehende Selbständigkeit besitzt.

Ein Teil des Epithels des Ductus endolymphaticus tritt speziell bei *Selachiern* und *Anuren* durch ungewöhnliche Zellformen hervor, die sonst nirgends vorkommen. Es handelt sich um extrem hohe Cylinderzellen, die mit ihren Nachbarn durch sehr zahlreiche deutlich hervortretende Interzellularbrücken verbunden sind.

PORTMANN hat *Torpedo* und *Myliobatis aquila* untersucht. Bei diesen *Fischen* ist das Labyrinth mit der Außenwelt durch das sogenannte „endolymphatische Organ“ verbunden. Am dorsalen Kopfbezirk führt ein kurzer, gerader Gang nach leichter Verengung in eine gewundene Tasche von V-Form, die parallel zur Hautoberfläche gelegen ist, von deren Mitte geht ein erst schräg, dann steil in die Tiefe sich senkender Kanal ab, der eigentliche Canalis endolymphaticus, der den Knorpel durchbricht und mit dem Sacculus, sich trichterförmig erweiternd, zusammenhängt. Auf der Innenseite der endolymphatischen Tasche mündet auf der Haut ein zweiter, aber nicht gewundener Gang, der zwischen Knorpel und Haut gelegen ist, aber keine Beziehung zum Labyrinth hat. Während die Wandung des nach außen mündenden Kanals, ebenso des Ductus, glatt sind, zeigt die Auskleidung der endolymphatischen Tasche Faltungen und zottige Auswüchse. Das sonst aus polyedrischen Zellen mehrschichtig aufgebaute, den Gang auskleidende Epithel zeigt



in der Tasche zwischen den Falten ähnliche kubische Zellformen in zwei Lagen, auf den Falten stark verlängerte Zellen mit verlängerten Kernen. In den zu innerst gelegenen Partien werden die Kerne in den extrem verlängerten Zellen keulenförmig. Im Canalis endolymphaticus wird das Epithel einschichtig flach. PORTMANN (1925) fand bei künstlichem Verschluss des Hautporus bei *Leiobatis* Gleichgewichtsstörungen.

Vielleicht können die *Selachier*, wenn sie genug Sand aufgenommen haben, den Ductus endolymphaticus verschließen.

Über das Labyrinth der *Ganoiden* finden wir Angaben von CISOFF (1879), RETZIUS (1881), BEARD (1884), TAFANI (1885) und GRAY (1907).

Die *Ganoiden* zeigen in bezug auf die Macula lagenae ähnliche Verhältnisse wie die *Selachier*, im übrigen schließt sich ihr Labyrinth mehr dem *Teleostier*-labyrinth an.

Das Labyrinth der *Ganoiden*, bei welchen die Macula lagenae zum erstenmal ganz selbständig auftritt, steht in vielen Beziehungen dem der *Selachier* nahe.

Unter den *Dipnoern* wurde das Labyrinth von *Ceratodus* von RETZIUS (1882) beschrieben, das von *Neoceratodus* in neuerer Zeit von BURNE (1913). RETZIUS (l. c.) untersuchte auch *Protopterus annectens*. Von den *Crossopterygiern* sind *Polypterus* und *Calamoichtys* durch die Beschreibung von RETZIUS bekannt geworden. In dessen Werk finden wir auch Angaben über den *Chondroganoiden* *Acipenser sturio*, den *Rhomboganoiden* *Lepidosteus osseus* und den *Cycloganoiden* *Amia calva*: COUPIN (1922) untersuchte *Protopterus*, vgl. auch BECKWITH.

Bei den *Dipnoern* schnürt sich der Recessus utriculi mit der Macula vom eigentlichen Utriculus ab, bleibt aber mit dem Sacculus verbunden, so daß er durch den Canalis utriculo-saccularis auch mit dem Utriculus zusammenhängt (PLATE l. c.). Die wenig deutliche Lagena enthält bei *Ceratodus* keine besondere Papille. Der Saccus endolymphaticus, selbständig mit vielen Divertikeln dem Plexus chorioideus angelagert, enthält, ähnlich wie bei *Anuren* und *Geckonen* zahlreiche Kalkkryställchen, vielleicht ein Kalkreservat für das Knochenwachstum, der Ductus endolymphaticus ist kurz.

Sehr eingehend wurden die *Teleostier* bearbeitet, und zwar vor allem wieder von RETZIUS, aber auch von TAFANI. Über das Labyrinth der *Teleostier* hat in einer ausführlichen Untersuchung BIERBAUM (1914) alles bisher bekannte Anatomische zusammengestellt und auf Grund der Literatur verwertet und speziell auf das wechselnde Erhaltenbleiben des Canalis utriculo-saccularis oder dessen Verschluss bei verschiedenen, oft nahe verwandten *Fischen* hingewiesen. Bei den *Fischen* scheint nach RETZIUS die Macula neglecta häufig aus zwei kleinen, von getrennten Nerven versorgten Endstellen zu bestehen. (Die *Mormyriden* scheinen in neuerer Zeit nicht untersucht.) Die *Clupeiden* hat RETZIUS in neuerer Zeit mit dem Genus *Clupea* bearbeitet. Auch die *Salmoniden* wurden mit den Repräsentanten *Salmo salar* und *Coregonus oxyrhynchus* geschildert. BIERBAUM untersuchte die *Tiefseesalmoniden* *Microstoma microstoma* und *Argentina sphyraena*, von *Stomatiden* *Chauliodus Sloanei*, ferner *Gonostoma denudatum*, von *Sternoptychinen* *Argyropelecus hemigymnus*, *Sternoptyx diaphana*, *Vinciguerria luceta*, *Cyclotone signata*, *livida*, *microdon*, *acclinidens*, von *Stomatiden* *Stomias colubrinus*, *boa*, *Dactylostomias ater*, *Idiacanthus fasciola*, *Malacosteus indicus*, *Stylophthalmus paradoxus*. Von *Scopeliden* untersuchte BIERBAUM (l. c.) *Evermannella indica*, *Dissoma anale*, *Myctophum lateratum*, *Chlorophthalmus Agassizii*; v. IHERING (b 1891) untersuchte *Macrondon Trahira*, *Salminus maxillosus*, *Tetragonopterus rutilus* und *maculatus*, *Xiphorhamphus hepsetus*, *Leporinus obtusidens*, *Anastomus kneri*, *Prochilodus lineatus*; von *Cyprinoiden* untersuchte RETZIUS (1882) *Cyprinus idus*. KUHN (1877) untersuchte *Chondrostoma nasus*, TAFANI (1885) *Cyprinus auratus*, *Cyprinus reina*, *Tinca italica*, *Barbus fluviatilis*; NUSSBAUM untersuchte *Cobitis fossilis*. Von den *Gymnotiden* untersuchte v. IHERING *Carapax fasciatus*. WRIGHT (1885) untersuchte den *Siluriden* *Hypophthalmus*, ferner *Amiurus catus* und *nebulosus*, v. IHERING *Arius commersoni*, *Pimelodus sapro* und *maculatus*. Von den *Loricariden* bearbeitete v. IHERING *Loricaria anus*, *Plecostomus commersoni*, *Chaetostomus cirrhosus*, *Otocinclus*. L. FISCHER (1854) beschrieb *Mormyrus oxyrhynchus*, RIDWOOD (1891) den Ductus utriculo-saccularis an Injektionspräparaten von *Clupea harengus*, *pilchardus*, *alosa* und *finta*; von den *Siluriden* beschrieb RETZIUS *Silurus glanis* und *Malapterurus electricus*. Von den *Anguilluliden* beschrieb *Anguilla* RETZIUS, TAFANI *Anguilla*, *Conger vulgaris*, BIER-

BAUM *Labichthys elongatus*, *Serrivomer*, KUHN *Muraena anguilla*, TAFANI *Muraena Helenus*. Von *Cyprinodonten* wurde *Fundulus heteroclitus* von MULLENIX, *Jenysia lineata* von v. IHERING untersucht, ebenso *Girardinus caudimaculatus*. BIERBAUM beschrieb *Xiphophorus Helleri*, *Pseudoxiphophorus bimaculatus*; *Belone acus* beschrieb TAFANI. Ferner haben behandelt: von *Symbranchiden* v. IHERING *Symbranchus marmoratus*, von *Mugiliden* TAFANI *Mugil chelo*, von *Beryciden* BIERBAUM *Melamphaes megalops*, von *Spariden* TAFANI *Dentex vulgaris*, *Box salpa*, *Oblata melanura*, von *Scieniden* CANESTRINI (1883) *Umbrina cirrhosa*, von *Moliden* THOMPSON *Orthogoriscus mola*. HASSE und KUHN beschrieben *Perca fluviatilis*, TAFANI *Labrax lupus*, von *Cichliden* v. IHERING *Geophagus brasiliensis*, *Acara faceta*, *Crenicichla lepidotus*, TAFANI *Labrus turdus*, KOKEN (1888 und 1891) und v. IHERING *Anarrhichias lupus*, von *Giganturiden* BIERBAUM *Gigantura chuni*, von *Ceratiiden* BIERBAUM *Dolichopichthys*, *Aceratias macrorhinus*, von *Malthiden* *Halicometus ruber*, von *Carangiden* *Photoblepharon palpebratus*, von *Scombriden* CANESTRINI *Thynnus vulgaris*, derselbe und RETZIUS *Zeus faber*, TAFANI *Solea vulgaris* und *Rhombus laevis*, von *Macruriden* BIERBAUM *Macrurus cavernosus*. *Merluccius esculentes* wurde von DE VESCOVI (1890), TAFANI und CANESTRINI beschrieben, von BIERBAUM *Bregamaceros macledandi*; von den *Esociden* *Esox* durch RETZIUS.

TSCHERNOFF (1909) untersuchte *Exocoetus volitans*, *Gasterosteus* wurde von RETZIUS untersucht. Von den *Lophobranchiern* wurde *Syphonostoma typhle* und *Hippocampus brevirostris* von RETZIUS untersucht.

Unter den *Gadiden* wurde *Gadus morrhua* von RETZIUS und KUHN, unter den *Perciden* vom selben Autor *Perca fluviatilis* und *Lucioperca sandra* beschrieben. RETZIUS beschrieb auch *Mullus*, ebenso TAFANI *Ostracion cornutus*, *Tetrodon mappa* und unter den *Moliden* *Orthogoriscus mola*. Über letzteren liegt auch eine Untersuchung von MEEK (1907) vor. RETZIUS beschrieb ferner: *Pagellus centrodonatus*, *Scomber scomber*, *Zeus faber*, *Trachinus draco*, *Lophius piscatorius*, *Trigla gurnardus*, *Cyclopterus lumpus*, *Gobius niger*, *Callionimus lyra*, *Anarrhichias lupus*, *Zoarces viviparus*, *Raniceps raninus* sowie *Belone vulgaris* und *Labrus mixtus*. Es sei noch auf die Arbeiten über *Fischotolithen* von FRYD (1901), JENKINS (1902), über die Beziehungen der Schwimmblase zum Labyrinth der *Clupeiden* von TRACY (1920) sowie auf die an *Fischen* angestellten Untersuchungen von KREIDL (1895), KÖRNER (1916), HÄMPFEL (1911), PIPER (1906), POLIMANTI (1913), KUBO (1906) usw. hingewiesen. Mit der Entwicklung des *Fischlabyrinths* beschäftigten sich v. NOORDEN (1883) und WENIG (1907, 1911, 1913). Die Innervation bei *Leukopsarion* beschrieb KATO (1911). MULLENIX (1909) beschrieb die Innervation des *Teleostierlabyrinths* (*Fundulus heteroclitus*), PORTMANN (1921) den *Saccus endolymphaticus*.

R. KRAUSE (1923) beschrieb eingehend das Labyrinth von *Esox*. BROCK (1926) bildete neuestens Modelle des Labyrinths von *Acanthias vulgaris* und *Salmo fario* ab, BRIDGE *Notopterus borneensis*. Physiologisch vgl. HARTRIDGE (1920).

Bei den *Knochenfischen* finden wir verschiedene Typen vertreten, die Bogengänge können gegenüber den Säckchen schwächer oder stärker entwickelt sein, dorsal stärker oder weniger stark hervortreten. Utriculus und Sacculus können bald durch einen engen Ductus verbunden oder, wie die Untersuchungen von BIERBAUM (l. c.) ergeben haben, durch Obliteration dieses Ganges getrennt sein. Die Bogengänge sind im allgemeinen ziemlich hoch aufgerichtet. Der Ductus endolymphaticus, enge und verkümmert, entbehrt zumeist einen Saccus, der nur bei einzelnen Formen, wie etwa *Esox*, sich findet. Die *Lagena cochleae* tritt bei den *Teleostiern* als müthenförmige Ausstülpung des oberen, hinteren Sacculusendes deutlich hervor.

Die *Teleostier* zeigen das Labyrinth von Knorpel, teilweise von fetthaltigem Bindegewebe umschlossen, mit dem es bei vielen Formen in die Schädelhöhle hineinreicht. Die perilymphatischen Räume sind gleichwohl deutlich entwickelt. Hier zeigt das Labyrinth recht große Varianten, indem bei manchen Formen der *Canalis utriculo-saccularis* vorhanden, bei anderen aber verschlossen und abgeschnürt sein kann. Der Ductus endolymphaticus, der sich verhältnismäßig spät aus dem geschlossenen Labyrinthbläschen sekundär durch Ausstülpung entwickelt, kann bei manchen *Teleostiern* ganz fehlen. Die *Lagena* ist bei manchen Formen wie *Esox* und *Exocoetus* kaum abgegrenzt, bei anderen flaschenförmig mit schmaler Röhre in den Sacculus einmündend, wie bei *Gadus*, *Lophius*, *Raniceps*. Die Bogengänge können sehr lang und schmal sein, wie bei *Cyclopterus*,

*Zeus*, *Exocoetus*, oder kurz und breit wie bei den *Lophobranchiern*. Eine kleine *Macula neglecta*, die häufig doppelt entwickelt ist, kann wie bei *Acanthopteren* und *Physostomiden* am Boden des Utriculus vorhanden sein, oder aber, wie bei den *Anacanthinen*, *Plectognathen*, *Lophobranchiern*, fehlen (PLATE I. c.). Bei *Esox* trägt der Utriculus einen besonderen „Appendix“.

Bei *Cyprinoiden* beobachtet man, daß beide Sacculi durch kurze, mit sekretorischem Epithel ausgekleidete Gänge mit einem gemeinsamen, genau in der Sagittallinie des Kopfes verlaufenden Gange verbunden sind, der nach rückwärts zur Schwimmblase leitet. Es sind also hier die Hohlräume beider Labyrinth durch diese Einrichtung (sekundär) zu einer Einheit verbunden.

Auf die komplizierten Verbindungen, die durch Knöchelchen, Ligamente und Membranen zwischen dem häutigen Labyrinth und der Schwimmblase entwickelt sind („WEBERSche Knöchelchen“), bei *Cypriniden*, *Cobitiden*, *Siluroiden*, sei hingewiesen, bei den *Clupeiden* entsendet die Schwimmblase vorne einen Kanal, der, gespalten, beiderseits nahe dem Labyrinth mit Erweiterungen endet (TRACY I. c.). Ähnliches findet sich bei *Sciaeniden* (BHATTACHARYA a 1925).

Das Labyrinth der *Teleostier* enthält kompakte, aus geschichtetem Arragonit bestehende, relativ sehr große und schwere Otolithen, die äußerst widerstandsfähig den Zerfall des ganzen *Tierkörpers* überdauernd, im Mageninhalt von *Fischfressern*, ja selbst in geologischen Schichten sich erhalten können (v. IHERING 1891, IMMERMANN I. c., JENKINS 1902). Ihre oft komplizierte Konfiguration ist für jede *Tierart* charakteristisch, erlaubt sie zu bestimmen, ihre auf Querschnitten oder Schnitten erkennbare Schichtung soll den Jahren oder zumindest Ernährungsperioden entsprechen. Sie werden als *Sagitta* (der fast den größten Teil des Sacculus ausfüllt), als *Asteriscus* (der der *Macula lagenae* anliegt) und als *Lapillus* (im Recessus des Utriculus gelegen) bezeichnet. QUIX



Abb. 156. Ampulle samt Crista, Planum semilunatum und den „Bandelettes epitheliales“ von PORTMANN des Knochenfisches *Perca fluviatilis* nach dem frischen Präparat bei Lupenvergrößerung gezeichnet. Vergr. etwa 20fach.

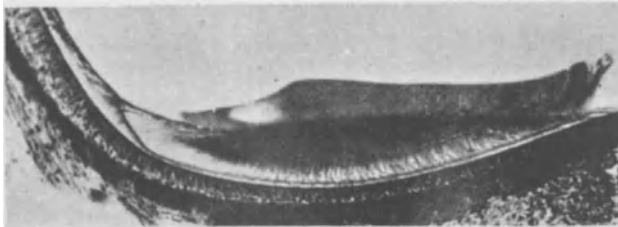


Abb. 157. Schichtung des Otolithen des *Teleostiers* *Serranus cabrilla* auf dem Epithel der Macula sacculi Verbindungsfäden vom Otolithen zum Übergangsepithel. Vergr. 154fach.

hat diese Bezeichnungen auch für die übrigen *Wirbeltiere* eingeführt. In den Bogengängen werden die Haare der Cristasinneszellen bei manchen *Fischen* besonders lang (*Esox*), auch die Cupula ist dementsprechend hoch. Sekretorisches, granuläres, dunkel färbbares, kubisches Epithel liegt meist nur an einer Seite dem Abhange der Cristae an, während sich der Cristawulst in der Querrichtung der Ampulle in das zylindrische Epithel der *Plana semilunata* fortsetzt.

Nach BERGER (1922) (vgl. auch HORNYOLD 1926) sind drei Knochen, die als

„Malleus, Incus und Stapes“ bezeichnet werden und in einer Ausstülpung der Dura mater der Schädelhöhle liegen, beim *Karpfen* so angeordnet, daß durch eine Ausdehnung der Schwimmblase das vordere Malleusende einwärts bewegt wird und dadurch vermittelt des Stapes ein Druck auf den flüssigen Inhalt des Atriums ausgeübt wird, welcher sich in das Cavum sinus impar fortpflanzt. Die Endolymphe des hier gelegenen Saccus impar gibt nach KERSCHAGL (1922) den Druck auf die Labyrinth und deren Sinnesendstellen weiter.

Der Ductus impar entspringt von der caudalen Wand des Ductus transversus und liegt zwischen beiden Sacculi. Er hat eine eigene Knochenhöhle, füllt aber nur den vorderen Abschnitt derselben aus und endet im zweiten Drittel derselben blind. Der caudale Abschnitt des Cavum impar steht mit dem WEBERschen Apparat in Verbindung. Im übrigen bestätigt KERSCHAGL (1922) die von RETZIUS gegebene Beschreibung des Labyrinthes. Der Autor meint, daß die Endolymphe, durch Kompression des Saccus impar in den Ductus utriculo-saccularis und Utriculus getrieben, die Härchen entfalten muß, bei Drucknachlaß würden sie sich auf den Sinnesendstellen näher zusammenlegen. Ductus transversus und impar besitzen kein Sinnesepithel.

TSCHERNOFF (1925) fand neuerdings für den, *Cobitis* nahestehenden *Teleostier*, *Diplophysa*, das Vorhandensein eines kurzen Ductus endolymphaticus, der in der Mitte zwischen Utriculus und Sacculus schräg vom Ductus utriculo-saccularis sich abzweigt und mit diesem gemeinsam in eine Bindegewebsmasse eingeschlossen ist. Ein Saccus endolymphaticus fehlt.

Bei den *heringartigen Fischen* besteht zwischen Labyrinth und Gehirn ein System von perilabyrinthären Kanälen, die sich aus dem verdichteten Gewebe und intercellulären Räumen im perimeningealen Gewebe ausgebildet haben. Der Wechsel im hydrostatischen Druck kann sich mit Hilfe dieser Kanäle direkt auf die Endolymphe übertragen. Auf die morphologisch äußerst komplizierten Beziehungen, deren physiologische Rolle sehr schwierig zu erforschen sein dürfte, sei hier nur hingewiesen (TRACY l. c.).

Mit dem Labyrinth der *Amphibien* wurde von RETZIUS beschäftigt sich außer den Arbeiten von RETZIUS, TAFANI, GREY, GAUPP sehr ausführlich in seiner Anatomie des *Frosches* sowie die vergleichenden Anatomen WIEDERSHEIM (l. c.) und BÜTSCHLI (1910). Die perilymphatischen Räume der *Urodelen* beschrieb HARRISON (1902) sowie deren Lagna. RETZIUS schilderte speziell *Proteus anguinus*, *Siren lacertina*, *Menobanchus maculatus*, *Amphiuma means*, *Menopoma alleghaniense* sowie *Siredon mexicanus*, *Triton cristatus*, *Pleurodeles Waltlii*, *Salamandra maculosa*. REED (1915) beschrieb das Labyrinth von *Necturus*, OKAJAMA (a b c 1906—1912) behandelte in mehreren Arbeiten das Labyrinth der japanischen *Molche* *Cryptobranchus*, *Onychodactylus* und *Hynobius*.

Unter den *Gymnophionen* wurde von RETZIUS *Coecilia annulata* beschrieben. Etwas unklar ist hier der Begriff der Macula neglecta, denn die Vettern SARRASIN (1892, vgl. BALINSKY a.) haben bei dem *Gymnophionen* *Ichthyophis* eine Macula neglecta am Boden des Utriculus und eine zweite Macula neglecta in einer Seitenausbuchtung des Sacculus beschrieben. *Coecilia annulata* besitzt keine Pars basilaris cochleae. HARRISON (1902) behandelte das Verhalten der perilymphatischen Räume und des Ductus perilymphaticus zum Labyrinth bei *Urodelen* und *Anuren* sehr eingehend. Er wendet sich gegen die Ansicht ALEXANDERS (g 1897) und meint, daß die Homologie der Pars basilaris bei *Anuren* und *Reptilien* sowie den *Sauropsiden* aufrecht erhalten bleiben müsse. Über die *Amphibien* liegen sehr ausführliche Untersuchungen vor, da sie ja, speziell der *Frosch* ein leicht zugängliches Material der Laboratorien bilden, auch sind die meisten experimentellen Untersuchungen, speziell über die Labyrinthentwicklung,

deren experimentelle Beeinflussung und deren Folgen, an *Amphibienlarven* vorgenommen worden.

Die *Anuren* unter den *Amphibien* zeigen drei Ausstülpungen des Sacculus, die sogenannte Pars neglecta, die Lagena cochleae und die Pars basilaris cochleae. Bei *Proteus* liegt die Lagena am hinteren Umfang des Sacculus an seiner medialen Wand. Bei *Siredon* findet sich am oberen Ende der Lagena als Verdickung der Wand und des Epithels die von der Papilla lagenae abgetrennte Pars basilaris. Ähnlich verhalten sich auch die höheren *Urodelen*, bei welchen die Papilla basilaris noch in der Lagena gelegen ist. RETZIUS beschrieb auch unter den *Anuren* *Hyla arborea*, *Bufo vulgaris*, *Alytes obstetricans*, *Pelobates fuscus* und *Rana esculenta*.

Auch R. KRAUSE (1923) hat neuerdings eine zusammenfassende Darstellung des Gehörorganes des *Frosches* gegeben. TENAGLIA (1926) hat die Otolithen neuerdings beschrieben. GRAY beschrieb *Bufo marinus*, *Rana tigrina*.

Das Labyrinth der *Urodelen* wurde auch von CHATIN (1882), NETTO (1898)

dorsal



ventral

Abb. 158. Papilla neglecta samt Deckmembran von *Proteus anguineus*, die zarten Verbindungen der Deckmembran mit den die Papille umgebenden Stützelementen auf der einen Seite künstlich gelöst, auf der anderen Seite erhalten. Die Deckmembran hängt am Epithel. Vergr. 458fach.

und BRIDGE (1900) geschildert, NORRIS (1892) beschrieb den *Axolotl*, KASAMA und OKAJAMA (l. c.) behandelten speziell die *japanischen Urodelen*. HIRZL die Entwicklung bei *Salamandra atra*.

Nach den sehr sorgfältigen Untersuchungen von PROEBSTING (l. c.) findet sich in der Papilla neglecta und der Papilla basilaris annähernd eine konstante Zahl von Sinneszellen bei *Tritonen*, die allerdings erst beim geschlechtsreifen Tier erreicht wird. Die Zellkonstanz gilt nur innerhalb jeder Art.

Die Papilla neglecta besitzt bei *Tritonen* die größten Zellen unter allen Labyrinthendstellen.

PROEBSTING (l. c.) vermißte bei den *Tritonen* einen Recessus partis basilaris, fand unter der Papilla basilaris eine verdünnte Berührungsstelle, der von HARRISON beschriebenen Tympanalarea entsprechend.

PROEBSTING fand bei *Tritonen*, allerdings nur in 2 vH seines Materiales, in Verbindung mit einem Bogengang bis zu neun drüsenartige Ausbuchtungen, in denen anscheinend unzweifelhafte drüsige Elemente sich vorfinden. Es ist dies wohl die einzige Angabe über Drüsen, die mit dem Labyrinth in Verbindung stehen.

Über das Labyrinth der *Anuren* sind wir durch die Untersuchungen von HASSE (1868), YERKES (l. c.), ASAI (1918) unterrichtet; COGGI (1890), später HERTER, behandelten speziell das Verhalten der sogenannten Kalksäckchen, GAUPP

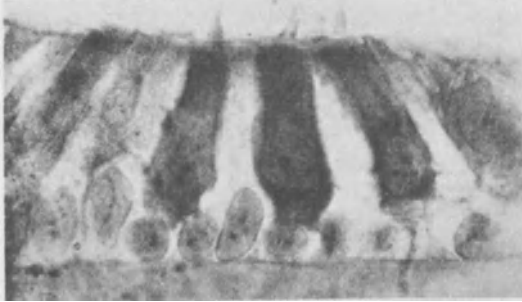


Abb. 159. Sinneszellen und Stützzellen der Macula basilaris von *Rana esculenta*. Vergr. etwa 500fach.

und HARRISON (a 1902) beschäftigten sich mit den perilymphatischen Apparaten und dem Mittelohr der *Frösche*, MARAGE (1901) mit deren Otolithen. DONADEI (1925) und NISHIO (1926) beschrieben die Entwicklung der Deckmembranen und der Otolithen, experimentell wurden viele Arbeiten am *Anuren*-material bezüglich der Transplantationen, Regeneration und prospektiven Potenz des Labyrinthbläschens von SPEMANN, STREETER, LEWIS, STERNBERG und EISINGER (1924), TOKURA (1925) und TENAGLIA, YERKES ausgeführt, BERTELLI (1893) beschrieb das Tympanum der *Frösche*.

Bei den *Amphibien* ist das Labyrinth teilweise von Knorpel, teilweise von Knochen umschlossen, es ist eine sehr deutliche Macula neglecta oder besser Crista quarta in einem besonderen Abschnitte in der sogenannten Pars neglecta ausgebildet, deren Deckgallerte nach abwärts gerichtet ist. Eine zweite Ausstülpung des Labyrinths ist die Lagena cochleae, die von einer verdünnten, als Basilmembran aufzufassenden Partie des Bindegewebes getragen wird, unter der sich ein perilymphatischer Raum entwickelt hat, was als Homologon der Schnecke der höheren *Wirbeltiere* betrachtet wird.

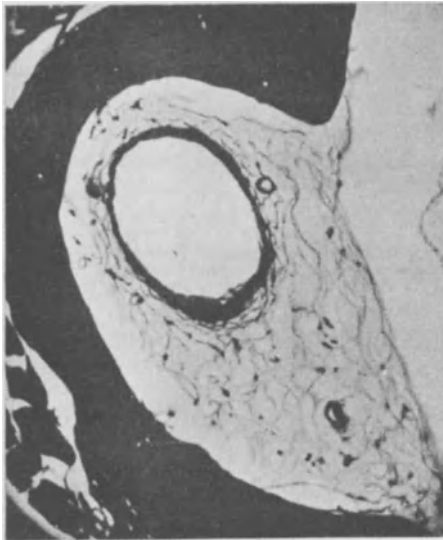


Abb. 160. Bogengang und perilymphatisches Gewebe von *Proteus anguineus*, im Bogengangsepithel die Raphe deutlich, der perilymphatische Raum von sehr zahlreichen Zellfortsätzen durchzogen. Vergr. 70fach.

Die Sinneszellen der Papilla basilaris beim *Frosch* unterscheiden sich durch die Anordnung der Sinneshaare und die relative Kürze derselben deutlich von den Sinneszellen aller anderen Sinnesendstellen des *Tieres*.

Bei den *Amphibien* ist das Labyrinth von Knorpel, stellenweise von Knochen umschlossen, durch welche, gegen die Schädelhöhle hin, außer den zutretenden Nerven, nur der Ductus endolymphaticus und ein mit den perilymphatischen Räumen zusammenhängender Ductus perilymphaticus austritt,

der sich ins Innere des knöchernen Labyrinths, in den Ductus fenestrae vestibuli, fortsetzt und sich neben der Außenseite des Sacculus und unter den Utriculus erstreckt. Die knorpelige Kapsel enthält eine Öffnung, das Foramen jugale, überspannt von einer bindegewebigen „Membrana tympani secundaria“, welche aber, da sie nicht an die Paukenhöhle angrenzt, nicht der gleichnamigen Membran der *Amnioten* entspricht. Eine Ausstülpung des Ductus perilymphaticus

grenzt als Recessus basilaris an eine verdünnte Stelle, die Pars basilaris einer Ausstülpung der Lagena des Labyrinths, wodurch eine sogenannte Membrana basilaris zustande kommt.

Der Ductus endolymphaticus wächst in die Schädelhöhle und von dieser aus bei den *Anuren*, von beiden Seiten miteinander verschmelzend, als ringförmiger Kanal das Hinterhirn umgreifend, und von ihm aus erstrecken sich längs des Rückenmarks verlaufende Ausstülpungen, die in jedem Zwischenwirbelloch neben den Spinalganglien mit Kalkkonkrementen erfüllte sogenannte Kalksäckchen längs des ganzen Centralnervensystems bilden, so daß bei den *Anuren* Ausstülpungen der Labyrinthanlage bis in die Gegend der letzten Wirbel

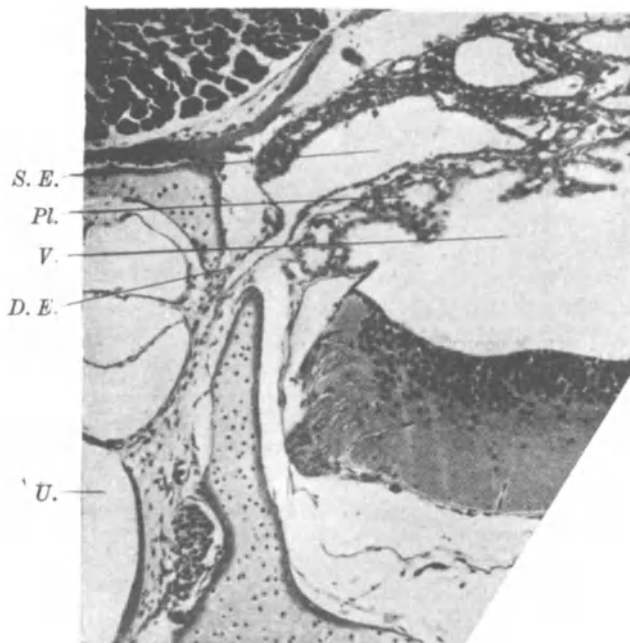


Abb. 161. Ductus endolymphaticus von *Molge vulgaris* vom Sacculus ausgehend, die Labyrinthkapsel durchbrechend und in den Saccus endolymphaticus mündend, der zwischen den Meningen dem Plexus chorioideus anliegt. Vergr. 220fach. S. E. Saccus endolymphaticus; Pl. Plexus; V. vierter Ventrikel; D. E. Ductus endolymphaticus; U Utriculus.

reichen (GAUPP l. c., HERTER l. c.). WHITESIDE (1922) berichtet, daß beim *Frosch* der Saccus endolymphaticus beiderseits bis zum siebenten Wirbel auswächst, beide Anlagen aber getrennt bleiben. Wahrscheinlich sind dies als Kalkreservoir dienende Einrichtungen, in denen die Fähigkeit des Epithels des Labyrinths, Kalk zu speichern, ganz besonders ausgebildet ist und auch in tubulösen drüsenartigen Gebilden sich zeigt.

Eine Macula neglecta liegt bei *Urodelen* auf dem Boden des Utriculus, nahe dem Ductus utriculo-saccularis, bei *Anuren* findet sie sich in einer besonderen, als Pars neglecta bezeichneten Ausstülpung. Bei *Onychodactylus*, unter den *Urodelen* und bei allen *Anuren* trägt sie eine besondere Deckmembran (PLATE c 1925). Bei den *Amphibien* läßt sich eine stufenweise Entstehung der Papilla basilaris nachweisen, die das Homologon des CORTISCHEN Organs der *Amnioten* darstellt, indem bei niederen *Urodelen* (*Proteus*, *Menobanchus*, *Amphiuma*) nur eine Papilla lagenae vorhanden ist, bei höheren (*Siredon*, *Onychodactylus*, *Crypto-*

*branchus*, *Salamandra*, *Triton*) eine Papilla basilaris noch innerhalb der Lagna sich abschnürt, während sie bei den *Anuren* als besondere Ausstülpung eine sehr dünne Stelle aufweist, die mit der Membrana basilaris des perilymphatischen Raumes zusammenhängt und somit die Übertragung von Wellenbewegungen bei solchen luftlebenden *Tieren* möglicherweise gestatten kann. Die Sinneszellen dieser Papilla basilaris sitzen aber allerdings nicht direkt dieser dünnsten Stelle auf, besitzen aber ein von den Deckmembranen der anderen Labyrinthstellen verschiedene, rein cuticulare Membrana tectoria.

Das Labyrinth der *Coecilier* ist dem der *Urodelen* sehr ähnlich, jedoch ist der Sacculus außerordentlich groß und enthält eine sehr große halbmondförmige Macula mit Statoconien, beim Embryo mit Statolith (PLATE I. c.). Die Macula neglecta hat sich geteilt, eine Portion liegt am Boden des Utriculus, die andere ist im Anfangsteil des Sacculus verblieben. Beide werden von Statoconien bedeckt, nicht von einer Membrana tectoria, was auch für die in einer Ausbuchtung gelegene Papilla basilaris gilt. Die Labyrinthkapsel ist knöchern.

Die *Reptilien* wurden von RETZIUS und TAFANI (1885) sehr eingehend behandelt. Unter den *Sphenodontiden* schilderte RETZIUS (1881) *Hatteria*, unter den *Cheloniern* *Emys lutaria*, *Chelydra serpentina*, *Chelodina longicollis*, *Trionyx subplanus*.

Mit der Entwicklung des Ductus endolymphaticus beschäftigten sich KEIBEL (c 1915, d 1916) und PEROVIC (1913). Von den *Krokodilinen* hat RETZIUS (l. c.) *Alligator mississippiensis* sehr genau beschrieben, ebenso TAFANI und AYERS (1891). Unter den *Squamata* beschrieb RETZIUS *Phrynosoma cornutum*, *Chamaeleo vulgaris*, *Pseudopus Pallasii*, *Anguis fragilis*, *Acontias meleagris*, *Iguana tuberculata*, *Platydactylus* sp. *Lacerta viridis* und *ocellata*, *Psammosaurus caspicus*, *Plestiodon Aldrovandi*, *Egernia Cunninghami*. Vom Gehörorgan der *Ophidier* beschrieb RETZIUS *Vipera Rhinocerus*, *Vipera berus*, *Crotalus horridus*, *Python sebae*, *Psammenis hippocrepis*, *Coelopeltis lacertina*.

GRAY (f 1907) untersuchte *Testudo gigantea*, *Tarentola mauretanicus*, *Tubinambis nigropunctatus*, *Trachysaurus rugosus*, *Python sebae*.

KUDO (1918) schilderte die Entwicklung des Labyrinths der japanischen *Natter Trigocephalus*. Auch die Labyrinth der *Reptilien* haben eine sehr vollständige Untersuchung erfahren; eingehender sind die Gattungen *Lacerta* und *Anguis*, unter den *Schlangen* *Tropidonotus*, besonders auch entwicklungs-geschichtlich untersucht worden. Die Histologie wurde auch bei den *Krokodilern* mehrfach eingehend untersucht (AYERS l. c., RETZIUS l. c., TAFANI l. c.). Die *Cheloniden* wurden hauptsächlich auch zu entwicklungs-geschichtlichen Untersuchungen herangezogen [DOHRER (1919) Paukenhöhle, PEROVIC (1913), HOCHSTETTER (1916), KEIBEL (1916)]. Die größten Labyrinth bei den *Reptilien* beobachtete ich unter den *Seeschildkröten*, bei denen auch die Wandung des häutigen Labyrinths in ihrer Dicke und Konsistenz an Verhältnisse bei den *Selachiern* erinnert. FLEISSIG (1908) untersuchte die Entwicklung des *Geckolabyrinths*. Aus eigener Beobachtung sei hier angeführt, daß speziell die *Seeschildkröte*, *Thalassochelis*, über auffallend weite und voluminöse Bogengänge verfügt, die möglicherweise für physiologische Untersuchungen in günstigster Weise dienen könnten. Die *Reptilien* auch sind aus den Untersuchungen von HASSE (1873), RETZIUS, AYERS, BECCARI (1911) (Innervation) bekannt, ferner durch Arbeiten von HOFFMANN (1890), OSAWA (*Hatteria*) (1898), PETER (c 1901), FLEISSIG (*Gecko*), WYETH (*Sphenodon*, Entwicklung), TENAGLIA (1926) (Otolithen), GOLDBY (1925), (Mittelohr) KUNKEL (1912).

Bei den *Reptilien* finden wir in einzelnen Ampullen eine seitliche Ausbuchtung des quergestellten Septums der Crista, so daß man hier schon von einem Septum



cruciatum sprechen kann. Die Netzapparate in den Sinnes- und Stützzellen konnte ich auch bei ausgewachsenen *Schildkröten* darstellen.

Wir finden bei den *Reptilien*, bei *Schlangen* und *Eidechsen* zum erstenmal eine Fenestra rotunda, bei den *Krokodilinen* deutlicher als bei den übrigen *Reptilien* eine Scala tympani unter der Schnecke ausgebildet, die Membrana tectoria unterscheidet sich besonders deutlich von den anderen Deckmembranen durch ihre seitliche Anheftung, und die eine Wand des Schneckenkanals ist durch Ausbildung besonderer Stützzellen und granulierter Drüsenzellen als Tegmentum vasculosum kenntlich. Sie wird als der REISSNERSchen Membran homolog angesehen, funktionell dürfte sie aber, da mit sekretorischen Funktionen betraut, eher der Stria vascularis der *Säuger* entsprechen.

Bei den *Reptilien* sehen wir eine verschiedene Entwicklung des Labyrinths in den einzelnen Unterklassen und die Tatsache, daß wir hier zum erstenmal in der *Tierreihe* einen Abschnitt des Labyrinths finden, der weitgehend an die Schnecke der *Säuger* erinnert. Die Papilla basilaris zeigt, insbesondere bei den *Krokodilinen*, eine hohe Entwicklung, indem Stützzellen und Sinneszellen derselben auf einer dünnen, aus parallelen Fasern bestehenden Basilarmembran, die in einem Knorpelrahmen frei ausgespannt erscheint, angeordnet sind. Über diesen Sinneszellen finden wir eine ziemlich kompakte, von konvergierenden Hohlräumen durchzogene Membrana tectoria, welche sich mit feinsten Fortsätzen an die sehr schmalen Köpfe der Stützzellen der Papilla basilaris ansetzt, was allerdings nicht leicht nachzuweisen ist. Außerdem ist sie aber noch durch Verbindungen mit einem Teil der Wandung des Ductus cochlearis in ihrer Lage festgehalten. Die der Papille gegenüberliegende Wand des Ductus ist verdünnt, aber nicht so stark, wie die REISSNERSche Membran der *Säuger*. Die Sinneszellen der Papille sind auf der Seite des Nerveintrittes auf dem Querschnitt lang und annähernd zylindrisch, werden nach der anderen Seite hin abgestuft kleiner und tragen noch relativ lange ebenfalls im Büschel abgestufte Sinneshaare; die äußersten Haarzellen sind sehr kurz und enthalten zahlreiche Fettröpfchen.

Bei den *Askalaboten* (*Geckonen*) ist der Ductus und Saccus endolymphaticus sehr verbreitert und reicht als kalkgefüllter Sack manchmal bis unter die Haut des Schultergürtels. Ausstülpungen des Sackes können sich bis zum Mundhöhlensack, ja bei einzelnen Arten bis in die Orbita fortsetzen.

Die Bogengänge der *Reptilien* sind nicht besonders lang, bei *Chamaeleo* kurz und breit, bei *Iguana* sehr lang und schmal, namentlich der vordere Kanal (RETZIUS 1881, PLATE 1925). Bei *Phrynosoma*, *Pseudopus*, *Anguis* steht die Membrana basilaris und ihre Papille auf der gleichen niedrigen Stufe wie bei den *Schlangen*. Die *Lacertilier* zeigen die Membrana und Papille verlängert und in zwei Teile zerfallen. *Acontias*, *Platydactylus*, *Plestiodon* und *Egernia* leiten zu den Verhältnissen der *Krokodile* über. Bei letzteren ist der Schneckenabschnitt des Labyrinths schon ein deutlich gekrümmter Fortsatz und wir können darin eine Scala vestibuli und Scala tympani unterscheiden. Auch ist an einer Stelle das Epithel des Schneckenganges durch Blutgefäßeinlagerung zu einem Tegmentum vasculosum umgewandelt.

Bei den *Sauropsiden* bildet sich auch in der Umhüllung des Labyrinths zum erstenmal eine Fenestra cochleae aus, die von einer dünnen Membran der Membrana tympani secundaria verschlossen ist.

Auch bei größeren *Reptilien*, wie beim *Krokodil*, fand ich unmittelbar neben der Crista indifferentes Epithel, dann eine sekretorische Region eines Streifens von ziemlich großen, granulohaltigen, drüsenartigen Zellen, erst an diese, beiderseits sich anschließend hohes, schmales Cyliinderepithel mit Intercellularbrücken, das eigentliche Planum semilunatum bildend.

Der Macula neglecta oder Crista quarta entsprechen recht verschiedene Bildungen, bei *Cyclostomen*, *Selachiern*, *Fischen*, *Amphibien*, *Reptilien*. Nach Forschungen von FLEISIG (l. c.) scheint beim *Gecko* sich aus gemeinsamer Anlage sowohl im Sacculus wie im Utriculus eine kleine Endstelle zu entwickeln. Ausführliches über diese Frage hat OKAJAMA (d 1914) zusammengestellt.

KUDO (l. c.) fand bei Untersuchung der Endstellen im Labyrinth der japanischen Ringelnatter *Trigonocephalus*, daß die Macula neglecta sich aus der Macula der Pars inferior entwickelt, sie ist nur in Einzahl vorhanden.

Er fand auch bei dieser *Schlange*, daß der vordere und hintere Bogengang sich viel früher abgliedern als der horizontale.

Bei den *Krokodilen* fand ich Pigment in den Stützzellen der Papilla basilaris und besonders in den Haarzellen des äußeren Abschnittes der Papille.

Das Mittelohr der *Reptilien* behandelten VERSLUYS (1898), DOMBROWSKI (l. c.), KILLIAN (1890) (Muskeln), PLATE (1925).

Bei den *Vögeln* finden wir im Mittelohr ein mit dem Trommelfell verbundenes zartes Stäbchen, die Columella, das mit einer oval geformten, sehr zarten Knochenplatte in die Fenestra ovalis mit Hilfe eines zarten Ligamentes eingesetzt erscheint (vgl. PLATE l. c., G. KRAUSE l. c.). Die Wegnahme der Columella scheint nach JELLINEK (1926) keine Taubheit zu bedingen.

Was die *Vögel* betrifft, so sind auch nur relativ wenig Ordnungen untersucht worden, und es wurden die meisten Untersuchungen bisher an den *Hausvögeln*, vor allem der *Taube*, ausgeführt, welche als ein besonders günstiges Objekt für die physiologische Prüfung der Bogengänge seit den Untersuchungen von FLOURENS (1836) bekannt ist. Das Gehörorgan der *Vögel* wurde in neuerer Zeit von BREUER (1906), HELD (b 1918, e 1926) und SATOH (1917) bearbeitet. BREUER, SATOH und GOEBEL (l. c.) haben auch physiologische Untersuchungen darüber angestellt. DENKER (b 1906, c 1907), der in ausführlicher Weise das Gehörorgan der *Papageien* untersuchte, machte darauf aufmerksam, daß dieses Gehörorgan mit scheinbar viel einfacheren Mitteln Leistungen vollbringt, die denen des menschlichen Gehörorgans sehr nahe stehen. RETZIUS (1889) hat von den *Schwimmvögeln* das Labyrinth von *Anser domesticus* und *Mergus merganser* bearbeitet; von den *Laufvögeln* *Vanellus vulgaris*, *Scolopax rusticula* und *Gallus domesticus*; von den *Nesthockern* *Columba domestica*, *Turdus musicus*, *Cypselus apus*, *Nucifraga cariocatactes*; von den *Raubvögeln* *Bubo ignavus* und *Halyetus albicilla*. Entwicklungsgeschichtlich wurde natürlich hauptsächlich das Labyrinth der *Hühner* untersucht. F. FUCHS untersuchte *Vanellus cristatus*.

BREUER (l. c.) hat in seinen physiologischen Untersuchungen auch zahlreiche bemerkenswerte Einzelheiten über die Histologie verschiedener *Vogellabyrinthe* dargestellt. Auch HELD (l. c.) hat ausführliche Untersuchungen über die Entwicklung des Labyrinthes bei *Huhn* und *Taube* durchgeführt. In letzter Zeit wurden von DENKER der *Papagei*, ferner von SATOH der *Star* und die *Ente* näher untersucht, früher von TAFANI (1885) *Anas boschas* und *Mergus merganser*. GRAY (1907) untersuchte *Struthio masai*, *Rhea americana*, *Apteryx mantelli*, ferner *Colymbus septentrionalis*, *Sula capensis*, *Phalacrocorax carbo*, *Nycticorax griseus*, *Anas boschas*, *Buteo vulgaris* (größte Ampullen aller Warmblüter), *Rhynchotus rufescens*, *Gallus domesticus*, *Lagopus scoticus*, *Balearica pavonina*, *Goura coronata*, *Licmetis nasica*, *Speotyto cunicularia*, *Corvus corone*, *Turdus musicus*. Man vergleiche ferner AMERLINCK, BEYER (1907—1909) (Pauke), DI COLO (1909) (Drüsen des Gehörgangs), DOMBROWSKI (l. c.) (Mittelohr), EHRLICH (1907) (Tetrao), EWALD (1892) (*Taube*), HENNIKE (1890), HERZOG (1925), HOPKINS (Bogengänge), R. KRAUSE (e 1923), LAUDENBACH (l. c.), MEYER (1876), MEITZNER (1908) (*Gallus*), PLATE (Gehörgang), ROMIEU (1923), RAWITZ (1903), WEIDENBAUM (1895).

Das Labyrinth der *Vögel* schließt sich an die Verhältnisse der *Krokodile* enge an und ist wegen der leichten experimentellen Zugänglichkeit sehr eingehend anatomisch und physiologisch untersucht worden. Hier haben wir ein Organ vor uns, von dem wir einerseits wissen, daß es bei der Bewegungsweise der *Vögel* wichtige statische Funktionen fein abgestufter Art versehen muß, andererseits wissen wir, daß wenigstens manche *Vögel* ungefähr in dem den Menschen zugänglichen Tonbereich Schallphänomene, die wir als Töne und Geräusche definieren, ja sogar die Laute der menschlichen Sprache hören und offenbar ähnlich wie der Mensch rezipieren,

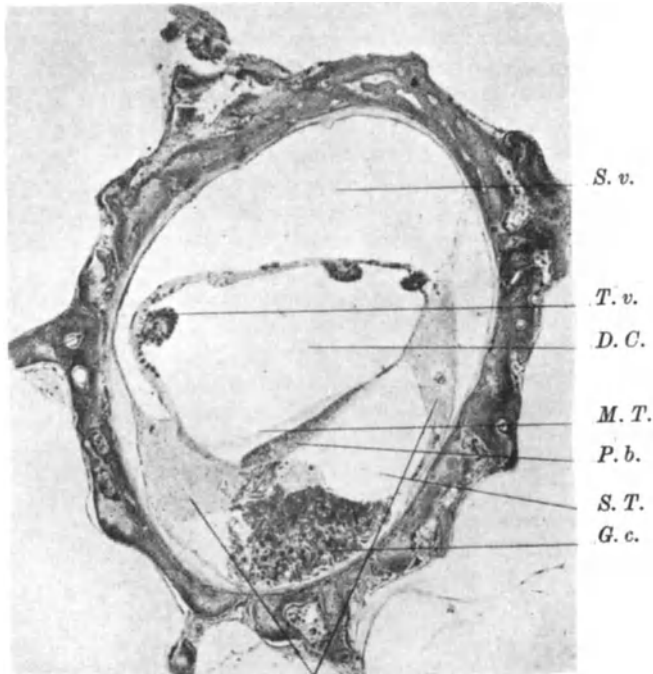
da sie sie mit ihren vollkommen anders gearteten Sprachwerkzeugen in für den Menschen durchaus erkennbarer Weise wiedergeben (*Papageien, Stare, Atzeln, einzelne Singvögel*). Doch hat man erkannt, daß diese Hörleistung von einem viel einfacheren, teilweise auch ganz anders gearteten Sinnesapparat der Papilla basilaris der *Vögel* vollbracht wird (DENKER l. c.). Der schon bei *Reptilien* aufgetretene Verbindungskanal zwischen Pars basilaris und Sacculus verlängert sich und tritt deutlicher hervor, so daß wir die Cochlea vom Sacculus deutlich getrennt sehen. Am Ende der Cochlea findet sich bei allen *Vögeln*, sowie bei den *Reptilien*, die Macula lagenae bedeckt mit einer Otolithenmembran, die zahlreiche Schichten von Kryställchen enthält, noch mehr als die, auch reichlich damit versehenen Deckmembranen der beiden Maculae utriculi und sacculi. Im sogenannten Schneckenenteil des *Vogellabyrinthes*, der hakenförmig gegen die Mitte der Schädelbasis zu gekrümmt ist, so daß sich die beiden Maculae lagenae ganz nahe gegenüberstehen, sehen wir eine durch einen Knorpel begrenzte Scala tympani. Dieser Knorpel ist durch Bindegewebszüge mit der knöchernen Umhüllung verbunden, im übrigen wird die Scala tympani durch das Periost der Knochens und die Fenestra rotunda abgeschlossen. Letzteres Fenster ist im allgemeinen rundlich und dünn, nur bei den *Papageien* (DENKER) von dreieckiger Form und auffallend dick. Außen ist die Fenestra von einem ganz dünnen Paukenhöhlenepithel überzogen. Im Basalteil der Schnecke ist die Scala tympani weit, um, allmählich sich verschmälernd, gegen das Schneckenende in einer blinden flachen Tasche zu endigen, während der Raum, der zwischen Knorpel und Knochen gelegen ist, mit dem äußeren Abschnitt des Ductus cochlearis kommuniziert und von einem weitmaschigen Bindegewebe durchzogen ist. Diese Retinacula erstrecken sich um die knorpelige Grundlage des spitzen Teiles der Schnecke herum und gehen direkt in die Scala vestibuli über, so daß beide Scalen beim *Vogel* durch perilymphatische, von Bindegewebszügen durchsetzte Räume miteinander kommunizieren (САТОH). Die Grenzen der Scala vestibuli werden einerseits vom Endost des Knochens, andererseits vom sogenannten Tegmentum vasculosum begrenzt, einem Wandabschnitt des Ductus cochlearis, dessen Epithel, von Blutgefäßen in den Hohlraum des Ductus cochlearis in Form von Falten vorgebuchtet wird und offenbar sekretorische Bedeutung hat. Diese Epithelien gliedern sich in hellere Elemente, anscheinend mit Stützfunktion, und größere tonnenförmige granulaerfüllte, wahrscheinlich sekretorisch tätige Zellen. Ein Querschnitt des Ductus cochlearis zeigt einen ganz anderen Bau wie die *Säugercochlea*. Wir finden auf dem Querschnitt die Papilla basilaris, die zu zwei Drittel, stellenweise sogar drei Viertel ihrer Breite auf der isoliert gespannten Basilarmembran sitzt, zum Teil als innere Zone auf dem Teile des Knorpelrahmens, durch den die Nerven eintreten, befestigt ist.

Auch in der Basilarmembran der *Vögel* unterscheidet HELD (b 1908, e 1926) eine vordere Zone der Membrana basilaris, die einen Teil der Papilla basilaris trägt, während der andere Teil der Stützzellen mit den von ihnen getragenen Sinneszellen auf dem Labium tympanicum aufsitzt. Die Fasern der vorderen und der hinteren Zone weisen eine verschiedene Dicke auf.

Wir unterscheiden unter den Epithelien der Papille 3—7 Reihen hoher hyaliner Cylinderzellen auf der Innenseite, die sich dunkler färben, ferner eine Zone hoher hellerer Epithelzellen, die als Homogencylinderzellen bezeichnet werden, und mit welchen der innere Rand der Membrana tectoria fest verbunden erscheint. Die äußere Zone des Hauptteils der Papille besteht aus 5—6 Reihen niedriger Cylinderzellen, welche nach außen zu ohne bestimmte Grenze in die Elemente des Tegmentum vasculosum übergehen.

HELD unterscheidet an der Schnecke der *Vögel* eine Gruppe von vorderen Homogenzellen, an denen die Membrana tectoria befestigt ist, zwischen diesen Zellen und der eigentlichen Papilla basilaris eine Gruppe vorderer Hyalinzellen, und jenseits der Sinnes- und Stützzellen der Papilla basilaris einen Abschnitt von hinteren Hyalinzellen, darauf folgend, ganz außen niedrige, hintere Homogenzellen.

Wir finden auf dem Querschnitt in den einzelnen Abschnitten 12–33 Haarzellen bei den *Vögeln*. Nur 5–7 Reihen davon sind zylindrisch. Die übrigen kürzer, die äußersten zeigen Halbkugelgestalt. Auch gegen die beiden Enden



K. S.

Abb. 162. Querschnitt der Schnecke einer *Taube*, der Ductus cochlearis im Knorpelrahmen befestigt, die Papilla basilaris mit der auf ihr liegenden Deckmembran, das Ganglion cochleare und die beiden Scalen. Vergr. 65fach. M. T. Membrana tectoria; P. b. Papilla basilaris; S. v. Scala vestibuli; T. v. Tegmentum vasculosum; D. C. Ductus cochlearis; S. T. Scala tympani; G. c. Ganglion cochleare; K. S. Knorpelrahmenschenkel.

in der Längsrichtung der Papille nehmen die Haarzellen an Länge ab. Das freie Ende der Zellen ist quer abgeschnitten und trägt einen abgeschrägten, dicken Haarschopf, der auf einer kleinen cuticularen Platte entspringt, auf deren einer Seite in einer kleinen Area das Diplosom gelagert ist, von dem eine Außengeißel hervorspringt, die sich dem Haarschopf dicht anlegt, was ich in Bestätigung der Darstellung HELDS bei *Taube* und *Amsel* überall sehen konnte. Die Basen der Haarzellen sind rundlich, zu ihnen treten, wie HELD, neuerdings CAJAL (b, l. c.), an Silberpräparaten beim *Sperling* gezeigt hat, die Endfasern des Acusticus.

HELD hat auch eine Innervation der Zellen der hinteren Hyalinzone gesehen, wofür kein Analogon bei anderen *Tieren* vorkommt. Er hebt hervor, daß es sich um eine höchst auffällige Einrichtung handelt, die eine physiologische Besonderheit des *Vogelohrs* darstellt.

Lange, fadenförmig zwischen die Haarzellen aufsteigende Stützzellen, die

außerordentlich zarte, schwer sichtbare Stützfibrillen enthalten, steigen zur Oberfläche der Papilla basilaris meist unregelmäßig verkrümmt empor, so daß kaum irgendeine Schnittrichtung den ganzen Verlauf einer solchen Zelle zeigt. Die Stützzellenkerne liegen übrigens ziemlich nahe am unteren Ende der Haarzellen. Etwas den Pfeilern der *Säuger* Vergleichbares fehlt bei den *Vögeln* vollkommen. Die Anzahl der Haarzellen ist bei den einzelnen *Vögeln* verschieden.

Die Membrana tectoria zeigt einen unregelmäßig trapezförmigen Querschnitt und besteht aus einem dichtgefügteten Faserwerk einer stark färbbaren Gallerte mit schräg darin aufsteigenden länglichen Hohlräumen. Feinste Fortsätze heften sie, wie HELD im Gegensatz zu den anderen Untersuchern richtig erkannte, an die winzigen oberflächlichen Abschlußplatten der Stützzellen. Die Haare der Sinneszellen liegen in ihren Hohlräumen bei richtiger Fixation ohne Beziehung zur Gallerte. (Abb. 164.)

Bei dem phylogenetischen Entstehen der Papilla basilaris und ihrer eigenartigen Deckmembran ist vor allem von Wichtigkeit, daß diese Deckmem-

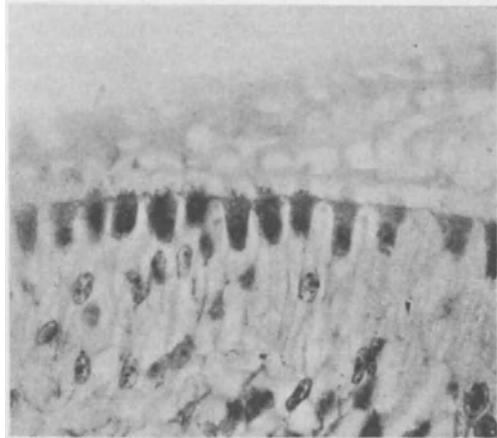


Abb. 163. Querschnitt der Papilla basilaris des CORTI'schen Organs der *Taube*. Eine Reihe von Haarzellen, dazwischen die Stützzellen mit zarten Stützfibrillen. Die Membrana tectoria, deren Verbindung mit den Stützzellen hier nur angedeutet, von zahlreichen Hohlräumen durchzogen. Vergr. 500fach. Phot.

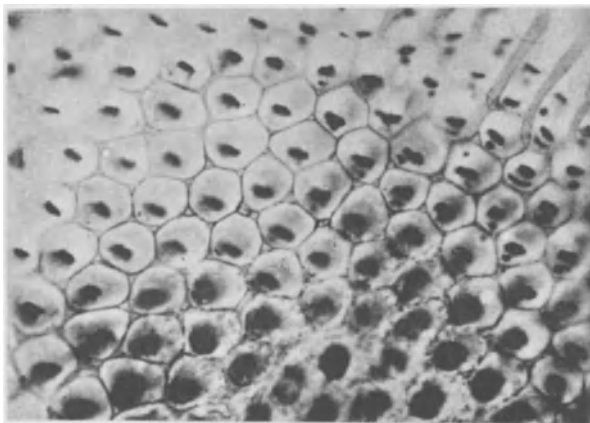


Abb. 164. Flächenschnitt der Papilla basilaris des CORTI'schen Organs der *Taube*, die Verbindungsfäden der Deckmembran setzen sich deutlich nur an den dreieckigen winzigen Endplättchen der zwischen den runden Deckplatten der Sinneszellen gelegenen Stützzellen an. Auf den Sinneszellen Basalplatten der Sinneshaare und der Geißel. Vergr. 616fach.

bran, in der *Tierreihe* von den *Amphibien* an zu den *Säugetieren* aufsteigend, mit zunehmender Deutlichkeit die enge Verbindung mit der Oberfläche des CORTI'schen Organes aufgibt und eine feste Verkittung mit besonderen Zellen erwirbt, die schon bei den *Reptilien*, deutlicher noch bei den *Vögeln* hervortreten, wo sie selbst wieder in zwei morphologisch verschiedene Gruppen und Zellelemente

geschieden werden können, um schließlich durch die Ausbildung des Hörzahnes oder Limbus spiralis bei den *Säugetieren* und des Sulcus spiralis internus in bezug auf ihre Befestigung eine weitgehende Unabhängigkeit von der Papilla basilaris zu erreichen. Ein Vorgang, der übrigens auch in der Ontogenese der *Säugetiere* bis zu einem gewissen Grad noch kurz rekapituliert wird, wie besonders eingehend von HELD dargestellt wurde.

Die Haarzellen der Papilla acustica basilaris sind bei den *Vögeln* in ihrer Form und in der Anordnung ihrer Haare von denen der Vorhofendstellen wesentlich verschieden, ebenso die Stützzellen dieser Papille. Ein eigentlicher, dem NUELSENschen Raum entsprechender Hohlraum fehlt bei den *Vögeln*.

Die Membrana tectoria der *Vogel* ist so eigenartig keilförmig gebaut, daß man ihre Funktion als Resonator, nach den Vorstellungen, die diesbezüglich

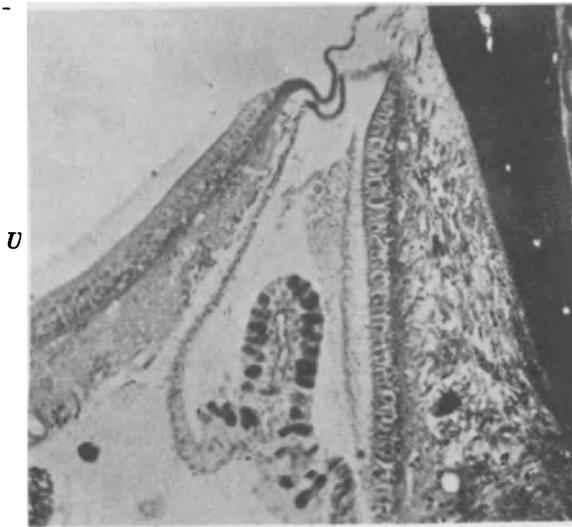


Abb. 165. Macula utriculi und Macula sacculi (samt Tegmentum vasculosum des letzteren) der Taube. Trotz der Fixierung des lebenden Tieres mittels Gefäßdurchspülung erscheint das Epithel der Macula utriculi geschlossen, die Deckmembran schlecht erhalten, die Otolithen aufgelöst, auf der unmittelbar daneben gelegenen senkrecht stehenden Macula sacculi erscheinen dagegen die Körper der Sinneszellen der Macula leicht retrahiert, die Deckmembran und die Otolithen in ihrer Struktur vorzüglich erhalten. Vergr. 124fach. Beispiel für lokale Fixationseffekte bei gleicher Behandlung! U Utriculus; Sa Sacculus.

bei den *Säugetieren* entwickelt wurden, schwer begreifen kann. Das hat auch HELD gegen die Deutung der homologen Deckmembran der *Säugetiere*, in diesem Sinne angeführt. Dagegen wäre ihre Funktion als die eines Dämpfungsapparates allenfalls verständlich. Die Membrana basilaris des Schneckenschnittes der *Vogel* könnte dagegen, da im hinteren Abschnitt eine besonders dünne, scharf abgesetzte, ziemlich gleichmäßig belastete und daher schwingungsfähige Stelle vorhanden ist, die bei den *Vögeln* der sogenannten Zona pectinata der Basilaris der *Säugetiere* entsprechen würde, als schwingende Membran funktionieren.

Nach SATOH findet sich auch bei allen *Vögeln* eine Macula neglecta, sie ist bei schlechten *Fliegern* kleiner als bei guten.

Auf dem Querschnitt weist die *Vogelschnecke* eine Zone von gewöhnlich niedrigen Cylinderepithelzellen, eine solche von langen hyalinen Cylinderzellen und eine von hohen, stark gekörnten Zellen auf. Von den langen, homogenen Cylinderzellen entspringt die Deckmembran an der inneren Wand der Schnecke, während die übrigen Zellen etwa dem Sulcus internus der *Säugetiere* bzw. den inneren

Stützzellen entsprechen, indem der hier gelegene Raum, wie SATOH (1917) feststellte, von der Membrana tectoria überbrückt wird. Eine Reihe niedriger, hyaliner Cylinderepithelzellen am äußeren Rande der Papilla acustica scheint den CLAUDIUSSEN und HENSENSCHEN Stützzellen des CORTISCHEN Organs der *Säuuger* zu entsprechen. Die homogenen Cylinderepithelzellen liegen etwa in der Gegend, die dem Limbus spiralis der *Säuuger* entspricht (HELD).

Nach SATOH erscheint die Membrana tectoria der *Vögel* lebend, frisch fixiert, als eine aus zahlreichen Fäden gebildete Haut, die erst im postmortalen Zustand gallertartig und durchlöchert aussieht. Während dieser Autor die Fäden in Verbindung mit den Haaren der Sinneszellen stehend beschreibt, habe ich im Gegensatz dazu, den Befunden HELDS entsprechend, nur eine Anheftung dieser Fädchen an die winzigen, zwischen den großen Köpfen der Haarzellen in der Membrana reticularis liegenden Deckplättchen der Stützelemente gefunden.

AMERLINCK (1923) gibt eine genaue Beschreibung der Entwicklungsstadien jenes Teiles der Schneckenwandung des *Hühnchens*, die der REISSNERSCHEN Membran der *Säuuger* homologisiert wird, und findet in ihr zwei Arten von Zellen, solche mit hellem, durchsichtigem Protoplasma und solche, deren Zelleib dicht mit mitochondrienartigen Granulis erfüllt ist, und in denen sich durch bestimmte Methoden, insbesondere nach der Fixation nach BENOIT (3proz. Chromsäure 6, 2proz. Osmiumsäure 5, 5proz. Trichloressigsäure 3, gesättigte Sublimatlösung 5 Teile), ein axialer, aus dichtgedrängten Mitochondrien den Kern fast verdeckender Teil hervorheben läßt. Das aus diesen beiden Zellarten sich zusammensetzende, die weiten Capillaren dieses Teiles der Schneckenwandung überkleidende Tegmentum vasculosum mit seinen vielen Falten ist offenbar ein drüsenartiges Organ, man kann die basophilen Sekretkörnchen mit denen der serösen Speicheldrüsen vergleichen, denn auch in diesen Drüsen sieht man gewöhnlich nichts von der absondernden Tätigkeit, ganz so wie hier. Offenbar übernehmen diese Zellen die Rolle der Stria vascularis bei den *Säugetieren* und sondern die Endolympe ab. Zweifelsohne unterscheidet sich die Zusammensetzung der Endolympe der *Vögel* von der der *Säuuger*, und es ist nicht zu verwundern, daß auch die absondernden Zellen eine andere Struktur zeigen. Ein anderer Teil der REISSNERSCHEN Membran zeigt eine besondere Struktur, welche mit der Crista spiralis und den Hörzähnen der *Säugercochlea* homologisiert wird, und an dem sich die CORTISCHE Membran befestigt. Es wird angenommen, daß er für einen akkommodativen Vorgang beim Hören dient, wie ein solcher in den Hörzähnen in der Crista spiralis der *Säuuger* von VAN DER STRICHT angenommen wird.

Die Form der Cristae in den Ampullen bei *Vögeln* und einzelnen *Reptilien* unterscheidet sich von den anderer *Tiere* dadurch, daß in der vorderen und hinteren Ampulle außer dem queren Septum noch zwei flügelartige Vorsprünge sich befinden. Das Septum, der Bodenteil der Crista, ist überall von Sinnesepithel, das aus Haarzellen und Stützzellen besteht, bedeckt, und besitzt mehrere getrennte Nerveintrittsstellen. Es finden sich im Epithel auch Basalzellen. Die Flügelvorsprünge erscheinen in der Ansicht von oben kreuzförmig (Septum cruciatum), die Crista im senkrechten Schnitt pilzförmig. Die einzelnen *Vogelarten* zeigen etwas verschiedene Formen der Crista. In der äußeren Ampulle fehlen die Vorsprünge. Diese Vorsprünge sind nicht vom Sinnesepithel, sondern von hohen, starkkörnigen Epithelzellen, die an den Überzug des Tegmentum vasculosum erinnern, bedeckt. Die Grundsubstanz des Septums wird aus einem sehr dichten, oberflächlich an Knorpel erinnernden Bindegewebe gebildet.

Bei *Tauben*, *Staren* und *Hühnern* finden wir die kreuzförmigen, von RETZIUS (1884) als Flügelvorsprünge bezeichneten Abschnitte pilzförmig, mit abgerundetem Ende gestaltet, während sie bei *Papageien* ein stumpfwinkliges Dreieck bilden.

Wir finden in den Vorhofendstellen der *Vögel* auffallend dicke markhaltige Fasern, die fast ausschließlich das Centrum der Endstellen innervieren, sich aufsplintern und Gruppen von Haarzellen kelchförmig umfassen. Daneben zarte Fasern, welche mit vielfach verzweigten, plexusartig verwobenen Enden zwischen den Epithelien, hauptsächlich an der Peripherie der Endstelle endigen.

Es besteht also hier auch zwischen Sinneszellen und Centralorgan eine mehrfache Verbindung. Die Sinneszellen der *Vögel* sind übrigens besonders schwierig gut zu konservieren. Neben den Cristen der *Vögel* finden wir das sogenannte Planum semilunatum (Abb. 40 S. 292), das bei diesen *Tieren* teilweise auch Nervenepithel trägt, während wir an der Grenzzone des Planum semilunatum helle, hohe eosinophile Cylinderzellen finden. Manchmal sind auch diese auffällig gekörnt. Bei einzelnen *Vögeln* beschrieb CAJAL (l. c.) ein abgeschnürtes, akzessorisches Ganglion in unmittelbarer Nähe der Crista der vorderen Ampulle. Wir finden auch den Größenunterschied der Ganglienzellen des Ganglion vestibulare und cochleare in ähnlicher Weise wie bei den *Säugetern* ausgebildet. Die Ganglienzellen werden von Markscheiden umschlossen.

Die Statolithen sind recht stark entwickelt, besonders bei *Raubvögeln* (*Buteo*) und *Wasservögeln* (*Anser*), wie ich beobachtete, auch auf der großen Macula lagenae.

Die von MAX SCHULTZE (1858) gefundenen Bodenzellen finden sich bei *Vögeln* in sämtlichen Nervenendstellen, mit Ausnahme der Papilla acustica basilaris.

SNAPP (1924) hat das Labyrinth der *Taube*, des *Huhnes*, der *Ente* und der *Gans* nach der Methodik von SHAMBOUGH auf die Gefäßversorgung untersucht (Injektion der Blutgefäße mit Berlinerblau, Durchtränkung des Labyrinths mit Celloidin und Korrosion des Knochens). Vestibulum und Cochlea werden von getrennten Arterien versorgt, welche sich den Ansätzen der Bogengänge entsprechend aufspalten und längs der Bogengänge verlaufen. Parallel mit ihnen im wesentlichen verlaufen die venösen Gefäße, deren Varianten im Original nachgelesen werden müssen. Die Capillaren bilden ein enges Geflecht um die häutigen Bogengänge. Da der horizontale und der hintere Bogengang an ihrer Überkreuzungsstelle mit den perilymphatischen Räumen



Abb. 166. Paratympanales Sinnesorgan von VITALI bei einer *Taube*. Sinnes- und Stützepithel, gallertartiger Inhalt. Vergr. 381fach.

kommunizieren, gibt es auch hier Anastomosen speziell der venösen Gefäße. Arterien und Venen der Cochlea geben viele Queräste zum Tegmentum vasculosum ab. Die Blutversorgung bei der *Gans* weicht in Einzelheiten von denen der anderen *Vögel* ab.

Über das Mittelohr der *Vögel* vgl. H. BEYER (1908), PLATE (1925).

Vor einigen Jahren wurde von VITALI (b 1913, c, d, e, f 1915) im Mittelohr von *Vögeln*, die ein besonders gutes Flugvermögen auszeichnet, ein bisher unbekanntes Sinnesorgan beschrieben, das er als Paratympanalorgan bezeichnete, da es unterhalb der Schleimhaut des Mittelohres in unmittelbarer Nähe der Anheftung des Trommelfelles sich findet. Dieses Organ stellt ein etwa 1 mm großes, annähernd kugeliges Bläschen dar und ist im Innern von einem Sinnesepithel ausgekleidet, das Sinneszellen und Stützzellen enthält, die bei *Tauben* und *Singvögeln* den Elementen des Cristaepithels außerordentlich ähnlich sehen. Bei manchen *Vögeln* bildet das Epithel eine mehr flache Auskleidung des Bläschens, bei den besten *Fliegern* läßt sich eine Art von Crista daran erkennen. Dieses Epithel zeigt an seiner Oberfläche eine Gallerte, die aber häufig



auch den ganzen Hohlraum des Bläschens annähernd auszufüllen scheint. Das Organ, das sich von dem Epithel der zweiten Kiemenspalte aus schon frühzeitig als besondere kleine Placode entwickelt, wird auch bei schlechteren *Fliegern*, wie *Eulen* und *Hühnervögeln*, nach VITALI angelegt, bildet sich aber im späteren embryonalen Leben zurück. Seine Innervation erfolgt von einem kleinen Aste des Facialis, der ein besonderes Ganglion besitzt, und VITALI (l. c.) hat es nicht nur bei *Vögeln*, sondern auch bei den „geschicktesten *Fliegern*“ unter den europäischen *Fledermäusen*, *Vesperugo pipistrellus* und *Rhinolophus* in rudimentärer Form nachgewiesen, während die anderen *Fledermäuse* es nach seinen Angaben vollkommen vermissen lassen, und auch bei einigen darauf untersuchten sonstigen *Säugetern*, sowie *Amphibien* und *Reptilien* nicht einmal eine Andeutung einer Anlage der Sinnesplacode während der Embryogenese nachzuweisen ist. In Versuchen mit isolierter Zerstörung des Bläschens, bei Schonung des sonstigen Mittelohrs und Labyrinths an *Tauben*, gibt VITALI an, daß so operierte *Tiere* zwar fliegen konnten, aber leichte Störungen aufwiesen, niemals aber etwa spontan vom Boden aufflogen. Er hält es demnach für ein spezifisches Sinnesorgan besonders guter *Flieger*.

BENJAMINS (e 1926, g 1926) hat die morphologischen Befunde VITALIS über die Entwicklung des paratympanalen Organes an *Hühnerembryonen* eingehend nachgeprüft, und bestätigt, wie ich es schon seinerzeit an *Singvoegelembryonen* und erwachsenen *Tauben* und *Singvögeln* nachweisen konnte. Er stellte speziell fest, daß die Innervation des Organes erst am achten Brüttag erkennbar ist und daß etwa in derselben Entwicklungsperiode aus dem Ganglion geniculi ein selbständiges peripheres Ganglion sich abgliedert, das mit dem Mutterganglion durch Nervenfasern verbunden bleibt. BENJAMINS gibt an, daß Homologa dieses Organes von VAN WIJHE bei *Selachiern* beschrieben wurden.

Von den *Monotremen* wissen wir aus den Untersuchungen von PRITCHARD (1881), RUGE (1897), ALEXANDER (m, n, o 1903), GRAY (1907) und KOLMER (1925), daß sie eine typische *Säugerschnecke* besitzen, mit einem CORTISCHEN Organ und Pfeilern, wie die höheren *Säugetiere*, drei Reihen äußerer Haarzellen und einer Reihe innerer Haarzellen (*Echidna*, *Ornithorhynchus*), stellenweise auch vier Reihen äußerer Haarzellen, wie ich bei *Proechidna* nachwies. Daneben besitzen sie am Ende ihres kurzen, nur eine halbe Windung umfassenden Ductus cochlearis noch eine typische Macula lagenae mit einer Otolithenmembran, die in ihrem Bau und bezüglich ihrer Innervation mit der entsprechenden Endstelle der *Saurier* und *Vögel* weitgehend übereinstimmt. RUGE (1897) behandelte das Mittelohr der *Monotremen*. Das Labyrinth der *Marsupialier* ist histologisch noch sehr wenig untersucht worden, nach eigenen Erfahrungen am Material von *Didelphis* ähnelt es dem der *Insectivoren*, speziell des *Igels*, und hat keine Spur mehr von einer Macula lagenae. Die Basilarmembran fand ich mit Ausnahme des obersten Anteils recht dick, im Sulcus externus fand ich geschwänzte Wurzelzellen, vielleicht auch Kanälchen. Die makroskopischen Verhältnisse wurden an einer großen Zahl von *Beuteltieren* von GRAY mit der Methode der Celloidinkorrosion dargestellt.

GRAY (1907) untersuchte *Petrogale penicillata*, *Macropus melanops*, *Trichosurus vulpecula*, *Notoryctes typhlops*, *Antechinomys lanigera*, *Sminthopsis larapinta*, *Phascogale penicillata* und *Perameles obesula* an Korrosionspräparaten, BURNE (1913) *Dasyurus* (Drüse auf dem äußeren Ohr), PALMER (1913) *Perameles* (Entwicklung).

Ausführliche Untersuchungen liegen von *Insectivoren* vor (ALEXANDER d, l. c., KOLMER f 1913). Wir finden bei dieser *Tiergruppe* ein kleines Labyrinth mit besonders deutlicher Ausbildung einer Macula neglecta im Utriculus, mit einer

auffallend dicken Basilmembran im Ductus cochlearis. Die von ALEXANDER beim *Maulwurf* angenommene besondere Entwicklung der Vorhofsendstellen konnte ich nicht auffinden. Dagegen fanden sich anscheinend Einlagerungen von Kalkkörperchen gelegentlich an der Spitze der Cupulae der Cristae. Das Labyrinth von *Talpa* ist, wie das der *Vögel*, vollständig in spongiosen lufthaltigen Knochen eingelagert. In den äußeren Gehörgang von *Talpa* fand ich eine große an der Schädelbasis gelegene Talgdrüse einmünden.

Was die *Fledermäuse* betrifft, so wurde das Labyrinth der *Mikrochiropteren* von KATZ (d 1904), ROLLINAT (l. c.), TRUSSERT (a 1924, b 1925), DENIS (a, b 1902), VAN DER STRICHT (1908), neuerdings sehr eingehend von IWATA (1926) geschildert. Entgegen unseren Erwartungen finden wir bei den *Fledermäusen* nicht etwa, wie bei den *Vögeln*, auffällig gut ausgebildete Bogengänge und Ampullen. Es zeigen die einzelnen Ampullen gewisse Unterschiede im Bau der Cristae, wie IWATA betont hat.

Aus eigener histologischer Untersuchung ist mir das Labyrinth der *Makrochiropteren* (*Pteropus*) bekannt, das in bezug auf seine Einzelheiten etwa zwischen dem der *Insectivoren* und der *Nager* steht, aber etwas größere Bogengänge besitzt. Auffallend ist es, daß bei den *Mikrochiropteren* durchaus nicht etwa durch eine Vergrößerung der Bogengänge eine Anpassung an ihre in den drei Dimensionen des Raumes blitzschnell sich abspielende Bewegungsweise ausgedrückt erscheint, wie wir sie im allgemeinen in der relativ guten Ausbildung speziell der Bogengänge der *Vögel* finden. Es ist im Gegenteil die Pars superior bei manchen *Fledermäusen* (*Rhinolophus*) so klein, daß sie nur wie ein Anhang der relativ gut entwickelten Schnecke aussieht. GRAY (1907) untersuchte *Pteropus medius* und *Vesperugo pipistrellus* makroskopisch.

Die Entwicklung des *Fledermauslabyrinthes* wurde von VAN DER STRICHT (l. c.) studiert. GRAY vermißt bei den *Chiropteren* perilymphatische Räume an den Kanälen. Da ich solche an lebend durchspülten *Pteropus* und *Vesperugo* fand, beweist dies, daß die Korrosionsmethodik GRAYS für die Entscheidung solcher Details nicht mehr ausreicht und es sich noch lohnt, manche seiner Objekte nachzuuntersuchen.

Im ganzen ist das Labyrinth dieser *Tiere* relativ klein, der Schneckenanteil stark bevorzugt. Die Schnecke zeigt zwei Windungen, die Bogengänge verlaufen ziemlich frei und sichtbar im Knochen. Bei *Rhinolophus* erscheint die Pars superior direkt nur wie ein Anhang der relativ gut entwickelten Schnecke. Ein typisches Merkmal fand sich bei den *Mikrochiropteren* darin, daß das Epithel der Stria vascularis eine zierliche papilläre Begrenzung gegenüber dem Bindegewebe hat, was ich sonst bei keinem *Tier* bemerkte. Im Modiolus sah ich arteriovenöse Anastomosen. Bei den *Großfledermäusen*, die ich bisher allein untersuchte, fand ich keinerlei Besonderheiten. Sie besitzen, geradeso wie die *Mikrochiropteren*, typische perilymphatische Räume.

IWATA (l. c.) gibt eine außerordentlich eingehende Beschreibung des Labyrinthes der *Fledermaus*, *Myotis myotis* und *Pterygistes leisteri*, und zwar des knöchernen, des häutigen Labyrinths in seinen Epithelverhältnissen und der Nerven. Neben der Bestätigung zahlreicher, größtenteils schon bekannter Einzelheiten sei hervorgehoben, daß er im Sinnesepithel an den Stützzellen eine manschettenartige „Zwinge“ unterscheidet, und daß er konstatiert, daß die Statolithen im Utriculus die Zahl der Stützzellen, von denen sie nach VAN DER STRICHT (l. c.) abstammen sollen, bedeutend überwiegen. Zu beiden Seiten der Cristae staticae, und von ihnen durch einen Streifen indifferenten Zellen getrennt, finden sich besonders in ihrer Struktur an die Stria vascularis erinnernde Epithelzellen, welche, da wahrscheinlich absondernd, vom Autor als Regio secretoria bezeichnet werden. Diese Felder reichen auch nahe an die Macula utriculi heran. Ihnen parallel verläuft die Pigmentverbreitung an der äußeren Labyrinthwand. Während die Cristen der beiden anderen Ampullen genau in der Mitte eine nervenfaserfreie Stütz-

massenleiste besitzen, fehlt diese Einrichtung an der Crista lateralis. Den Saccus endolymphaticus findet der Autor mit verschieden geformten Epithelzellen ausgekleidet, stellenweise fand er überhaupt kein Epithel, so daß er annimmt, daß hier die Endolymph direkt in die Vene übergehen könne. An anderen Punkten des Saccus dringen Blutcapillaren wie in der Stria ins Epithel ein, er vermutet, daß hier „in die zu entleerende Endolymph ein Antitoxin produziert werde“. An der Basilmembran erwähnt er besonders dünne Stellen, die bei Bewegung derselben abgeknickt werden müssen.

Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß das paratympanale Organ von VITALI (l. c.), in kleinster Form, auch bei einzelnen *Fledermäusen*, wie *Rhinolophus* und *Pipistrellus*, nachgewiesen wurde, wie schon bei den *Vögeln* erwähnt wurde. GROSSER beschrieb einen Luftsack an der Tube von *Vesperugo noctula*.

Dadurch, daß die meisten Laboratoriumstiere zu den *Nagern* gehören, sind wir über deren Labyrinth am genauesten unterrichtet, und auch die meisten physiologischen Untersuchungen wurden hier angestellt.

Über das Labyrinth der *Nager* finden wir die meisten Angaben in den älteren grundlegenden Schriften von BÖTTCHER (1859), DEITERS (1860), KÖLLIKER (1861), HENSEN (1863), LOEWENBERG (1866), GOTTSTEIN (1871), CARL (1870), WINTWARTER (1887), LAVDOWSKY (1876), PRITCHARD (1881), RETZIUS (1881), TANHOFFER, BERTELLI (1890), KATZ (1890), RAWITZ (1893), JOSEPH (1902), PANSE (1901), RICKENBACHER (1901), ALEXANDER (l. c.), BAGINSKY (1886), DENIS (1902), KISHI (1901), HELD (1902), ASAI (Gefäße), CUMMINS (1926, Topographie der Endstellen der *Ratte*), JENKINSON, KUIPER (1913), LONDON und PESKER (1906), CLERC (1915), GANFINI (1905, Mittelohr).

Zahlreiche Arbeiten beschäftigten sich mit dem Labyrinth der *Tanzmäuse* und den daran zu beobachtenden Abnormitäten (RAWITZ, KISHI l. c., BAGINSKY a, l. c., ALEXANDER und KREIDL 1901, PANSE 1901, QUIX 1906, VON LENNEP 1910), wieweil letzterer auch die Entwicklung eingehend studierte. Experimentelle Arbeiten am *Nagerlabyrinth* haben MAGNUS und DE KLEIJN (l. c., 1925), ferner an *Ratten* KREIDL und YANASE (1907) ausgeführt. Die Innervation wurde eingehend von KOLMER (1905—1907) und von LONDON und PESKER (1906) an *Mäusen* und *Ratten*, ebenso von BIELSCHOWSKI und POLLAK (1907) und mehrfach auch von RAMON Y CAJAL (a und d, l. c.), zuletzt von HELD (1926) mit Silbermethoden studiert, nachdem dieses Objekt in früherer Zeit auch von LENHOSSEK (1893) und RETZIUS (r, u 1892—1894) sowie zahlreichen anderen mit der Chromsilbermethode bearbeitet war. EMMEL (l. c.) beschrieb *Microtus*, BONDY das Mittelohr vieler *Säuger*.

An Korrosionspräparaten sind *Lepus europeus*, *Lepus cuniculus*, *Mus decumanus*, *Mus musculus*, *Dipus hirtipes*, *Sciurus vulgaris*, *Hydrochaerus capybara* von GRAY (1907) untersucht worden.

In der Ordnung der *Nager* finden wir vor allem, daß die Pigmentation des Bindegewebes in der Nähe der Nervenendstellen sehr auffallend hervortritt, ferner daß die Schnecke die größte Länge und Windungszahl zeigt, besonders bei *Cavia*, *Hydrochaerus capybara* und *Myopotamus*, dagegen nur  $1\frac{1}{2}$  bei *Cricetus*. Es ist daher besonders an diesen Objekten möglich, die wechselnde Ausbildung, die das CORTISCHE Organ im Verlauf des Ductus cochlearis erfährt, auf Radiarschnitten der Schnecke dieser *Tiere* besonders gut zu übersehen, so daß man die Zunahme der Längsdimensionen der Haarzellen und Stützzellen, die verschiedene Ausbildung der Stützapparate in den einzelnen Windungen der Schnecke, die verschiedene Form der Membrana tectoria hier am deutlichsten erkennen konnte, wie es besonders in den Untersuchungen von JOSEPH (1902) und in den besonders eingehenden Darstellungen von HELD seinen Ausdruck fand. Die eigentümliche Anordnung des Labyrinths der *Nager*, bei denen verschiedene Anteile, vor allem

aber die Cochlea, fast gar nicht von kompakteren Knochen umgeben sind und, in die Trommelhöhle vorspringend, für Operationen leicht zugänglich sind, lassen diese *Tiere* als bevorzugte Forschungsobjekte für die Otologen erscheinen. Am geeignetsten sind diesbezüglich *Meerschweinchen* und *Eichhörnchen* sowie *Ziesel*, *Siebenschläfer*. Die genannten beiden *Tiere* zeigen auch gemeinsam das Vorkommen sehr auffallender großer Fetttropfen in den HENSENSchen Zellen des CORTISchen Organs, was bisher bei allen übrigen *Säugetern* vermißt wurde. Auch sind die *Nager* wegen der relativ späten Verknöcherung des Gehörorgans infolge der späten postembryonalen Endentwicklung desselben für histologische Untersuchungen, besonders mit Nervenfärbungsmethoden, vorzüglich geeignet.

Eine eingehende Darstellung des Labyrinths des *Kaninchens* wurde von HENSEN und RETZIUS gegeben, neuerdings wieder von R. KRAUSE (1923). Das Labyrinth des *Meerschweinchens* fand eine eingehende Darstellung durch JOSEPH (l. c.), besonders durch HELD, und wurde auch im Anschluß an zahlreiche experimentelle Untersuchungen von SIEBENMANN, WITTMACK (c 1907), YOSHII (1914) und anderen anatomisch untersucht. Topographisch schilderte es CLAOUÉ (1924) und ECKERT-MÖBIUS (1926).

ALEXANDER (1901) hat beim Labyrinth des blinden, fast nur unterirdisch lebenden *Nagers Spalax typhlus*, dessen Ohr auch SZAKALL (l. c.) untersuchte, ebenso wie bei *Talpa*, durch Faltungen des Epithels der Nervenendstellen und das Erhaltenbleiben einer deutlichen Macula neglecta bedingte, vikariierende Ausbildungen des Vestibularapparates beschrieben, doch bedürfen diese Befunde einer einwandfreien Nachprüfung bei optimaler Konservierung.

Bei *Talpa* beruhen sie meiner Erfahrung nach nur auf schlechter Konservierung.

Die Ordnung der *Edentaten* und der *Xenarthra* wurde bisher von GRAY (1907) an Celloidinkorrosionen von *Bradypus* und *Tamandua tetradactyla* beschrieben; mein Schüler KAWANO (1924) beschrieb gut fixierte Labyrinthe des *Gürteltiers*, *Dasyus septemcinctus*, das in seiner Ausbildung dem des *Igels* ziemlich nahe steht, und beschrieb einen in der Gegend des Annulus tympanicus befindlichen Schwellkörper, der imstande ist, die Haut des innersten Teiles des Gehörganges, die mit mächtigen Talgdrüsen versehen ist, in die Vertiefung des Trommelfells hinein vorzubuchten und so wahrscheinlich als Schutz gegen das Eindringen von *Insekten* den Gehörgang wirksam zu verschließen. Möglicherweise liegt auch bei *Manis* ein solcher Mechanismus vor.

Das *Carnivoren*ohr beschrieben: BÖTTCHER (1856), CORTI (1851), DEITERS, (1860), KÖLLIKER (1861), REICHERT (1864), RETZIUS (1884), VON EBNER (1872 und 1902), NUEL (1872, 1878), PRENANT (1892), DENKER (a und d 1899), RAWITZ (l. c.), ASAI (l. c.) und HONDA (1909) sowie LAGALLY (1912). Auch TAFANI (1885) und ALEXANDER (a 1901) sowie GRAY und POLICARD (l. c.).

Die *Haustiere Hund* und *Katze* sind natürlich unter den *Carnivoren* am besten und genauesten beschrieben worden, auch physiologische Untersuchungen mit partiellen Exstirpationen des Labyrinths wurden an *Hunden* von KALISCHER (1907) ausgeführt. Die Anatomie behandelten RETZIUS (1884), HELD (1901), ALEXANDER (t und y, l. c.), HONDA (1909), POLICARD (l. c.), BELLOCQ (g, l. c.), bei der *Katze* LAGALLY (1912) sowie auch TAFANI (1885), ASAI (l. c.). Celloidinkorrosionen von *Felis Tigris*, *Uncia Leo*, *Felis domestica*, *Felis concolor*, *Canis familiaris*, *Proteles cristatus*, *Herpestes griseus*, *Lutra vulgaris*, *Putorius vulgaris*, *Procyon cancrivorus*, *Phoca vitulina*, *Halychoerus gripus*, *Otaria pusilla* wurden von GRAY (1907) dargestellt. Beim *Seehund* fand er eine besondere Größe der

Bogengänge, die größten Otolithen unter allen *Säugetern*, ja, er beschreibt auch bei diesem *Tier* an den Bogengangscristen Otolithen. *Mustela* und *Putorius* sowie *Vulpes* habe ich selbst untersucht, aber kaum von *Hund* und *Katze* Abweichendes gefunden. ALEXANDER (b. l. c.) fand in den Ampullen von *Lutra* ein Septum cruciatum, an das der *Vögel* erinnernd.

DENKER (1899) hat Metallkorrosionen vom Gehörorgan des *Walrosses* beschrieben.

TANDLER (1899) beschrieb im Mittelohr der *Seehunde* einen Schwellkörper, der den Druckausgleich beim Tauchen im Mittelohr begünstigen soll. Die auffallendste Besonderheit des *Carnivoren*labyrinthes bildet die relativ massive Membrana tectoria. Die Gefäße, die von ASAI auch von NABEYA (1923) beschrieben wurden, sind besonders in der Schnecke durch die starke Aufknäuelung der Arterien bei den *Carnivoren* bemerkenswert, auch an den Vorhofsendstellen kommt dies beim *Ziesel* vor.

Das eigenartig rückgebildete Gehörorgan der *Cetaceen* ist von HANKE (1914), BÖNNINGHAUS und DENKER (f. l. c.), KÜKENTHAL (1893), MATTHES (1912) eingehend untersucht worden, wobei die lange Ausdehnung des äußeren Gehörgangs mit einer winzigen äußeren Öffnung, die Umwandlung der Gehörknöchelchen, die Bildung des eigentümlichen Tympano-perioticums, die verdickten Schleimhautpolster der Trommelhöhle hervorgehoben zu werden verdienen. Ich selbst untersuchte das Labyrinth von *Phocaena*, bei dem, ähnlich wie schon HYRTL (1875), BÖNNINGHAUS, DENKER, KÜKENTHAL, MATTHES bei den *Cetaceen* beschrieben, relativ kleine Bogengänge und ein kleines Vestibulum mit einer relativ großen Schnecke mit äußerst kompaktem Modiolus kombiniert sind. Auch fand ich die Besonderheit, daß der Sulcus spiralis externus des CORTISCHEN Organs mit hohen Cylinderzellen, die denen der HENSENSCHEN Stützzellen ähneln und die das CORTISCHE Organ um das Doppelte überragen, ausgefüllt ist; auch Wurzelzellen sind vorhanden, was auch bei manchen, nicht allen, *Chiropteren* vorkommt. Auch GRAY (1872) betonte bei *Balaena australis* und *Phocaena communis* die relative Kleinheit der Vestibularapparate gegenüber der Schnecke, die allerdings auch nur 1—2 Windungen zeigt. Er fand die Endstellen an den Ampullen, die DENKER (l. c.) vermißt hatte, mit ihren Nerven, auch die Otoconien. Bei den *Sireniern*, untersucht wurde von GRAY (1872) die *Seekuh*, *Halicore australis*, ist das Größenverhältnis ähnlich wie bei den *Cetaceen*, doch nicht so auffallend zugunsten der Cochlea verschoben. Die von GRAY bei den *Cetaceen* vermißten perilymphatischen Räume fand ich bei *Phocaena* normal ausgebildet. Die relativ geringe Entwicklung des Vestibularapparates der *Seesäuger* begründet GRAY durch die infolge Verwachsung der Halswirbel bedingte geringe Beweglichkeit des Kopfes.

Was die *Huftiere* betrifft, so schilderte KOLMER (1907) das Labyrinth von *Rind*, *Ziege*, *Pferd* und *Schwein*, BONNET (1889) *Schaf* und *Schwein*, CHAUVEAU (1904) äußeres Ohr, BÖTTCHER (1856), VERMEULEN (1909), BONDY, BAUM und DOBERS (1905) das Mittelohr. Die amerikanischen Autoren führten hauptsächlich Untersuchungen am Material des *Schweines* aus, das sich für viele Zwecke vorzüglich eignet, weil die Pars petrosa schon in Embryonalstadien ab 36 mm äußerst leicht, infolge unvollständiger Verwachsungen mit dem übrigen Schädel, von diesem getrennt werden kann. So hat SHAMBOUGH (k 1903) dieses Labyrinth ausführlich studiert und Gefäßinjektionen davon korrodiert, HARDESTY (1905, 1918) und PRENTISS (1914) beim *Schwein* die Membrana tectoria und ihre Genese eingehend behandelt. Makroskopische Darstellungen des Labyrinths von *Oryx beisa*, *Gazella benettii*, *Ovis aries*, *Camelus dromedarius*, *Sus scrofa*, *Equus caballus* finden sich in dem stereophotographischen Atlas von GRAY (1907). Das

Ohr des *Elefanten* wurde wiederholt von HYRTL (1875), BUCK (1890), RICHARDS (1891) beschrieben. Eine Untersuchung von KOLMER und EISINGER (1923) schilderte die von Falten dicker Schleimhaut bis zur Unkenntlichkeit überdeckten Gehörknöchelchen, das relativ kleine Vestibulum und die voluminöse Schnecke, die aber die des *Pferdes* und *Delphins* nur wenig an Größe übertrifft. In jüngster Zeit wurde die Topographie und das Mittelohr eingehend von HILDEBRANDT (1925) neuerdings geschildert.

Bei *Elephas* beobachtete ich die Abtrennung von pigmentierten Ballen von den Pigmentzellen und Einwanderung des Pigmentes ins Epithel der Cristae.

Die knöchernen Bogengänge des *Elefanten* sind die weitesten aller *Säugetiere* mit  $2080 \mu$  in der großen und  $1440 \mu$  in der kleinen Achse des ovalen Querschnittes, der größte Durchmesser des häutigen Bogenganges ist  $528 \mu$ . Die Ampulle ist auf dem größten Querschnitt  $2,112 \mu$  weit, so daß hier wohl der größte Bogengangsapparat der *Säuger* vorliegt. Charakteristisch ist das Vorkommen von reichlichem Pigment im Sinnesepithel der Crista, was sonst nirgends beobachtet wurde, auffällig auch das schwammige Gewebe der Gehörknöchelchen. Im Incus ist schon eine Pneumatisierung durchgeführt, so daß fingerförmige, mit Tympanalschleimhaut ausgekleidete Höhlungen bis in das Knochenmark dieses Knochens bei jugendlichen *Tieren* hineinreichen.

Die *Primaten* waren zuerst der Gegenstand von Untersuchungen von TAFANI (1885), der die grüne *Meerkatze* beschrieb.

GRAY (1907) untersuchte *Cynoscephalus papio*, *Cynopithecus niger*, *Cercopithecus callithrix*, *Cercopithecus nictitans*, *Cercopithecus monas*. GRAY untersuchte *Hapale jacchus*, *Lemur mongoz*, *Nycticebus tardigradus*.

Später schilderte KOLMER (1909) eingehend das Labyrinth der *Halbaffen* (*Lemur Macaco*), *Ostaffen* (*Macacus rhesus*, *Macacus sinicus* und *cynomolgus*, eines *Westaffen* (*Cebus albifrons*) und guterhaltenes Material der *Anthropoiden* *Troglodytes*, *Simia satyrus* und *Hylobates leuciscus*, wobei sich herausstellte, daß das Labyrinth der *Lemuren*, abgesehen von größeren Dimensionen, noch dem der *Insectivoren* nähersteht, die *Affen* schon große Ähnlichkeit mit dem Menschen aufweisen, während die *Anthropoiden*, besonders was die Schnecke betrifft, durch die Vermehrung der Haarzellen in den oberen Schneckenabschnitten und die Zunahme der Zahl der Haare dieser Zellen eine höhere, dem Menschen nahekommende Differenzierung aufweisen. Der Mensch und die *Anthropoiden* unterscheiden sich von allen tieferstehenden *Säugetern* auch durch die Verdickung der in den äußeren Spiralzügen gelegenen Nervenbahnen.

Die Länge des Schneckenkanals ist bei den *Säugetieren* sehr verschieden, während die *Monotremen*, *Ornitorhynchus*, *Echidna* und *Proechidna* nur eine halbe Windung besitzen, zeigen *Igel*, *Hamster* und *Delphin* 1,5, einige *Wale* 2 Windungen, *Katze* und Mensch  $2\frac{1}{2}$ , *Rind*, *Kaninchen*  $3\frac{1}{2}$ , ebenso das *Schwein*, während das *Meerschweinchen*  $4\frac{1}{2}$ , *Coelogenys paca* und *Hydrochaerus capybara*, die südamerikanischen *Nager*, 5 Windungen aufweisen.

Was die vergleichende Anatomie des äußeren und des Mittelohres der *Wirbeltiere* betrifft, so sei auf die neueste Bearbeitung durch BRÖCK (1926) im Handbuch der Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde von DENKER-KAHLER 1926 verwiesen.

DOMBROWSKY (1907—1923 l. c.) unterscheidet vergleichend drei Typen der Paukenhöhle. Einen spiracularen, einen opercularen und einen syphonialen. Diese drei haben weiter vier Formen mit spezifischem Trommelfell. Diese entsprechen streng den drei Typen der Gehörknöchelchen der *Amphibien*, *Sauropsiden* und *Säugetiere*, mit vier schalleitenden Kettenformen. Jede Kette besitzt ein eigenes äußeres Element, ein für alle gleiches mediales und verschiedene Zwischen-

elemente. Die Zusammensetzung der Gehörknöchelchenkette, wie auch der Typus der Paukenhöhle stehen in enger Beziehung zum Aufbau des Suspensoriums. Dem komplizierten Suspensorium bei *Urodelen* und *Anuren* (Quadratum, Postquadratum, Paraquadratum, Pterygoideum und wahrscheinlich auch Symplecticum), entspricht eine einfache Gehörkette (nur Hyomandibulare oder zusammen mit dem Intercalare). Das einfache Suspensorium der *Sauropsiden* (Quadratum von Pterygoideum und Quadrato-jugale begleitet) ist mit einer komplizierten Kette verknüpft (Hyomandibulare, Symplecticum, Postquadratum, Intercalare und Ligamentum superius = Praeoperculum). Das noch mehr vereinfachte Suspensorium der *Säugetiere* (Quadrato-jugale) führt zu weiterer Zusammensetzung der Gehörkette (Stapes, Os lenticulare = Intercalare, Quadratum Articulare mit den Fortsätzen, Processus accessorius = Postquadratum, Manubrium mallei = Processus retroauricularis, Processus gracilis = Goniale und endlich das Skeletstückchen von PAAUW, welches letztere von VAN DER KLAUW (1924) dem Symplecticum der *Fische* gleichgestellt wird). Ähnliches ist auch im Aufbau der Paukenhöhle zu finden. Das komplizierte Suspensorium der *Ichthyopsiden* scheint eine gewisse ventrale Anlage, die Plica der *Amphibien* und *Fische*, zu hemmen. Die Paukenhöhle der *Anuren* besteht demnach nur aus einem Rest des Spiraculum. Die Paukenhöhle der *Amnioten*, deren Suspensorium einfacher gebaut ist, besteht außer dem Spiraculum noch aus der erwähnten ventralen Anlage. Doch finden wir bei den *Sauropsiden* eine vollständige Entwicklung ihres unteren und vorderen syphoniaalen Abschnittes, welcher in die definitive Paukenhöhle nur bei *Säugetieren* eingeht. Die Zusammensetzung des Suspensoriums hängt mit An- und Abwesenheit der Kiemen, wie auch mit dem Bau des Kieferapparates zusammen. Sie ist einfacher bei *Amnioten*, die keinen Kiemenapparat haben, doch auch hier nicht gleichförmig.

Über den äußeren Gehörgang liegen vergleichend-anatomische Betrachtungen makroskopischer Natur von BOAS (1912) vor, eine mikroskopische Durchmusterung beschränkt sich auf einzelne Angaben bei *Vögeln* und *Säugetieren* (DI COLO, FREUND, PLATE).

Von Interesse sind die zahlreichen Einzelheiten über die vergleichende Anatomie des Mittelohrs von HERMANN BEYER (Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 75, S. 242. 1908).

H. BEYER (1909) gibt bei *Syrnium aluco* an, daß die Membrana tympani secundaria eine regelmäßig facettierte Zeichnung aufweise.

Bei *Insectivoren* sei hervorgehoben, daß ich beim *Maulwurf* eine große, an der Schädelbasis gelegene, in den Gehörgang am Limbus des Trommelfells einmündende Talgdrüse beschrieb, die allen anderen bisher untersuchten *Säugetieren* fehlt.

Der Musculus tensor tympani kommt nur den *Säugetieren* zu. Einen Musculus stapedius besitzen im ausgewachsenen Zustand auch die *Krokodilinen* [er inseriert hier nur embryonal an der Columella, später nach KILLIAN (a 1890) am Trommelfellrand], und die *Vögel*, den *Monotremen* soll er fehlen, bei *Gürteltieren* sah ich beide Muskeln.

## VI. Physiologische Bemerkungen.

Die Physiologie des Labyrinths ist in den letzten Jahren ausführlich von KREIDL im Handbuch der Neurologie des Ohres von ALEXANDER-MARBURG (1921), ferner von SCHÄFER und GIESSWEIN (S. 389—543), NEUMANN und FREMEL (S. 520—542) im Handbuch von DENKER-KAHLER, Bd. 6, 1926, das äußere und Mittelohr von MANGOLD (S. 406—433), die Cochlea der *Säugetiere* und *Vögel* von HELD (1926), Hörgrenzen und Hörschwelle von GILDEMEISTER (S. 533—545), die Hörtheorien von WAETZMANN (S. 667—699), die vergleichende Physiologie des Gehörs von KREIDL (S. 754—761),

die statischen Organe von KOLMER (S. 767—790), die Funktion bei wirbellosen *Tieren* von BUDDENBROCK (S. 791), die Funktion der Vestibularapparate bei niederen *Wirbeltieren* von FISCHER (S. 797—865), von MAGNUS und DE KLEIJN (S. 1002 bis 1013) bei den *Säugetern*, von GRAHE (S. 909—984) beim Menschen, die physikalischen Vorgänge in den Vorhofsapparaten von ROHRER und MASUDA (985—1000), die Theorie der Bogengangs- und Vorhofsapparate von MAGNUS und DE KLEIJN (S. 868—901) im Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie von BETHE (1926), Bd. 11, ausführlich erörtert worden.

Eine vorzügliche Kritik der Hörtheorien gab jüngst SPECHT (1925).

Die Einzelheiten der feineren Anatomie des Labyrinthes sind ziemlich eingehend bekannt. Vielleicht ebenso genau wie in den besterforschten anderen Organen des Körpers. Die physiologische Deutung der beobachteten Einzelheiten ist im Gegensatz dazu weit weniger feststehend und es stehen sich diesbezüglich recht widersprechende Meinungen gegenüber. Während die Mehrzahl der Physiologen ein eigentliches Hörvermögen den meisten niederen *Vertebraten* und einer großen Anzahl von *Wirbellosen* abspricht, ist ein Reagieren auf Töne für einzelne nachgewiesen. Es ist bei *Bienen* beobachtet, aber noch wenig untersucht, für *Grillen* und *Heuschrecken* in möglichst exakter Weise durch die Untersuchungen von RËGEN (1909) festgestellt. *Cyclostomen* und *Haisfische* haben niemals Reaktionen auf Schall dargeboten. Unter den *Teleostiern* werden sowohl einzelne tonerzeugende Formen (angeblich 80) beobachtet, als auch wurden Reaktionen auf Töne von mehreren Beobachtern nachgewiesen, wobei allem Anschein nach mechanische Reizung nicht in Frage kam. *Amphibien*, speziell *Anuren*, die bereits eine Basilarpapille besitzen, reagieren angeblich auf einen engen Tonbereich, über das Hören der *Reptilien* wissen wir recht wenig. Neuere Untersuchungen über *Krokodile* haben in Anbetracht der relativ hohen Ausbildung ihrer Schnecke fast nichts Positives an Hörreaktionen feststellen lassen. *Vögel* scheinen im gleichen Ausmaß wie Menschen hören zu können. Bei *Säugetieren* dürfen wir, nach den nur auf wenige Gruppen beschränkten experimentellen Untersuchungen, bei vielen Formen ein dem Hören des Menschen nahekommendes Wahrnehmen und Unterscheiden von Tönen mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen (KALISCHER 1909). Eine entsprechend eingehende Untersuchung der verschiedenen *Säugetierordnungen* diesbezüglich fehlt noch vollständig, über die *Seesäugetiere* mit ihrem rückgebildeten äußeren und Mittelohr sind wir in dieser Hinsicht noch recht mangelhaft unterrichtet.

Die physiologische Deutung der anatomischen Einzelheiten im Labyrinth ist noch immer zu keinem definitiven Abschluß gekommen. Ursprünglich war man geneigt, den meisten auch wirbellosen *Tieren* Gehörfähigkeit zuzuerkennen und es ist auch heute noch vielfach umstritten, ob diese oder jene *Tiergruppe* tatsächlich auf Schall reagiert, oder ob sie dies nur auf Geräusche tut, bzw. gleichzeitig entstehende mechanische Erschütterungen durch andere Sinnesapparate als die Gehörorgane aufgenommen werden, und durch das Auftreten reflektorischer Erscheinungen als vom *Tier* empfunden sich nachweisen lassen. Speziell wird noch immer darüber gestritten, ob den *Fischen* ein Hörvermögen zukommt oder nicht, doch dürfte dies gerade in der letzten Zeit (FRISCH 1924, BIGELOW l. c., MANNING 1924) im positiven Sinne entschieden sein.

Aus dem Bau der Endapparate des Labyrinths wird erschlossen, daß verschiedene Formen der Bewegung den physiologischen Reiz für die Nervenendstellen darstellen: Massenbewegung, Molekularbewegung, Strömung, Schwingung, Drehung, Stoß, Druck. Es wird im allgemeinen angenommen, daß auf das CORTISCHE Organ ausschließlich Schwingungen einwirken können. Daß solche auch die Maculae und Cristae erregen können, wird von einzelnen Autoren behauptet, von der Mehrzahl aber bestritten.



Es ist noch strittig, inwieweit die durch die geringe Beweglichkeit gegenüber den *Tieren* ausgezeichnete Ohrmuschel des Menschen eine akustische Bedeutung noch hat oder nur eine Schutzfunktion. Vgl. K. L. SCHÄFER und GIESSWEIN (l. c.), MANGOLD (l. c.) sowie KISCH im Handbuch der Neurologie des Ohres von ALEXANDER-MARBURG (l. c.).

Auch der äußere Gehörgang wird hauptsächlich als Schutzapparat von den Physiologen angesehen.

Auch über die Funktion des Trommelfelles herrscht, wenn man die Ansichten der verschiedenen Untersucher vergleicht, noch durchaus keine Einigkeit, indem die einen in ihm eine Einrichtung zum Auffangen, Modifizieren und Weiterleiten der Schallschwingungen sehen, andere bloß einen Schutzmechanismus des Mittelohrs und seines Inhaltes.

Als Funktion der Mittelohrknochenkette wird angenommen, daß sie bestimmt ist, die Schwingungen des Trommelfells in entsprechend abgestufter Weise auf die Stapesplatte zu übertragen, und durch diese mechanische Erschütterungen der Perilymphe und Endolymphe zuzuführen. Dabei nehmen die verschiedenen Autoren einen größeren oder nur sehr geringen Grad von Beweglichkeit zwischen den Gehörknöchelchen an und man hat versucht, die Eigenheiten der bald als gelenkige Verbindung, bald als Symphyse gedeuteten Gelenke bei diesem Übertragungsmodus zur Erklärung zu verwenden. (Vgl. SPECHT, l. c.)

Die Funktion der Tube wird damit erklärt, daß sie eine Ventilation der Trommelhöhle und einen Druckausgleich von deren Luft mit der der Außenwelt ermöglicht. Tatsächlich leidet schon bei kurzem Tubenverschluß durch Einziehung des Trommelfelles das Gehörvermögen, bei längerem kann es dadurch hochgradig geschädigt werden.

Auch Sekrete der Paukenhöhle können unter Umständen mit Hilfe der Flimmerbewegung in geringem Maße aus dem Mittelohr entfernt werden, was aber nur unvollkommen möglich ist, da die relativ hohe Ausmündung der Tube in die Trommelhöhle hierfür nicht günstig gelegen ist.

Im Mittelohr kann der Schall längs der Gehörknöchelchen durch Vermittlung der Luft und auch durch die Leitung der umgebenden Knochen dem Labyrinth zugeführt werden. Ob ein Hören ganz ohne Gehörknöchelchen möglich ist, wird noch bestritten, da die Fälle, wo der Stapes ganz entfernt wurde, ohne Schädigung des Labyrinthes äußerst selten sind, doch ist gelegentlich beim Menschen auch ohne Stapes Hören beobachtet worden.

Das Trommelfell kann ziemlich stark nach innen und nach außen ausweichen, ist also bis zu einem gewissen Grad beweglich, besitzt aber infolge geringen Gehalts an elastischen Fasern fast gar keine Elastizität, so daß es bei plötzlichen starken Beanspruchungen leicht reißt.

Während HENSEN (1902) und LUCAE (1909) die Binnenmuskeln des Ohres im Sinne einer Akkomodation des Trommelfells wirkend erklärten und OSTMANN (1899) den Stapedius als Lauschmuskel des Ohres bezeichnete, wurde von KATO (1913) dies in Abrede gestellt; letzterer zeigte, daß das Labyrinth durch intensive Schalleinwirkungen früher geschädigt wird, wenn diese Muskeln außer Funktion gesetzt werden, welche bei schwachen akustischen Reizen, zuerst der Stapedius, bei stärkeren Reizen auch der Tensor tympani, die Gehörknöchelchen anspannen und dadurch das Labyrinth vor zu starker Beanspruchung schützen.

Der Musculus tensor tympani soll durch seine Kontraktion die Stellung des Trommelfells und seine Beeinflussbarkeit durch Lufterschütterungen beeinflussen. Beim Lauschen soll er in Aktion treten, seine willkürliche Innervation ist nur manchen Menschen möglich, und macht sich durch ein endotisch wahrnehmbares Knacken bemerkbar.

Der *Musculus stapedius* soll ebenfalls die Spannung der ganzen Gehörknöchelchenkette beeinflussen bzw. ein zu starkes Eindringen der Stapesplatte in den Vorhof verhindern.

Die Funktion der Binnenmuskeln des Ohres soll nur reflektorisch im allgemeinen erfolgen und fällt erst bei einer bestimmten Tiefe der Narkose vollkommen weg. Nach ihrem Wegfall tritt durch mäßig starke Lufterschütterungen eine so schwere Schädigung des Labyrinths ein, daß die *Tiere* praktisch taub werden, so daß es berechtigt ist, in diesen Muskeln eine Art von Schutzmechanismus gegen allzu starke Beanspruchung des Labyrinths zu sehen (PEDRAZINI 1924).

Der *Musculus tympani* der *Vögel* reagiert nach WADA (c 1924) im Gegensatz zu den Binnenmuskeln der *Säuger* bei Schalleinwirkung nicht mit Verkürzung, sondern hat die Aufgabe, nach Art eines Tonusmuskels einen bestimmten Spannungszustand des Trommelfells zu erhalten. Bei *Amphibien*, *Reptilien*, *Vögeln* und *Säugetern* zeigt das Trommelfell deutliche Mitschwingungserscheinungen auf verschiedene Töne. Die Paukenhöhlen stehen bei den *Vögeln* miteinander in Kommunikation, so daß Bewegungen des Trommelfells einer Seite auf das der anderen Seite übertragen werden. Abtragung des *Musculus tympani* erhöht die Expansionsfähigkeit des Trommelfells.

Nach PEREKALIN (1924) verbessert der *Musculus stapedius* das Hörvermögen beim Menschen, da bei Ausfall seiner Funktion das Hörvermögen, speziell gegenüber der Perception von Geräuschen und komplizierten Tönen, abnimmt.

Wenn DAHNS (Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 56, S. 23) behauptet, daß für das Hören beide Binnenmuskeln unbedingt nötig wären, so muß dem entgegengehalten werden, daß bei den *Xenarthra* bald der *Stapedius* bald der *Tensor tympani* fehlen kann.

GOLTZ und EWALD (1892) haben zuerst die Bedeutung des Labyrinths als Gleichgewichtsorgan bewiesen, dieser setzt sich aus dem Otolithenapparat und den Bogengängen zusammen. Beide gemeinsam unterrichten das Centrum über die Bewegungen und Lage des Kopfes und dessen Lage zur Schwerkraft und zum übrigen Körper. Es gehen vom Labyrinth nach EWALD (1892) Einflüsse aus, die den Tonus der Muskelgruppen beeinflussen. EWALD hat daher von einem Tonuslabyrinth gesprochen.

Nach MAGNUS und DE KLEIJN (1925) vermittelt das Labyrinth Reflexe, sogenannte Lagereflexe, indem je nach der Stellung des Kopfes die Gliederstellung geändert wird. Es gibt diesbezüglich die vom Labyrinth nur bei Bewegung ausgelösten Bewegungsreflexe, Drehreaktionen und Nachreaktionen, Reflexe auf den Hals nebst Nystagmus, Reflexe auf die Augen nebst Nystagmus, ferner Reaktionen auf Progressivbewegungen. Ferner Lagereflexe, tonische, dauernde Reflexe, abhängig von der Stellung des Kopfes im Raum und zwar auf die Körpermuskeln, auf die Extremitäten, auf Hals und Rumpf, ferner Labyrinthstellreflexe auf den Kopf, auf die Augenmuskeln, wodurch kompensatorische Augenstellungen entstehen. Nach diesen Autoren werden Bewegungsreflexe, auch die auf Progressivbewegung, durch den Bogengangapparat ausgelöst, die Lagereflexe durch den Otolithenapparat, und zwar die tonischen Reflexe auf die Körpermuskeln vom Utriculus, die Labyrinthstellreflexe und die kompensatorischen Augenstellungen vorwiegend vom Sacculus.

Nach MAGNUS vermittelt der Apparat der Bogengänge Reflexe bei Drehbewegungen a) auf den Kopf, b) auf die Augen, c) auf die Gliedmaßen, d) auf den Stamm, ferner auch solche bei geradliniger Vorwärtsbewegung.

Der Otolithenapparat vermittelt je nach der Kopfstellung 1. tonische

Labyrinthreflexe auf die Körpermuskulatur, und zwar vom Utriculus a) auf die Gliedmaßen, b) auf die Nacken- und Stammesmuskulatur.

2. Labyrinthrichtungsreflexe, a) asymmetrische vom Sacculus aus, b) symmetrische vom Utriculus aus.

3. Kompensatorische Augenstellungsbewegungen a) in vertikaler Ebene vom Sacculus aus, b) rotatorische, deren Ausgangspunkt noch fraglich.

*Fischlarven* reagieren erst auf den galvanischen Strom, wenn die Otolithen entwickelt sind (BREUER 1905, SCHEMINZKY 1925).

Das Labyrinth übt auf dem Wege des Centralnervensystems Einflüsse nach EWALD auf sämtliche Muskeln des Körpers aus, nicht nur auf die quergestreiften, sondern möglicherweise auch auf die glatten Muskeln, in verschiedenem Maß auf die Augenmuskeln, die Hals- und Nackenmuskeln, den Rumpf und die Extremitäten. Wie besonders in ihren eingehenden Untersuchungen MAGNUS und DE KLEIJN, QUIX (c, d, e, l. c.) und viele andere nachgewiesen haben. Diese Reflexe werden teilweise von den Cristae der Ampullen, teilweise von den Maculae ausgelöst, die von den Maculae ausgelösten Reflexe durch die Lageänderungen, die von den Cristae ausgelösten durch Winkelbeschleunigungen, vielleicht beide bis zu einem gewissen Grad auch durch geradlinige Beschleunigungen.

Es wird durch diese Beeinflussung vom Labyrinth aus sowohl der Tonus des Muskels, als die Kontraktionsfähigkeit und damit auch die Kraft des Muskels bis zu einem gewissen Grade beeinflußt, was wieder die Körperstellung, die Haltung der einzelnen Körperanteile und die Lagerung des Körpers zur Schwerkraft beeinflußt. Es wird daher das Labyrinth als statisches Organ oder als dynamisches oder auch als statisch-dynamisches Organ bezeichnet.

Nach MAGNUS und DE KLEIJN (l. c.) sind die Sinnesendstellen des Vorhofes (Maculae und Cristae) der Sitz dauernder tonischer Erregungen die symmetrisch dem Centralnervensystem zufließen und sich normalerweise gegenseitig kompensieren. Diese Erregung kann gesteigert oder vermindert werden a) in den Ampullen durch Strömung der Endolymphe, b) an den Maculae durch Druck (Verminderung) oder Zug (Steigerung) der spezifisch schwereren Otolithenmembran.

HELD (b 1908) hat auseinandergesetzt, daß jede einen embryonalen Hohlraum begrenzende Zelle auf ihrer Deckplatte einen Centalkörper oder Diplosom zeigt, aus dem eine besonders mit seiner Modifikation der Hämatoxylinfärbung nachweisbare feine Geißel entspringt, gelegentlich kann man auch einen in die Zelle sich fortsetzenden Innenfaden unterscheiden. Seine Angabe, daß solche Geißeln, unabhängig von den Büscheln der Sinneshaare vom Diplosom der Haarzellen, den verschiedenen Endstellen des Labyrinths entspringen und zumeist dem Bündel der Haare anliegen, konnte ich vollinhaltlich wenigstens am Material der *Katze* bestätigen. Für den erwachsenen Menschen ist mir das kaum zu bezweifelnde Vorhandensein dieser Strukturen nicht zu beweisen gelungen.

HELD (1902) hat die Hypothese ausgesprochen, daß diese Geißeln möglicherweise dauernd schlagen, somit einen Reiz auf die Hörhaare ausüben, der die Ursache des während des ganzen Lebens andauernden Labyrinthtonus sein könnte, innerhalb der Kanäle der Cupulae scheint dafür allerdings wenig Platz zu sein.

Die Funktion der Vorhofsendstellen wird von den einzelnen Autoren verschieden gedeutet. Im allgemeinen ist man sich derzeit darüber einig, daß die Maculae mit ihren otolithenträgenden Deckmembranen durch die Schwerkraft erregt werden. Eine Zunahme des Druckes durch eine bei Bewegungen sich addierende Kraftkomponente, oder eine Abnahme des Zuges durch eine solche Kraft wirkt auf die spezifisch schwereren Otolithen, die ihren Druck auf die Otolithenmembran und durch deren Vermittlung in irgendeiner Weise auf die Sinneshaare der Zellen übertragen, wodurch schließlich die Erregung der letzteren und der mit ihnen in

Verbindung stehenden Nerven bewirkt wird. Nicht vollkommen entschieden ist die Streitfrage, was eigentlich als adäquater Reiz für die Maculae angesehen werden soll, ob Druck oder Zug das auslösende Moment der Erregung darstellt. Die Forschungen von MAGNUS und DE KLEIJN haben gegenüber den Einwänden von QUIX (1918—1924) es im hohen Grade wahrscheinlich gemacht, daß wenigstens an der Macula utriculi der Zug der Otolithenmembran jenen Grad von Erregung liefert, der nach den daraus resultierenden Reflexen als der heftigste angesehen werden darf, während für die Macula sacculi, an der in der Ruhelage des Kopfes der Otolith hängt, eher Druck als auslösendes Moment in Betracht kommt. WITTMACK (f 1909) zeigte zuerst, was auch MAGNUS (l. c.) und andere Untersucher bestätigten, daß durch Centrifugieren die Otolithenmembranen beim *Meerschweinchen* abgeschleudert werden können und danach ausfallende Reflexe auf den Wegfall der Otolithenfunktion bezogen werden dürfen, die übrigbleibenden Labyrinthreaktionen, soweit sie nicht akustischer Natur sind, auf die Endstellen der Cristae bezogen werden müssen.

Man kann demnach in den Maculae ein Sinnesorgan für die Lage des Kopfes im Raume mit großer Wahrscheinlichkeit sehen, während man für den Rest der statischen Apparate, die Cristae mit ihren Cupulae, ein Organ zur Wahrnehmung der Winkelbeschleunigung, also der Lageänderungen des Kopfes und des Körpers erblickt.

Die Cristae der Ampullen werden nach der am meisten gültigen Annahme, die heute im wesentlichen noch die von MACH (1875), BREUER (1873) und CRUMBROWN (1874) aufgestellten Ansichten verfißt, durch Strömungen der Endolymphe erregt, indem dieselbe bei Winkelbeschleunigungen, die der Kopf erfährt, infolge der Trägheit gegenüber der Wand der Bogengänge zurückbleibt und die dadurch entstehende Strömung sich bis ins Innere der Ampullen fortsetzt, wo sie auf die Cupula einzuwirken Gelegenheit hat. Daß tatsächlich die von vielen Seiten bezweifelte Strömung stattfindet, ist von ROSSI (1922) sowie von MAIER und LION (1923) nachgewiesen worden, und auch die Erregung des Labyrinths durch Erwärmen des Mittelohrs, die zu der Erscheinung des sogenannten kalorischen Nystagmus (BARANY, Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. 1906—1909) führt, wird als Ausdruck von durch das Temperaturgefälle hervorgerufenen Flüssigkeitsströmungen gewertet. MAGNUS (1925) hält es für möglich, daß bis zu einem gewissen Grade auch durch geradlinige Progressivbewegungen die Endstellen in den Ampullen gereizt werden können, welche Ansicht auch von FLEISCH (1922) vertreten wurde.

BREUERS (l. c.) ursprüngliche Anschauung, daß durch die Trägheit ein längeres Strömen der Endolymphe im Bogengang hervorgerufen und dadurch die Cupula verbogen würde, und erst durch elastische Kräfte langsam wieder in ihre Ruhelage zurückkehre, und durch diese Vorgänge die Erscheinungen des Nachschwindels nach Drehungen sich erklären lasse, hat jetzt wohl kaum mehr direkte Vertreter und dürften die Erscheinungen des Nachschwindels mehr auf centrale Summationsvorgänge zu beziehen sein. TULLIO (1924) hat durch Experimente die Ansicht zu stützen versucht, daß sowohl die Säckchen als die Bogengänge auch durch Schallschwingungen erregt werden könnten und die Vermutung ausgesprochen, daß die Bogengänge zur Lokalisation der Schallrichtung dabei beitragen könnten, eine Ansicht, die übrigens bis auf AUTHENRIETH zurückgeht.

Eine andere Gruppe von Untersuchern will jede Beteiligung des Vestibularapparates bei Gehörowahrnehmungen und Gehörlokalisierung vollkommen ausschließen, da in manchen Experimenten bei vollständiger Zerstörung der Papilla basilaris eine Hörfunktion nicht wahrgenommen wurde. In einigen Versuchen, die übrigens bisher von keiner Seite voll bestätigt worden sind, glaubte EWALD

(1892), der sich auch für die Schallwahrnehmung mittels des Vestibularapparates einsetzte, annehmen zu müssen, daß *Tauben* selbst dann noch auf starke Töne und Geräusche reagieren, wenn das Labyrinth entfernt und nur noch der Stamm des Nervus octavus erhalten geblieben ist.

BIEHL (1921) hat alle Einwirkungen im Vestibularapparat auf Grund von angreifenden Druckkräften zu erklären versucht, was von SCHILLING (1922) besonders im Hinblick auf die Berechnungen des Physikers GAEDE (1922) zu widerlegen gesucht wurde, aus welchen hervorgeht, daß die Lage der Cupula unter anderem im Innern der erweiterten Ampulle als ein Schutzmechanismus zur Vermeidung allzugroßer Beanspruchung angesehen werden darf, ferner sich auch ergibt, daß für die Flüssigkeitsbewegung im Bogengang es gleichgültig ist, ob derselbe um seinen Krümmungsmittelpunkt oder exzentrisch gedreht wird.

Speziell wies DE BURELET (1916) nach, daß sich für jede Macula eine Stellung des *Tieres* finden läßt, bei welcher gerade diese Membran beim Schleudern (von *Meerschweinchen* in großen industriellen Zentrifugen) mit Sicherheit abgeschleudert wird. Es zeigt sich dann, daß ein so behandeltes *Tier* die bei Reizung der betreffenden Macula entsprechenden Reflexe, auch Kopfstellung, Rumpf- und Augenbewegungen, nicht mehr aufweist, wohl aber noch gewisse Einwirkungen vom Labyrinth bei ihm nachweisbar sind, welche schrittweise erst wegfallen, wenn man es (vorläufig gelang es nur beim *Meerschweinchen*) durch Injektion von Kokain ins Mittelohr stufenweise ausschaltet (MAGNUS). MAGNUS folgert daraus, daß die Endstellen tonische Reize dem Centralnervensystem zuführen, die durch die Wirkungen der Membranen bloß verstärkt oder abgeschwächt werden.

Steht die Fläche der Macula zur Drehungsachse parallel, wird die Deckmembran an die Macula gedrückt und es erfolgt kein Abschleudern. Steht sie dagegen senkrecht auf die Drehungsachse der Zentrifuge, wird sie abgeschleudert, bei bestimmten Zwischenstellungen können Sacculus und Utriculus die Membranen verlieren.

MC NALLY und TAIT (1925) gelang es, einzelne Ampullen isoliert zu zerstören und durch systematische Untersuchung das Verhalten des *Frosches* gegenüber der Schwerkraft und der Zentrifugalkraft, geradliniger Beschleunigung und Winkelbeschleunigung in verschiedener Richtung und die dabei auftretenden Störungen zu beobachten. Die Bogengänge sind nicht bei der statischen Reaktion gegenüber der Schwerkraft beteiligt, auch nicht gegenüber der Zentrifugalkraft. Ihr Fehlen führt keine Zwangsbewegungen oder Zwangsstellungen herbei. Sie antworten nur auf Beschleunigung, und die Reaktionen auf ihre Reizung sind kompensatorische Bewegungen, deren Dauer ungefähr der als Reiz wirkenden Beschleunigung gleichkommt. Es scheint, daß die horizontalen Bogengänge nur auf Winkelbeschleunigung antworten, der Kanal einer bestimmten Seite wird nur erregt, wenn die Richtung der Beschleunigung derart ist, daß der enge Teil des Kanales vorausgeht und daß die Ampulle nachfolgt. Dagegen erfolgt keine Beeinflussung, wenn die beschleunigende Kraft das Ampullarende nach vorwärts bringt. Jeder vertikale Kanal scheint auf Winkelbeschleunigung in seiner eigenen Ebene entweder in positiver oder negativer Richtung zu reagieren. Aber es scheint jene Richtung der Beschleunigung, welche das ampullare Ende nach vorwärts bewegt, der wirksamste Reiz zu sein. Eine wirksame Erregung eines horizontalen Kanals wirkt auf die Muskulatur beider Seiten erregend. Jeder Vertikalkanal dagegen ist hauptsächlich in Beziehung zur gleichseitigen Muskulatur. Die geometrische Stellung der vier vertikalen Kanäle steht in Beziehung zu den vier Vierteln des Körpers mit den dazugehörigen Gliedmaßen, so daß beispielsweise der linke vordere Vertikalkanal mit Bewegungen des linken Armes, der linke hintere Kanal mit Bewegungen des linken Beines in Beziehung steht. Die hauptsächlichste Beeinflussung eines vertikalen Kanals besteht im Ausstrecken der Gliedmaße seines Körperteils, um der Wirkung der Schwerkraft entgegenzuarbeiten und gleichzeitig gegen das Gleichgewichtszentrum des Körpers horizontal zu drücken. So bilden die vier Vertikalkanäle eine funktionelle Gruppe, die sich von den horizontalen unterscheidet, deren Einfluß sich nicht auf das Drehmoment, das durch die Schwerkraft erzeugt wird, bezieht. *Frosche* mit Verletzungen der Vertikalkanäle zeigen, wenn sie geradlinigen Beschleuni-

gungen durch Bewegungen ihrer Unterlage unterworfen sind, abnorme Reaktionen, die mit solchen übereinstimmen, wenn die *Tiere* so gehalten werden, daß sie in einer Richtung zu fallen neigen, die entgegengesetzt ist der besonderen geradlinigen Beschleunigung, welche die ungewöhnliche Reaktion hervorruft, wahrscheinlich, weil ihnen die Füße unter dem Leib weggezogen werden und dabei das Labyrinth einer Winkelbeschleunigung ausgesetzt ist. Die richtige Funktion der Bogengänge setzt eine Horizontalorientierung des Kopfes durch den wichtigen Otolithenapparat voraus. Die Reaktion auf ampullare Reizung ist durch die große Geschwindigkeit gegenüber der statischen Reaktion auf Reizung der Otolithenapparate ausgezeichnet. Nur die Bogengänge können durch Beschleunigung gereizt werden. Beim *Frosch* sind die Utriculi der Hauptlabyrinthapparat für das statische Gleichgewicht. Ein *Frosch* mit einseitiger Utriculusverletzung nimmt eine dauernde Zwangshaltung ein und kann Zwangsbewegungen zeigen. Beim Sprung macht er Spiral- oder Schraubenbewegungen. Seine Reaktion auf die Schwerkraft ist in charakteristischer Weise verändert. Ein *Frosch* mit Verletzung beider Utriculi antwortet auf den Schwerkraftreiz überhaupt nicht. Die Zwangshaltung und die Bewegungen, die Spiralsprünge des *Frosches* und die Rollbewegungen um die Körperlängsachse nach einseitiger Utriculusverletzung wurden analysiert, und es wurde gezeigt, daß sie darauf beruhen, daß, je nachdem das *Tier* gegen die Horizontalebene proniert oder supiniert ist, „sein Untergrund anscheinend unter ihm gegen die gesunde Seite weggezogen wird“. Der Sacculusotolith liegt beim *Frosch* auf einer die Macula tragenden Membran, welche wie ein Fach in den Sacculusraum hineinragt und von Spanndraht und pfeilerartigen Strukturen festgehalten wird. Nach der Durchschneidung des Nerven der einen oder beider Maculae zeigt sich keine Störung der Haltung oder Beziehung zu den Reaktionen auf Beschleunigung. Was immer die Funktion der Macula sacculi sein mag, sie steht nicht mit dem Gleichgewicht beim *Frosche* in Beziehung.

MC NALLY (1926) versuchte nach Orientierung an Serienschritten den Saccus endolymphaticus beim *Kaninchen*, welcher etwa 2 mm hinter und oberhalb der Öffnung des Felsenbeins für den Flocculus gelegen ist, operativ zu prüfen. Wird mit einem 4 mm breiten Trepan über dem Wurm des Kleinhirns eine Öffnung gemacht, so kann man die Region des Saccus in der Dura mater dadurch erkennen, daß sie durch ihre graue Farbe mit der dunkel gefärbten Region des Lateralsinus kontrastiert. Man kann nach Eröffnung des Sackes in den Ductus endolymphaticus eine Borste einführen, deren Ende man nach Entfernung der Bulla im Vorhof erkennen kann. Es zeigte sich, daß bei geeigneter Lagerung des *Tieres* das Kleinhirn genügend sich verlagert, um auch beim lebenden *Tiere* in Äthernarkose und vorübergehender Abklemmung beider Carotiden die Saccusregion zugänglich zu machen. Wird der Saccus incidiert, kauterisiert oder auf einer Seite einem Druck ausgesetzt, erscheint das *Tier* einem unvoreingenommenen Beobachter vollkommen normal. — Es zeigt sich keine ausgesprochene Gleichgewichtsstörung, dagegen nach der Eröffnung des Saccus endolymphaticus eine gleichzeitige Verminderung des Tonus der Gliedmaßen. Anwendung von dauerndem Druck auf die Saccusarea erzeugt aber nicht eine gleichzeitige Erhöhung des Gliedmaßen-tonus, wie man erwarten würde. Diese Symptome traten immer erst nach einigen Stunden auf, im Gegensatz zu dem Tonusabfall, der bei der Verletzung der Membrana tympani secundaria am runden Fenster sogleich beobachtet wird. Das einzige andere Labyrinth-symptom ist eine leichte Deviation der Augen gegen die operierte Seite hin. Dieses Symptom ist nicht ganz konstant und nur vorübergehend. MC NALLY nimmt an, daß die Verzögerung der Wirkung auf den Tonus dadurch zu erklären ist, daß die langsam aus der Öffnung des Saccus aussickernde Endolymph einen Teil des Labyrinths beeinflusst, welcher bei der Punktion des runden Fensters viel unmittelbarer beeinflusst wird. Der Saccus endolymphaticus scheint nach diesen Experimenten nicht der Sitz eines Receptors für den Tonus der homolateralen Glieder zu sein. Eine geringe Drucksteigerung im Saccus ruft keinen sicheren erkennbaren Effekt auf das Labyrinth hervor, die Labyrinthreflexe, mit Ausnahme des erwähnten Extremitätentonus, werden auch nach totaler Entfernung des Saccus mittels Kauterisation nicht verändert.

Der Labyrinth-schwindel, sei er nun durch Drehungen hervorgerufen oder durch galvanische Durchströmung, dürfte, wie ABELS (1917) ausführte, als eine centrale Summationserscheinung aufzufassen sein. Es liegt kein Anlaß vor, die Summationsvorgänge an die Organe der Peripherie zu verlegen, wie es BREUER ursprünglich annahm.

Aus Untersuchungen von DEMETRIADES und SPIEGEL (1923) ergab sich, daß die Vasokonstriktoren der Arteria auditiva interna zum Teil wenigstens aus dem Halssympathicus stammen. Durch ihre Reizung kann eine Gefäßveränderung erzielt werden, die auf das Labyrinth in dem Sinne einwirkt, daß eine Ver-

längerung der Latenzzeit des Nystagmus bei kalorischer Reizung, in geringerem Maße auch der Dauer des Nystagmus, erfolgt. In neuerer Zeit werden die Vasomotoren zur Erklärung mancher Vorgänge im Ohr herangezogen.

Die sympathische Innervation der Haut des äußeren Ohres tritt bei der Reizung sehr deutlich durch Erröten und Erblässen des Ohres beim Menschen und *Kaninchen* in Erscheinung und entspricht der Gefäßinnervation der benachbarten Kopfhautpartien.

Im allgemeinen wird angenommen, daß eigentliches Hörvermögen nur denjenigen *Wirbeltieren* zukommt, welche eine Papilla basilaris besitzen und daß dieses um so ausgeprägter sei, je besser diese Papille entwickelt ist und je deutlicher ihre Lagerung auf einen verdünnten Bezirk der Wand des Ductus cochlearis der Membrana basilaris gelagert ist. Die Erkenntnis, daß *Vögel*, wie die *Papa-geien*, die *Stare*, die tropische *Atzel* und manche der europäischen *Singvögel*, Geräusche, musikalische Töne und Tonfolgen, ja sogar Sprachlaute des Menschen in einer uns durchaus erkennbaren Weise wiedergeben, trotzdem sie nur über vollkommen anders geartete Sprachwerkzeuge verfügen, muß uns darüber aufklären, daß auch mit wesentlich anders gebauten und in gewisser Hinsicht primitiveren Sinnesorganen (Cochlea der *Vögel*, DENKER l. c.) eine dem des Menschen weitgehend analoge Hörfunktion verbunden sein kann. Es geht daraus hervor, daß wir auch am Gehörorgan des Menschen und der *Säuger* als wichtigste Elemente des Hörapparates diejenigen auffassen müssen, welche sich bei den *Säugetern* und *Vögeln* in ähnlicher Weise ausgebildet und mit den Enden des Nervus cochlearis in Verbindung stehend erweisen, die Haarzellen. Weiters, daß man besondere Aufmerksamkeit auch den bei allen hörenden *Tieren* entwickelten Basilarisfasern und der Membrana tectoria widmen muß. Allerdings ist letztere bei *Nichtsäugetern* und *Säugetern* schon außerordentlich verschieden entwickelt.

Eine ganze Anzahl von Theorien versuchen das Zustandekommen der Klanganalyse durch die Gebilde der Schnecke zu erklären, seitdem COTUGNO die Ähnlichkeit der von ihm allein nur gekannten Fasern der Basilarmembran mit einer Harfe oder einem Clavichord erkannte (vgl. KREIDL, POLITZER l. c.).

Nach HENSEN (1863—1870) nimmt die Breite der Basilarmembran und die Länge der Gehörseite an der Basis der Schnecke zur Kuppe um das Zwölfwache zu, es sollen somit die an der Basis gelegenen auf hohe Töne, die an der Spitze gelegenen längeren auf die tiefsten Töne ansprechen; es wird beobachtet, daß *Tiere* mit kurzen Basilarisfasern und kleinen Schnecken, wie etwa die *Fledermäuse*, anscheinend nur auf relativ hohe Töne reagieren, andererseits selbst Töne produzieren, die an der Grenze des für den Menschen mit vorwiegend längeren Basilarisfasern Hörbaren entstehen.

Die genaue Analyse der Fortpflanzungsverhältnisse des Schalles innerhalb der Cochlea und die genauere Kenntnis der Längenverhältnisse der Basilarisfaser führten zur Resonatorenhypothese von HELMHOLTZ (l. c.), der in den von der Basis der Schnecke bis zum distalen Ende des CORTISCHEN Organs am Hamulus an Länge zunehmenden Basilarisfasern zum Mitschwingen geeignete abgestufte Resonatoren sah und die Ansicht aussprach, daß auf Grund der durch die Scala tympani vom Stapes aus zugeführten Schallwellen, einzelne Basilarisfasern oder Gruppen von solchen beim Ertönen eines bestimmten Tones mitschwingen, und dadurch die Haarzellengebilde des CORTISCHEN Organes, die auf ihnen stehen, bewegen, und schließlich die mit diesen verbundenen Nervenenden erregen. Die ganze Folgezeit stand unter dem Eindrucke dieser Hypothese und zahlreiche Untersucher bemühten sich, deren Zutreffen oder deren Unhaltbarkeit nachzuweisen. Auf Grund der zahlreichen Einwände, die gegen ein isoliertes Schwingen von Basilarisfasern und einzelnen Teilen des CORTISCHEN Organes erhoben wurden,

stellte dann EWALD (1899, 1903) seine Klangbildhypothese auf, wobei er annahm, daß bei jeder Tonwahrnehmung die gesamte Basilarmembran in bestimmte stehende Schwingungen gerate, und somit an der Klanganalyse dieser Schallbilder, die EWALD an einem sinnreich konstruierten Apparat, der Camera acustica, zu demonstrieren suchte, vom ganzen CORTISCHEN Organ gleichzeitig analysiert wurde.

Eine weitere Theorie ist die von den Amerikanern allerdings nur wenig in Einzelheiten ausgebaute sogenannte Telephontheorie des CORTISCHEN Organs.

Nach ALEXANDER (r 1922), dessen Befund ich diesbezüglich bestätigen kann, ist ein physiologisch funktionierendes CORTISCHES Organ des Schneckenkanals nur so weit zu finden, als die Membrana basilaris frei über der Scala tympani ausgespannt ist. Mit der Unterschiebung des soliden Bindegewebslagers im Bereich des Vorhofblindsackes schwinden die Haarzellen des CORTISCHEN Organs und es bleiben nur indifferente Zellen übrig.

M. MEYER (1898) und E. TER KUILE (1906) nehmen an, daß die Grundmembran sich ähnlich verhalte wie das Trommelfell und wie diese rein passiv dem Druck der Steigbügelplatte und der Peri- und Endolymphe nachgibt. Bei positiven Bewegungen des Steigbügels würde das ganze CORTISCHE Organ von der Schneckenbasis bis zur Schneckenspitze hin allmählich nach der Seite der Scala tympani zu vorgebuchtet. Bei wenig intensiven äußeren Einwirkungen erstreckt sich diese Ausbuchtung nur auf die an der Basis der Schnecke gelegenen Membranpartien, bei stärkeren Schwingungen weiter, bei den stärksten bis zur Schneckenspitze. Die empfundene Tonhöhe wäre abhängig von der Frequenz mit der eine Zelle erschüttert wird, die empfundene Intensität von der Anzahl der von diesem Reiz getroffenen Zellen. TER KUILE (1906) nimmt ebenfalls eine Ausbuchtung der Basilarmembran und zwar nur der Zona pectinata an, und meint daß die Ausdehnung dieser Ausbuchtung gegen die Schneckenspitze hin die Tonhöhe bedinge. Ein tiefer Ton hätte eine große physiologische Intensität, weil viele Haarzellen durch ihn gereizt würden, ein hoher würde durch relativ häufigere Erregung einer kleinen Anzahl von Haarzellen empfunden. Werden zwei Töne zugleich gehört, würde die Gesamtausbuchtung der Basilarmembran einen anderen Charakter haben, als wenn nur ein Ton erklingt. Auch für TER KUILE beruht das Hören auf einer Umwandlung der Molekularbewegung der Luft in hydraulische Massenbewegung des Labyrinthwassers und des CORTISCHEN Apparats (zitiert nach CLASING 1920). TER KUILE nimmt an, daß die Haare der Sinneszellen fest in der Deckmembran verankert seien, die Endplatten der Haarzellen mit der Membrana reticularis ein einziges Ganzes bilden und demnach, wenn die Zona pectinata vorgebuchtet wird, so wird infolge der Elastizität der verschiedenen Teile der ganze Apparat um den Fußpunkt des inneren Pfeilers nach außen gezogen. Bei dieser Art der Bewegung nimmt die Membrana reticularis eine andere Stellung zu der um eine andere Achse bewegten Deckmembran an. Durch das so verursachte Gleiten soll eine Reizung der Hörhaare erfolgen (ZIMMERMANN).

Nach MACH (l. c.) müssen vier bis fünf Schwingungen zum Ohr gelangen, bis ein Ton wahrgenommen wird, doch können zwei Töne, die nur 0,03 Sekunden nacheinander abgegeben werden, voneinander unterschieden werden.

HENSEN (l. c.) hat in der menschlichen Basilarmembran 20000 Basilarfasern gezählt. Diese Zahl wurde von den Anhängern der HELMHOLTZschen Theorie als ausreichend angesehen, um alle für den Menschen unterscheidbaren Schwingungszahldifferenzen zu analysieren. Heute ist man sich wohl darüber klar, daß eine einzelne Basilarfaser bei der außerordentlich engen Verknüpfung durch Zwischensubstanzen mit ihren Nachbarfasern nicht ein isoliert schwingungsfähiges Gebilde im ursprünglichen Sinn der HELMHOLTZschen Annahme darstellen kann.



Die neueren Untersucher haben sich hauptsächlich mit der Frage beschäftigt, inwieweit die Membrana basilaris durch ihre Struktur und ihre physikalischen Eigenschaften befähigt sei, als schwingende Membran im Sinne der HELMHOLTZschen Hypothese zu funktionieren. Dabei wurden verschiedene Befunde erhoben, die gegen diese Annahme sprechen. SHAMBOUGH (1906), der besonders Material vom *Schwein* untersuchte, fand, daß speziell nahe der Schneckenbasis gelegene Partien das CORTISCHE Organ gar nicht auf einem schwingungsfähigen Gewebe aufsitzt und daß hier eine eigentliche Membran nicht zur Entwicklung kommt, indem die Lamina spiralis membranacea meist verknöchert. Er hat sich damit gegen ihre Rolle als Schwingungsmembran ausgesprochen und diese der Tectoria eher zugesprochen, welche Ansicht nach einer eingehenden Analyse dieser letzteren HARDESTY (1905) sich anschloß. KOLMER (1910) hat speziell bei *Halbaffen* gefunden, daß häufig die tympanale Belegschichte eine so starke Ausbildung erfährt, daß ihre Dicke unter der Membrana basilaris der des CORTISCHEN Organes über ihr gleichkommt, was als ernstes Hindernis für jegliches Schwingen angesehen werden muß. Auch DENKER (l. c.) hat sich mit dieser Frage im Hinblick auf das Ohr der *Vögel* eingehend beschäftigt. Neben der Wiederholung älterer Einwände gegen die HELMHOLTZsche Theorie hat KISHI (c 1907) mit Recht betont, daß die inneren Haarzellen gar nicht mehr auf der Membrana basilaris stehen, somit nicht direkt von ihr beeinflusst werden können. HENSEN (c 1902) hat in einer seiner letzten Publikationen seine Ansicht entwickelt, wie durch Abstimmung der Basilarisfasern trotz gleichzeitiger Verlagerung der Tectoria die Reizung der Haarzellen zustande komme und dabei die Basilarisfasern zur Summation befähigt seien.

Im Sinne der HELMHOLTZschen Theorie sprechen sich WITTMACK (c, e, l. c.), YOSHII (1914), SATOH (1914) u. a. aus, die bei Schädigung durch konstante Reizung des Ohres vom *Meerschweinchen* oder *Vögeln* mit einer Tonquelle (Pfeifen bestimmter Höhe) lokale Schädigung eines bestimmten Bezirkes der Papilla basilaris und der dazugehörigen Ganglien nachgewiesen haben.

Während HENSEN (l. c.) sich vorstellte, daß die Sinneshaare stempelartig gegen die Unterfläche der CORTISCHEN Membran angedrückt und wieder abgehoben würden, meint TER KUILE (l. c.), daß gleichzeitig mit der Basilmembran auch die CORTISCHE Membran schwinde. Da der Pfeilerapparat auf dem schwächer schwingenden axialen Anfangsteil der Basilmembran stehe, müsse er sich bei der Abwärtsbewegung der Basilmembran gewissermaßen um den Fuß des Innenpfeilers als Drehpunkt herumschwingen und die mit ihm verbundene Lamina reticularis samt den Sinneshaaren sich vom Labium vestibularum entfernen, während die CORTISCHE Membran in Ruhe bleibt. Deshalb müssen sich beide Flächen in radiärer Richtung gegeneinander verschieben, so daß die Schallschwingungen auf diese Weise in Gleitbewegungen der Haare an der Unterfläche der Deckmembran umgewandelt würden. MYGIND (1925) entwickelt sogar die Vorstellung, daß bei diesen Vorgängen die Haare der äußeren Haarzellen in der einen Richtung, die Haare der inneren Haarzellen in der anderen Richtung während der Schwingungen der Membranen gleiten würden; ähnlich äußert sich ZIMMERMANN (1926).

Ist es erlaubt, auf Grund der besten bisherigen Radiärschnitte durch das CORTISCHE Organ die Lage der Deckmembran zu den Haarzellen zu beurteilen, so darf man vielleicht der Vorstellung Raum geben, daß, da diesbezüglich die Bilder der verschiedensten Autoren übereinstimmen, bei relativ geringen Schwingungsvorgängen bloß die Haare der äußeren Zellen, erst bei stärkeren auch die Haare der inneren Haarzellen in Berührung mit der Unterfläche der Membrana tectoria kommen würden. Es fehlen aber leider bisher Erfahrungen über die Lage dieser Gebilde an Durchschnitten, die ohne Einwirkung von Säuren oder Wasser ent-

ziehenden Mitteln hergestellt wären. Vielleicht werden weitere Verbesserungen der Gelatineeinbettungsmethoden bei der Anwendung von Gefrierschnitten einwandfreiere, für die Beurteilung dieser Verhältnisse maßgebendere Bilder liefern.

SHAMBOUGH (1906) schließt aus der Lagebeziehung zwischen den Haaren der Haarzellen und der Tectoria, daß die Haarzelle sich den Reiz, auf den sie anspricht, nicht einzeln aussuchen kann. Die Übertragung der Endolymphbewegungen auf die Haarzellen erscheint ihm durch Vibrationen der Tectoria vermittelt und nicht durch die Membrana basilaris, da diese am vestibularen Ende der Schnecke so steif und fest unter vorhandenen Strecken des CORTISCHEN Organes gefunden wird, daß ein Schwingen unmöglich erscheint, eine Tatsache, die ich auch bei verschiedenen *Tieren* beobachten konnte. Er glaubt, daß die Anordnung der Tectoria geeignet ist, auf die geringsten die Endolymph durchlaufenden Impulse anzusprechen, und daß ihre Struktur eine verschiedene Art von Mitschwingen bei verschieden hohen Tönen ermöglicht. Auch HARDESTY (1915) entwickelt ähnliche Ansichten.

Nach SHAMBOUGH würde bei dieser Art der Erregung eine größere Anzahl von Haarzellen gleichzeitig erregt, das Tonbild erst in den Centren analysiert.

## VII. Pathologisch-histologische Bemerkungen.

Es ist hier nicht der Ort, näher auf die mannigfachen pathologisch-anatomischen Vorkommnisse am Labyrinth einzugehen, es sei diesbezüglich auf DENKER-KAHLER und HENKE-LUBARSCH, Handb. d. path. Anat., Bd. 12, 1926, ALEXANDER-MARBURG Handbuch der Neurologie des Ohres, Bd. 2 usw. hingewiesen. Es sollen hier nur einzelne pathologische Befunde erörtert werden, welche geeignet sind, auf die anatomischen Zusammenhänge einerseits, andererseits auf die physiologische Deutung einzelner Anteile des Gehörorgans ein Licht zu werfen. Ist ja vielfach die Deutung einzelner anatomischer Gebilde im Ohr sowie bei anderen Organen auf Grund solcher pathologischer Vorkommnisse zuerst in die Wege geleitet worden.

Was die pathologische Histologie betrifft, so sei auf die neuen zusammenfassenden Darstellungen von ALEXANDER (1926) in dem Handbuch der Neurologie des Ohres und von WITTMACK im Handbuch der speziellen pathologischen Anatomie von HENKE-LUBARSCH (1925), Bd. 12 und den Aufsatz von RUNGE daselbst hingewiesen. Hier sollen nur vereinzelte Grenzfragen der normalen und pathologischen Histologie angeführt werden, die eine Beleuchtung histologischer und physiologischer Fragen ermöglichen.

Es ist wichtig, die postmortalen Veränderungen von pathologischen Veränderungen unterscheiden zu können. Auch von solchen, welche durch unrichtige Fixation hervorgerufen sind. Wirkt die Fixierungsflüssigkeit nicht unmittelbar entweder von den Gefäßen aus, oder bei Freilegung des Labyrinths auf die epithelialen Elemente ein, so machen die Sauerstoff benötigenden Zellen etwa bei der Fixation eines ganzen Felsenbeines beim Absterben Veränderungen durch, die sich vor allem dadurch ausdrücken, daß plasmatische Kugeln an ihrer Oberfläche sich abschnüren. Dies wird besonders leicht an allen Elementen der Maculae und Cristae, am CORTISCHEN Organ und an der Stria vascularis beobachtet; am gewöhnlichen menschlichen Leichenmaterial selbst bei Konservierung 1 bis 2 Stunden post mortem ist es die Regel und kann nur in geringem Grade durch niedrige Temperatur verhindert werden. Vergeht längere Zeit zwischen dem Aufhören der Zirkulation und der Fixation, so verändern sämtliche Zellelemente der Nervenendstellen ihre Form, indem sie aufquellen, im Protoplasma sich Vakuolen bilden, schließlich die ganzen Zellen sich von der Unterlage ablösen und oft so zer-

fallen können, daß man die einzelnen Zellkategorien nicht mehr erkennen kann, oder daß sie sogar vollständig verschwinden. Relativ widerstandsfähig erscheinen gewisse Cuticulargebilde, wie das Rahmenwerk der Membrana reticularis auf allen Endstellen, ferner die Stützfibrillen, besonders wo sie dichter angehäuft sind, in den Stützkelchen der DEITERSschen Zellen der Basalwindung und den Pfeilern und auch die Deckmembran. Letztere verändert allerdings auch bald nach dem Tode offenbar durch Quellungsvorgänge ihre Form und löst sich aus ihrer Verbindung mit den epithelialen Oberflächenelementen des Limbus spiralis, das gleiche gilt von den Otolithenmembranen und Cupulae. Schon 24 Stunden nach dem Tode ist vom CORTISchen Organ kaum etwas mehr zu erkennen als kernhaltige Massen von Zelldetritus, auch die Striaelemente haben sich losgelöst. Auch an den Ganglien kann man allerlei Veränderungen konstatieren, nur überlebend frisch konservierte zeigen deutliche NISSL-Körperchen und eine die Zellkapsel fast vollkommen ausfüllende Kontur, was fast nur mittels Durchspülung oder direkter Freilegung erreicht werden kann. Alle sternförmigen Retraktionen des Protoplasmas, verbunden mit dem Verschwinden der färbaren Substanzen im Protoplasma, sind als postmortale Veränderungen zu werten. Auch die Markscheidenscheiden zeigen nur bei unmittelbarer Fixation im überlebenden Zustande glatte Konturen von einem Schnürring zum anderen und homogene Färbung des Markinhaltes, sonst jenen Zerfall des Markes mit lokalem Verschwinden der Färbbarkeit, der auch in anderen markhaltigen Nerven beobachtet wird.

WITTMACK und seine Schule, auch KUBO (1923) unterscheiden supravitale, agonale und postmortale Veränderungen. Es fällt nicht ganz leicht, außer in rein experimentellem Material, diese einzelnen Stadien und ineinander übergehende Veränderungen zu trennen. Aber jeder, der pathologische Veränderungen am Labyrinth und seinen Ganglien experimentell zu studieren beabsichtigt, muß genauestens mit diesen so leicht auftretenden Veränderungen vertraut sein, um wirklich pathologische Veränderungen von den genannten zu unterscheiden. Nach meiner Erfahrung, die in dieser Hinsicht auch mit der WITTMACKS (i, j) übereinstimmt, ist auch längere Durchspülung mit Ringerlösung schädigend, und soll die dadurch bewirkte Blutleere vor der Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit nach Möglichkeit abgekürzt werden. Selbst die Fixation durch Injektion von den Gefäßen aus kann niemals mit Sicherheit davor schützen, daß in einzelnen Capillargebieten, wo das Blut zwar durch die Ringerlösung, diese aber nicht unmittelbar durch genügend konzentrierte Fixationslösung ersetzt wird, lokale Zellveränderungen vor der Fixation sich noch einstellen.

Auf Grund seiner technisch auch heute noch kaum übertroffenen physioexperimentellen Untersuchungen an der Taube hat EWALD (1892) behauptet, daß ein Hören ohne Labyrinth bei bloßem Erhaltenbleiben der Endfasern des Nervus octavus möglich sei. Auf Grund einiger Befunde bei Sektionen von Individuen, bei denen kurz vor dem Tode ein Hörvermögen konstatiert worden war, hat WITTMACK (1924) und nach ihm RUNGE (1925) (es sei diesbezüglich auf dessen Aufsatz „Beziehungen des pathologischen Befundes zur Ohrfunktion“ im Handbuch der speziellen pathologischen Anatomie von HENKE-LUBARSCH hingewiesen) auch für den Menschen behauptet, daß bei vollständiger Neuroepitheldegeneration ein Hören noch möglich sei. Gegen derartige Anschauungen haben sich ALEXANDER, MANASSE, VON EICKEN, LANGE und O. MEYER, GOEBEL (1924) ausgesprochen, während schon früher ZANGE (1914) ebenfalls an ein Hören ohne CORTISches Organ gedacht hat. Im Anschluß an eigene Erfahrungen, die mich gelehrt haben, daß trotz anscheinend entsprechend frischer Konservierung in manchen Fällen ohne erkennbaren Grund äußerst schlechte

Fixationsresultate, in wieder anderen Fällen überraschend gutes Erhaltensein speziell des CORTISCHEN Organes gefunden wird, es sich aber immer zeigen läßt, daß Abschnitte, zu denen die Fixationsflüssigkeit rascher gelangte, ungleich besser erhalten sind, wie die übrigen, glaube ich, daß wahrscheinlich Leichenbefunde am Menschen überhaupt diese Grundfrage der Physiologie kaum werden entscheiden lassen, wofern man nicht wesentliche Verbesserungen der Konservierung erfindet, da lokale Zufälligkeiten beim Eindringen der Fixierungsflüssigkeiten, die ja selbst bei der supravitalen Durchspülung sich nicht mit voller Sicherheit vermeiden lassen, Vorsicht bei derartigen Rückschlüssen anempfehlen (vgl. meine Kritik der Durchspülungsmethoden, Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. 1923).

Eine ganze Forschungsrichtung beschäftigt sich damit, festzustellen, inwieweit durch bestimmte, auch beim Menschen als schädigend erkannte Einflüsse, wie akustische Traumen, Knalldetonationen, dauernde Beanspruchung durch einen bestimmten Ton, häufige Zuleitung von Erschütterungen auf dem Wege der Knochenleitung, Elemente des Gehörorgans geschädigt werden und die Ansicht, daß nur die Schnecke als Gehörorgan dem Vestibularapparat gegenüber angesehen werden muß, ist teilweise dadurch begründet, daß man bei den genannten Eingriffen an *Tieren*, es wurden hauptsächlich *Meerschweinchen*, *Mäuse* und *Tauben* untersucht, nur Veränderungen im Gebiete der Papilla basilaris und ihrer Nerven sowie der zugehörigen Ganglien beobachtete, dagegen am Vestibularapparat und seinen Nerven gleichzeitig keinerlei Veränderungen gefunden wurden.

WITTMACK (c 1907), NAGER (l. c.), YOSHII (1914), RÖHR (l. c.), HÖSSLI (1912), KIMURA (1924), SATOH (1917) zeigten, daß durch lange fortgesetzte oder kurzdauernde sehr intensive akustische Schädigungen bei *Meerschweinchen*, *Mäusen* und *Tauben* Veränderungen der Sinneszellen bis zur ausgesprochenen Degeneration auch der zugehörigen Nervenfasern und Ganglienzellen hervorgerufen werden können, die nach Übereinstimmung mit der HELMHOLTZschen Theorie lokalisiert auftreten und um so tiefer in der Schnecke lokalisiert sind, je höher der angewendete Ton ist.

KIMURA fand dieselbe Tatsache auch bei weißen *Mäusen* und *Tauben* als Schwund des CORTISCHEN Organes im umschriebenen Umfange Zerfallsvorgänge der Nervenfasern und Ganglienzellen bei Einwirkung von schrillen Pfiffen. Für die Einwirkung von Knallen charakteristische Veränderungen, welche YOSHII beschrieben hatte, konnte er nicht nachweisen.

Zuerst durch WITTMACK (l. c.), zwei Jahre später durch YOSHII (l. c.) und durch die folgenden Arbeiten von VON EICKEN (1909), HÖSSLI, MARX (1909) an *Säugetieren*, später auch von GRÜNBERG (1911) an *Vögeln*, dann von GRÜNBERG und DENKER und schließlich von SATOH (l. c.) wurde versucht, auf experimentellem Wege ein Urteil über die Gültigkeit der Anschauungen von HELMHOLTZ über das Vorkommen abgestimmter Resonatoren im Endapparat des Nervus octavus zu erhalten. Dies geschah, indem man die *Tiere* lange Zeit den Schädigungen durch starke akustische Reize bestimmter Tonhöhe aussetzte, indem man sie tagelang mit bestimmten Tönen von Pfeifen behandelte. Die genannten Untersucher konstatierten, daß bei *Säugetieren* durch Töne einer bestimmten Höhe wenn sie genügend stark, genügend lange einwirken, lokale Schädigungen des Ductus cochlearis hervorgerufen werden, die in Veränderungen der Haarzellen bestehen, die je nach der Höhe des Tones bei tiefen Tönen im *Säugetier*labirynth an der Spitze, bei höheren Tönen in der Mittelwindung und bei den höchsten nahe der Basis lokalisiert sind. Es wird dies so gedeutet, daß durch die annähernd isolierte oder wenigstens vorwiegende Beanspruchung bestimmter Teile der Papilla basilaris zuerst die Haarzellen einer Region, dann auch die

dazugehörigen Nerven und Anteile des Ganglions, schließlich in gewissem Maße auch die Stützelemente geschädigt werden können. Während GRÜNBERG mit kräftigen, kurz einwirkenden Tönen auch bei *Vögeln* solche lokalisierte Schädigungen beobachtete, hat SATOH keinerlei Veränderungen gefunden. Diese Versuche und andere, bei denen starke Detonationen in der Nähe des Ohres zur Anwendung kamen und bei welchen ebenfalls je nach der Stärke der Einwirkung und der Häufigkeit leichte bis ganz schwere Degenerationen in verschiedenen Bereichen des CORTISCHEN Organes sowohl beim *Säuger* wie beim *Vogel* beobachtet wurden, haben, da sie ausschließlich auf die Schnecke beschränkte Veränderungen nachzuweisen gestatteten, die Ansicht gestützt, daß nur das CORTISCHE Organ durch solche Schalleinwirkungen geschädigt ist. Bei stärksten Schädigungen kann es zu Nekrose, Schrumpfung und Resorption ohne schwere reaktive Veränderungen, die als Zeichen von Entzündungen zu deuten wären, an den geschädigten Punkten kommen. Beim *Vogel* bleiben die Lagena sowohl wie die Vorhofsendstellen dabei unversehrt. Im Spitzenteil der Schnecke kann es nach solchen Schädigungen zu spurenweisen Regenerationsvorgängen kommen.

GUILD (l. c.) hat eine eigene graphische Rekonstruktionsmethode angegeben, die dazu dienen soll, das Ausmaß von experimentell oder sonst gefundenen Veränderungen im Bereich der Schnecke topographisch genauer als es bisher geschah darzustellen.

Technisch bedingte Schwierigkeiten stellen sich auch bei den zahlreichen Versuchen ein, die unternommen wurden, um Schädigungen des Labyrinths oder seiner nervösen Elemente, wie sie bei spezifischen Giftwirkungen beobachtet wurden (Alkohol, Chininverbindungen, Chenopodium, Chaulmograöl), im Experimente zu studieren.

Die großen Schwierigkeiten, denen man bei der Beurteilung der genannten experimentellen Einwirkungen im histologischen Bild begegnet, haben WITTMACK und LAUROWITSCH (1912) dazu geführt, den Begriff der agonalen Veränderungen von dem Begriff der postmortalen zu trennen, wogegen manche Untersucher, wie SIEBENMANN, auch ALEXANDER Einspruch erhoben haben. Da wir bei allen derartigen Untersuchungen den Moment des Zelltodes des betreffenden Elementes nicht recht feststellen können, kann man wohl sagen, daß beide Veränderungen fließende Übergänge zeigen und von einem Ausbleiben der sogenannten agonalen Veränderungen, die nur durch den geringeren Grad sich von den postmortalen unterscheiden, nur dann die Rede sein kann, wenn ein eben noch funktionierendes Element unmittelbar unter die Einwirkung der Fixationsmittel kommt. Dies ist technisch außerordentlich schwer durchzuführen, besonders wenn man die topographische Lagerung gegenüber der Umgebung möglichst wahren will. Zudem hat WITTMACK (1926) angegeben, daß seiner Ansicht nach die Methoden, die zur optimalen Erhaltung der Epithelien führen, und die für die beste Konservierung der Deckmembranen nicht dieselben sind. Bei allen Untersuchungen, wo es auf das Feststellen feinsten Veränderungen ankommt, wird man daher versuchen müssen, eine Methode ausfindig zu machen, um mit konzentrierten Reagenzien möglichst rasch die Zelle zu erreichen, um nicht vorher durch Entziehung der Nährstoffe oder Erstickung die Zellen zu schädigen, wie dies beispielsweise bei längerer Durchspülung mit Ringerlösung geschieht, die offenbar für das Labyrinth ebenso eine Schädigung darstellt, wie für das Gehirn oder etwa die Niere, in denen sie das Blut nicht ersetzen kann (während Organe wie das Herz nicht so streng auf die Durchströmung mit Blut sich eingestellt erweisen).

Schädigungen, die durch Degeneration Elemente des Labyrinths zum Ausfall bringen, scheinen als irreversible Vorgänge irreparabel zu sein und ein Ersatz der Sinneselemente der Nerven und Ganglien scheint nicht einzutreten, was beim

Vestibularapparat nur nach größeren Verletzungen, beim Schneckengerät in viel feinerer Weise durch Nachweis von Tonlücken in der fortlaufenden Tonreihe sich noch erkennen läßt.

Alle Erfahrungen sprechen dafür, daß im Gebiete des Labyrinthes bezüglich geschädigter Elemente ähnliche Verhältnisse herrschen, wie wir es vom Centralnervensystem kennen, d. h., daß im allgemeinen geschädigte Neurone, und in diesem Sinne müssen wir auch die Sinneszellen der Endstellen auffassen, wenn die Veränderung zur Degeneration geführt hat, nicht regeneriert werden können, und auch für sie keine Ersatzzellen vorhanden sind. Wenigstens haben bisher die Erfahrungen der Pathologie über Tonlücken, Baßtaubheit, Ertaubung für die höchsten Töne bis zu einem gewissen Grade im höheren Alter anscheinend physiologisch keine Erfahrungen geliefert, die im Sinne einer Wiederherstellung eines vollkommen ausgefallenen Funktionsgebietes sprechen würden. Vorübergehende inkonstante und besserungsfähige Schädigungen können sich aber wahrscheinlich durch unvollständige Schädigung einzelner Neuronen und ihrer Verbindungen untereinander, wie ähnliche Vorkommnisse nach Traumen und Apoplexien im Centralnervensystem, durch eine Art von „Diaschisiswirkung“ (v. MONAKOW) erklären lassen. Während man früher im allgemeinen der Ansicht huldigte, daß eine direkte Verletzung eines Teiles des Vestibularapparates auch die übrigen Endstellen mehr minder schwer schädige, aus den Experimenten von EWALD (1892) hervorzugehen schien, daß außerordentlich geringe, direkt das häutige Labyrinth treffende mechanische Schädigungen eine weitgehende dauernde Ausschaltung auch der benachbarten Endstellen bedinge, ist man seither auf Grund der vielen experimentellen Erfahrungen auch bei *Säugetern* zu der Überzeugung gekommen, daß ein Endapparat geschädigt werden kann, ohne daß die übrigen Endapparate darunter nachweisbar leiden. So in den Zentrifugierungsexperimenten von WITTMACK, später von MAGNUS und DE KLEIJN, besonders sei auf die interessante Mitteilung von DE BURLET hingewiesen, der zeigt, daß bei *Meerschweinchen* sogar die Hälfte einer Macula mechanisch zerstört werden kann und die andere von einem anderen Nervenast innervierte Partie gleichwohl funktionell und anatomisch sich als erhalten erweist. Vestibularapparat und Cochlearapparat scheinen bei Mensch und *Tier* weitgehend unabhängig voneinander geschädigt werden zu können, indem sowohl traumatische wie entzündliche Veränderungen streng auf die Pars inferior oder superior des Labyrinthes dauernd beschränkt bleiben können.

Versuche, welche WADA, HELD und KLEINSCHMIDT (1925) im Laboratorium von KREIDL anstellten, zeigten nach Durchschneidungen des Acusticus bei *Ratten* keine Erscheinungen, die im Sinne einer Regeneration gedeutet werden konnten, während einer Frist von 55—90 Tagen nach dem Eingriff. Es müßten aber die Versuche noch an einem größeren *Tiermaterial* durchgeführt werden, um diese Frage endgültig zu entscheiden. Nach der Darstellung von RUNGE (l. c. S. 758) soll der periphere Ast wenigstens des Vestibularis Regenerationserscheinungen aufweisen.

Eine häufige Erscheinung bei älteren Individuen sind konzentrisch geschichtete Corpora arenacea, besonders in der Umgebung des Acusticusstammes, im inneren Gehörgang in der Arachnoidea. Sie können auch noch den ersten Verzweigungen der Nervenfasern anliegend gefunden werden. Ob sie hier bloß Alterserscheinungen darstellen oder physiologische Ausfälle anzeigen oder bedingen, scheint mir nicht klargestellt.

Nach NAKAMICHI kommt es bei langdauernder intensiver Fettfütterung bei *Kaninchen* zunächst zu einer Fettablagerung, die auf das Gebiet der Stria vascularis beschränkt ist, während Endolymph, die Zellen des CORTISCHEN Organes

und die Endothelien der inneren Lymphräume zunächst freibleiben. Später erscheinen histiocytäre Zellen und Fettsubstanzen in den Räumen. Es kommt zu Verfettung der für die Schalleitung wichtigen Bänder und Muskeln des Trommelfells, der Basilarisfasern, der Membrana propria, des Nervus cochlearis und des Ganglion spirale, was der Untersucher als Folge der Funktionsstörung der Stria vascularis, besonders bei seniler Schwerhörigkeit, auffaßt.

Verschiedene Beobachtungen liegen darüber vor, daß albinotische *Hunde* und *Katzen*, wenn sie blaue Augen haben, häufig taub sind, worüber RAWITZ (1896, 1897), BAYER (e 1900), ALEXANDER (γ 1900) und DEXLER (1897) berichtet haben. Man findet bei solchen *Tieren* Gestaltsveränderungen des Sacculus, Ductus reuniens, Caecum vestibulare, Ductus cochlearis, Caecum cupulare, Destruktion und Degeneration der Nervenendstellen, auch des unteren Labyrinthabschnittes, gänzlichen Pigmentmangel dieses Abschnittes, Hypoplasie des Ganglion spirale und des Schneckenerven sowie Beweglichkeitseinschränkungen des Steigbügels (vgl. das Sammelreferat von QUIX l. c., a 1906).

Abnormitäten beobachtet man am Bogengangsgangapparat mancher *Tauben*, der *Purzeltauben*, auch dann nicht, wenn man ihn genau rekonstruiert.

Gewisse bei *Tieren* häufig vorkommende und manchmal vererbliche Anomalien werden von den Pathologen als vollkommene Analoga der Veränderungen bei taubstummen Menschen angesehen. Das typischste Beispiel sind die japanischen *Tanzmäuse*, bei denen die Anomalie in verschieden hohem Grade, sobald die *Tiere* selbständige Bewegungen ausführen und zur Laufbewegung übergehen, auffällt. Die Störung, die in einer kurz dauernden Drehbewegung bis zu richtigen langdauernden Tanzbewegungen individuell alle Abstufungen zeigen kann, ist bei den einzelnen Rassen von *Tanzmäusen* verschieden stark ausgeprägt. Die *Tanzmäuse*, die somit in wechselndem Grade die Eigenschaft zeigen, bei Progressivbewegungen sofort in eine kurze oder längere Zirkulärbewegung überzugehen, sind der Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Die ursprüngliche Annahme von RAWITZ (1903), daß bei diesen *Tieren* ein Bogengang überhaupt fehle, wurde von den Nachuntersuchern nicht bestätigt. Dagegen fanden sich im Gebiete des Cochlearis und Vestibularis degenerative, auf einzelne Zellen und Nervenlemente beschränkte Prozesse, wodurch eine Ähnlichkeit mit gewissen Formen degenerativer Veränderungen, die beim Menschen zur Taubstummheit führen, gegeben ist. Wahrscheinlich ist, abgesehen von dem statischen Verhalten dieser *Tiere*, auch ihre Hörfähigkeit eine eingeschränkte bis fehlende. Aus eigenen Untersuchungen gewann ich die Überzeugung, daß das CORTISCHE Organ, wie auch die übrigen Gewebe der Schnecke, embryonal vollständig normal angelegt werden und erst bei der postembryonalen definitiven Entwicklung, die innerhalb der ersten 14 Tage bei normalen *Mäusen* eine vollfunktionsfähige Papilla basilaris ergibt, die Degenerationsvorgänge, denen normalerweise bei allen *Säugetern* die Elemente des großen Wulstes unterliegen, bei den *Tanzmäusen* auch auf die Elemente der Papilla basilaris übergreifen, und so findet man auf Flachschnitten des CORTISCHEN Organes beispielsweise eine Mosaik von annähernd normalem Bau der Membrana reticularis, ja selbst noch Reste bei Anlagen der Haare auf den vorhandenen Endplatten der Sinneszellen, aber keinerlei Haarzellen darunter, während benachbarte Partien durchaus erhalten sind. Auch an den Ganglienzellen und Nerven finden sich Degenerationen und Ausfälle, die QUIX und VAN LENNEP (1910) festgestellt haben (ALEXANDER l. c., KISHI l. c., BAGINSKY l. c., PANSE l. c., KUYPER 1913).

Nach VAN LENNEP (1910), der die Entwicklung des *Tanzmauslabrynthes* zuletzt eingehend studierte, handelt es sich um Störungen, die besonders in der Cochlea ihren Ausgang nehmen, und hier wieder sieht er in ungenügender Aus-

bildung oder atrophierender Rückbildung der Stria vascularis den Hauptgrund der sekundären Veränderungen des CORTISCHEN Organs. Ob die Vestibularapparate in ähnlicher Weise in Mitleidenschaft gezogen sind, etwa durch Gefäßanomalien, ist noch nicht festgestellt.

Neben den *Tanzmäusen* sind die *Purzeltauben* wahrscheinlich Träger ähnlicher Anomalien; KOLMER beobachtete *Enten*, die in einer Zucht aufgetreten waren und, aufs Wasser gebracht, sich unaufhörlich im Kreise drehten (*Tanzenten*). Doch scheint diese Beobachtung vorläufig vereinzelt geblieben zu sein.

Die Art und Weise, wie sich die Eigenheiten der *Tanzmäuse* bei Kreuzung mit gewöhnlichen *Laufmäusen* vererbt, sind von HAAKE untersucht worden. (Vgl. die Referate von QUIX: Internat. Zentralbl. f. Ohrheilk. Bd. 5, H. 7 und 8.)

SOLOWZOFF (1925) hat festgestellt, daß auch bei *Anencephalen* das CORTISCHE Organ scheinbar normal entwickelt ist, da es von der Anlage des Centralnervensystems durch ein Ganglion, das Ganglion cochleare, getrennt ist. Es handelt sich somit um ein autonomes, für sich allein entwicklungsfähiges Neuron, dessen embryonale Ausbildung unabhängig verläuft, da die Einflüsse, die zur Entstehung der Anencephalie führen, erst wirksam werden, wenn das Labyrinthbläschen gebildet ist und die Acusticusganglienanlage sich ihm bereits angelagert hat.

Auch im Labyrinth können Neubildungen auftreten, speziell sind aber nun Neuroome des Vestibularis im Gebiet der Ganglien, ja sogar bis in die Bogengänge hinein sich erstreckend, mehrfach beschrieben worden. Dagegen scheinen vom Labyrinthepithel ausgehende Geschwülste nicht vorzukommen, was in der Teilungsunfähigkeit der Epithelien begründet sein mag.

Bei Taubstummen finden sich alle möglichen Grade von lokalen bis ausgedehnten Degenerationen des CORTISCHEN Organes, der Schneckenerven und Ganglien. Dabei kann der Komplex der Veränderungen auf die Schnecke beschränkt sein oder auch auf die Vorhofsapparate übergreifen. Alle diese Veränderungen können angeboren oder erworben sein, auch bei Kretinen werden häufig derartige Veränderungen beschrieben, die sich in hochgradigen Veränderungen speziell des Ganglion cochleare und Auftreten von pigmentierten Zellen an dessen Stelle in manchen Fällen mit gleichzeitiger Mißbildung des Labyrinthes dokumentieren können. Gleichwohl kann das CORTISCHE Organ dabei entwickelt sein.

Bei Kretinen werden auch gelegentlich Neurombildungen am Modiolus beschrieben.

Im Anschluß an die Befunde des Knochens bei endemischer Taubheit und Kretinismus wurde von HABERMANN (1920) darauf hingewiesen, daß bei abnormer Funktion der Schilddrüse, Status thymicus und experimenteller Thymusentfernung Abnormitäten im Bau des Schläfenbeins auf Grund der Funktionsänderung der endokrinen Drüsen gefunden werden, die sich in einer Vergrößerung der Mark- und Luftraumbildung im Knochen und Verminderung der Bildung des periostalen Knochens der ersten Lebensperiode ausdrückt. Versuchstiere können also von vornherein abnorme Labyrinth besitzten.

## Literatur.

Ältere, hier nicht zitierte Literatur seit 1850 im Aufsatz Äußeres u. Mittelohr von ALEXANDER, sowie KOLMER: Entwicklung der anat. Kenntnisse usw. in POLITZERS Geschichte der Ohrenheilkunde Bd. 12, S. 27. 1913.

ABELS: Über Nachempfindungen im Gebiete des kinästhetischen und statischen Sinnes: Ist der Nachschwindel im Endorgan oder nervös bedingt? Zentralbl. f. Physiol. Bd. 43, S. 208 u. Bd. 45, S. 85. 1917. — ACQUA, MARIO: Sulla funzioni uditive del pa-



diglione dell'orecchio umano. Ricerche sperim. Arch. di fisiol. Bd. 23, H. 2, S. 263—277. 1925. — ALAGNA: a) Lymphgefäße des Trommelfells. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 407. 1906. — b) Beitrag zur normalen und pathologischen Histologie der Ganglien des Acusticus. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 59, S. 347. 1909. — c) Über das Vorkommen von mitochondrialen Gebilden im Hörapparat einiger *Säugetiere*. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 70, S. 19. 1914. — d) Beitrag zur histologischen Technik des menschlichen Labyrinthes. Ebenda Bd. 61, S. 37. 1910. — ALEXANDER: a) Labyrinthpigment des Menschen und der höheren *Säuger*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 58, S. 134—181. 1901; vgl. auch Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 54. — b) Beiträge zur Morphologie des Ohrlabyrinthes. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 14, S. 604. — c) Zur Frage des postembryonalen Wachstums des menschlichen Ohrlabyrinthes. Anat. Hefte Bd. 19, S. 571—577. 1902. — d<sup>1</sup>) Über Bau und Entwicklung der Pars inferior labyrinthi der höheren *Säugetiere*. Denkschr. d. Akad. Wien Bd. 70, S. 429. — d<sup>2</sup>) Zur Frage der phylogenetischen vikariierenden Ausbildung der Sinnesorgane. Über das statische und das Gehörorgan von *Tieren* mit kongenital defektem Sehapparat. *Maulwurf* und *Blindmaus*. Zentralbl. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 38, S. 24. — e) Zur Frage des postembryonalen Wachstums des menschlichen Ohrlabyrinthes. Zentralbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat. 1902. — f) Über Anastomosen des Blutgefäßsystems des inneren und Mittelohres. Verhandl. d. dtsh. otol. Ges. 1904. — g) Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Pars inferior des *Säugetier*labyrinthes. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. 1897. Bd. 7. — h) Wachsplattenmodelle bei Labyrinthentwicklung der *Meerschweinchen*. 71. Versamml. dtsh. Naturforsch. u. Ärzte, München. — i) Über Entwicklung und Bau des Pars inferior labyrinthi der höheren *Säugetiere*. Denkschr. d. Akad. d. Wiss. Bd. 70. Wien 1900. — k) Über das Ganglion vestibulare nervi acustici. Verhandl. d. Ges. dtsh. Naturforsch. u. Ärzte Bd. 71, S. 435 u. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 1900. S. 54—108. — l) Zur Entwicklung des Ductus endolymphaticus. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. 1901. Bd. 52. — m) Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des inneren Gehörorgans der Monotremen. Zentralbl. f. Physiol. 1903. S. 17. — n) Entwicklung und Bau des inneren Gehörorgans von *Echidna aculeata*. 75. Versamml. d. Ges. dtsh. Naturforsch. u. Ärzte, Kassel 1903. — o) Entwicklung und Bau des inneren Gehörorgans bei *Echidna aculeata*. Jenaische Denkschr. Bd. 6, T. 2; SEMON, Zool. Forschungsreisen Bd. 3, T. 2. 1904. — p) Entwicklung, normale, vergleichende pathologische Anatomie des Vestibularapparates. Verhandl. d. dtsh. otol. Ges. 1906. — q) Das Gehörorgan der Kretinen. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 98. 1915. — r) Über die Endigung des CORTISCHEN Organs im Vorhofblindsack nebst Bemerkungen über Bau und Funktion des perilymphatischen Gewebes. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 56, S. 1—11. 1922. — s) Entwicklungsgeschichte, Anthropologie, Varietäten. Handb. d. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. v. DENKER-KAHLER Bd. 6, I, S. 69. 1926. — t) Das Gehörorgan eines kretinösen *Hundes*. Klin. Beitr. z. Ohrenheilk. Festschr. f. URBANTSCHITSCH S. 31. — u) Normale Anatomie Bd. I. S. 2. — v) Pathologische Histologie Bd. II, in ALEXANDER u. MARBURG: Handb. der Neurologie des Ohres 4 Bde. 1921—1926. — w) Über atypische Gewebeformationen im häutigen Labyrinth. Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 55, S. 54—58. 1902. — x) Gehörorgan u. Gehirn einer vollkommen albinotischen weißen *Katze*. Ebenda Bd. 50, S. 159. 1900. — y) Über das Auftreten von akzessorischen Neuroepithelflecken im menschlichen Ohrlabyrinth. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 54, S. 772. 1920. — z) Zur Kenntnis der vergl. Anatomie der Varietäten und klinischen Bedeutung des perilymphatischen Gewebes. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 167. 1922. — a) Zur Anatomie des Ganglion vestibulare der *Säugetiere*. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-Naturw. Kl. Bd. 108, S. 1—21. 1899. — β) Über die Endigung des CORTISCHEN Organs im Vorhofblindsack nebst Bemerkungen über Bau und Funktion des perilymphatischen Gewebes. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 56, S. 667. 1922. — γ) Die Mängel der derzeit gebräuchlichen Nomenklatur des inneren Ohres. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 6, S. 177. 1923. — ALEXANDER u. BRUNNER: Die Entwicklung des inneren Gehörorgans von *Crocodilus madag.* Verhandl. d. Ges. dtsh. Naturforsch. u. Ärzte 1921. — ALEXANDER u. KREIDL: Anatom.-physiol. Studien über das Ohrlabyrinth der *Tanzmaus*. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 88, S. 564—574. 1901 u. Labyrinthanomalien japanischer *Tanzmäuse*. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 16, S. 1. — ALEXANDER u. OBERSTEINER: Das Verhalten des normalen Nervus cochlearis im Meatus auditorius internus. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 55, S. 78—91. — ALEXANDER u. TANDLER: Untersuchungen an kongenital tauben *Hunden*, *Katzen* und an jungen kongenital tauben *Katzen*. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 66, S. 161. — AMABILINO: Sui rapporti del ganglio geniculato colla corda del tympano e col faciale. Ann. di clin. psychol., Palermo Bd. 1. 1898. — ALZHEIMER: Über die Ohrenschmalzdrüsen. Diss. Würzburg 1888. — AMERLINCK, A.: Contribution à l'étude de la membrane de REISSNER et de l'épithélium de revêtement du

canal cochléaire des *oiseaux*. Arch. de biol. Bd. 33, H. 2, S. 301—328. 1923. — ANTON: ARIONE: Variazioni della forma e disposizioni delle pieghe mucose del orecchio medio. Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 34, S. 1 und Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 3, S. 196. 1923. — ASAI: a) Die Blutgefäße des häutigen Labyrinths der Ratte. Anat. Hefte Bd. 36. — b) Die Blutgefäße im häutigen Labyrinth des Hundes. Ebenda Bd. 36. — ASAI TAKESHIRO: Histologische Studien am häutigen Labyrinth der Kaulquappe, der Erdkröte und des Frosches. Mitt. a. d. med. Fak. d. k. Univ. Tokio Bd. 19, 1918. — AYERS: a) On the origin of the internat ear and the functions of the semi-circular canals and cochlea. Milwaukee 1891. — b) Die Membrana tectoria, was sie ist, und die Membrana basilaris, was sie verrichtet. Anat. Anz. Bd. 6, S. 219. 1891. — c) The macula neglecta. Ebenda Bd. 8. 1893. — d) Über das peripherische Verhalten der Gehörnerven und den Wert der Haarzellen der Gehörorgane. Ebenda Bd. 8. 1893 u. Journ. of morphol. Bd. 8. 1893. — e) On the membrana basilaris, the membrana tectoria and the nerve endings in the human ear. Zool. bull. Bd. 1, Nr. 6. 1898. — f) The auditory haircells of the ear and their relations to the auditory nerves. Journ. of morphol. Bd. 8. 1893. — g) The ear of man, its past, its present, its future. Marine biol. Labor. 1890. — BACKER: Zur Anatomie und vergleichenden Anatomie der Tuba Eustachii. Laryngoscope 1912. — BAGINSKY: a) Zur Frage über die Zahl der Bogengänge bei japanischen *Tanzmäusen*. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 16, S. 12. — b) Zur Entwicklung der Gehörschnecke. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 28, S. 1886. — BALDENWECK: Etudes anatomiques et cliniques sur les relations de l'oreille moyenne avec la pointe du rocher, le ganglion de GASSER et la 6. paire cranienne. Thèse de Paris 1908. — BALINSKY: Transplantation des Ohrbläschens bei Triton. W. Roux' Archiv f. Entwicklungsmech. d. Organismen Bd. 105, S. 718. 1925. — BARANY: Untersuchungen über den vom Vestibularapparat des Ohres reflektorisch ausgelösten Nystagmus und seine Begleiterscheinungen. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. 1906. — BARTELMÉZ: The origin of the otic and optic primordia in man. Journ. of comp. neurol. Bd. 34, S. 201. 1922 u. Anat. record Bd. 29, S. 109. — BARTH: a) Beitrag zur Anatomie der Schnecke. Anat. Anz. 1889. — b) Gehörapparat. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 4, S. 197—203. 1897. — BAUM und DOBERS: Die Entwicklung des äußeren Ohres beim Schwein und Schaf. Anat. Hefte Bd. 28, S. 587. 1905. — BAUMGARTEN: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 40, S. 512. 1892. — BEARD: Zool. Anz. Bd. 7. 1884. — BEAUREGARD: Recherches sur l'appareil auditif chez les Mammifères. Journ. de l'anat. et physiol. Bd. 29. 1893. — BECCARI: La costituzione dei nuclei terminali e le vie di connessione del acustico nella *Lucerta muralis*. Arch. ital. di anat. e di embriol. Bd. 10, S. 646—698. 1911. — BECK: a) Experimentelle Untersuchungen über die Einflüsse von Bakterientoxinen und -giften auf das Gehörorgan. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 68, S. 136. 1913. — b) Die Technik der intravitale Durchspülung usw. Ebenda Bd. 72, S. 113. 1915. — BECKWITH: The early history of the lateral line and auditory anlages of *Amia*. Science Bd. 15, S. 575. — BELLOCQ: a) Les aqueducs du vestibule et du limaçon chez l'enfant nouveau-né. Leur valeur fonctionnelle chez l'homme. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 2, S. 215. 1922 und Le labyrinthe osseux chez le chien. Ebenda Bd. 2, S. 216. 1923. — b) Sur les rapports de l'eminentia arcuata et du canal demi-circulaire supérieur. Cpt. rend. de l'assoc. anat. Rennes 1912. S. 160. — c) Présentation de radiographies stéréoscopiques du labyrinthe etc. Ebenda S. 210. — d) Aufrichtung des Vorhofes im postembryonalen Wachstum beim Menschen. Cpt. rend des séances de la soc. de biol. Bd. 22, S. 862. — e) Le limaçon chez l'enfant nouveau-né, ses modifications ultérieures. Bull. et mém. de la soc. anat. de Paris Bd. 93, S. 279. 1923. — f) Les aqueducs vestibulaires et du limaçon chez l'enfant nouveau-né, leur valeur fonctionnelle. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 87, S. 517. — g) Le labyrinthe osseux chez le chien et chez l'homme. Ebenda Bd. 87, S. 579. — BELOV: Contrib. al estudio de la anatomia de los heusitos, ligamentos y articulaciones del oredo medio etc. Buenos Ayres 1911. — BENDER: Nochmals die Homologie der Paukenhöhlen. Anat. Anz. Bd. 37, S. 120. — BENJAMINS, C. E.: a) Bijdrage tot de kennis van het vliezig oorlabyrinth; een vierde Crista acustica. Nederlandsch tijdschr. v. geneesk. 1903. — b) Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 68, S. 102. 1913. — c) Beitrag zur Kenntnis des häutigen Labyrinths; über eine vierte Crista acustica. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 68, S. 101. 1913. — d) Nachtrag zu einem Aufsatz: Beitrag zur Kenntnis des häutigen Labyrinths; über eine vierte Crista acustica. Ebenda Bd. 69, S. 272, 1917 und Nederlandsch tijdschr. v. geneesk. Bd. 66. 1922. — e) Recherches sur l'organe paratympanique de VITALI chez les *oiseaux*. Rev. de laryngol., d'otol. et de rhinol. Jg. 47, Nr. 2, S. 58—61. 1926. — f) A new peripheral network in the vestibular organ of the pike (*Esox lucius*). Acta oto-laryngol. Bd. 8, S. 60—64. 1926. — g) Einiges über die Entwicklung der Innervation des von VITALI entdeckten Sinnesorgans im Mittelohr der Vögel. Anat. Anz. Bd. 60, S. 129—137. 1925. — BENOIT-GONIN: Etudes anatomocliniques

sur la paroi labyrinthique de l'oreille moyenne. Rev. hebdomadaire de laryngol., d'otol. et de rhinol. 1907. S. 417. — BENOIT-GONIN u. LAFITTE-DUPONT: Destinée du canal semicirculaire interne dans le passage de la station quadrupède à la station bipède. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 62, S. 98. — BERGER, F.: Der WEBERSche Apparat bei den *Cypriniden*. Diss. Tierärztl. Hochsch. Wien 1922. — BERNSTEIN: Über das angebliche Hören labyrinthloser *Tauben*. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 61. 1896. — BERTELLI: a) Contribution à la structure de la conche moyenne de la membrane tympanique chez le *cobaye*. Cpt. rend. du congr. 14 de l'ass. med. ital. 1891. — b) Sur la membrane tympanique de *Rana esculenta*. Arch. ital. de biol. Bd. 18. 1893. — c) Anatomia comparata della membrana del timpano. Estr. ann. univ. Pavia 1893 und Annal. Univ. Tosc. Bd. 19. 1893. — BETHE: Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903. — BEYER: a) Studien über den sogenannten Schalleitungsapparat bei den *Wirbeltieren* und Betrachtungen über die Funktion des Schneckfensters. Arch. f. Ohren-, Hals- u. Kehlkopfheilk. Bd. 71, 72, 73, 75, 77, 78. 1907—1909. — b) Ein Modell des CORTISchen Organs. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 39, S. 206. — c) Befunde am Gehörorgan albinotischer *Tiere*. Arch. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 64, S. 273. 1905. — d) Übersicht über die Fortschritte auf dem Gebiet der vergl. Anat. des Mittelohres. PASSOWS Beiträge z. Anatomie des Ohres Bd. 1. 1908. — BHATTACHARYA: Sur la structure de la vessie nataoire de certains *Poissons* de l'inde Paris. Vigné 1925. — BIEHL: a) Die auswirkenden Kräfte im Labyrinth und die Paukenfenster; b) Die auswirkenden Kräfte im Cochlearapparat. Im Selbstverlag des Verfassers. — BIELSCHOWSKI und BRÜHL: Über die nervösen Endigungen im häutigen Labyrinth der *Säuger*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 71, S. 22. 1907. — BIERBAUM, GEORG: Untersuchungen über den Bau der Gehörorgane von *Tiefseefischen*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 111, S. 281. 1914. — BIGELOW: The sense of hearing in the *goldfish Carassius auratus*. Americ. naturalist Bd. 38, S. 275. — BIGELOW: Die Entwicklung der Zellen im Warzenfortsatz usw. Laryngoscope Bd. 33, S. 637. 1923. — BILANCIONI u. SALVAGNI: Sull' innervazione della muscolatura della Tuba Eustachiana. Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 35, S. 1—17. 1924. — BLAU: a) Experimentelle Studien zur Physiologie des Höraktes. Abh. Naturforsch. Görlitz 1911, S. 488. — b) Experimentelle Studien über Veränderungen im Gehörorgan mit salzylsaurum Natrium. Arch. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 61. 1914. — BLOCH: Beiträge zur Morphologie des menschlichen Hammers. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 38, S. 14. — BLUMENTHAL: Arch. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 107, S. 1. 1921. — BOAS: Zur vergleichenden Anatomie des Ohrknorpels der *Säugetiere*. Anat. Anz. Bd. 30, S. 438—442. 1907 und Ohrknorpel und äußeres Ohr der *Säugetiere*. Kopenhagen 1912. — BOCCI: Die mit der komplexen Morphologie des CORTISchen Organs am meisten im Einklang stehende Theorie des Gehörs. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 150. S. 111. — BONDY: a) Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Gehörorgane der *Säuger*, Tympanicum, Membrana Shrapnelli und Chordaverlauf. Anat. Hefte Bd. 35, S. 295—408. 1908. — b) Über die Entstehung des Tympanicums und der SHRAPNELLSchen Membran des *Schweines*. Anat. Hefte Bd. 37, S. 591—602. 1908. — BOECKE: 1926. Zeitschr. f. mikroskop.-anat. Forschung Bd. 2, S. 391—428. 1925. — BOENNINGHAUS: Das Ohr des *Zahnwales*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. 19. 1904. — BÖTTCHER: Über Entwicklung und Bau des Gehörlabyrinths nach Untersuchungen an *Säugetieren*. V. r. Leop.-Karol. Akad. Bd. 35, und Zool. Jahrb. Bd. 19, S. 189. 1904. — BONNET: Beiträge zur Embryologie der *Wiederkäuer*, gewonnen am *Schafei*. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt. 1889, S. 106. — BORRIES: Studier over vestibular Nystagmus. Kopenhagen 1920 u. Acta oto-laryngol. Bd. 3, S. 339. 1923. — KLEIN u. LUND. — BOTZAT: Über Sinnesdrüsenzellen und die Funktion von Sinnesapparaten. Anat. Anz. 1910. — BOVERO: Sulla fine struttura e sulle connessioni del ganglio vestibolare del nervo acustico. Acta oto-laryngol. Bd. 25, S. 41. 1914 u. Rendic. d. R. accad. d. scienze di Torino Bd. 64, S. 37. — BRAUN and FRIESNER: The labyrinth. New York: Rebmann & Co. 1913. — BRAUNSTEIN und BÜHE: Gibt es Anastomosen zwischen den Gefäßbezirken des Mittelohres und des Labyrinths? Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 54, S. 261. 1902. — BREMER: Description of a four millimeter human embryo. Americ. Journ. of anat. Bd. 5, S. 459. 1906. — BRÉSCHE: Recherches sur l'organe de l'ouïe. Paris 1836. — BREUER: a) Studien über den Vestibularapparat. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Bd. 112, S. 315. 1903. — b) Über das Gehörorgan der *Vögel*. Ebenda Bd. 116. 1906; vgl. auch Über die Funktion der Otolithenapparate. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 48, S. 66. — c) Anz. der k. k. Gesellsch. d. Ärzte in Wien 1873. Nr. 7 und Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 44. — BRIDGE: The air-bladder and its connection with the auditory organ in *Necturus Borneensis*. Journ. of the Linnean soc. Bd. 27, S. 503. 1900. — BROCK: a) Untersuchungen über die Funktion des Bogengangapparates bei normalen Taubstummen. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 70, S. 222. — b) Phylogene und vergleichende Anatomie des Gehörorgans. Handb. d. Hals-, Nasen- u. Ohren-

heilk. v. DENKER-KAHLER Bd. 6, S. 1. (Dasselbst neueste Literaturzusammenstellung.) 1926. — BROMAN, J.: Über die Entwicklung der Gehörknöchelchen beim Menschen. Verhandl. d. anat. Ges. 1898 u. Anat. Hefte Bd. 11, S. 507—670. 1899. — BRÜHL: a) Neuere Arbeiten das Gehörorgan betreffend. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 151. 1903. — b) Anatomische Besonderheiten des kindlichen Gehörorgans. Arch. f. Kinderheilk. Bd. 35, S. 430. — c) Histologische Labyrinthbefunde bei Normalhörenden. Passows Beitr. Bd. 5, S. 438. 1913. — d) Über die peripherische Endigungsweise des Hörnerven. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 453. 1907. — e) Postmortale Veränderungen am CORTISCHEN Organ des Menschen. Verhandl. d. otol. Ges. Wien 1919. S. 372. — BRUNI: Appunti sulla morfologia della pars neglecta del labirinto acustico di *Bufo vulgaris*. Atti d. soc. di scienze nat. Milano 1924. — BRUNNER: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. 1870. — BRUNOT: On the epithelial relations of the stapes in the pig. Anat. record Bd. 26, S. 121. — BRUNZLOW: Über das Vorkommen der vorderen Falte am menschlichen Trommelfell. Passows Beitr. Bd. 3. 1906. — BRYANT: a) Die Ohrtrompete, ihre Anatomie und ihr Bewegungsapparat mit einer Beschreibung der Knorpel, Muskeln, Fascien und der ROSENMÜLLERSCHEN Grube. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 72, S. 193. 1907. — b) Die Lehre von den schallempfindenden Haarzellen. Ebenda 1908. — c) The Eustachian tube etc. Med. record Bd. 71, S. 23. — BUHE: Gibt es Anastomosen zwischen den Gefäßen des Mittelohrs und des Labyrinths? Verhandl. d. dtsh. Ges. d. Naturforsch. u. Ärzte, Karlsbad 1902. S. 441. — BUCK: A. review Description of the elephants ear. Trans amer. otol. soc. 1890. — DE BURLET: a) Zur Innervation der Macula sacculi bei Säugetieren. Anat. Anz. Bd. 58, S. 30—32. 1924. — b) Einiges über den perilymphatischen Raum und das Labyrinth. Nederlandsch tijdschr. f. geneesk. Bd. 68, S. 1228. 1924. — c) Der perilymphatische Raum des Meerschweinchenohres. Anat. Anz. Bd. 53, S. 302—315. 1920. — DE BURLET und KOSTER: Zur Bestimmung des Standes der Bogengänge und der Maculae acusticae im Kaninchenschädel. K. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam. Bd. 19, S. 49—60. 1916. — DE BURLET und DE HAAS: a) Die Stellung der Maculae acusticae im Meerschweinchen Schädel. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 68, S. 177—197. 1923. — b) Die Stellung der Maculae acusticae im Macacus-Schädel. Ebenda Bd. 71, S. 237—239. 1924. — DE BURLET und DE KLEIJN: Über den Stand der Otolithenmembran beim Kaninchen. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 163, S. 321. 1916. — BURNE: a) Note an the membranous labyrinth of *Neoceratodus Forsteri*. Anat. Anz. Bd. 43, S. 396. 1913. — b) A gland upon the conch of *Dasyurus*. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 43, S. 312. — BÜTSCHLI: a) Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Berlin: Julius Springer 1910. — b) Dasselbe: Ebenda 1920. — CAJAL: Algunas variaciones fisiologicas y patologicas del aparato reticular de GOLGI. Trabajos del laborat. de investig. biol. de la univ. de Madrid Bd. 12, S. 127. 1912. — CAJAL, RAMON Y: a) Asociación del metodo de nitrato da plata con el embryonario etc. Ebenda Bd. 3. 1904. — b) Sur un noyau specia du nerf vestibulaire des poissons et des oiseaux. Ebenda Bd. 6, S. 1. — c) Terminación periferica del nervio acustico de las aves. Ebenda Bd. 6, S. 161. — d) Genesis de las fibras nerviosas del embrión y observaciones contrarias a la teoria catenaria. Ebenda Bd. 4, S. 246. — e) Acción neurotropica de los epitelios. Ebenda Bd. 17, S. 181. — f) Struktur der sensiblen Ganglienzelle des Menschen und der Tiere. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 16, S. 177—214. 1907. — g) L'appareil reticulaire de GOLGI-HOLMGREN. Trabajos Madrid. 1907. — h) Algunas variaciones fisiologicas etc. Ebenda 1914. — CALAMIDA: Terminazioni nervosi nella membrana timpanica. Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 11, S. 326. — CAMERON u. MILLIGAN: The development of the auditory nerve in Vertebrates. Journ. of anat. and physiol. Bd. 44, S. 111—132. 1910. — CANESTRINI: Osservazioni sull' apparato auditivo di alcuni pesci. Atti della soc. ven. trent. sc. nat. Bd. 9, S. 256—282. 1884. — CANESTRINI e PARMEGIANI: Gli otoliti dei pesci. Padova: Prosperini 1883. — CANNIEU: Recherches sur les nerfs auditifs, ses rameaux, ses ganglions. Rev. de laryngol., d'otol. et de rhinol. Jg. 14. 1895. — CARMICHAEL: The organ of CORTI. New York med. times Bd. 21. 1893. — CASE: On the structure of the inner ear in two primitive reptiles. Bull. of the marine biol. laborat. Woods Hall Bd. 27, S. 213. — CEMACH und KESTENBAUM: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 57, S. 137. 1923. — CHAROUSEK: Eine Mißbildung des Mittelohres. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 384. — CHATELLIER: a) Sur quelques points d'anatomie du labyrinthe membraneux. Ann. des mal. de l'oreille 1923. — b) Evolution embryologique de l'appareil sacco-lymphatique et du cloisonnement utriculo-sacculaire chez l'homme. Arch. anat. et physiol. Bd. 5, S. 49. 1926. — CHATIN: a) Contribution à l'étude anatomique de la Lagena chez les Vertèbres allantoïdiens. Bull. de la soc. phil. Paris Bd. 6, 3, 1882. — b) Sur l'organe de CORTI. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. 1892. — CHAUVEAU: Sur quelques points d'anatomie comparée du l'oreille moyenne et de l'oreille externe (*Pferd, Rind, Schaf, Schwein, Kaninchen*). Arch. de laryngol. 1904.

- S. 515. — CHILOW: Zur Frage über die Ausgleichung des Labyrinthdruckes. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5. 1923. — CISOFF: Über das Gehörlabyrinth der Knorpelfische. Sitzungsber. d. nat. Ges. Kasan 1879. — CITELLI: a) Sulla presenza di ghiandole mucose pluricellulari intrapiteliali nella tromba d'Eustachio etc. Anat. Anz. Bd. 26, S. 480. — b) Sulla struttura della tromba d'Eustachio nell' uomo. Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 16. 1905 und Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 120. 1906. — CLASING: Über Hörtheorien. Mitt. a. d. zool. Inst. d. westfäl. Univ. Münster 1920. S. 14—55. H. 2. — CLASON: Die Morphologie des Gehörorganes der *Eidechsen*. HASSE, Studien 1871. — CLADRÉ: Anatomie et histologie topographique de l'oreille du *Cobaye* en vue de la technique microscopique et de l'expérimentation. Oto-rhino-laryngol. internat. Bd. 8, S. 129. 1924. — CLERC: Osservazioni sulle glandule del orecchio medio di alcune *mammiferi*. Arch. ital. di otol., rinol. e laryngol. Bd. 26, S. 177. 1915. — COFFEY: Microscopical preparations of certain nerve endings in the auditory tract. Dublin quart. Journ. Bd. 113. 1908. — COGGI: Über die sog. Kalksäckechen an den Spinalganglien des *Frosches* und ihre Beziehung zum Ductus endolymphaticus. Anat. Anz. Bd. 5, S. 117. 1890. — COLE: On the cranial nerves of *Chimaera*. Transact. of the roy. soc. Bd. 38. 1896. (Otolithen.) — COLLIN: Oreille interne. In: POIRIER, Traité d'anatomie humaine. — DI COLO: a) Sulla produzione del cerume. Prat. oto-rhin.-laryngol. 1906. — b) Contributo alla conoscenza delle glandole del condotto uditivo esterno negli *uccelli*. Mon. zool. ital. Bd. 20, S. 335. 1907. — COPE: *Batrachia*. Journ. of morphol. Bd. 2. 1888. — CORDS: a) Die Entwicklung der Paukenhöhle von *Lacerta agilis*. Anat. Hefte Bd. 38, S. 219. 1909. — b) Über die Herkunft des Ohrknorpels der *Monotremen*. Ebenda Bd. 56, S. 340. 1918. — CORNING: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. München: J. F. Bergmann 1912. — COUPIN: Le sac auditif du *Protopterus*. Bull. mus. d'hist. nat. Paris 1922. S. 217. — COYNE et CANNIEU: a) Contributions à l'étude de la membrane de CORTI. Journ. math. et phys. Bd. 31. 1895. — b) Sur l'insertion de la membrane de CORTI. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences. Bd. 119. 1895 u. Note sur la structure de la membrane de CORTI. Journ. méd. de Bordeaux Bd. 24. 1895. — COZZOLINO: Tabulae otologicae. Wien 1903. — CRUM BROWN: On the sense of rotation and the anatomy and physiology of the semicircular canals of the internal ear. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 8. 1874. — CUMMINS: The vestibular labyrinth of the *albino rat*: Form, and dimensions and the orientation of the semicircular canals cristae and maculae. Journ. of comp. neurol. Bd. 38, S. 339—445. 1925. — CZINNER und HAMMERSCHLAG: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der CORTISCHEN Membran. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 44, S. 50. 1898. — DANDY: A human embryo with seven pairs of somites measuring 2 mm in length. Americ. Journ. of anat. Bd. 10. 1910. — DEGANELLO: Exportations des canaux semicirculaires. Dégénérescence consécutive dans le bulbe et dans le cervelet. Arch. ital. de biol. Bd. 32, S. 189. — DEINEKA: Über die Nerven des Trommelfells. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 66, S. 116—120. — DEMETRIADES und MEYER: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 46, S. 451. 1922. — DEMETRIADES und SPIEGEL: Der Einfluß des vegetativen Nervensystems auf die Erregbarkeit des Vestibularapparates. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 6, S. 472—477. 1923. — DENIS: Recherches sur le développement de l'oreille interne chez les *Mammifères*. *Vespertilio murinus*. Arch. de biol. Bd. 18. 1902. — b) Sur le développement de la vesicule auditive de *Vespertilio murinus*. Cpt. rend. soc. Anat. 1902. — DENKER: a) Zur vergleichenden Anatomie des Gehörorganes der *Säugetiere*. Monogr. Vert. Bd. 9, S. 297. Leipzig 1899. — b) Die Membrana basilaris im *Papageien*ohr usw. Festschr. f. ROSENTHAL. Leipzig 1906. S. 275. — c) Zur Anatomie des Gehörorgans der *Säugetiere*. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1899. S. 207. — d) Zur vergleichenden Anatomie des Gehörorgans der *Säugetiere*. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1900. S. 297. — e) Das Gehörorgan und die Sprechwerkzeuge der *Papageien*. Wiesbaden: Bergmann 1907. — f) Zur Anatomie des Gehörorgans der *Cetacea*. Anat. Hefte Bd. 19. S. 425. — DENNERT: Zweckmäßige Einrichtungen im Gehörorgan. Beitr. z. Ohrenheilk. 1905. S. 187. — g) Zur Anatomie der Gehörorgane der *Monotremen*. Jenaische Denkschriften, Jena Bd. 6. SEMONS zoolog. Forschungsreisen. — h) Das *Monotremen*ohr in phylogenetischer Beziehung. Verhandl. d. dtsh. otol. Ges. 1901. — DICKIE: Bemerkungen über die Anatomie des membranösen Labyrinths. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 18, S. 13. 1920 und Journ. of Anat. a. Physiol. Bd. 49. 1915. — DOBERS: Über die Entwicklung der äußeren Ohrmuskulatur bei *Schwein*- und *Schaf*embryonen. Diss. Zürich 1903. — DÖDERLEIN: Über Knochenbildungen der Stria vascularis der Schnecke. Passows Beiträge Bd. 12, S. 119. 1919. — DOHNER: Die Entwicklung der Paukentasche bei *Chelydra serpentina*. Gegenbaurs morphol. Jahrb. Bd. 50, S. 103. 1916. — DOMBROWSKI: a) Über einige Gesetzmäßigkeiten im Aufbau des schalleitenden und Kieferapparates der *Tetrapoden*. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 75, S. 69. 1924. — b) A comparat. anat. study of sound transmitting apparatus in *Amphibia*. Mém. de la soc. nat. Kiew 1917. —

c) The tympanic cavity of *Anura* and spiraculum of fishes. Rev. zool. russ. 1917. — d) Columella auris und Cavum tympani der *Lacertilia*. Ebenda Bd. 4. — e) Columella auris bei den *Ophidia*, *Chelonia* und *Crocodylia*. Ebenda. — f) Über das Mittelohr der Vögel. Ebenda. — DONADEI: Sull' istogenesi degli apparecchi di copertura degli epitelii acustici nei vertebrati. Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 34. 1925. — DREYFUSS: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Mittelohrs und des Trommelfells des Menschen und der Säugetiere. SCHWALBES morphol. Arb. Bd. 2, S. 607. 1893. — DRÜNER: Über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte beim Menschen und der *Maus*. Anat. Anz. Bd. 24, S. 277—289. 1904 u. Bd. 23, S. 545. 1905. — v. EBNER: Handb. d. mikroskop. Anat. von KOELLIKER Bd. 3, S. 889—960. 1903. — ECKER-WIEDERSHEIM: Anatomie des *Frosches* 1897. S. 679—758. — ECKERT-MÖBIUS: a) Untersuchungs-technik und Histologie des Gehörgans. Handb. d. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. v. DENKER-KAHLER Bd. 6, S. 211. 1926. (Dasselbst neueste Literaturzusammenstellung.) — b) Enchondrale Verknöcherung und Knorpelgefäßsystem mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Felsenbeins. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 111, S. 155. 1924. — c) Histologische Technik und normale Histologie. Handb. d. speziellen Pathol., Anat. u. Histol. v. HENKE u. LUBARSCH Bd. 12, S. 1. 1926. — d) Über das Knorpelgefäßsystem des menschlichen Felsenbeins. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 11, S. 155. 1924. — e) Über die Rolle der gefäßhaltigen Knorpelkanäle bei der enchondralen Verknöcherung. Dtsch. med. Wochenschr. 1924. Nr. 51. — EDGEWORTH: On the afferent ganglionated Nerve-Fibres of the Muscles innervated by the V. Cranial Nerve; and on the Innervation of the Tensor veli palatini and Tensor tympani. Quart. Journ. of Microscop. Science S. 593. — EHRlich: Zur Frage der Balztaubheit bei *Tetrao urogallus*. Anat. Anz. Bd. 31, S. 195. 1907. — EICHLER: Anatomische Untersuchungen über die Wege des Blutstromes im Ohr-labyrinth. Leipzig 1892. — v. EICKEN: Verhandl. d. dtsh. otol. Ges. Basel 1909. S. 144. — EISINGER, K. und STERNBERG, H.: Beiträge zur Entwicklungsmechanik des inneren Ohres. (Embryol. Inst., Univ. Wien.) Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. Bd. 100, H. 3/4, S. 542—559. 1924. — EMMEL: The relation of the chorda tympani to the visceral arches in *Microtus*. — ERNST: Über den Untergang von Zellen während der normalen Entwicklung bei *Wirbeltieren*. Zeitschr. f. d. ges. Anat. Bd. 79, S. 228. 1926. — ESCHWEILER: a) Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln und der Topographie des Mittelohrs verschiedener Säugetiere. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 53, S. 558. 1899. — b) Zur Entwicklung des schalleitenden Apparates mit besonderer Berücksichtigung des Musculus tensor tympani. Ebenda Bd. 63, S. 150. 1903. — c) Zur Entwicklung des Musculus stapedius und des Stapes. Ebenda Bd. 77, S. 52. 1911. — d) Die Fenestra cochleae bei *Echidna hystrix*. Anat. Anz. Bd. 16, S. 584. 1899. — ETERNOD: Sur un œuf humain de 16,3 mm avec embryon de 2,11 mm. Acta de la soc. helv. des sciences nat. 1896. S. 164. — EVANS and BARTELMÉZ: A human embryo of seven to eight somites. Anat. record Bd. 11, S. 355. 1917. — EWALD: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. Wiesbaden 1892; Berlin. klin. Wochenschrift Bd. 42 u. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 1899, 1903. — FAUVEL et PIERRET: Les otocystes des *Annelides* polychètes. Cpt. rend. acad. Paris Bd. 135. 1902. — FICALBI: Sulla ossificazione delle capsule periotiche nell' uomo e negli altri mammiferi. Atti r. accad. med. Roma Bd. 8. 1887 u. 1913. — FINEMANN: Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Ductus endolymphaticus beim Menschen und einigen *Wirbeltieren*. Anat. Hefte Bd. 53, S. 1. 1915. — FISCHER: Über das Gehörorgan der *Fischgattung Mormyrus*. Diss. Freiburg 1854. — FISCHER: Über die Innervation des äußeren und mittleren Ohres und besonders die Stellung des sensiblen Trigeminianteils zum Ohr. Beitr. z. Anat. d. Ohres Bd. 19. — FISCHER, JOSEF: a) Der feinere Bau des Ligamentum spirale. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 11, H. 1, S. 1—9. 1925. — b) Zur Entwicklung der atypischen Gewebsformationen im häutigen Innenohr. Dtsch. Ges. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. 1922. S. 177. — FISCHER: Wien. klin. Wochenschr. 20. Apr. 1922. — FLEISCH: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 194, S. 554 u. Bd. 195, S. 500. 1922 und Natur und Technik 1922. — FLEISCHMANN: Studien über Herkunft des Labyrinthwassers. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 102, S. 193. 1908. — FLEISSIG: Die Entwicklung des *Geckolabyrinths*. Anat. Hefte Bd. 37, S. 3—102. 1908. — FORNS: Embryologie anat. de l'oreille moyenne. C. R. Congr. intern. d'otol. 1904. — FORNS, R.: Terminaciones nervosas en la membrana tympanica y en la mucosa della caja. Bd. 2, S. 89 u. Embryologie de l'oreille moyenne VII. Congr. intern. d'otol. Bordeaux 1904. — FOX: a) The development of the Tympano-Eustachian passage and associated structures in the common *toad*, *Bufo lentiginosus*. Proc. of the acad. of natural sciences of Philadelphia 1901. — b) The pharyngeal pouches and their derivatives in the *mammalia*. Americ. Journ. of anat. Bd. 8, S. 187. 1908. — FRAZER: a) The early development of the Eustachian Tube and nasopharynx. Brit. med. Journ. 1910. S. 1149. — b) The early formations of the middle ear and Eustachian Tube. Journ. of anat. Bd. 57, S. 18—30. 1923. — c) The second visceral arch and groove in the tubo-tympanic region.

Journ. of anat. a. physiol. Bd. 48, S. 398. 1914. — d) Early formations of the middle ear and Eustachian Tube, a criticism. Ebenda Bd. 57, S. 18. 1922. — FREUND, L.: Zur Morphologie des äußeren Gehörgangs der *Säugetiere*. Passows Beitr. Bd. 3, H. 1, S. 1—341. — FREY, E.: a) Beiträge zur Anatomie des Steigbügels. Königsberg: W. Koch 1897. — b) Zur Mechanik der Gehörknöchelchenkette. Verhandl. d. otol. Ges. Bd. 113, S. 1. 1910. — FREY, HUGO: Vergleichend-anatomische Studien über die Hammer-Amboßverbindung der *Säuger*. Anat. Hefte Bd. 133, S. 44. 1911. — v. FRISCH: Sinnesphysiologie der *Wasser-tiere*. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges. 1924. — FROST: Otoliths of fishes. Roy. soc. of med., sect. otol. London 1923. — FRUTIGER: Über die funktionelle Bedeutung der Fenestra rotunda. Diss. Basel 1899; Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 36, S. 247. — FRYD: Die Otolithen der *Fische* in bezug auf ihre Bedeutung für Systematik und Altersbestimmung. Diss. Altona 1901. — FUCHS: a) Bemerkung über die Herkunft und Entwicklung der Gehörknöchelchen bei *Kaninchen*embryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt., Suppl. B. 1905. — b) Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörknöchelchen usw. Ebenda 1906. S. 1. — c) Über die Entwicklung des Operculums und des Disteldiums (*Columella auris* einiger *Reptilien*). Anat. Anz. Bd. 30, Erg.-Heft, S. 8—34. 1901. — FUCHS, F.: Die Entwicklung des häutigen Labyrinths bei *Kiebitz* (*Vanellus cristatus*). Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1; Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 69, S. 205 bis 234. 1923. — FÜRST: Haarzellen und Flimmerzellen. Ebenda Bd. 18. S. 190. 1900. — FUSARI: Sul metodo di ALB. GRAY per la preparazione del labirinto auditivo membranoso. Giorn. d. accad. med. di Torino Bd. 4, S. 100. — GADOW: The evolution of auditory ossicles. Anat. Anz. Bd. 19, S. 369. 1901. — GAEDE: Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 110, S. 6. 1922. — GANFINI: Ricerche istologiche sulla struttura della mucosa della cassa del tympano di alcuni *mammiferi*. Anat. Anz. Bd. 26, S. 272. 1905. — GASKELL: On the origin of the vertebrate ear and auditory pair of nerves. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 35. 1901. — GAUPE: a) Ontogenese und Phylogenese des schalleitenden Apparats bei den *Wirbeltieren*. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3; Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 8, S. 990. 1899. — b) Die REICHERTSche Theorie, Hammer-, Amboß- und Kieferfrage. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt., Suppl. 1912. S. 1—397. — c) Die Entwicklung des Kopfskelets. Handb. der Entwicklungslehre. Jena: Fischer 1900. — GAUPE u. WIEDERSHEIM: ECKERS Anatomie des *Frosches*. 1896—99. — GEBERG: Über die Endigung des Gehörnerven in der Schnecke der *Säugetiere*. Anat. Anz. Bd. 8, S. 20. 1893. — GELLÉ: a) Etude sur la structure du ligament spirale externe etc. Gaz. hebdom. Paris 1880. — b) L'audition et ses organes. Paris: Felix Alcan 1889. — GEMELLI: Les nerfs et les terminaisons nerveuses de la membrane du tympan. Cellule Bd. 25, S. 117 bis 126. 1909. u. Riv. di physiol., Pavia Bd. 9. — GIESSWEIN: Die statische Struktur des CORTISCHEN Organs. Verhandl. d. Ges. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. 1925. — GIGLIO-TOS: a) Sui primordi dello sviluppo del nerve acustico-faciale nell' uomo. Anat. Anz. Bd. 21, S. 209. 1902. — b) Sugli organi branchiali e laterali die senso nell'uomo. Mon. zool. ital. Bd. 13, S. 105. — GÖBEL: a) Existiert in der Hammer-Amboßsynchondrose ein Sperrmechanismus im Sinne von HELMHOLTZ? Passows Beitr. Bd. 3, S. 374. 1910. — b) Über die Tätigkeit des menschlichen Gehörorgans. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 87, 1911. — c) Über die Hörfähigkeit des menschlichen Vorhofes. Ebenda Bd. 93. 1913 und Bd. 107, S. 62—100. 1921. — d) Über die Tätigkeit des Gehörorgans bei den *Vögeln*. Zeitschr. f. Sinnesphysiol. Bd. 47, S. 382 und Arch. f. Ohrenheilk. Bd. 110 u. 112, S. 75. 1924. — GÖRKE: Die Leichenveränderungen im Ohrlabyrinth und ihre Diagnose. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 10, S. 497. 1912. — GÖTTE: Entwicklungsgeschichte der *Unke*. Leipzig 1877. — GOLDBY, F.: The development of the columella auris in the *Crocodylia*. Journ. of anat. Bd. 59, Nr. 3, S. 301—325. 1925. — GOTTSTEIN: Über den feineren Bau und die Entwicklung der Gehörschnecke des Menschen und der *Säugetiere*. Habilitationsschr. Breslau 1871. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 8. 1872. — GRADE-NGO: Mitt. d. Embryol. Inst. Wien u. Zentralbl. f. med. Wiss. 1888. — GRAHE, KARL: Die Funktion des Bogengangapparates und der Statolithen beim Menschen. Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. Bd. 11, S. 909—984. 1925. — GRAY: On a modification of the HELMHOLTZ theory of hearing. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 34, S. 324. — b) Anatomical notes upon the membranous labyrinth of man and the *seal*. Ebenda Bd. 39, S. 349. 1905. — c) Notes on the comparative Anatomy of the Middle Ear. Ebenda Bd. 47, S. 391. 1913. — d) The external auricular opening and the external auditory meatus in the Greenland right wal *Balaena mysticetus*. Ebenda Bd. 23. 1889. — e) Observations on the labyrinth of certain *animals*. Proc. of the roy. soc. of London Bd. 78. 1906. — f) The labyrinth of *animals*. London: Churchill 1907. 2 Bde. Atlas. — g) Anatomical structure and relationship of the Labyrinth in the *reptile, bird* and *mammal*. Proc. of the roy. soc. of London Bd. 80. 1908. S. 8. — GREEN: On the homologues of the Chorda tympani in *selachians*. Journ. of comp. neurol. Bd. 10, S. 411. 1900. — GRIESMANN: Münch. med. Wochenschr. Bd. 68, S. 1648. 1921. — GRIFFITH: a) The effect upon the white *rat*

of continued bodily rotation. *Americ. naturalist* Bd. 54. 1920. — b) An historical survey of vestibular equilibration. *Bull. of the univ. of Ill.* Bd. 20. 1922. — c) Are permanent disturbances of equilibration inherited? *Science* Bd. 56. 1922. — GRÜNBERG: Zur Frage der Existenz eines offenen Ductus perilymphaticus. *Zeitschr. f. Ohrenheilk.* Bd. 2, S. 146. 1922. — GRUBER: Anat.-phys. Studien über das Trommelfell und die Gehörknöchelchen. Wien 1867. — GRYNFELDT: Etudes anatomiques et histol. sur l'oreille du *Protopterus annectens*. *Bull. acad. scienc. Montpellier* 1911. — GUILD: a) A graphic reconstruction method for the study of the Organ of Corti. *Anat. record* Bd. 22, S. 141. 1922. — b) Ebenda Bd. 27, S. 205 u. Bd. 29, S. 358. — GUTHRIE: The development of the middle ear. *Brit. med. journ.* 1908. — GUGGENHEIM: Some points in the early developments of the ear. *Laryngoscope* 1912. — HAAS: Über den Stand der Macula acustica beim *Meerschweinchen*. *Niederlandsch tijdschr. v. geneesk.* Bd. 66. 1922. — HABERMANN, J.: Beitrag zur Lehre von der Wirkung endokriner Drüsen auf den Bau des Schläfenbeins. *Zeitschr. f. Ohrenheilk. u. f. d. Krankh. d. Luftw.* Bd. 80, H. 1 u. 2, S. 1—13. 1920. — HASSERL: Das knorpelige Neurocranium des *Gecko* etc. *Zeitschr. f. d. ges. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 62, S. 433—518. 1921. — HAIKE, H.: a) Experimentelle Studien zur Kenntnis der Wirkung des Natrium salicylicum und des Aspirins auf das Gehörorgan. *Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk.* Bd. 63. 1904. — b) Über die Neubildung von Nervenfasern im Vestibulum und in den Bogengängen (Vestibularisneurom). *Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk.* Bd. 11, H. 2, S. 213—220. 1925. — HAMMAR: a) Studien über die Entwicklung des Vorderdarms und einiger angrenzender Organe. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 59, S. 471. 1902. — b) Entwicklungsgeschichte des Mittelohrraums und des äußeren Gehörganges. *Anat. Anz.* Bd. 20. 1901. S. 134—144. — HAMMERSCHLAG: Zur Entwicklungsmechanik der Gehörschnecke. *Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk.* Bd. 44, S. 101. 1898. — HÄMPEL: Das Wachstum des Huhens. *Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.* 1910. — HANDRICK: Zur Kenntnis des Nervensystems und der Leuchtorgane von *Argyrolepiscus hemigygnus*. *Zoologica.* Stuttgart 1901. Bd. 13, S. 32. — HANKE: Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie des äußeren und mittleren Ohres der *Bartenwale*. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.* Bd. 51, S. 487. 1914. — HANN: Bemerkung über die Entwicklung der Stria vascularis. *Anat. Anz.* Bd. 30, S. 533. 1906. — HARDESTY: a) On the proportions, development and attachment of the tectorial membrane. *Americ. journ. of anat.* Bd. 18, S. 1—62. 1915. — b) A model to illustrate the probable action of the tectorial membrane. *Ebenda* Bd. 18, S. 471. 1915. — c) On the nature of the tectorial membrane and its probable role in the anatomy of hearing. *Ebenda* Bd. 8, S. 109. 1905. — d) *Americ. assoc. of anat.*; *Anat. record* Bd. 25, S. 131. 1923. — HARRISON, H. S.: a) On the perilymphatic spaces of the *amphibian* ear. *Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. 19, S. 221—261. 1902. — b) The homology of the Lagena throughout *Vertebrates*. *Anat. Anz.* Bd. 23, S. 627—634. 1903. — HARTMANN: Über die knöcherner Fixation des Steigbügels im ovalen Fenster. *Zeitschr. f. Ohrenheilk.* 1898. — HARTRIDGE: The ear as morphologically an apparatus pereiving dephth below sea level. *Journ. of physiol.* Bd. 54, S. 244. 1920. — HASSE: a) Das Gehörorgan des *Frosches*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 18, S. 72—75. 1868. — b) Entwicklung der *Vogelschnecke*. *Ebenda* Bd. 17, S. 56—104, 381 bis 406. 1867; und *Krokodile*. *Anat. Studien* 1872. — c) Die vergleichende Morphologie und Histologie des häutigen Organs der *Wirbeltiere*. Leipzig 1873. — HEGETSCHWEILER: Die embryologische Entwicklung des Steigbügels. *Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt.* Bd. 55, S. 37—52. 1898. — HELD: a) Untersuchungen über den feineren Bau des Ohrlabyrinths der *Wirbeltiere*. Zur Kenntnis des CORTISCHEN Organs und der übrigen Sinnesapparate des Labyrinths bei *Säugetieren*. *Abh. d. sächs. Ges. d. Wiss., Mathem.-phys. Kl.* Bd. 28, S. 3—74. 1902. — b) Untersuchungen über den feineren Bau des Ohrlabyrinths der *Wirbeltiere*. Zur Entwicklungsgeschichte des CORTISCHEN Organs und der Macula acustica bei *Säugetieren* und *Vögeln*. *Ebenda* Bd. 31, Nr. 5. 1908. Vgl. auch „Die Entwicklung des Nervensystems“. Leipzig: Barth 1908. — c) Die anatomische Grundlage der Vestibularfunktion. *Beitr. z. Anat. d. Ohres* Bd. 19, S. 305. 1923. — d) Die Sinneshaare des CORTISCHEN Organs und ihre Beziehungen zur Membrana tectoria. *Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk.* Bd. 9, H. 3, S. 279—290. 1924. — e) Die Cochlea der *Säuger* und der *Vögel*, ihre Entwicklung und ihr Bau. *Handb. d. normalen u. pathol. Physiol.* v. BETHE Bd. 11, S. 467—541. 1926. — HELD und KLEINKNECHT: Die Entspannung der Basilarmembrane, ein Experiment zur Theorie des Gehörorgans. *Ber. d. naturw.-physiol. Kl. d. sächs. Akad. d. Wiss.* Leipzig Bd. 77, 2. Nov. 1925. — HELLMAN: Die Entwicklung des Labyrinths bei *Torpedo ocellata*. *Verhandl. d. otol. Ges.* Bd. 7, S. 1. 1898. — HELMES: On the comparative anatomy of the nervus acusticus. *Transact. of the roy. Irish acad.* Bd. 22, S. 101. — HELMHOLTZ: Die Lehre von den Tonempfindungen 1863—1870. — HENLE: *Handb. der systematischen Anatomie* 1873. — HENNEBERG: Die Entwicklung der Ohrmuschel. *Verhandl. d. anat. Ges. Würzburg* 1907 und Beiträge zur Entwicklungsgesch. der Ohrmuschel. *Anat. Hefte* Bd. 36. 1908. — HENNICKE: Das



Gehörorgan der *Vögel*. Monatsschr. des Vereins zum Schutze der *Vogelwelt* 1890. — HENSEN: a) Über BÖTTCHERS Entwicklung und Bau des häutigen Labyrinths nach eigenen Untersuchungen. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 6. 1870. — b) Zur Morphologie der Schnecke. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 13, S. 481—513. 1863. — c) Das Verhalten des Resonanzapparates im menschlichen Ohr. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1902. Vgl. auch Münch. med. Wochenschr. 1899. Nr. 14; Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt. 1878, S. 486; Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 13. 1862. — d) Die Empfindungsarten des Schalles. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 119, S. 249—294. 1907. — HERON: Maße der Gehörknöchelchen. Anat. record Bd. 25, S. 133. 1923. — HERTER: a) Ein Beitrag zum Kalksackproblem der *Frösche*. Anat. Anz. Bd. 55, S. 530—536. 1922. — b) Untersuchungen über die nichtakustische Labyrinthfunktion bei *Anurenlarven*. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 19, H. 3. — c) Untersuchungen über die nicht akustische Labyrinthfunktion bei *Anurenlarven*. Ebenda Bd. 19, S. 335. 1921. — HERTWIG, O.: Entwicklungsgeschichte des menschlichen Ohres. SCHWARTZES Handb. der Ohrenheilkunde. 1892. — HERZOG: a) Labyrintheiterung und Gehör. München 1907. — b) Über die Entstehung der Otolithen. Jahresversammlung der Ohrenärzte. München 1925. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 12, S. 413—416. — HEYL: Transact. of the Americ. otol. soc. Bd. 16, S. 219. 1922. — HILDEBRANDT, HEINRICH: Das Mittelohr des *Elefanten*. Beitr. z. Anat., Physiol., Pathol. u. Therapie d. Ohres, d. Nase u. d. Halses Bd. 22, H. 3/4. S. 121—140. 1925. — HINSBERG und SCHRÖDER: Zur Frage der spezifischen Wirkung von Chinin und Salzyllsäure auf das Ganglion spirale. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 73. 1915. — HIRAKAWA: Experimentelle Studien über die vitale Fixation des Gehörorgans. Org. d. jap. otol. Ges. Bd. 27. 1921. — HIRZL: *Salamandra atra*, Entwicklung. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 45. — HOCHSTETTER: Bemerkungen zu KEBELS Arbeit über das Labyrinth der *Schildkröten*. Anat. Anz. Bd. 49, S. 29—50. 1916. — HOFFMANN: Over de ontwikkelingsgeschiedenis van het gehoororgan en de morpholog. beteekenis van het gehoorbezintje bij de *reptilien*. K. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam 1890. — HOLMES: On the comparative anatomy of the Nervus acusticus. Transact. of the Irish acad. Bd. 32, S. 101. 1903. — HOLMGREN: Lärabok i Histologi. Stockholm: Norstedt Verl. 1921. — HONDA: Gehörorgan des *Hundes*. Diss. Erlangen 1909. — HOPKINS: On the relative dimensions of the osseous semicircular canals of *birds*. Biol. bull. of Woods Hall Bd. 11, S. 253. — HORNOLD: Otoliths of large eels from the Albufera of Valencia. Journ. r. micr. soc. Bd. 46, S. 17—23. 1926. — HOSHINO: Experimentelle Studien über die Schädigung des Gehörorgans durch Detonation. Kyotoer Klinik f. Otol., Rhinol. Bd. 1, S. 12. 1918. — HOESSLI: Über die akustische Schädigung des *Säugetierlabyrinths*. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 64, S. 5—56. 1912 u. Ebenda Bd. 69. 1917. — HOSOYA: Zur Frage der sog. kadaverösen Veränderungen im menschlichen Ohrlabyrinth 1917. — HOWES: *Raja tympanum*. Journ. of Anat. Bd. 17. — HUXLEY: zitiert nach BROCK l. c. — HYEFL: Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der *Säugetiere*. Prag 1845. — IHERING: a) Bemerkung über das zoologische System der *Fischotolithen*. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1891. — b) Über die zool. system. Bedeutung der Gehörorgane der *Teleostier*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 52, S. 477—514. 1891. — IMMERMANN: Beiträge zur Altersbestimmung bei *Fischen*. Wiss. Meeresunters. Helgoland Bd. 8. 1904. — INGALLS: A human embryo at the beginning of segmentation with especial reference to the vascular system. Carn. contr. embr. Bd. 2, S. 61. 1920. — IWANZOFF: Gehörknöchelchenentwicklung. Anat. Anz. Bd. 9, S. 578—584. 1894. — IWATA, NOBUHISA: a) Größe des Trommelfells. Tokio Jjc. Schiushi 1907. — b) Über das Labyrinth der *Fledermaus* mit besonderer Berücksichtigung des statischen Apparates. (Anat. Inst., Univ. Bern.) Aichi journ. of exp. med. Bd. 1, Nr. 4, S. 41—173. 1924. — c) Über das „Wurzelepithel“ des Ligamentum spirale der Schnecke. Folia anat. japon. Bd. 3, H. 2, S. 37—85. 1925. — JACQUES: De la fine innervation de la membrane du tympan. 13. congr. internat. de méd. — JELLINEK: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. 1926. — JENKINS: Altersbestimmungen durch Otolithen bei den *Clupeiden*. Wiss. Meeresuntersuch., Abt. Kiel. N. F. Bd. 6. 1902. — JENKINSON: Development of the ear bones in the mouse. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 45, S. 305. 1911. — JENSEN: On fishotoliths in the bottom deposits of the sea. Meddelelser frå comm. for hafundersolger Bd. 1, Nr. 7. — JENNY: Die Entwicklung der Gehörorgane und des Hörens. St. Gall. Naturforsch. 1891. — JOHNSTON: The homologie of the Selachian ampullae. Anat. Anz. Bd. 21, S. 308. 1902. — JONES and INGHAM: Transact. of the Americ. otol. soc. Bd. 16, S. 115. 1922. — JOSEPH: a) Zur Kenntnis vom feineren Bau der Gehör-schnecke. Anat. Hefte Bd. 14, S. 447. 1900. — b) Zur Histogenese des Ductus cochlearis. Demonstration der Österr. otol. Ges. Bd. 28, S. 4. 1902. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. 1902. S. 725. — KAISER: Das Epithel der Cristae und Maculae acusticae. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 32. 1891. — KALISCHER: a) Zur Funktion des Schläfenlappens des Großhirns. Eine neue Hörprüfungsmethode bei *Hun-*

den usw. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 1907. — b) Weitere Mitteilungen über die Ergebnisse der Dressur als physiologische Untersuchungsmethode auf den Gebieten des Gehör-, Geruchs- und Farbenseinnes. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1909. S. 103. — KARLEFORS, J.: Über den Aquaeductus cochleae beim Menschen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 67, S. 286—399. 1923. — KARLIN, M. M.: Die geschichtliche Entwicklung unserer Kenntnisse vom Bau des Gehörorgans. Diss. Königsberg 1913. — KATO: a) Über die peripheren Endigungen des Acusticus beim *Leukopsarion Petersii* HILGENDORF. Fol. neurobiol. Bd. 5, S. 425. 1911. — b) Zur Physiologie der Binnenmuskeln des Ohres. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 150, S. 569 bis 625. 1913. — KATZ: a) Über einige Streitpunkte in der Histologie der Gehörorgane. 10. internat. med. Kongr. 1890. — b) Über die Endorgane des Nerv. cochleae im Cortischen Organ. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 29. 1890. — c) Histologisches über den Schneckenkanal, speziell die Stria vascularis. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 31, S. 66. 1890. — d) Die Stria vascularis der *Fledermaus*. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 62, S. 127. 1904. — e) Zur mikroskopischen Untersuchung des inneren Ohres. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 74, S. 135. 1907. — f) Anatomische Demonstrationen des Gehörorgans. Verhandl. d. Ges. dtsch. Naturforsch. u. Ärzte, Karlsbad 1902. S. 421. — KAWANO: a) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des *Säugetierlabyrinthes*. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 110, S. 89. 1922. — b) Über das Gehörorgan der *Gürteltiere*. Zeitschr. f. d. ges. Anat. Bd. 72, S. 117. 1924. — KEIBEL: a) Zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei den *Säufern*. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt. 1889. S. 329. — b) Über die Entwicklung des Labyrinthanhanges. Anat. Anz. Bd. 16, S. 490—492. 1890. — c) Der Ductus endolymphaticus bei *Schildkröten*. Ebenda Bd. 48, S. 466—474. 1915. — d) Über die Entwicklung des Labyrinthanhanges der *Schildkröten* und seine Homologisierung bei den *Wirbeltieren*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 89, S. 189—244. 1916. — KEIBEL und ELZE: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1908. — KEIBEL und MALL: Handbuch der Entwicklung des Menschen. Leipzig 1911. — KERSCHLAG: Anatomie und Histologie des Gehörorgans des *Karpfens*. Diss. Tierärztl. Hochsch. Wien 1922. — KEY und RETZIUS: Studien zur Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Stockholm 1875. — KESSEL: a) Das äußere und mittlere Ohr. STRICKERS Handb. d. Lehre von den Geweben. Leipzig 1872. Bd. 2, S. 850. — b) Histologie der Ohrmuschel, des äußeren Gehörgangs und des Mittelohres. SCHWARTZES Handb. des Ohres. 1892. — KETTEL: Über das Gehörorgan der Cyclostomen. HASSES anat. Studien Bd. 3. 1872. — KIKUCHI: Untersuchungen über den menschlichen Steigbügel mit Berücksichtigung der Randunterschiede. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 41, S. 333. — KILLIAN: a) Zur vergleichenden Anatomie und vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Ohrmuskeln. Anat. Anz. Bd. 5. 1890. — b) Die Ohrmuskeln des *Krokodils*, nebst vorläufigen Bemerkungen über die Homologie des Musculus stapedius und des Stapes. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 24. 1890. — KIMURA: Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 8. 1924. — KINGBURY: The columella auris and nervus facialis in the *urodela*. Diss. Freiburg 1904 u. Journ. of comp. neurol. Bd. 13. 1903 u. Columella auris in *amphibia*. Journ. of morphol. Bd. 20, Nr. 8. 1909. — KINGSBURY and RUDDICH: The ossicula auditus of the mammalia. Science Bd. 9, S. 316. 1900. — KISCH: Die Physiologie des äußeren und mittleren Ohres. Handb. der Neurologie des Ohres. Bd. I, S. 337—382. — KISHI: a) Anatomie des Ohres der Japaner, die Drüsen des äußeren Gehörgangs. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 70, S. 205. — b) Über den Verlauf der peripheren Endigung des Nervus cochlearis. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 59, S. 144. 1901. — c) Cortische Membran und Tonempfindung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 119. 1907. — d) Über den Verlauf der peripheren Fasern des Nervus cochleae im Trommelraum. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 73, S. 71—107. — KLEIN und LUND: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 186, S. 6. 1921. — KNICK: a) Pathologische Histologie des Ohrlabyrinth nach Durchschneidung des Nervus acusticus. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 65, S. 342. — b) Innenohr und Hörnerv. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 21, S. 295. 1923. — VAN KNUDSEN: Auditory facts and theories. Ann. of otol., rhinol. a. laryngol. Bd. 35, S. 122. 1925. — KOBRAK: Beitr. zur Lehre vom stat. Nystagmus. Berlin 1922. — KÖBELE: Untersuchungen über die Variation der durch die Paukenhöhle und deren pneumatische Nebenräume verlaufenden Nerven, Sehnen, Bänder und Schleimhautfalten. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 60, S. 14. 1910. — KOKEN: Neue Untersuchungen an tertiären *Fischotolithen*. Zeitschr. d. geol. Ges. 1888 u. 1891. — KOLMER: a) Das Verhalten der Neurofibrillen im Gehörorgan. Verhandl. d. Ges. dtsch. Naturforsch. u. Ärzte 1905, S. 309. — b) Über das Verhalten der Neurofibrillen an der Peripherie. Anat. Anz. Bd. 27, S. 416—425. 1905. — c) Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues des Gehörorgans mit besonderer Berücksichtigung der *Haustiere*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 70, S. 635. 1907. — d) Über das häutige Labyrinth des *Delphins*. Anat. Anz. Bd. 32, S. 295—300. 1908. — e) Histologische Studien am Labyrinth mit besonderer Berücksichtigung des Menschen, der *Affen*

und *Halbaffen*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 74, S. 259—310. 1909. — f) Das Labyrinth der *Insectivoren*. Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. 1913. S. 122. — g) Mikroskopische Anatomie des Labyrinths. ALEXANDER-MARBURG, Handb. d. Neurologie des Ohres 1921. S. 101—174. — h) Zur Kritik der Untersuchungsmethode des inneren Ohres. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 58, S. 523. 1924. — i) Neue Erfahrungen am menschlichen Labyrinth (Ductus reuniens mit Nervenrudimenten und quergestreiften Muskeln, Innervation, Glykogen, Verschwinden des großen Wulstes in der Embryogenese.) (Physiol. Inst., Univ. Wien.) Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 114, H. 3/4, S. 225—232. 1926. — k) Der Bau der Endapparate des Nervus octavus und deren physiologische Bedeutung. Ergebn. der Physiologie Bd. 11, S. 372—416. 1911. — l) Über Strukturen im Epithel der Sinnesorgane. Anat. Anz. Bd. 36, S. 281 bis 299. 1910. — m) Bau der statischen Organe. Handb. der norm. u. path. Physiologie von BETHE Bd. 11, S. 167—790. 1926. — n) Über einige durch RAMÓN Y CAJALS Uran-Silbermethode darstellbare Strukturen und deren Bedeutung. Anat. Anz. Bd. 48, S. 506—546. 1912. — o) Zur Organologie von *Proechidna*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1925. — p) Über das Verhalten der Deckmembranen zum Sinnesepithel der Labyrinthendstellen. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 116, S. 510—526. 1921. — KOLMER und EISINGER: Über das Gehörorgan des *Elefanten*. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. 1923. — KÖRNER: Über das angebliche Hörvermögen der *Fische*, insbesondere des *Zwergquelses Amiurus nebulosus*. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 73. 1916. — KÖRNER und GRÜNBERG: Ein neuer Versuch zur Entscheidung der Frage, ob das Labyrinth der *Fische* Gehörswahrnehmungen vermittelt. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 79. 1920. S. 301. — KOSOKABE: Über die Knorpelfugen in der Labyrinthkapsel. Stuttgart 1922. — KOTHE: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Zungenbein und Ohrknöchelchen der *Anuren*. Arch. f. Naturwiss. Bd. 76. 1910. — KRAINZ: Über die Auskleidung der lufthaltigen Warzenzellen usw. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 46. 1924. — KRAMPITZ: Über einige seltene Formen von Mißbildungen des Gehörorgans. Diss. med. Breslau 1912. — KRAUSE, G.: Die Columella der *Vögel*, ihr Bau und dessen Einfluß auf die Feinhörigkeit. Berlin: Friedländer LUBOSCH. — KRAUSE, R.: a) Entwicklungsgeschichte des häutigen Bogengangs. Arch. f. mikroskop. Anat. 1890. Bd. 35, S. 287—304. — b) Die Entwicklung des Aquaeductus vestibuli. Anat. Anz. Bd. 19, S. 49—59. 1906. — c) Die Endigungen des Nervus acusticus im Gehörorgan des *Flußneunauges*. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. Bd. 48. 1905. — d) Das Gehörorgan der *Petromyzonten*. Verhandl. d. anat. Ges. Anat. Anz., Ergbd. 29, S. 259. 1905.; vgl. auch Entwicklung des Gehörorgans, in: Handb. d. vergl. u. exp. vergl. Entwicklungslehre d. *Wirbeltiere* von HERTWIG. Jena: Fischer 1902. — e) Mikroskopische Anatomie der *Wirbeltiere* in Einzeldarstellungen. Berlin 1923. — KRAUT: Der Ductus sacculo-cochlearis bei den höheren *Säugetieren* und dem Menschen. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 40, S. 61. 1910. — KREIDL: Zur Geschichte der Hörtheorien. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des anim. Bd. 7, S. 502—510. 1922. — KREIDL u. YANASE: Zur Physiologie der CORTISCHEN Membran. Zentralbl. f. Physiol. 1907. — KRIEGER: De Otolithis. Inaug.-Diss. 1840. — KRÖLLING: Entwicklung des äußeren Ohres beim *Hausrind*. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschrift f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 76. S. 548—560. 1925. — KUBO: a) Experimentelle Untersuchungen über die supravitalen und postmortalen Veränderungen des Ohrlabyrinths. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 133—175. 1923. — b) Über die Methode zur Charakteristik der Cupula terminalis und über ihre Hauptbestandteile. Ebenda Bd. 5, S. 133. 1923. — c) Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 114, S. 143; Bd. 115, S. 457. 1906. — KUDO: On the development of the nerve endorgans in the ear of *Trigonocephalus japonicus*. Journ. of comp. neurol. Bd. 29, S. 291. 1918. — KÜKENTHAL: Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Waltieren*. Jena 1893. — KUHN: Über das häutige Labyrinth der *Amphibien*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 17. 1880; Bd. 20, S. 271 bis 360. 1882 (*Reptilien*); der *Knochenfische* Bd. 14. 1877. — KUNKEL: Über eine doppelte Fensterformation bei *Emys*. Anat. record Bd. 6, S. 267. 1912. — KURODA: Experimental researches upon the sense of hearing in lower *vertebrates* etc. Monogr. Baltimore: Wilkins. 1926. — KUYPER: Die funktionellen hirnanatomischen Befunde bei der japanischen *Tanzmaus*. Rotterdam 1913. — LAFITTE-DUPONT: Appareil pour la fonction du labyrinthe. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 68. — LAGALLY: a) Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie des Labyrinthes der *Katze*. Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Ohres Bd. 5, S. 73. 1912. — b) Beiträge zur normalen und pathologischen Histologie des Labyrinths. Diss. München 1911. Passows Beiträge Bd. 5, S. 73. 1912. — LAMOIS und MARK: Über Cerumen. Zentralbl. d. med. Wiss. 1898. — LANG: Das Gehörorgan der Cyprinoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 13, S. 303. 1863. — LAUDENBACH: a) Zur Otolithenfrage. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 77, S. 311—320. 1899. — b) De la relation entre le développement des canaux semicirculaires, et la coordination des mouvements chez les *oiseaux*. Journ. de physiol. et de pathol. gén. Bd. 1, S. 946. (Be-

ziehungen zur Geschicklichkeit des *Tieres*.) — LAUROWITSCH und WITTMACK: Über artifizielle postmortale and agonale Beeinflussung der histologischen Befunde im membranösen Labyrinth. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 65, S. 157. 1912. — LEBEDKIN: Über die Lage des Canalis semicircularis lateralis bei *Säugetern*. Anat. Anz. Bd. 58, S. 449—460. 1924. — LEIDLER: Experimentelle Untersuchungen über das Endigungsgebiet des Nervus vestibularis. Arb. a. d. neur. Inst. d. Wiener Univ. Bd. 20 u. 21. 1913, 1914. — LEIMGRUBER: Embryologisch-anatomische Studien über die Stria vascularis. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 42, S. 32. 1903. — LENHOSSEK: a) Die Entwicklung der Ganglienanlagen bei dem menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt. 1891, S. 1. — b) Die Nervenendigungen im Gehörorgan. Anat. Hefte Bd. 3, S. 231—268. 1893. — VON LENNEP: Entwicklung des *Tanzmaus*labyrinths. Diss. Utrecht 1910. 80 S. — LEWIN: Das Vorkommen von Persistenz der Arteria stapedia beim Menschen und die vergleichend-anatomische und phylogenetische Bedeutung dieses Phänomens. Eigentümliche Excreszenzen am Trommelfell und Follikelbildung in der Paukenschleimhaut. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 70, S. 28. 1907. — LEWIS: On the origin and differentiation of the ear-vesicle in *amphibian* embryo. Anat. record Bd. 1, S. 142. 1907. — DE LIMA: Absence of the auditory canal and other anomalies of the external ear. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 47, S. 1—8. 1912. — LLOYD and SHEPPARD: Zygæna labyrinth. Proc. zool. soc. 1922. S. 976. — LOEWENBERG: Beiträge zur Anatomie der Schnecke. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 1, S. 175. 1864 u. Journ. de l'anat. et phys. 1866. — LONDON und PESKER: Über die Entwicklung des peripheren Nervensystems bei *Säugetieren* (weißen *Mäusen*). Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 67, S. 303. 1906. — LONGHINI: Contributo all'anatomia comparata dell'orecchio medio. Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 26, S. 537. — Low: Description of an human embryo of 13—14 somites. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 42, S. 237. 1908. — LUCAS: Beiträge zur Lehre von den Schallempfindungen. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. 1909. — LUNGHETTI: Ricerche sulla struttura della pelle del condotto uditivo esterno. Bull. de la soc. med. Bd. 77, S. 251. — LUPPINO: Contributo allo sviluppo della sfera esterna del organo uditivo dei *mammiferi*. Journ. de l'assoc. Napol. Bd. 8, S. 3. — LUSSANA: La funzione dei canali semicirculari 1906. — MAGNUS: Virchows Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 20, S. 1360. — MAGNUS, R. und DE KELYN, A.: Funktion des Bogengangs- und Otolithenapparats bei *Säugetern*; in: ALEXANDER-MARBURG, Handb. der Neurologie des Ohres 1923. S. 465 und Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. Bd. 11, S. 868—908. 1925. — MACH: Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. Leipzig 1875. — MATER und LION: Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 87, S. 47. 1921. — MALLOIZEL: Dégénérescence et régénérescence de la corde du tympan chez un *chien* à fistule sousmaxillaire permanente. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 17, S. 630. — MANASSE: a) Über knorpelhaltige Interglobularräume in der menschlichen Labyrinthkapsel. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 31, S. 1. 1897. — b) Handbuch der pathol. Anat. des menschlichen Ohres. Bd. 1. Wiesbaden: Bergmann 1917. — MANGOLD: Gehörsinn u. statischer Sinn. Handb. d. vergl. Physiol. Bd. 4, S. 841. 1913. — MANKI: Studien über die vitale Fixation des Ohrlabyrinths. Org. d. jap. otol., rhinol. u. laryngol. Ges. Bd. 27. 1921. — MANNING, F. B.: Hearing in the *goldfish* in relation to the structure of its ear. (Zool. laborat., Harvard univ., Cambridge, U. S. A.) Journ. of exp. zool. Bd. 41, Nr. 1, S. 5—20. 1924. — MARAGE: a) Sur les otolithes de la *grenouille*. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 132. 1901. — b) Contributions à l'étude de l'organe de CORTI. Ebenda Bd. 141, S. 752. — MARX: Untersuchungen über die experimentelle Schädigung des Gehörorgans. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 59. 1909. — MASUDA: Beiträge zur Kenntnis der 4. Crista des menschlichen membranösen Ohrlabyrinths. Japan. Zeitschr. f. Otol. Bd. 25. 1914. — MASUDO: Beiträge zur Kenntnis des membranösen Ohrlabyrinths. Japan. Zeitschr. f. Otol. Bd. 1, S. 25. 1914. — MATTHES: Einige Bemerkungen über das Gehörorgan von *Walen* und *Sirenen*. Anat. Anz. Bd. 41, S. 594. 1912. — MATZUI: Über den Einfluß von Wärme auf die postmortalen Veränderungen des inneren Ohres. Org. d. japan. otol., rhinol. u. laryngol. Ges. Bd. 24. 1918; Bd. 25. 1920. — MATSUMOTO: Über die Schleimhaut der menschlichen Paukenhöhle während der Fetalzeit. Jap. journ. of med. sc. Bd. 2, S. 2. 1925. — MAXWELL: a) Journ. of gen. physiol. Bd. 2, S. 123. 1919; Bd. 3, S. 157. 1920; Transact. of the Americ. otol. soc. Bd. 16, S. 229. 1922. — b) Labyrinth and equilibrium. Lippincott Comp. 1923. — McNALLY, W. J., and TAIT, JOHN: a) Ablation experiments on the labyrinth of the *frog*. Americ. journ. of physiol. Bd. 75, Nr. 1, S. 155—179. 1925. — b) Experiments on the saccus endolymphaticus in the *rabbit*. Journ. of laryngol. a. otol. Bd. 41, S. 344—360. 1926. — MEEK: Notes on the auditory organ and the orbit of *Orthogoriscus mola*. Anat. Anz. Bd. 25, S. 217. 1907. — MEITZNER: Zur Kenntnis der morphologischen Histologie des häutigen Labyrinths von *Gallus domesticus*. Berlin 1908. — MEURMANN: Acta oto-laryng. Stockh. Bd. 6, S. 555. 1924. — MELCZER: Über das Mikrocenrum der menschlichen Schweißdrüsenzellen. Dermatol. Zeitschr. Bd. 40, S. 213—224. 1924. —

MEYER, I.: Zeitschr. f. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg. Bd. 16 u. Bd. 17. 1898. — MEYER, MAX: a) Bau und Entwicklung der menschlichen Labyrinthkapsel. (Ihre Abweichung von Bau und Entwicklung anderer Körperknochen.) (Klin. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfkrankh., Univ. Würzburg.) Beitr. z. Anat., Physiol., Pathol. u. Therapie d. Ohres, d. Nase u. d. Halses Bd. 21, H. 1/6, S. 239—250. 1924 und Zeitschr. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 6, S. 274. 1923. — b) Über die Knorpelfugen der Labyrinthkapsel. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 57, S. 403. — c) Histolog. Studien über den Gefäßeinschluß, insbesondere über die Entstehung der sog. durchbohrenden Kanäle und ähnlicher Gebilde in der knöchernen Labyrinthkapsel von menschlichen Feten und Jungkindern. Zeitschr. f. d. ges. Anat. Bd. 69, S. 521—557. 1923. — MEYER, O.: Epithelcysten an einer Crista acustica. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 74, S. 78. 1907. — MEYER: Dissert. Straßburg 1876. Labyrinth der Vögel. — MICHL, RUDOLF: Über die Entwicklung des Gehörlabyrinthes bei *Rana temporaria*. Spisy lékařské fakulty Masarykovy univ. v. Brně Bd. 3, H. 7, S. 139—165. 1925. (Tschechisch.) — MILEN: Note on the anatomy of the membranous labyrinth. Journ. of laryngol. a. otol. Bd. 35. 1920. — MINOT and TAYLOR: Normal plates of the development of the rabbit. KEIBELS Normen Tafeln V. Jena 1905. — MITROPHONOW: Über die erste Anlage des Gehörorgans bei niederen Wirbeltieren. Zentralbl. f. Biol. Bd. 10. 1890. — MÖLLER: Zur Kenntnis der Entwicklung der Gehörknöchelchen bei der Kreuzotter und Ringelnatter usw. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 65, S. 439. 1905. — MOLDENHAUER: Zur Entwicklung des mittleren und äußeren Ohres. Morphol. Jahrb. III. 1877. — MOLINIÉ: Ann. des maladies de l'oreille et du larynx Bd. 41, S. 740. 1922. — MOLSONEY: The ear of man and the organ of CORTI. Ann. of otol. St. Luis Bd. 2. — MORILL: The innervation of the auditory epithelium of *Mustelus canis*. Journ. of morphol. Bd. 24. 1898; Journ. of comp. neurol. Bd. 6, S. 214. 1896 u. Anat. Anz. Bd. 19, S. 253. 1901. — MOST: Topographisch-anatomische und klinische Untersuchungen über den Lymphgefäßapparat des äußeren und des mittleren Ohres. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 64, S. 189—233. 1905. — MOURET: Etudes sur la structure de la mastoïde et sur le développement des cellules mastoïdiennes. Ann. des maladies de l'oreille et du larynx Bd. 39, S. 113. — MOŽEJKO: Gehörorgan der *Cyclostomen*-arten. BRONN, Klassen und Ordnungen des Tierreichs Bd. 6, Lief. 35—38. 1913. — MÜLLER, F. W.: Über die Lage des Mittelohres im Schädel. Wiesbaden: Bergmann 1903. — MÜNCH: Über die Entwicklung des Knorpels des äußeren Ohres. Morphol. Jahrb. Bd. 7, S. 583. 1897 u. Diss. Str. 1897. — MULLENIX: The peripheral terminations of the eighth cranial nerve in vertebrate, especially in fishes. Bull. of the mus. of comp. zool. Harvard 1909. — MYGIND, S. H.: a) Studies on the function of the labyrinth. The otolith organs. Acta oto-laryngol. Bd. 7, S. 161. 1925. — b) Studies on the function of the labyrinth. III. The cochlea. Ebenda Bd. 8, H. 1/2, S. 230—241. 1925. — NABEYA: a) The bloodvessels of the ear. Folia anat. japon. Bd. 1, H. 5, S. 243. — b) Studien über die Gefäße des Mittelohrs. Jap. Journ. of med. sc. abstr. Bd. 22. 1923. — c) A study in comparative anatomy of the Blood-vascular System of the Internal Ear in *Mammalia* and *Homo* (Japanese). Acta scholae medicinalis Kioto S. 1—132. 1923. — NAGER: a) Über postmortale histologische Artefacte am Nervus acusticus und ihre Erklärung. Ein Beitrag zur Lehre der Corpora Amylacea. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 51, S. 250. 1906. — b) Zur Kenntnis der kadaverösen Veränderungen. Ebenda Bd. 61. 1910. — NAGER und YOSHI: Zur Kenntnis der kadaverösen Veränderungen des inneren Ohres. Ebenda Bd. 60, S. 93. 1910. — a) NAKAMICHI: Experimentelle Studien über die Fettfrage des Gehörorgans. Transact. japan. pathol. soc. Bd. 11, S. 59. 1921. — b) Experimentelle Studien über die Verteilung von Fettsubstanzen im Gehörorgan. Ebenda Bd. 12, S. 106, 1922 u. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 316. — NAKAMURA: a) Experimentelle Untersuchungen über die Einwirkung des Äthyl- und Methylalkohols. Passows Beitr. Bd. 8. 1914. — b) Über vergleichend-experimentelle Studien von den postmortalen Veränderungen am Ohr usw. Org. d. japan. otol., rhinol. u. laryngol. Ges. Bd. 21. 1915. — c) Über Myelinoidsubstanz in den Haarzellen des Cortischen Organs. Passows Beitr. Bd. 8, S. 158—171. 1914. — NASILOFF: Über eine Lymphdrüse in der Schleimhaut der Trommelhöhle. Zentralbl. f. med. Wiss. 1869. Nr. 17. — NETTO: Entwicklung des Gehörorgans beim *Axolotl*. Diss. Berlin 1898. — NIEMACK: Maculae und Cristae. Anat. Hefte 1893. — NISHIO: Über die Genese der Otolithen. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 45, S. 19 bis 63. 1926. — NOACK: Über die Entwicklung des Mittelohres von *Emys europaea* nebst Bemerkungen zur Neurologie dieser Schildkröte. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 69, S. 457 bis 490. 1906. — NOORDEN: Die Entwicklung des Labyrinths bei Knochenfischen. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt. 1883. S. 235—264. — NORRIS: a) Studies on the development of the ear of *Amblystoma*. Journ. of morphol. Bd. 19, S. 7. 1892. — b) Homologies of the *Cyclostoma* ear. Proc. Iowa acad. Bd. 3, S. 529. 1898. — c) The ductus endolymph. of the *axolotl*. Anat. Anz. Bd. 19, S. 253. 1901. — NORRIS and HUGHES: The spiracular sense organ in *Elasmobranchs* and *Dipnoans*. Anat. Record Bd. 18, S. 205.

- NOVAK jr., F. J.: The nature of the impulse which affects the crista ampullaris of the semicircular canals. A preliminary report. Arch. of oto-laryngol. Bd. 1, Nr. 2, S. 213—220. 1925. — NUEL: Beiträge zur Kenntnis der *Säugetierschnecke*. 1872 u. 1878. — NUSSBAUM und SIDORIÄK: Das anatomische Verhältnis zwischen dem Gehörorgan und der Schwimmblase bei dem *Schleimbeißer Cobitis fossilis*. Anat. Anz. Bd. 16, S. 209. 1899. — NUVOLE: a) Contributo sperimentale alla fisiologia delle formazioni otocistiche. Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 13. 1902. — b) Fisiologia del organo uditivo. Löscher Romann 1907. — OESCH: Was können wir ohne Schnecke hören? Basel 1898. — OGAWA: Experiments on the orientation of the ear-vesicle in *amphibian larvs*. Journ. of exp. zool. Bd. 34. 1921. — OKAJIMA: a) Zur Anatomie des Gehörorgans von *Cryptobranchius japonicus*. Anat. Hefte Bd. 32, S. 233. 1906. — b) Über die Sinnesorgane von *Onychodactylus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 94, S. 171. 1909. — c) Die Entwicklung des Gehörorgans von *Hymobius*. Anat. Hefte Bd. 45, S. 1—80. 1911. — d) Macula et Pars acustica neglecta. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 21, S. 143. 1914. — e) Über das Vorkommen von zwei Foramina perilymphatica beim *Urodelenohr*. Anat. Anz. Bd. 38, S. 25. 1910. — f) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Gehörknöchelchen bei den *Schlangen*. Anat. Hefte Bd. 53. 1915—1916. — g) Contribution à l'étude de l'organe de l'ouïe chez les urodèles. Arch. de biol. Bd. 25, S. 77. 1910. — OKAJIMA: a) Die Entwicklung der Macula neglecta beim *Salmembryo*. Anat. Anz. Bd. 20, S. 189. 1911. — b) Beiträge zur Kenntnis der knorpeligen oder knöchernen halbzirkelförmigen Kanäle bei *Urodelen*. Anat. Anz. Bd. 37. 1910. — OLDENSTAM: 'Over het Fliegerorgan van VITALI in het Middenoor der *Vogels*. Diss. Groningen 1925. — OLT: Untersuchungen über den äußeren Gehörgang des *Auerhahns*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Balztaubheit. Diss. vet. med. Gießen 1921. — OORT: Über ein Modell zur Demonstration der Stellung der Maculae acusticae im *Kaninchenschädel*. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 186, S. 1. 1921. — VAN OORT: Über die Verästelung des Nervus octavus bei *Säugetieren*. Anat. Anz. Bd. 52, S. 272—280. 1919. — OPPIKOFER: Über das Vorkommen von Fett in der runden Fensternische. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 75, S. 50. 1917. — OSAWA: Beiträge zur Lehre von den Sinnesorganen der *Hatteria punctata*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 52. 1898. — OSTMANN: Arch. f. Anat. u. Physiol. 1898. S. 75 u. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 46, S. 14. 1899. — PANSE: a) Zu Herrn RAWITZ Arbeit über das Gehörorgan der japanischen *Tanzmäuse*. Arch. f. Anat. u. Physiol., phys. Abt. 1901. S. 139. — b) Was können wir im histologischen Präparat des inneren Ohres als sicher krankhafte Veränderungen betrachten? Verhandl. d. dtsh. otol. Ges. 1907. S. 242. — c) Histologie der Hörprüfungsergebnisse. 16. internat. med. Congr. Budapest 1909. — d) Die Bedeutung der Neuroepitheldegeneration im Cortischen Organ in anatomischer und funktioneller Hinsicht. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 166. 1922. — e) Ein weiterer Beitrag zur Genese und funktionellen Bedeutung der Neuroepitheldegeneration. Ebenda Bd. 2. 1923. — f) Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Gleichgewichts- und Gehörorgans. Klin. Vortr. a. d. Geb. d. Otol. Bd. 3, S. 185. 1899. — PALMER: Note on the lower jaw and the ear vesicle of a fetal *Perameles*. Anat. Anz. Bd. 43, S. 510—515. 1913. — PAPALE, R.: Pliche mucose dell' orecchio medio ed arredo di sviluppo embrionale. (Clin. oto-rino-laringol., univ. Napoli.) Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 36, H. 6, S. 323—330. 1925. — PARKER: a) Structure and functions of the ear of the squeteague. Bull. of the bur. of fish. Bd. 28. 1908. — b) On the connection of the airbladder and the auditory organ in the red cod (*Lotella bacchus*). Transact. of the New Zealand inst. Bd. 15. — PARSONS: Level of external auditory Meatus. Journ. of anat. Bd. 54. 1920. — PEDRAZINI: Étude sur la transmission du son au labyrinthe. Presse med. Bd. 32, S. 984. 1924. — PEREKALIN: Über die Funktion des Musculus stapedius. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 8, S. 472—481. 1924. — PEREZ: Studien über vergleichende Anatomie. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 56; H. 4. 1922. — PEROSI: Ricerche anatomiche intorno alla capsula del labirinto. Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 31 u. 32. 1921. — PEROVIC: Die Entwicklung des häutigen Labyrinths von *Emys lutaria*. Verhandl. d. Ges. dtsh. Naturforsch. u. Ärzte Bd. 85. 1913. — PEROVIC und AUST: Zur Entwicklungsgeschichte des Ductus endolymphaticus beim Menschen. Anat. Hefte Bd. 52, S. 699. 1915. — PEROZZI: Ricerche anatomiche intorno alla capsula del labirinto. Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. B. 31. 1920; Bd. 32, S. 46. 1921. — PETER: a) Die Ohrtrumpete der *Säugetiere* und ihre Anhänge. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 43, S. 327. 1894. — b) Die Entwicklung und funktionelle Gestaltung des Schädels von *Ichthyophis*. GEGENBAURS morphol. Jahrb. Bd. 25, S. 588. 1898. — c) Der Schluß des Ohrgrübchens der *Eidechse*. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 51, S. 126. 1901. — PISSOT: Essais sur les glandes du conduit auditive externe. Thèse de Paris. — PIPER: a) *Fische* bei Schallerregung. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 20, S. 293. 1906. — b) Die akustischen Funktionen des inneren Ohres und seiner Teile. Med. Klinik 1906. Nr. 41. — PLATE: a) Über Drüsen und Lymph-

knoten in der Ohrfalte der *Truthe* und des *Auerhahns*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 91, S. 208—256. 1918. — b) Handb. d. Zool. Bd. 2. 1925. — POHLMANN: a) The position and functional interpretation of the elastic ligaments of the middle-ear region of *Gallus domesticus*. Journ. of morphol. Bd. 35, S. 229. 1921. — b) The problem of middle-ear mechanics. Ann. of otol., rhinol. a. laryngol. Bd. 31. 1922. — POLI: a) Sviluppo della vesicola uditiva nei *vertebrati*. Genova 1896. — b) Zur Entwicklung der Gehörblasen bei den *Wirbeltieren*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 48, S. 644—685. 1897. — c) Sur la signification morphologique de l'organe de l'ouïe. Rev. hebdom. laryngol.-otol. 1905. S. 65. — POLICARD: Quelques points de la structure du muscle du marteau chez le *chien*. Journ. de l'anat. et de physiol. Bd. 40, S. 304. — POLIMANTI: Sugli effetti consecutivi al taglio del nervo ottavo nei *pesci* (*Trigla*). Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 29, S. 505—540. 1913. — POLITZER, A.: a) Geschichte der Ohrenheilkunde. 1910. Dasselbst Literatur. — b) Über Anastomosen zwischen den Gefäßbezirken des Mittelohres u. des Labyrinthes. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 11, S. 273. 1876. — c) Über Anastomosen des Gefäßbezirkes des Mittelohres und des Labyrinthes. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 11, S. 237. 1876. — d) Lehrbuch der Ohrenheilkunde. Leipzig: Enke 1908. — e) Zur Frage über die Innervation des Musculus tensor tympani. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 11. — POLITZER, G. und MAYER, G.: Über angeborenen Verschuß und Verengerung des äußeren Gehörgangs und ihre formale Genese. Virchows Arch. f. patholog. Anat. u. Physiol. Bd. 258, S. 206—231. 1925. — POPOFF: Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 55, S. 862. 1921 u. Bd. 57, S. 704. 1923. — PORTMANN, GEORGES: a) Recherches sur le sac et le canal endolymphatique du *cobaye*. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 82, S. 1384. — b) Sac et canal endolymphatique du *pigeon*. Ebenda Bd. 83, S. 1488. — c) Organe endolymphatique des *Sélaciens*. Ebenda Bd. 83, Nr. 13, S. 487—489. 1920. — d) Recherches sur le sac et le canal endolymphatique. Org. endolymphatique de quelques *téléostéens*. Ebenda Bd. 84, S. 510. — e) Architecture de la columelle du limaçon humain. (Laborat. d'anat. gén. et d'histol. fac. de méd., Bordeaux.) Ebenda Bd. 86, Nr. 10, S. 539—540. 1922. — PORTMANN, GEORGES et KISTLER: a) Les bandelettes épithéliales des canaux semicirculaires membraneux. Rev. de laryngol., d'otol. et de rhinol. Jg. 47, Nr. 1, S. 1—7. 1926. — b) Recherches sur le sac et le canal endolymph. de quelques *téléostéens*. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 84. 1921 u. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 135, S. 1070. 1921. — PRENANT: Recherches sur la paroi externe du limaçon des *Mammifères* et spécialement sur la *Stria vascularis*. Internat. Zeitschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 9, S. 6—36. u. 41—75. 1892. — PRENTISS: On the development of the membrana tectoria with reference to its structure and attachments. Americ. Journ. of anat. Bd. 14, S. 425. 1913. — PRITCHARD: The cochlea of *Ornithorhynchus* compared with that of ordinary *mammals* and of *birds*. Phil. trans. London. 1881. — PROEBSTING: a) Zellkonstanz im Labyrinthorgan der *Tritonen*. Zool. Anz. Bd. 56, S. 87. — b) Zellenzahl und Zellgröße im Labyrinthorgan der *Tritonen*, nebst anderen damit zusammenhängenden Fragen. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. Bd. 41, S. 425. — POUGET: Technique de l'examen microscopique de l'oreille. Arch. internat. de laryngol., otol.-rhinol. et broncho-oesophagoscopie 1912. S. 33. — QUIX: a) Angeborene Labyrinthanomalien bei *Tieren*. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 5, S. 291—349. 1906. — b) Het gehoororgaan der Japansche *dansmuis* als type van doofstom dier. Nederlandsch tijdschr. v. geneesk. 1906. S. 16—40. — c) Examen fonctionnel clinique de la fonction des otolithes. Ann. des maladies de l'oreille Bd. 42. 1923. — d) Het gehoororgaan der Japansche *dansmuis*. Handel. X Vlaamsche Natuur- en Geneeskundig Congres 1906. — e) Metingen en beschouwingen over de otolithenfunctie. Nederlandsch tijdschr. v. geneesk. Bd. 1—12. 1919. — QUIX and WERNDLY: The otolithic pressure as a function of the position of the cranium. Verh. kon. acad. v. wetensch. te Amsterdam Bd. 23, S. 3—38. 1924. — RABINOWITSCH: Über die Entwicklung des häutigen Labyrinths von *Emys europaea* 1903. — RANZI, SILVIO: a) L'accrescimento in superficie e l'accrescimento in volume durante lo sviluppo dell'otocisti del *Bufo*. (Istit. di zool., univ. Roma.) Atti d. R. accad. dei Lincei, rendiconti I. Sem. Bd. 33, H. 12, S. 522—524. 1924. — b) La chiusura dell'otocisti, lo sviluppo del ductus endolymphaticus (o recessus labyrinthi ovvero aquaeductus vestibuli) e la sua omologia nella serie dei *vertebrati*. Nota prev. Ebenda I. Sem., Bd. 33, H. 11, S. 448—451. 1924. — RAUBER: Lymphgefäße der Gehörknöchelchen. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 15. 1880. — RAWITZ: a) Nochmals die Bogengangfrage bei *Tanzmäusen*. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 16, S. 42. — b) Über den Bogengangapparat der *Purzeltauben*. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt. 1903. S. 105. — c) Bemerkungen zu den Mitteilungen des Herrn ALEXANDER usw. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 79, S. 299. — REAGAN: A genetic interpretation of the stapes based on a study of avian embryos in which the development of the cartilage in oticapsules has been experimentally inhibited. Anat. record Bd. 9, S. 114. 1915. — REED: The sound transmitting apparatus in *Necturus*. Anat. record Bd. 9, S. 114. 1915 und Journ. of morphol. Bd. 33,

- S. 328. 1919. — REGEN: Sitzungsber. d. Akad. Wien, Mathem.-naturw. Kl. Bd. 117, S. 487. 1909. — REIBISCH: Über den Einfluß der Temperatur auf die Entwicklung von Fischeiern. Wiss. Meeresunters. Bd. 6. 1902. — REICH: Anatomie des Bogengangapparates. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 48, S. 1137. 1914. — REITMANN: Über den Bau des Tubenknorpels beim Menschen. Ebenda Bd. 37, S. 45. 1903. — REPTÖ: Über das Flüssigkeitssystem des Labyrinthes. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 55, S. 324—330. 1921. — RETTERER: Structure et développement du cartilage du pavillon de l'oreille. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 81, S. 769. — RETZIUS: a) Om hörselnervensändningstätt i maculae och cristae acusticae. Nord. med. arkiv Bd. 3, Nr. 17, S. 1. 1871. — b) Anatomische Untersuchungen. 1. Das Gehörorgan der *Knochenfische*. Stockholm 1872. S. 1—76. — c) Till kändedomen om den membranösa hörsellabyrinthen hos *brosfiskarne*. Nord. med. arkiv Bd. 10, S. 1—34. 1878. — d) Zur Kenntnis von dem membranösen Gehörlabyrinth bei den *Knorpelfischen*. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1878. S. 83—107. — e) Till kändedomen om de innerörets morfologi hos *rygggradsjuren*. Nord. med. arkiv Bd. 12, S. 1—5. 1880. — f) Zur Kenntnis des inneren Gehörorgans der *Wirbeltiere*. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880. S. 235 bis 245. — g) Das Gehörorgan der *Wirbeltiere*. Bd. 1: Das Gehörorgan der *Fische* und *Amphibien*. Stockholm 1881. S. 1—221. Bd. 2: Das Gehörorgan der *Reptilien*, der *Vögel* und der *Säugetiere*. Stockholm 1884. S. 1—368. — h) Über die periphere Endigungsweise der Gehörnerven. Biol. Unters. 1881. — i) Das membranöse Gehörorgan von *Polypterus bichiv*. GEOFFR. u. *Calamoichthys calabricus*. Ebenda 1881. — k) Die Gestalt des membranösen Gehörorgans des Menschen. Ebenda 1882. — l) Über ein Blutgefäße führendes Epithelgewebe im membranösen Gehörorgan. Ebenda 1882. — m) Zur Histologie der häutigen Gehörschnecke des *Kaninchens*. Ebenda 1882. — n) Über die Endigungsweise des Gehörnerven in den Maculae und Cristae acusticae. Ebenda 1882. — o) Das Gehörorgan von *Cocilia annulata*. Anat. Anz. 1891. Bd. 6. — p) Die peripherische Endigungsweise des Gehörnerven. Verhandl. d. anat. Ges. 1892. — q) Die Endigungsweise des Gehörnerven. Biol. Unters. 1892. — r) Weiteres über die Endigungsweise des Gehörnerven. Ebenda 1893. — s) Über das Epithel des Sulcus spiralis cochleae. Ebenda 1893. — t) Die Endigungsweise des Gehörnerven bei den *Reptilien*. Ebenda 1894. — u) Zur Entwicklung der Zellen des Ganglion spirale acustici und der Endigungsweise des Gehörnerven bei den *Säugetieren*. Ebenda 1899. — v) Zur Kenntnis der Gehörschnecke. Ebenda 1900. Bd. 9. — w) Zur Kenntnis des Gehörorgans von *Pterotrachea*. Ebenda 1902. Bd. 10. — x) Über die Endigungsweise des Gehörnerven in den Maculae und Cristae acusticae im Gehörlabyrinth der *Wirbeltiere*. Ebenda 1905. Bd. 12. — y) Über die Stützfaserbildungen in den epithelialen Zellelementen des Gehörorgans und über die Entstehung dieser Bildungen. Ebenda Bd. 18, S. 53. 1914. — z) Das membranöse Gehörorgan des *Cryptobranchius japonicus*. Ebenda 1914. Bd. 18. — RICHARDS: A further report on the anatomy of the *elephant's* ear. Transact. of americ. otol. soc. Bd. 4, 1890 u. Bd. 5, 1891. — RICKENBACHER: Untersuchungen über die embryonale Membrana tectoria des *Meerschweinchens*. Anat. Hefte Bd. 16, S. 381. 1901. — RIDWOOD: The airbladder and ear of British clupeoid fishes. Journ. of anat. Bd. 26, S. 26—42. 1891. — RÖHR: Ergebnisse experimenteller Schallschädigungsversuche bei *Tieren*. Passows Beiträge Bd. 16. — ROETHIG und BRUGSCH: Die Entwicklung des Labyrinths beim *Huhn*. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 59, S. 354—367. 1902. — ROGERS LEE: Observation on the developmental anatomy of the temporal bone. Ann. of otol., rhinol. a. laryngol. Bd. 30. 1921. — ROHRER, FRITZ und TANEJI MASUDA: Physikalische Vorgänge im Bogengangapparat und Statolithenapparat. Handb. d. norm. u. pathol. Physiol. Bd. 11, S. 985—1001. 1925. — ROLLINAT et TROUËSSART: Sur le sens de la direction chez les *chiroptères*. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 52, S. 604. — ROMÉU: Recherches histo-physiologiques sur le limaçon des *oiseaux* et spécialement sur le tegmentum vasculosum. Bull. biol. de la France Bd. 57, S. 238. 1923. — ROSENBERG: Untersuchungen über die Entwicklung des Canalis cochlearis der *Säugetiere*. Dorpat 1868. — ROSSI: a) Ricerche sperimentali nel compostamento della endolinfa durante le accelerazioni rotatori e del capo. Festschr. für LUSTIG. Firenze 1914. — b) Sulla viscosità della endolinfa e della perilinf. Arch. di fisiol. Bd. 12, S. 415—428. 1914. — c) Considerazioni ed esperimenti sulla funzione dei canali semicircolari S. 1—18. 1921 und Arch. ital. d'anat. Bd. 18, Suppl., S. 298. 1922. — RÜDINGER: a) Über die Zotten in den häutigen halbkreisförmigen Kanälchen. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 2, S. 1. 1867. — b) Zur Anatomie und Entwicklung des inneren Ohres. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 22, S. 57. 1888. — c) Zur Entwicklung der häutigen Bogengänge des inneren Ohres. Sitzungsber. d. Mathem.-phys. Kl. d. Akad. d. Wiss. München 1888. — d) STRICKERS Handbuch der Lehre von den Geweben. 1872. — e) Beiträge zur Anatomie des Gehörorgans. München 1878. — RUDLOFF: Zur Histologie des Tubenknorpels. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 37, S. 188. — RUFFINI: Sull' organo nervoso paratimpanico d. G.



VITALI. Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 31, S. 1—17. 1920. — RUGE: Das Knorpelskelet des äußeren Ohres der *Monotremen*, ein Derivat des Hyoidbogens. GEGENBAURS morphol. Jahrb. Bd. 25, S. 203—223. 1897. — RUHWANDEL: a) Die Entwicklung der Paukenhöhle beim *Kanarienvogel*. Ebenda Bd. 50, S. 75—102. 1916. — b) Über die Entwicklung der Paukenhöhle bei der *Hauskatze*. Ebenda Bd. 50, S. 108—113. 1916. — RUNGE: Beziehungen des pathologischen Befundes zur Ohrfunktion. Handb. d. spez. pathol. Anat. u. Histol. Bd. 12, S. 735. 1925. — RUTTIN: a) Ein Ligamentum membranaceum tympani externum und internum. Anat. Anz. Bd. 54, S. 433—455. 1921. — b) Weitere Beiträge zur Klinik der Labyrinthfistel. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 49, S. 393. 1915. — c) Zur Morphologie des Tensor tympani. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 61, S. 330. 1921. — d) Zur Anatomie und Pathologie des Ductus reuniens. Verhandl. d. Ges. d. Hals-, Nasen- u. Ohrenärzte 1921. S. 343. — e) Zur normalen und pathologischen Anatomie des Utriculus und der Cysterna perilymphatica. Acta oto-laryngol. Bd. 3, S. 289. 1922. — f) Zur Anatomie des Trommelfells. Ebenda Bd. 7, S. 349. 1925. — RUYSCH: a) Die Otolithen der *Fische* in bezug auf ihre Bedeutung für Systematik und Altersbestimmung. Diss. Altona 1901. — b) Die Funktion der Otolithen. Sammelreferat. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 51. 1908. — c) Experimenten over Otolithenverschuiving. Diss. Utrecht 1909. — SAKAI: Findet sich die Macula neglecta auch beim Menschen? Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 82, S. 50. 1912. — SAPPEY: a) Anatomie physiologique des vaisseaux lymphatiques. Paris 1883. — b) Handb. der topogr. Anatomie 1885. — SARAI: Untersuchungen über die Lage der Bogengänge und des Labyrinths im Schädel und über die Flüssigkeitsverschiebung in den Bogengängen bei Kopfbewegungen. Ebenda Bd. 46, S. 72. 1904. — SARRASIN: a) Über das Gehörorgan der *Coccoliden*. Anat. Anz. Bd. 7. 1892. — b) Zur Entwicklungsgesch. u. Anatomie der ceylonesischen *Blindwühle Ichtyophis glutinosa*. 1890. — SATO: Vergleichende Untersuchungen über die Bogengänge des Labyrinths beim Neugeborenen und beim Erwachsenen. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 42, S. 137. 1903. — SATOH: a) Richtung und Benennung der Bogengänge des menschlichen Labyrinths. Ebenda Bd. 44. S. 178. 1903. — b) Der histologische Bau der *Vogelschnecke* und ihre Schädigung durch akustische Reize und durch Detonation. Basel: Schwabe 1917. — SCARPA: Anatomicae disquisitiones de auditu et olfactu. Mediolani 1797. — SCHÄFER: Zur Entwicklungsgeschichte der Bogengänge. Naturwiss. Wochenschr. Bd. 9. 1898. — SCHÄFER und SESSOUS: Über die Bedeutung des Mittelohrapparates für die Tonperzeption, insbesondere für die Wahrnehmung der tiefsten Töne. Verhandl. d. dtsh. otol. Ges. 1908. S. 87. — SCHAFFER: Lehrbuch der Histologie. Wien 1921. — SCHILLING: Arch. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 110, S. 1. 1922. — SCHMALHAUSEN: Der Suspensorialapparat der *Fische* und das Problem der Gehörknöchelchen. Anat. Anz. Bd. 56, S. 534—543. 1923. — SCHMALTZ, G.: Über die Reizvorgänge an den Endorganen des Nervus octavus. III. Mitt. Die Vorgänge im Bogengang bei der kalorischen Reizung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 208, H. 3/4, S. 424—444. 1925. — SCHMIDT: a) Zur Anatomie und Entwicklung der Gelenkverbindungen der Gehörknöchelchen beim Menschen. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 43, S. 125. 1903. — b) Vergleichend-histologische Untersuchungen über die Ohrmuschel und die Glandulae ceruminales der *Haussäugetiere*. Arch. f. Tierheilk. Bd. 28, S. 510. — c) Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Ohrmuschel verschiedener *Säugetiere*. Altenburg 1912. — SCHÖNEMANN: a) Atlas des menschlichen Gehörorgans mit besonderer Berücksichtigung usw. Jena: Fischer 1925. S. 91. — b) Schläfenbein und Schädelbasis, eine anatomisch-otiatrische Studie. Denkschr. d. allg. schweiz. Ges. f. d. ges. Naturwiss. Basel: Georg & Comp. 1906. — SCHULTE und TILNEY: The development of the neuraxis in the domestic cat to the stage of 21 somites. Ann. of the N. Y. acad. of sciences Bd. 24, S. 319. 1915. — SCHULTZE, M.: Arch. f. Anat. u. Physiol. 1858. — SCHWALBE: a) Beiträge zur Kenntnis des äußeren Ohres der *Primaten*. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 19, S. 545—668. 1916. — b) Das äußere Ohr. v. BARDELEBENS Handb. der Anatomie des Menschen. S. 1—192. 1897. (Literatur.) — SCHWARTZE: Handbuch der Ohrenheilk. Bd. 1. 1892. — SCOTT: A contribution to the histology of the human osseous und membranous labyrinth. Journ. of anat. a. physiol. Bd. 43, S. 329 bis 345. 1909. — SELENKA: Studien über die Entwicklungsgeschichte der *Tiere*. Wiesbaden 1892. — SHAMBOUGH: a) Die Verteilung der Blutgefäße im Ohrlabyrinth des *Schafes* und des *Kalbes*. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 48, S. 381. 1904. — b) Verbindungen zwischen den Blutgefäßen im membranösen Labyrinth und dem Endosteum und den Gefäßen der knöchernen Labyrinthkapsel. Ebenda Bd. 50, S. 327. 1905. — c) Über die Herkunft der in den tieferen Schichten der Stria vascularis sich findenden Zellen. Ebenda Bd. 53, S. 301. 1907 und Arch. of otology Bd. 36, S. 241—256. 1907. — d) Über Bau und Funktion des Epithels im Sulcus spiralis externus. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 58, S. 250. 1909; auch Arch. of otology Bd. 37, S. 538—546. 1908. — e) Das Verhältnis zwischen der Membrana tectoria und dem Cortischen Organ. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 62, S. 235. 1911.

- f) Über den Bau und die Funktion der Crista ampullaris. *Ebenda* Bd. 65, S. 23. 1917.
- g) On the epithelial cellprocesses of the sulcus spiralis externus. *Americ. journ. of otol.* Bd. 5. — h) A restudy of the minute structure in the cochlea etc. *Americ. journ. of anat.* Bd. 7, S. 245—258. 1907. — i) Blood-stream in the labyrinth of the ear of *dog* and of man. *Ebenda* Bd. 32, S. 189. — k) The distribution of the blood-vessels in the labyrinth of the ear of *Sus crofa*. London: Wesley. 1903. S. 3—20. — l) The structure and function of the crista ampullaris. *Americ. journ. of otol. a. rhinol.* Bd. 32, S. 443.
- m) The venous system of the labyrinth. *Trans. americ. otol. soc.* 1910. — n) A new theory of tone perception. *Anat. record* Bd. 1, S. 80. 1906. — o) The development of the membranous labyrinth. *Arch. f. Otolaryngol.* Bd. 3, S. 233. 1926. — p) The membrana tectoria and the theory of tone perception. *Arch. of otology* S. 457—467. 1908 u. *Zeitschr. f. Ohrenheilk.* Bd. 59, S. 159. 1909. — q) Why a peripheral tone analysis is necessary to explain the phenomena of tone perception. *Laryngoscope* 1—11. 1909.
- r) Das Verhältnis zwischen Membrana tectoria und dem Cortischen Organ. *Zeitschr. f. Ohrenheilk.* Bd. 62, S. 235. 1911. — SCHELDON: The phylogeny of the facial nerve and chorda tympani. *Anat. record* Bd. 3, S. 593. 1909. — SIDORIAX: Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des endolymphatischen Apparats der *Fische*. *Anat. Anz.* Bd. 15, S. 93. 1899. — SIEBENMANN: a) Korrosionsanatomie des knöchernen Labyrinths des menschlichen Ohres. Wiesbaden 1890. — b) Die ersten Anlagen des Mittelohres und der Gehörknöchelchen des menschlichen Embryo. *Arch. f. Anat. u. Entw.* Bd. 8, S. 686. 1894. — c) Das Gehörorgan. *Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 7, S. 331. 1897. — d) Mittelohr u. Labyrinth. v. BARDELEBENS *Handb. d. Anat. d. Menschen* 1897, S. 195—324. — e) Neuere Untersuchungen über die Entstehung der Membrana tectoria. *Verhandl. d. Ges. f. Ohrenheilk.* Bd. 31, S. 391. 1900. — f) Die Blutgefäße im Labyrinth des menschlichen Ohres. Wiesbaden 1894. — g) Anatomische Untersuchungen über den Saccus und Ductus endolymphaticus beim Menschen. *Beitr. z. Anat. d. Ohres* Bd. 13, S. 59—64. 1919. — h) Demonstration von mikroskop. Präparaten des normalen menschlichen Labyrinthes. *Verh. d. dtsh. otol. Ges.* Bd. 22, S. 221—223. 1913. — i) Ein neues Labyrinthmodell des menschlichen Gehörorgans. *Zeitschr. f. Ohrenheilk.* Bd. 82, S. 1. 1922. — SIEBENMANN und ONO: Über das Lumen, die Gestalt und den Verlauf des Ductus reuniens Henseni bei erwachsenen Menschen. *Klin. Beitr. f. Ohrenheilk., Festschr. f. URBANTSCHITSCH.* Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. S. 611—624. 1918. — SMITH, GEOFFRY: The middle ear and columella of *birds*. *Quart. journ. of microscop. science* 1904. — SMITH, LUCY WRIGHT: The origin and development of the Columella auris in *Chrysemis marginata*. *Anat. Anz.* Bd. 46, S. 547—560. 1914. — SNAPP: Blood-supply of the labyrinth of *birds*. *Anat. record* Bd. 27, S. 299. 1924. — SOLGER, BERNHARD: Zur Kenntnis der Gehörorgane von *Pterotachea*. *Schriften d. Naturforsch. Ges. Danzig* 1899. — SOLOWZOFF: Zur Anatomie des Cortischen Organs bei neugeborenen Kindern und Anencephalen. *Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol.* Bd. 68, S. 557. 1925 und Příspěvek k histologii orgánu Cortilho. *Casopis lékařův českých* 1924. S. 1—16. — SONNTAG: Neuere Arbeiten über die Anatomie des Gehörorgans. *Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk.* Bd. 4, S. 65 u. 457; Bd. 5, S. 509; Bd. 9, S. 133. — SPECHT, F.: Zur Physiologie des Hörens. *Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk.* Bd. 114, S. 1—72. 1925. — SPEE, ALEX., Graf: a) Mitteilungen zur Histologie des Cortischen Organs des erwachsenen Menschen. *Anat. Anz.* Bd. 19, S. 13—23. 1901; *Verhandl. d. anat. Ges. Bonn.* — b) Demonstration von Zentralkörpern in den Zellen des Cortischen Organs der menschlichen Gehörschnecke. *Verhandl. d. anat. Ges.* Bd. 16, S. 257. — SPEMANN: a) Über die erste Entwicklung des Tuberculum Eustachii und des Kopfskelets bei *Rana temp.* *Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. u. Physiol.* 1898. — b) Die Entwicklung des invertierten Hörbläschens zum Labyrinth. *Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen* Bd. 30, S. 437—458. 1910. — c) *Handbuch der Anatomie des Menschen.* Herausg. von BARDELEBEN 1896. — SPENCER, TH. B.: A comparison of the external and middle ear of man and the *cat*. *Proc. of the Americ. soc. of microscop.* Bd. 13. 1890. — SPIEGEL und DEMETRADES: *Zeitschr. f. Ohrenheilk. u. f. Krankh. d. Luftwege* Bd. 6, S. 473—477. 1923 u. Bd. 12, S. 630—636. 1925. — STEFANI: De la funzione non acustica e di orientamento del labirinto del orecchio. *Atti d. istit. Veneto sc.* Bd. 62, S. 937 u. 1122. 1902. — STEIN: Die Lehre von Funktionen der einzelnen Teile des Ohrlabyrinths. Jena: Fischer 1894. — STEINBRÜGGE: Über das Verhalten des menschlichen Ductus cochlearis im Vorhofsblindsack. *Anat. Hefte* Bd. 3, S. 161—173. 1893. — STEINBRÜGGE und NIESER: Bilder aus dem menschlichen Vorhof. Leipzig: Deuticke 1895. — STEINITZ: a) Beiträge zur Kenntnis der Nervenendigungen der quergestreiften Muskeln der *Säugetiere*. *Diss. Rostock* 1905. — b) Beiträge zur Anatomie des Musculus stapedius. *Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk.* Bd. 70, S. 45. 1907. — STERN: Die Unbeweglichkeit des Steigbügels im ovalen Fenster. *Diss. Freiburg* 1903. — STERNBERG: Über Transplantation des Hörbläschens bei *Froschlarven*. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Bd. 103, S. 259—285. 1924. — STERZI, GIUSEPPI: Il sacco endol. GEGENBAURS

morphol. Jahrb. Bd. 39, S. 446—496. 1909. — STEWARD: a) On the membranous labyrinth of *Echinorhinus*, *Cestracion* and *Rhina*. Journ. of the Linnean soc. Bd. 29, 1906. — b) On the membranous labyrinths of certain sharks. Ebenda Bd. 29, S. 407. 1906 u. Journ. of comp. neurol. 1923. — STIBBE: Beidrage tot de Kennis on trent de Ontwikkeling der Crista quarta. Dokt.-Arb. Utrecht 1921. — STÖHR: Lehrbuch der Histologie u. Über Schleimdrüsen. Festschrift für KÖLLIKER 1887. — STREETER, G. K.: The development of the venous sinuses of the dura mater in the human embryo. Americ. journ. of anat. Bd. 18, S. 145—178. 1915 u. Contrib. to Embryology Bd. 8, S. 5—38. 1918. — b) Some experiments in the developing ear vesicles of the tadpole with relation to equilibration. Journ. of exp. zool. Bd. 3, S. 543—558. 1906. u. Some factors in the development of the amphibian ear vesicle and further experiments on equilibration. Ebenda Bd. 4, S. 431 bis 445. 1904. — c) Vascular drainage of endolymphatic sac. Americ. journ. of anat. Bd. 19, S. 67—90. 1916. — d) The amphibian ear vesicle. Anat. record Bd. 9, S. 127. 1915. — STREETER, G. L.: a) On the development of the membr. labyrinth and the acoustic and fac. nerves in the human embryo. Americ. journ. of anat. Bd. 6, S. 139. 1907. — b) Development of membr. labyrinth and acoustic ganglion in the human embryo. Ebenda Bd. 5. 1906 u. Bd. 4. 1904. — c) Experimental observations on the development of the amphibian ear vesicle. Anat. record Bd. 3, S. 194. 1909. — d) Experiment on the amphibian ear vesicle. Ebenda Bd. 9. 1915. — e) The development of the scala tympani etc. in the human embryo. Americ. journ. of anat. Bd. 21, S. 299—320. 1917. — f) The factors involved in the excavation of the cavities in the cartilaginous capsule of the ear in the human embryo. Ebenda Bd. 22, S. 1—26. 1917. — g) The histogenesis and growth of the otic capsule and its contained periotic tissue spaces in the human embryo. Contrib. to embryol. of the Carnegie inst. Bd. 7, S. 5—54. 1918. — h) Migration of the ear vesicle of the tadpole during normal development. Anat. record Bd. 21, S. 115. 1921. — VAN DER STRICHT: a) Histogénèse des parties constituantes du neuroépithélium acoustique. Verhandl. d. anat. Ges. Würzburg 1907. — b) Histogénèse des parties constituantes du neuroépithélium acoustique des tâches et des crêtes acoustiques et de l'organe de CORTI. Arch. de biol. Bd. 23, S. 541—693. 1908. — c) The genesis and structure of the membrana tectoria and the crista spiralis of the cochlea. Contrib. to embryol. of the Carnegie instit. Bd. 7, S. 55—86. 1918. — d) The development of the pillar cells tunnelspace and Nuels spaces in the organ of CORTI. Journ. of comp. neurol. Bd. 30, S. 283. 1919. — e) The arrangement and structure of sustentacular cells and haircells in the developing organ of CORTI. Contrib. to embryol. of the Carnegie inst. Bd. 9, S. 109. 1920. — f) Les membranes tectrices des crêtes et des tâches acoustiques. Arch. de biol. Bd. 31. 1921. — g) Sur l'existence d'une rangée spirale de foramina et de dents externes au niveau du sillon spirale externe du canale cochléaire. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. Bd. 83, S. 797. 1920. — h) Origine et structure de la cupule et de la membrane otolithique. Zentralbl. f. Hals-, Nasen- u. Ohrenheilk. Bd. 1, S. 210. 1922. — STIBBE: Bijdrage tot de Kennis om trent de ontwikkeling der Crista quarta. Diss. Utrecht 1922. 67 S. — STUDNICKA, F. K.: Die Otoconien, Otolithen und Cupulae terminales im Gehörorgan von *Ammocoetes* und *Petromyzon*. Anat. Anz. Bd. 42, S. 59. 1912. — SZÜTZ: Über sog. atypische Epithelformationen im häutigen Labyrinth. Eine rudimentäre Macula neglecta. GEGENBAURS morphol. Jahrb. Bd. 44, S. 403. 1912. — STUMMER VON TRAUNFELS: Über die phylogenetische Entwicklung der schalleitenden Apparate am Gehörorgan der Wirbeltiere. Mitt. d. naturwiss. Ver. Steiermark Bd. 46, 1910. — STURM: A new theory of hearing. Journ. of laryngol. a. otol. Bd. 29, S. 193. — SYK, IWAN: Zur Kenntnis der Morphogenese der mittleren und äußeren Gehörsphäre bei den Amnioten. Acta laryngol. Bd. 1. 1918. — SYMINGTON, J.: The external auditory meatus in the child. Journ. of anat. 1885. — SZAKALL: Das Gehörorgan der ungarischen Blindmaus (*Spalax hungaricus*). Mathem.-naturwiss. Ber. Ungarn Bd. 21, S. 135. — TADOKORO und WATANABE: Experimentelle Studien über die vitale Fixation des Gehörorgans. Org. d. japan. Otol., Rhinol. u. Laryngol. Bd. 27. 1921. — TAFANI: L'organo dell'udito. Firenze 1885. — TANAKA: Experimentelle Studien über den Einfluß der Salizylsäure auf die nervösen Elemente des Gehörorgans. Kinsei-igaku Bd. 9. 1922. — TANDLER: a) Über ein Corpus cavernosum tympanicum beim *Sehmid*. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. 1899. — b) Die Entwicklung des Kiebitzes. KEIBLS Normentafeln. — c) Die Entwicklung des fünften Aortenbogens und der fünften Schlundtasche beim Menschen. Anat. Hefte Bd. 38. — TANTURRI: a) Rapporti linfatici della cassa timpanica con la cavità cranica. Atti clin. oto-laringol. Bd. 8. 1910. — b) La formazione atypica del labirinto. Morgagni Bd. 13. 1924. — c) La terminazioni del nervo acustico nel labirinto dei polli. Neurologica Bd. 42, S. 32. — d) Rapports lymphatiques de la caisse du tympan avec la cavité cranienne. Ref. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 9, S. 318. 1911. — e) Le terminazioni del nervo acustico nel labirinto dei polli. (Contributo istologico.) Neurologica Jg. 42, Nr. 6, S. 321—335. 1926. — TER KUILE: Zur Funktion der Papilla acustica basilaris. Arch. f.

Anat. u. Physiol., physiol. Abt. 1906. S. 127. — TATAROFF: Über die Muskeln der Ohrmuschel und einige Besonderheiten des Ohrknorpels. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt. 1887. — TENAGLIA: Arch. ital. di otol. 1926. — TERRY: The relation of the facial nerve and the otic capsule. Anat. record Bd. 17, S. 235. 1919. — THOMSON, D'ARCY: On the auditory labyrinth of *Orthogoriscus mola*. Stud. mus. zool. Dundee. — TODD und BOWMANN: The physiol. anatomy of man. 1846. — TOKURA, RAISUKE: a) Zur Frage der Hörbläscheninversion. Fol. anat. japon. Bd. 2, H. 2, S. 97—106. 1924. — b) Entwicklungsmechanische Untersuchungen über das Hörbläschen und das akustische, sowie faciale Ganglion bei den *Anuren*. Ebenda Bd. 3, H. 4/5, S. 173—208. 1925. — TOWER: The production of sound in the *drum fishes*, the *sea-robin* and the *toad-fish*. Ann. of the New York acad. of sciences Bd. 18. 1908. — TRACY: The clupeoid cranium in its relation to the swim-bladder diverticulum and the membranous labyrinth. Journ. of morphol. Bd. 33, S. 439. 1920. — b) The membranous labyrinth and its relation to the procoelomic diverticulum of the swim-bladder in *clupeoids*. Journ. of comp. neurol. Bd. 31, S. 219 bis 238. 1920. — TRETJAKOFF: a) Die peripherische und centrale Endigung der Gehörnerven beim *Ammocoetes* und *Petromyzon*. Fol. neurol. 1907. — b) Die Entstehung der äußeren Ampulle. Anat. Anz. Bd. 32, S. 165—174. 1908. — c) Die Sinnesorgane des *Flußneunauges*. Monographie. Odessa 1916. 40 S. (Russisch.) — TRÖLTSCHE: Die Anatomie des äußeren u. Mittelohres etc. Lehrb. der Ohrheilk. Leipzig 1881. — TSCHERNOFF, N. D.: a) Über den anatomischen Bau des Gehörorgans von *Exocoetes*. Anat. Anz. Bd. 34, S. 91—94. 1909. — b) Der Ductus endolymphaticus bei *Diplophysa dorsalis*. Anat. Anz. Bd. 60, S. 109—118. 1925. — TULBERG: Das Labyrinth der *Fische*, ein Organ zur Empfindung der Wasserbewegung. Bihang svenska vet. acad. handl. Bd. 28. — TULLIO, PIETRO: Sulla funzione delle varie parti del labirinto acustico. (Laborat. di fisiol., univ. Bologna.) Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 35, H. 4, S. 230—267. 1924. — TYSOWSKI: Zur Kenntnis des Gehörorgans und seiner Beziehungen zur Schwimmblase bei den *Clupeiden*. Bull. int. de l'acad. des sciences de Cracovie Bd. 1. 1909. — UNNA und SCHUMACHER: Lebensvorgänge in der Haut usw. Wien: Deuticke 1925. S. 101. — URBANTSCHITSCH, V.: a) Über die erste Anlage des Mittelohres und des Trommelfelles. Mitt. a. d. embryol. Inst. d. Univ. Wien Bd. 1. 1877. — b) 1876. Das Lumen des äußeren Gehörganges bei Embryonen und Neugeborenen. Ebenda H. 2, 1878. — c) Med. Jahrb. 1875. — VALI: Beiträge zur Kenntnis des schalleitenden Apparates der ungarischen *Säugetiere*. Passows Beitr. Bd. 3, S. 343. — VAN DER KLAUW: a) Eenige skelet stukjes der trommel holte bij de *zoogdieren*. Tijdschr. need. dierk. Ges. Bd. 2, 19, S. 3. — b) Historique de l'ossetlet et du cartilage situé dans le tendon du muscle de l'étrier. Janus Bd. 26, S. 260. — c) Het entotympanicum meer in het bijzonder bij *Procavia*. Nederlandsch tijdschr. v. geneesk. Bd. 2, S. 15. 1916. — d) Über die Entwicklung des Entotympanicum. Tijdschr. d. nederl. dierk. vereen. Bd. 18, S. 135. — e) De ontwikkeling van het tympanaal steek bij eenige *zoogdieren*. Nederlandsch tijdschr. v. geneesk. Bd. 68. 1922. — f) Bau und Entwicklung der Gehörknöchelchen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 25. S. 565—622. 1924. — VARAGLIA: Sulle fibre elast. della membrana del timpano. Arch. ital. di otol., rinol. e laringol. Bd. 9. 1899. — VASTICAR: a) Sur la structure des piliers de CORTI. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences Bd. 153, S. 1023. — b) Sur la structure des piliers internes de l'organe de CORTI. Ebenda Bd. 154, S. 135. 1912 und Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 88, S. 279. 1912. — c) Sur la structure de la lame spirale membraneuse du limaçon. Ebenda Bd. 154, S. 391. 1912. — d) Sur l'existence d'un pilier grêle externe de l'organe de CORTI. Ebenda Bd. 154, S. 1723. — e) L'arcade de CORTI et ses connexions avec l'épithélium sensoriel. Ebenda Bd. 155, S. 73. — f) La région auditive interne de l'organe de CORTI. Ebenda Bd. 158, S. 1208. — g) L'appareil de soutien de la région acoustique interne. Ebenda Bd. 158, S. 1280. — h) Les formations nucléaires de la cellule auditive interne. Ebenda Bd. 158, S. 1447. — i) Sur les terminaisons du nerf acoustique. Ebenda Bd. 161, S. 649. — k) Les formations nucléaires des cellules auditives externes et de DEITERS. Ebenda Bd. 161, S. 58 und Sur la structure de la cellule auditive S. 501. — l) Notes d'histologie, étude sur la tectoria. Journ. de l'anat. et de physiol. Bd. 45, S. 459. — m) Les sangles des cellules de soutènement de l'organe de CORTI. Ebenda Bd. 47, S. 60. 1911. — VERMEULEN, H. A.: Die Tuba auditiva beim *Pferd* und ihre physiologische Bedeutung. GEGENBAURS morphol. Jahrb. Bd. 40. S. 411—479. 1909. — VERNIEUWE: a) Contributions à l'étude du développement embryonnaire et postembryonnaire du limaçon des *mammifères* et de l'homme. Presse oto-laryngol. Belge Nr. 4. 1905. — b) Beitrag zum Studium der embryonalen und postembryonalen Entwicklung der Schnecke der *Säugetiere* und des Menschen. Ebenda Nr. 6 u. 7. 1905. — VERSLUYS, J.: Die mittlere und äußere Ohrsphäre der *Lacertilia* und *Rhynchocephalia*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 12. 1898. — VERSLUYS, J., jr.: Entwicklung der Columella auris bei den *Lacertiliern*. Ebenda Bd. 19. 1903. — DE VESCOVI, P.: Ricerche anat. fisiolog. interna all'apparato uditivo dei *Teleostei*. Atti della acad. di Torino

Bd. 26. 1890/91. — VILLY: The development of the ear and accessory organs in the common frog. Quart. Journ. of Microscop. Science Bd. 30. 1890. — VITALI: a) Contributo allo studio del plesso tympanico. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 26, S. 410 u. Atti d. accad. di Siena Bd. 20. 1908. — b) Di un nuovo organo nervoso di senso nell'orecchio medio degli uccelli ulteriore destino dell'organo della prima fissura branchiale. Atti d. soc. ital. progr. sc. Bd. 7. Siena 1913. — c) Un sui fenomeni consecutivi alla distruzione dell'organo nervoso di senso de me descritto nell'orecchio medio degli uccelli. Ebenda S. 925. 1913. — d) Di un nuovo organo nervoso di senso nell'orecchio medio degli uccelli. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. 30, S. 363. 1914. — e) Di un interessante derivato della prima fissura branchiale nel passero. Proc. verb. accad. fisiocrit. Siena 1911 u. Anat. Anz. Bd. 39, S. 219—224. 1911. — f) Su i disturbi funzionali e sulle lesione istologiche dipendenti della distruzione del organo ecc. Accad. Siena 1915 u. Mon. zool. ital. Bd. 36. 1925. — VOIT, MAX: Zur Frage der Verästelung des Nervus acusticus bei den Säugetieren. Anat. Anz. Bd. 31, S. 635. 1907. — VROLIK, A. J.: Die Verknöcherung des Schläfenbeines der Säugetiere. Niederl. Arch. f. Zool. Bd. 1. 1873. — WADA: a) Embryologisch-anatomische Untersuchungen über die Stria vascularis der Gehörschnecke. Mitt. d. med. Fak. Tokio Bd. 11, S. 447. 1914. — b) Über das Epithel des Sulcus spiralis externus. Ebenda Bd. 13, S. 261. 1914. — c) Beiträge zur vergleichenden Physiologie des Gehörorgans. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 202, S. 45. 1924. — WAGENER: Zur Funktion der Ceruminaldrüsen. Charité-Ann. Bd. 30, S. 624 u. Internat. Zentralbl. f. Ohrenheilk. Bd. 4, S. 338. 1906. — WALJASCHKO: Topographische Beziehungen des Gehirns, der Hirnhäute und der Hirngefäße zum Schläfenbein und zum Gehörapparat bei Neugeborenen und Erwachsenen. Arch. f. Anat. u. Physiol., anat. Abt. 1910. S. 89. — WANIBUCHI: Vergleichende Untersuchungen über die postmortalen Veränderungen. Org. d. japan. otol., rhinol. u. laryngol. Ges. Bd. 28. 1922. — WATANABE: Das Glykogen im Gehörorgan. Jap. Journ. med. sc. abstr. Bd. 2, S. 279. 1925. — WATSUJI: Über die Verteilung der elastischen Fasern im Gehörorgan. Verhandl. d. Ges. deutsch. Naturforsch. u. Ärzte Kassel 1903 u. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 47, S. 142. — WATT: Dimensions of the labyrinth correlated. Proc. of the roy. soc. S. B. biol. science Bd. 96. 1924. — WEBB, WILLFRED MARC: The ears of fishes. Knowledge Bd. 2. 1905. — WEIDENBAUM: Über Nervencentren an den Gehörorganen der Vögel, Reptilien und Amphibien. Diss. Dorpat 1925. — WEIDENREICH: Knochenstudien I u. II. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 69, S. 382 u. 558. 1923. — WEIGNER: Bemerkungen zur Entwicklung des Ganglion acustico-faciale und des Ganglion semilunare. Anat. Anz. Bd. 19, S. 145—155. 1901. — WEIL: Development of the ossicula auditus in the *Opossum*. Ann. of the N. Y. acad. Bd. 12. 1899. — WELLS: a) Physiology of the cochlea. Laryngoscope 1912. — b) The influence of sounds of different pitch, duration and intensity in the production of auditory fatigue. Ebenda 1913. — WENDT, H.: Über das Verhalten der Paukenhöhle beim Fetus und beim Neugeborenen. Arch. f. Heilk. Jg. 14, S. 97 bis 124. 1873. — WENIG, JAROMIR: a) Die Entwicklung des Ductus endolymphaticus bei Knochenfischen. Anat. Anz. Bd. 38, S. 112. 1911. — b) Die Cupulae terminales in den Ampullen des häutigen Labyrinths. GEGENBAURS morphol. Jahrb. Bd. 50, S. 319. 1907. — c) Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörorgane der *Anamnia*. Ebenda Bd. 45, S. 295. 1913. — WHITESIDE: The development of the saccus endolymphaticus in *Rana temporaria*. Americ. Journ. of Anat. Bd. 30, S. 231. 1922. — WIEDERSHEIM: a) Dell'organo uditivo. Riv. di biol. Bd. 3, S. 161. — b) Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere. 5. Aufl. Jena 1893. — c) Zur Anatomie und Physiologie des *Phyllodoctylus europaeus* mit besonderer Berücksichtigung des Aquaeductus vestibuli. Morphol. Jahrb. Bd. 1, H. 3. — VAN WILHE: K. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam 1922. — WILSON: Nerves and nerve endings in the membrana tympani of man. Americ. Journ. of Anat. Bd. 11, S. 101. 1911; Journ. comp. of neurol. Bd. 17, S. 459. 1907. — WINCKLER, C.: a) Opera omnia. S. 130—154. Haarlem: de Erven F. Boon 1921. — b) Sur l'innervation des canaux semi-circulaires dans le labyrinthe du rat nouveau-né. Arch. néerland. de physiol. de l'homme et des animaux Bd. 2, S. 456—462. 1918. — WITBSKI: Zur Entwicklungsgeschichte des schalleitenden Apparats des *Axolotls*. Diss. Berlin 1896. — WITTMACK: a) Über das Bogengangssystem der *Tanzmäuse*. Verhandl. d. dtsh. otol. Ges. Hannover. Zeitschr. f. Ohrenheilk. u. f. Krankh. d. Luftwege Bd. 51, S. 148. — b) Beiträge zur Kenntnis der Wirkung des Chinins auf das Gehörorgan. 2. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 95. S. 237. 1903. — c) Über Markscheidendarstellung und den Nachweis von Markhüllen der Ganglienzellen im Acusticus. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 61, S. 18. 1904. — d) Zur histopathologischen Untersuchung des Gehörorgans mit besonderer Berücksichtigung der Darstellung der Myelinsubstanz. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 51, S. 148. 1906. — e) Über Schädigung des Gehörs durch Schallwirkung. Ebenda Bd. 54, S. 37. 1907. — f) Eine neue Stütze der HELMHOLTZschen Resonanztheorie. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 120, S. 249—252. 1907. — g) Über Veränderungen im inneren Ohre nach Rota-

tionen. Verhandl. d. dtsh. otol. Ges. 1909. S. 150. — h) Über sog. atypische Epithel-formationen im membranösen Labyrinth. Ebenda 1911. S. 406. — i) Über die ideale normale Pneumatisation des Schläfenbeins. Ebenda 1913. S. 406. — j) Über einen Befund von wahrer Spongiosierung der Labyrinthkapsel. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 77. 1913. — k) Experimentelle Studien über die Beziehung der Liquorsekretion und der Liquorzusammensetzung zu einigen Erkrankungen des inneren Ohres. Klin. Beitr. z. Ohrenheilk. Festschr. f. URBANTSCHITSCH 1919. S. 675. — l) Zur Kenntnis der Cuticulargebilde des inneren Ohres mit besonderer Berücksichtigung der Lage der CORTISCHEN Membran. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 55, S. 537—576. 1918. — m) Über die normale und pathologische Pneumatisation des Schläfenbeins. Jena: Fischer 1918. — n) Über die Wirkung des Chinins im Gehörorgan. Beitr. z. Ohrenheilk. Bd. 12, S. 27. 1919. — o) Funktionelle Bedeutung des Neuroepithels im Labyrinth. Klin. Wochenschr. 1922. S. 2220. — p) Über die Beziehungen der CORTISCHEN Membran zum CORTISCHEN Organ. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 7, S. 424—431. 1924. — q) Über den Tonus der Sinnesendstellen des Innenohres. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 114, S. 278. 1926. — WITTMACK und LAUROWITSCH: Über artifizielle postmortale und agonale Beeinflussung histologischer Befunde im Labyrinth. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 65, S. 157. 1912. — WRIGHT: a) The relationship between the air-bladder and auditory organs in *Amiurus*. Zool. Anz. Bd. 7. 1884. — b) The nervous system and sense organs of *Amiurus*. Proc. of the Canad. inst. Toronto Bd. 2. 1884. — c) On the skull and auditory organ of the *Siluvoiid Hypophthalmus*. Transact. of the roy. soc. of Canada 1885. — WULF: Über die Dimensionen der Bogengänge bei den *Wirbeltieren*. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt. 1901, S. 57. — WYETH: On the development of the auditory apparatus in *Sphaerodon punctatus*. Proc. roy. soc. of med. Bd. 91. 1920. — YAGITA: Einige Experimente an dem Nervus petrosus superficialis major zur Bestimmung des Ursprungsgebietes des Nerven. Fol. neurobiol. Bd. 8, S. 361. — YAGIZAWA: Vergleichende Studien über die vitale Fixation des Gehörorgans. Org. d. japan. otol., rhinol. u. laryngol. Ges. 1901. — YERKES: The sense of hearing in *frogs*. Journ. of comp. neurol. Bd. 15, S. 279. 1905 und Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 107, S. 207. 1905. — YOSHI: Experimentelle Untersuchungen über die Schädigung des Gehörorgans durch Schalleinwirkung. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. 1914 und Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 58, S. 201—251. 1909. — YOUNG und MILLIGAN: The continuity of the several cavities of the middle-ear. Lancet 1905. — ZANGE, J.: a) Über Gefäßverbindungen zwischen Mittelohr und Labyrinth durch die knöcherne Labyrinthwand usw. Verhandl. d. dtsh. otol. Ges. 1912. S. 206. — b) Über das schallempfindende Endorgan im inneren Ohr. Med. Klinik 1914. S. 330. — c) Gegen die Annahme der Empfindlichkeit des Acusticusstammes, da ohne Analogie. Ebenda S. 175. — ZIBA: Über die chondrometaplastische Osteogenese bei der enchondralen Ossifikation des menschlichen Felsenbeins. Beiträge zur Kenntnis der knorpelhaltigen Interglobularräume in der menschlichen Labyrinthkapsel. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. 13, H. 2, S. 157—200. — ZIFFER: Über die Veränderung des Gehörorgans im vorgeschrittenen Alter. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 42, S. 63. — ZIMMERMANN: Wie werden die Härchen der Hörzellen erregt? Schweiz. med. Wochenschr. Bd. 56, S. 566—569. 1926. — ZONDEK, M.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 44, S. 499—509. 1895. — ZUCKERKANDL, E.: a) Zur Entwicklung des äußeren Gehörganges. Monatsschr. f. Ohrenheilk. 1873. Nr. 3. — b) Gehörorgan. Realenzyklopädie d. ges. Heilk. Herausg. von EULENBURG 1887. — c) Über die Vorhofwasserleitung des Menschen. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 10. 1876. — d) Zur Morphologie des Musculus tensor tympani. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 20, S. 104. 1884. — e) Makroskopische Anatomie. Handb. d. Ohrenheilk., herausg. von H. SCHWARTZ, Bd. 1. 1892. — f) Beitrag zur Anatomie der Ohrtrumpete. Monatsschr. f. Ohrenheilk. u. Laryngo-Rhinol. Bd. 40, S. 1. 1906. — ZWAARADEMAKER: Über den Schalldruck im CORTISCHEN Organ als den eigentlichen Hörreiz. Arch. f. Physiol., Suppl. 1905. H. 1. — ZYSTOWITSCH: Zur Frage der Lehre des Ostium tympanicum der Tuba Eustachii zum Fundus des Cavum tympani sowie zum Foramen rotundum und Foramen ovale. Arch. f. Ohren-, Nasen- u. Kehlkopfheilk. Bd. 89, S. 280.

## Namenverzeichnis.

Die *kursiv* gedruckten Zahlen weisen auf die Literaturverzeichnisse hin.

- ABELS 349, 446, 456.  
 ACQUA 457.  
 ADACHI, B. 109, 110.  
 ADDISON und RADEMAKER 242.  
 ADLER 17, 100.  
 ADRION 345.  
 AEBY 53.  
 AICHEL 242.  
 AJTAI 187.  
 ALAGNA 242, 260, 323, 457.  
 ALCOCK 236, 242.  
 ALEXANDER 260, 273, 274, 277, 298, 299, 304, 306, 320, 348, 352, 366, 370, 372, 373, 383, 389, 391, 393, 404, 410, 411, 420, 433, 435, 436, 441, 448, 450, 451, 455, 457.  
 — und BENESCHI 411.  
 — und KREIDL 457.  
 — und OBERSTEINER 457.  
 — und TANDLER 457.  
 ALTMANN 148.  
 ALZHEIMER 62, 57, 110, 458.  
 AMABILIIUS 457.  
 AMERLINCK, A. 426, 431, 458.  
 ANCEL 130, 135ff., 136ff.  
 — und BOVIN 142ff., 148.  
 ANDREEWA, Z. A. 148, 148.  
 ANDRÉ 242.  
 ANDRY 56, 110.  
 ANITSCHKOFF 11, 12, 100.  
 ANTON 219, 242, 274, 458.  
 APOLANT, H. 13, 100.  
 ARGAUD, R. 7, 100.  
 ARNOLD, G. 100.  
 — J. 110, 132ff., 136ff., 140ff., 143, 187.  
 ARNSTEIN, C. 147ff. 149.  
 ARONSOHN 242.  
 ASAI 422, 435, 436, 458.  
 — TAKESCHIRO 458.  
 AUBURTIN, G. 2, 80, 113.  
 AUFHAMMER 9, 100.  
 AUST 380.  
 AYERS 325, 343, 424, 458.  
 BAB, HANS 140ff., 149.  
 — K. 110.  
 BABES 41.  
 BABRAWY 49.  
 BABUCHIN 242.  
 BACKER 458.  
 BAGINSKY 179, 435, 455, 458.  
 — -BARNABÒ 187.  
 BAGUSEWSKA-JANICKA 242.  
 BAILEY 4.  
 BALDENWECK 458.  
 BALINSKY 389, 420, 458.  
 BALLOWITZ 229, 242.  
 BALOGH 214, 242.  
 BALZER 35.  
 BANCROFT 242.  
 BARCROFT, J. 45ff., 86, 109.  
 BARANY 444, 458.  
 BARFURTH, DIETRICH 123ff., 125, 132ff., 135ff., 149.  
 BARTELS 98ff.  
 BARTELS, P. 115.  
 BARTH 458.  
 BARTELMÉZ 377, 458.  
 BASCH, KARL 119, 127, 128, 145ff., 147ff. 149.  
 BASLER, A. 113.  
 BAST, T. H. 38, 236, 242.  
 BATH 186, 187.  
 BAUER, THEODOR 128, 144ff., 149.  
 BAUM 216, 242, 437.  
 — H. 115.  
 — und DOBERS 458.  
 BAUMGARTEN 371, 372, 458.  
 BAWDEN 242.  
 BAYER 455.  
 BEARD 417, 458.  
 BEAUREGARD 458.  
 BECCARI, N. 110, 424, 458.  
 BECK 101, 115, 458.  
 BECKE, J. 110.  
 BECKER 187, 242.  
 BECKWITH 417, 458.  
 BEDFORD 242.  
 BEER 229, 242.  
 BEHN 13, 101.  
 V. BEHRING 139.  
 BEIGEL, H. 140ff., 149.  
 — -KLAFTEN 162, 187.  
 BELOU 264, 458.  
 BELL 241.  
 BELLOCQU 91ff.  
 BELLOCQ 115, 301, 436, 458.  
 BENDA, C. 62, 110, 118, 120, 125, 129ff., 131ff., 149.  
 BENDER 264, 458.  
 BENECKE, R. 6, 35, 101, 149.  
 BENEKE 118 120ff., 122ff.  
 BENJAMINS, C. E. 297, 433, 458.  
 BENNINGHOFF 95, 96.  
 BENOIT 139.  
 — -GONIN 264, 459.  
 BERBLINGER, W. 67, 101, 113.  
 BERGE 345.  
 BERGER, F. 419, 459.  
 BERGMANN, G. v. 101.  
 BERINGER, F. 101.  
 BERK, FRANZ 118, 149.  
 BERKA, F. 120ff., 123, 129ff., 131ff., 136ff., 140ff., 149.  
 BERLINER 187, 242.  
 BERNSTEIN 459.  
 BERTELLI 422, 435, 459.  
 BERTKAU, F. 133ff., 136ff., 149.  
 BETHE 185, 187, 237, 310.  
 BETTMANN 94.  
 BEYER, HERMANN 426, 439.  
 BEZOLD 267.  
 BHATTACHARYA 459.  
 BIEDERMANN, W. 7, 17, 23, 30, 101.  
 BIEHL 445.  
 BIELSCHOWSKY 311, 356, 357.  
 — und BRÜHL 459.  
 — und POLLAK 435.  
 BIERBAUM, GEORG 381, 418, 459.  
 BIGELOW 440, 459.  
 BILANCIONI und SALVAGNI 459.  
 BIZZOZZERO 5, 7, 133ff.  
 BIZZOZERO, G. 101, 134, 140ff., 149.  
 — E. 101.  
 BLANE 230.  
 BLASCHKO, A. 1, 13, 101, 115.  
 BLAU 459.  
 BLAUE 242.  
 BLOCH 46ff., 50, 54ff., 109, 459.  
 BLUMENTHAL 459.  
 BOAS 368, 439.  
 BOCCI 459.  
 BOEKE 165, 173, 179, 186, 187, 209 356, 403, 459.

- BOGROVA 242.  
 BÖHM 4.  
 BOENHEIM 148, 149.  
 BOHN 109.  
 BOLK, L. 113.  
 BOLDYREW 187.  
 BONDY 257, 435, 437, 459.  
 BONHUS, F. 115.  
 BONNET, R. 33, 34, 68, 80,  
 110, 113, 149, 459.  
 BÖNNINGHAUS 437, 459.  
 BORN 34, 242.  
 — SOPHIE 101, 107.  
 BORREL 48, 51.  
 BORBIES 459.  
 BORY, LOUIS 48, 53, 109.  
 BOTEZAT 66, 173, 186, 187,  
 459.  
 BÖTTCHER 435, 436.  
 BOETCHER 406, 459.  
 BOUIN 113, 130, 135ff.  
 BOVERO 312, 361, 459.  
 BOVIER -LAPIERRE 242.  
 BOWDEN 243.  
 BOWMAN 335.  
 BRACK, E. 144ff., 149.  
 BRANCA 4, 11, 14, 21, 99,  
 113.  
 BRANKA, A. 101.  
 BRAUN and FRIESNER 459.  
 BRAUNSTEIN und BÜHE 459.  
 BRAUS 177, 193, 242.  
 BREHM 243.  
 BREMER 459.  
 BRESCHET 459.  
 BRESGUN 242.  
 BRESLAU, E. 110, 117, 149.  
 BREUER 284, 349, 426, 443,  
 444, 459.  
 BRIDGE 421, 459.  
 BRINKMANN, A. 57, 58ff., 110.  
 BROCK 17, 30, 101, 413, 418,  
 459.  
 BROMAN, IVAR 117, 118,  
 120ff., 149, 243, 371,  
 372, 373, 460.  
 BROOKOVER 215, 243.  
 — und JACKSON 243.  
 BROUHA 118, 120ff., 123ff.,  
 125ff., 132ff., 141ff., 149.  
 BRUCH, O. 109.  
 BRÜCHER 187.  
 BRUGNATELLI, ERNESTO 135,  
 149.  
 BRÜHL 311, 357, 366, 460.  
 BRUN, ARTURO 147ff., 150.  
 v. BRUNN 98, 99, 101, 111,  
 147ff., 150, 193, 206, 207,  
 243.  
 BRUNI 297, 460.  
 BRUNNER 213, 243, 259, 266,  
 460.  
 BRUNOT 264, 460.  
 BRUNZLOW 460.  
 BRYANT 274, 460.  
 BUDDENBROCK 440.  
 BUHE 460.  
 BULEI 243.  
 BÜLZ, E. 109.  
 BURCKHARDT 148, 187, 243.  
 BURCKHARD, GEORG 150.  
 BURKARD, A. 101.  
 DE BURLETT 277, 285, 290,  
 305, 307, 402, 445, 460.  
 BURNE 243, 433, 460.  
 BURNS 243.  
 BURR, H. SAXTON 227, 240,  
 243.  
 BUSACCA, A. 35, 101, 107.  
 BUSCHKE, A. 67, 111, 113.  
 BÜTSCHLI 420, 460.  
 BUZZI 15, 27, 101.  
 CAEN, E. 150.  
 CAJAL, RAMON Y. 7, 13, 101,  
 173, 182ff., 243, 281, 308,  
 309, 311, 336, 337, 356,  
 402, 403, 428, 435, 460.  
 CALAMIDA 243, 259, 460.  
 CALLEJA 38, 243.  
 CAMERON 460.  
 CANESTRINI 418, 460.  
 CANNIEU 460.  
 CARL 435.  
 CARMICHAEL 460.  
 CARNOT 54.  
 CARROSSINI, G. 111.  
 CARRIÈRE, REINHARD 101.  
 CASE 460.  
 DE CASTRO 187.  
 CATOIS 243.  
 CECHERELLI 175ff., 187.  
 CEDARCREUTZ, A. 101.  
 CEMACH und KESTENBAUM  
 460.  
 CHAMBRES und RÉNYI 5, 6,  
 31.  
 CHAMBERS, R. und GEORGE  
 S. RÉNYI 161.  
 CHANVEAU 437, 460.  
 CHAROUSEK 460.  
 CHATELLIER 460.  
 CHATIN 421, 460.  
 CHENG, M. 67, 113.  
 CHIARUGI 243.  
 CHILOW 302, 461.  
 CHOU, S. S. 115.  
 CHRISTIE-LINDE 243.  
 CILIANO 101.  
 CILIANO 101.  
 CISOFF 243, 417.  
 CITELLI 244, 274, 461.  
 CIVATTE, A. 35, 48, 53, 109.  
 CLADRÉ 461.  
 CLAOÑÉ 436.  
 CLASING 461.  
 CLASON 461.  
 CLEMENSCEWICZ 101.  
 CLEMENSIEWICZ 115.  
 CLERC 264, 435, 461.  
 COEN 135.  
 COFFEY 461.  
 COHN 101, 141ff., 243.  
 COLE 416, 461.  
 COLLIN 461.  
 DI COLO 426, 439, 461.  
 COLOSANTI 244.  
 COLOSTANI 240.  
 COMBY 109.  
 CONTINO, A. 111.  
 COOK 187.  
 COPE 461.  
 COGGI 422, 461.  
 CORDES 243.  
 CORDS 386.  
 CORNING 135, 377, 461.  
 CORSY, F. 150.  
 CORTI 436.  
 McCOTTER 214.  
 COTRONEL 225, 244.  
 COUPIN 417, 461.  
 COYNE und CANNIEU 461.  
 COZZOLINO 461.  
 CREVATIN 187.  
 CRUM BROWN 461.  
 CRUMBROWN 444.  
 CSOKOR 244.  
 CUMMINGS 278, 461.  
 CUMMINS 435.  
 CUTURE 187.  
 CUTURE 244.  
 CZERNY, A. 121, 122ff., 125ff.,  
 148, 150.  
 CZINNER und HAMMER-  
 SCHLAG 461.  
 DAHNS 442.  
 DÄHN, WERNER 20, 27, 101.  
 DALCQ 214, 244.  
 DANDY 461.  
 DANFORTH, C. H. 78, 79, 86,  
 113.  
 DARIER 14, 21, 48, 115.  
 DAVIDOFF 4.  
 DAVIER 41.  
 DAVIS 154ff., 187.  
 DECREY 109.  
 DEGANELLO 461.  
 DEINEKA 259, 461.  
 DEITERS 435.  
 DELBANCO 56, 111.  
 DELLA VALLE 244.  
 DEMETRIADES 366.  
 — und MEYER 461.  
 — und SPIEGEL 446, 461.  
 DENIS 244, 434 435, 461.  
 DENKER 426, 427, 438, 449,  
 452, 461.  
 DENNERT 461.  
 DEVRIES 244.  
 DEXLER 455.  
 DICKIE 461.  
 DIEKMANN 130.  
 DIECKMANN, K. 150.  
 DIENLAFÉ 90.



DIENLAFFÉ 114, 244.  
 DIESING 39, 40ff., 107.  
 DIRCKNICK-HOHENFELD 244.  
 DISSE 155ff., 187, 244.  
 DISSSELHORST 59ff.  
 DITLEVSEN 187.  
 DIXON 244.  
 DOBERS 437, 461.  
 DÖDERLEIN 461.  
 DOGIEL 173, 188, 205, 244.  
 DOHRER 424.  
 DÖLLKEN 213, 214, 244.  
 DOMBROWSKI 266, 426, 438, 461.  
 DONADEI 294, 296, 393, 422, 462.  
 DONNÉ 140ff.  
 — ALEX. 150.  
 DORENDORF 115.  
 DOUBROW, S. 138, 150.  
 DRASCH 178.  
 DREYFUSS 371, 462.  
 DREYSEL 13, 15.  
 — und OPPLER 101.  
 DRÜNER 462.  
 DUCHESCHI 244.  
 DUCLERT 150, 136ff. 142ff.  
 DURAND 90.  
 DUTROCHET 34.  
 DUVAL 188.  
 — et GARNAULT 244.  
 v. EBNER 32, 70, 76ff., 83, 89, 97, 101, 114, 115, 129ff., 147ff., 148, 150, 163, 188, 206., 244, 257, 265, 274, 338, 339, 359, 389, 462.  
 ECKART 244.  
 ECKHARDT, C. 147ff., 150.  
 ECKER-WIEDERSHEIM 462.  
 ECKERT-MÖBIUS 250, 253, 261, 262, 413, 462.  
 EDDOWES 101.  
 EDGEWORTH 269, 462.  
 EDINGER 244.  
 v. EGGELING 41, 56, 64, 83, 111, 118, 120, 141ff., 147ff., 150.  
 EGGER 184.  
 EHRlich, P. 150, 176, 188, 244, 426, 462.  
 EHRMANN, S. 4, 53, 101.  
 — und FICK 14, 115.  
 EICHHORN 55.  
 EICHLER 362.  
 v. EICKEN 45f., 452, 462.  
 EISINGER 306, 422, 462.  
 EMERIG 82.  
 EMMEL 435, 462.  
 ENGELMANN 188.  
 ERBSSEN 362.  
 ERNST, MAX 402, 462.  
 — P. 24, 101, 130, 142ff., 150.

ESCHWEILER 373, 462.  
 ESOFF 39.  
 ETERNOD 462.  
 EVANS and BARTELMEZ 462.  
 EWALD 426, 448, 451, 462.  
 EXNER 241, 244.  
 EYLANDT 39.  
 FAHRENHOLZ 212, 225, 244.  
 FAÑANAS 199, 244.  
 DA FANO 337.  
 FAUVEL et PIERRET 462.  
 FAVARO 213, 244.  
 FAVRE, M. 102.  
 FEIERTAG 82, 83.  
 FELDBERG 254.  
 FELISCH 244.  
 FICALBI 410, 462.  
 FICK, J. 4, 102, 111.  
 FINEMANN 380, 462.  
 FIRKET, H. 102.  
 FISCHEL 407.  
 FISCHER, A. 102.  
 — J. 216ff., 298, 314, 383, 462.  
 — L. 417.  
 FISCHER-FINDLEY 244.  
 FISCHL 53, 109, 462.  
 FLEISCH 444.  
 FLEISCHER 244.  
 FLEISCHMANN 366, 462.  
 FLEISSIG 424, 462.  
 FLEMMING 4, 43, 100, 102, 107.  
 FLOUREUS 426.  
 FOA, C. 102.  
 FORSTER, A. 148. 150.  
 FORUS 259, 462.  
 FOX 369, 462.  
 FRANK, ROBERT T. 130. 150.  
 FRANKL-HOCHWART 181, 240, 244.  
 FRAZER 370, 462.  
 FREUND, L. 439, 463.  
 FRETZ 244.  
 FREY, E. 266, 463.  
 — HUGO 463.  
 FIRCKENHAUS 15.  
 FRIEBOES 5, 6, 8, 33, 72, 102, 107, 114.  
 FRIEDENTHAL 67, 78, 82, 85, 114.  
 De FRIES 214.  
 v. FRISCH 176, 237, 440, 463.  
 FRITZ 54.  
 FROMMEL 136 ff., 139, 140.  
 FROST 463.  
 FRUTIGER 463.  
 FRYD 418, 463.  
 FUCHS, H. 371, 372, 385, 386, 463.  
 — F. 426, 463.  
 FUCHS und GROSS 148, 150.  
 FÜRST 463.  
 FÜRSTENBERG 135, 150.  
 FUSARI 39, 63, 83, 463.

GADOW 463.  
 GAEDE 463.  
 GANFINI 264, 435, 463.  
 GANIN 244.  
 GANS 20, 27, 46, 49, 51, 54, 102, 109.  
 GANTHER I.  
 GARCIA, A. 80, 81. 114.  
 GÅRD Lund, W. 140, 150.  
 GARTEN, S. 4, 102, 209.  
 GASKELL 463.  
 GASTEN 244.  
 GASTRALDI 244.  
 GATSCHER 361.  
 GAUPP 266, 290, 373, 404, 411, 420, 422, 423, 463.  
 GAUTHER, R. und COMINGER, E. 102.  
 GAUTHIER 13.  
 GAVAZZENI 102.  
 GAVRILENKO 244.  
 GAWRILENKO 231.  
 GAZA, A. 111.  
 GAZA 61.  
 GEBERG 463.  
 GEGENBAUR 57, 70, 117 ff., 128, 150.  
 GELLÉ 463.  
 GEMELLI 259, 463.  
 v. GENSER, Th. 150.  
 GERLACH 127.  
 v. GERLACH, JOSEPH 150.  
 GENTZMER 238, 244.  
 GÉRARD, G. 115.  
 GIACOMINI 244.  
 GICKLHORN 159, 188.  
 GIESSWEIN 441, 463.  
 GIGLIO-TOS 463.  
 GILDEMEISTER 439.  
 GIOVANNI 81, 114.  
 GMELIN 188.  
 GÖBEL 426, 463.  
 GOEBEL 451.  
 GOLDBY, F. 386, 424, 463.  
 GOLDMANN 366.  
 GOLGI 336.  
 GOLODETZ 102.  
 GOLTZ und EWALD 442.  
 GÖRKE 245, 463.  
 GÖTTE, A. 83, 114. 386, 463.  
 GOTTSSTEIN 102, 351, 435, 463.  
 GRÅBERG 157 ff., 163, 182, 188.  
 GRADENICO 367, 374.  
 GRADNIGO 463.  
 GRAFE, K. 111.  
 GRAHE, KARL 440, 463.  
 GRASSI und CASTRONOWO 245.  
 GRATOLET 245.  
 GRAY 158 ff., 276, 393, 424, 426, 433, 434, 463.  
 GREEN 463.  
 GRESCHIK 188.

- GREY 266, 420.  
 GRIESSMANN 463.  
 GRIFFINI 178, 188.  
 GRIFFITH 463.  
 GROSSE 15, 102.  
 GROSSER 96, 116, 245, 435.  
 GROSSMANN 155 ff., 184, 188.  
 GRUBER, Georg B. 122, 123 ff.,  
 128, 134 ff., 140 ff., 156,  
 258, 464.  
 GRÜNBERG 452.  
 GRYNFELDT 464.  
 GUERINI 245.  
 GUGGENHEIM 370, 464.  
 GUILD 214, 287, 302, 453,  
 464.  
 GUILLEBEAU, ALFRED 135,  
 141 ff., 151.  
 GUMPERT 67.  
 GUNN, J. DE 107.  
 GÜNTHER, M. 73 ff., 114.  
 GUTHRIE 370, 464.  
 GUTTMANN, EUGEN 102.  
  
 HAAKE 456.  
 HAAS 464.  
 DE HAAN 38.  
 DE HAAS 277, 307.  
 HABERMANN, J. 456, 464.  
 HÄGGQUIST, G. 39, 109.  
 HAIKE, H. 464.  
 HAL DOWNEY 107.  
 HALBAN, JOSEPH 123, 130,  
 151.  
 HALLER, B. 186, 188.  
 HAMMAR 261, 369, 464.  
 HAMMERSCHLAG 464.  
 HAMPEL 59 ff.  
 HÄMPEL 418, 464.  
 HANDRICK 464.  
 HANKE 464.  
 HANN 347, 464.  
 HANSEMANN, D. 4, 102.  
 HANSEN 294.  
 HARDESTY 269, 338, 342,  
 345, 346, 398, 437, 449,  
 464.  
 HARRISON 403, 420, 422, 464.  
 HARRISON, R. H. 188.  
 HARTMANN, 464.  
 HARTRIDGE 418, 464.  
 HARVEY 227, 245.  
 HASEBROEK 109.  
 HASSE 291, 293, 301, 418,  
 422, 424, 464.  
 HASSERL 464.  
 HAYASHI, LAKAYE 142, 151.  
 HECHT, P. 1, 64, 83, 111,  
 311.  
 HEGETSCHWEILER 371, 464.  
 HEIDENHAIN, M. 1 ff., 5, 8,  
 30, 58, 102, 107, 111,  
 164, 168 ff., 188.  
 — R. 111, 133 ff., 141 ff.,  
 151.  
 HEIDRICH 188.  
 HELD 199, 279, 280, 291,  
 297, 309, 321 ff., 325,  
 329 ff., 333, 335 ff., 338,  
 357, 341, 344, 345, 353,  
 356, 359, 388, 399, 403,  
 426, 435, 436, 464.  
 — und KLEINKNECHT 464.  
 HELLER, B. 109.  
 HELLMANN, T. J. 181 ff., 188,  
 385, 415, 464.  
 HELMES 464.  
 HELMHOLTZ 266, 464.  
 HENNEBERG, B. 66, 114,  
 368, 464.  
 HENNICKE 426, 464.  
 HENNIG 140 ff.  
 HENNING, C. 151, 176, 178,  
 188, 194, 237, 238, 245.  
 HENLE, A. 8, 102.  
 — J. 57, 70, 111, 140 ff.,  
 151, 158 ff., 268, 464.  
 HENSCHEN, F. 58, 60, 111.  
 HENSEN 34, 269, 282, 294,  
 324, 336, 403, 435, 441,  
 447, 448, 449, 464.  
 — und RETZIUS 436.  
 HERINGA 345, 356.  
 HERMANN 159, 162, 163 188.  
 HERNYOLD 419.  
 HERON 266, 465.  
 HERRICK, C. 173, 188, 245.  
 HERTER 386, 392, 423, 465.  
 HERTWIG, O. 465.  
 VAN HERWERDEN 16.  
 HERXHEIMER 5, 7, 10, 102,  
 107.  
 HERZFELD 245.  
 HERZOG 283, 391, 426, 465.  
 HESSE, Fr. 83, 107, 111.  
 HEUDORFER 55.  
 HEUDORFFER, K. 109.  
 HEUSS 20, 56.  
 HEUSZ 111.  
 HEYL 465.  
 HEYMAN 154 ff., 188.  
 HEYNOLD, H. 13, 61, 111.  
 HILDEBRANDT, HEINRICH  
 465.  
 HILL 4.  
 HINSBERG 245.  
 — und SCHRÖDER 465.  
 HINTZE 188.  
 HIRAKAWA 465.  
 HIRSCHLAND, LEO 118, 151.  
 HIRZEL 386.  
 HIRZL 245.  
 HIS 188.  
 HOCHSTETTER 215, 245, 386,  
 424, 465.  
 HOFFMANN 154 ff., 155 ff.,  
 188, 240 ff., 245, 424,  
 465.  
 — H. 63, 111.  
 HOFFMANN und FRIBOES 103.  
 HOFMANN, F. B. 237.  
 HOGGAN, G. und F. 99, 116.  
 HOHLFELD, MARTIN 135,  
 140 ff., 151.  
 HOLM 245.  
 HOLMES 465.  
 HOLMGREN, E. 60, 103, 107,  
 111, 151, 188, 465.  
 HOMMA, G. 39, 107.  
 — H. 62, 111.  
 HONDA 436.  
 HÖNIGSCHMIDT 178, 186,  
 HÖNIGSCHMIED 188.  
 HOPF und EDZART 188.  
 HOPKINS 203, 233, 245, 426,  
 465.  
 HOEPE, H. 5, 6, 7, 8, 23,  
 33 ff., 67, 85, 102, 107.  
 HORNGOLD 465.  
 HOSHINO 465.  
 HOSOYA 465.  
 HÖSSL 452, 465.  
 HOVEN, HENRI 136 ff., 151.  
 HOWES 245, 414, 465.  
 HOYER, G. 96, 97 ff., 116.  
 HUBER 184, 214.  
 — KARL und EGGER, AR-  
 NOLD 188.  
 — and GUILD 245.  
 HUECK, W. 46, 48, 53, 54,  
 103, 107, 109.  
 HULDSCHINSKY 41.  
 HUSS, MAX 117, 128, 151.  
 HUXLEY 411, 465.  
 HYRTL 266, 437, 465.  
  
 IDE, M. 5, 103.  
 v. IHERING 417, 418, 419,  
 465.  
 IMMERMANN 392, 419, 465.  
 INGALLS 465.  
 ISHIKAWA, N. 107.  
 IWAKIN 207, 245.  
 IWANZOFF, J. 71, 465.  
 IWATA, NOBUHISA 281, 293,  
 300, 434, 465.  
  
 JACQUES 188, 465.  
 JADASSOHN 49.  
 JAGODOWSKI 230, 245.  
 JÄGER, H. 109.  
 JAKOBI 49.  
 JAKOBSON 245.  
 JAKOWSKI, S. M. 151.  
 JAKOWSKY 134, 136, 139 ff.  
 JAMIN 41.  
 JANAKA, H. 110.  
 JAQUES 259.  
 JARISCH 41, 54, 163.  
 JEKINSON 465.  
 JELLINEK 426, 465.  
 JENKINS 418, 419, 465.  
 JENKINSON 435.  
 JENNY 465.  
 JENSEN 465.

- JESSIONEK, A. 111.  
 JOHN, CARL 148, 151.  
 JOHNSTON 181, 188, 213, 214,  
 237, 245, 465.  
 JONES and JUGHAM 465.  
 JORDAN 4.  
 JOSEPH, M. 111, 328, 399,  
 435, 465.  
 JUDIN 163.  
 JUNGERSEN 245.  
 JURISCH 15, 188.  
 JÜRGENSEN, A. 29, 103.
- KADKIN, P. K. 151.  
 KAISER 281, 308, 309, 465.  
 KAJAVA, YRJÖ 41, 111, 148,  
 151.  
 KALISCHER 440, 465.  
 KALLIUS 118, 151, 156 ff.,  
 158, 160, 163, 166, 183,  
 189, 205 ff., 245.  
 KAMON 155 ff., 189, 245.  
 KANAIZUKA 39, 40 ff.  
 KANDER 174.  
 KANGRO 245.  
 KANTHACK 154 ff., 189.  
 KAPPERS 245.  
 KARLEFORS, J. 305, 410, 466.  
 KARLIN, M. M. 466.  
 KASAMA 421.  
 KATHARINER 234.  
 KATO 418, 466.  
 KATSUMA 109.  
 KATZ 347, 434, 435, 466.  
 KAUFMANN 245.  
 KAWANO 281, 297, 436, 466.  
 KAWONO 336.  
 KEHRER 132, 135, 151.  
 KEIBEL 373, 386, 424, 466.  
 — und ELZE 466.  
 — und MALL 466.  
 KEIFER 125, 127.  
 KEIFFER 135.  
 KELLER 159, 189.  
 KERKHOFF, KEY u. RETZIUS  
 245.  
 KERSCHAGL 420, 466.  
 KESSEL 250, 260, 466.  
 KETEL 414, 466.  
 KEY, AXEL und RETZIUS 24,  
 28, 103, 116, 216, 305, 466.  
 KEYE 46, 53.  
 KIESOW 154, 189.  
 KIKUCHI 466.  
 KILLIAN 269, 373, 386, 426,  
 439, 466.  
 KIMURA 452.  
 KINGSBURY 185, 386, 466.  
 — KOLOSSOW 189.  
 KISCH 267, 441, 466.  
 KISHI, K. 111, 253, 401, 435,  
 449, 455, 466.  
 KISSMEYER 109.  
 KISTLER 291.  
 KLAAR, J. 111.
- KLAATSCH, H. 117, 119, 128,  
 151.  
 VAN DER KLAUW 265 ff.,  
 374, 439.  
 KLAR 65.  
 DE KLEIJN 296, 435, 440,  
 454.  
 KLEIN 100, 245.  
 — und LUND 466.  
 KLEINKNECHT 341.  
 KLINKE, KARL 115.  
 KNIPER 435.  
 VAN KNUDSEN 466.  
 KÖBELE 264, 466.  
 KOBRAH 361.  
 KOGOJ, FR. 103.  
 KOKEN 418, 466.  
 KOKOJ 33.  
 KOLBMANN, FANNY 127, 151.  
 KOLESSNIKOW 134, 151.  
 KÖLLIKER A. v., 2, 4, 7, 13,  
 17, 19, 28, 40, 43, 53, 57,  
 61, 64, 57, 64, 69, 84 ff.,  
 103, 107, 114, 115, 118 ff.,  
 125 ff., 135, 143, 146 ff.,  
 148, 151, 219, 245, 411,  
 435, 466.  
 KOLOSSOW, W. 103.  
 KOLMER 164, 173, 189, 198,  
 199, 209, 226, 245, 252,  
 279, 281, 287, 297, 309,  
 320, 330, 336, 344, 345,  
 347, 391, 410, 413, 433,  
 435, 437, 438, 440, 449,  
 466.  
 — und EISINGER 415.  
 KOLOSSOW, A. 61, 111, 133 ff.  
 160.  
 KOPSCH 336.  
 KÖRNER 418, 467.  
 KOSTER 290.  
 KÖSTER 178.  
 KOTHE 386.  
 KROGH 95.  
 KRAINZ 261, 467.  
 KROMPECHER 111.  
 KRAMPITZ 467.  
 KRAUSE, E. 245.  
 — F. 245.  
 — G. 189, 426, 467.  
 — R. 195, 229, 245, 287,  
 293, 296, 368, 373, 385,  
 386, 393, 418, 421, 426,  
 436, 467.  
 — W. 4, 34, 68, 99, 103,  
 137 ff., 148, 151, 154 ff.,  
 158 ff., 189, 207, 245.  
 KRAUT, A. 317, 394, 467.  
 KREIBICH, C. 5, 7, 10, 47,  
 103, 107, 109.  
 KREIDL 343, 400, 418, 435,  
 439, 467.  
 KRIEG, J. 68, 74, 86, 89, 97,  
 103.  
 KROGH, A. 116.
- KRÖLLING 467.  
 KROMAYER, F. 4, 5, 7, 12, 13,  
 23, 30, 54, 103, 107, 109,  
 116.  
 KROMEYER 9.  
 KRÖNER 238, 245.  
 KRYSALLOWICZ 41.  
 Kubo 393, 418, 451, 467.  
 KUDO 298, 386, 424, 426.  
 KUHN 418, 467.  
 TER KUILE, E. 325, 339, 448,  
 449.  
 KÜKENTHAL 437, 467.  
 KUKLEMSKI 53.  
 KUKLENSKI, J. 109.  
 KUNITOMO 189.  
 KUNKEL 386, 424, 467.  
 KUNZE 189.  
 KUPFFER 38, 246.  
 KURODA 467.  
 KURU, H. 123 ff., 129 ff.,  
 135 ff., 144, 151.  
 KUSSMAUL 238, 246.  
 KÜTTNER 189.  
 KUYPER 455, 467.  
 KYRLE, J. 28, 29 ff., 36, 45,  
 103, 107, 110.
- LACROIX, E. 133 ff., 151.  
 LAFITE-DUPONT 227, 467.  
 — et LEKOULITCH 246.  
 LAFFONT 10.  
 LAFFRONT, A. 103.  
 LAGALLY 436, 467.  
 LAGANSKI 103.  
 LAGUESSE 103.  
 LANDACRE 181, 189.  
 LANDAUER, WALTER 87, 114.  
 LANDOIS 41.  
 LANDOIS-ROSEMANN 189.  
 LANG 467.  
 LANGE 451.  
 LANGER, C. v. 35, 103, 108,  
 127, 130 ff., 133 ff., 134,  
 143 ff., 147 ff. 148, 151.  
 LANGERHANS, P. 4, 103.  
 LANGHANS, TH. 133, 147 ff.  
 151.  
 LARSELL 215 ff., 246.  
 LASAREFF 177.  
 LAUDENBACH 426, 467.  
 LAUBOWITSCH 453.  
 — und WITTMACK 467.  
 LAUTH 116.  
 LAVDOWSKY 435.  
 LAZANSKY 103.  
 LAZAREFF 189.  
 LEBEDKIN, S. 289, 467.  
 LEHRAM, FR. 111.  
 LEHNER 42, 246.  
 LEIMGRUBER 347, 468.  
 LEMMEL 55, 110.  
 LEMOIS 252.  
 LÉNHOSEK 174 ff., 189, 246,  
 435, 468.

- VAN LENNEP 348, 435, 455.  
 LENZ, F. 114.  
 LETZERICHT 189.  
 LEVEN 1, 110.  
 LEVI, G. 287.  
 LEVY 246.  
 — GASTON 151.  
 LEVY, O. 108.  
 LEWIN 103.  
 LEWIS 386, 422, 468.  
 LEYDIG 246.  
 LIGNAC, G. O. E. 46, 53, 54,  
 55, 110.  
 DE LIMA 468.  
 LIMON, M. 151.  
 LINDIG 127.  
 LION 444.  
 LITTEN, LUDWIG 130, 135 ff.,  
 140, 151.  
 LIVINI, F. 111.  
 LLOYD 414.  
 — and SHEPPARD 468.  
 LOCY 211, 246.  
 LOBENHOFFER 189.  
 LOEB 103.  
 LOCATELLI 103.  
 LÖHNER, L. 65, 111, 114.  
 LONDON 309, 435.  
 — und PESKER 356, 435,  
 468.  
 LONGHINI 468.  
 LOESCHKE, H. 65, 111, 130,  
 152.  
 LOURIE, RACHEL-ROSA 130,  
 140 ff., 152.  
 LOVELAND 189.  
 LOVEN 158, 189.  
 LOW 468.  
 LÖWENBERG 399.  
 LOEWENBERG 345, 435.  
 LÖWENSTÄDT, H. 38, 108.  
 LOEWY, A. 29, 103.  
 LUBAN, S. 204, 246.  
 LUBOSCH 246.  
 LUCAE 441, 468.  
 LUDWIG, EUGEN 87, 114.  
 LUNA 240, 246.  
 LUNDAHL, G. 103.  
 LÜNEGURG, E. 65, 111.  
 LUNGHETTI 251, 468.  
 LUPPINO 468.  
 LUSCHKA 246.  
 LUSSANA 468.  
 LUSTIG, H. 118, 120 ff., 152,  
 189, 246.  
 LUTZ 46, 51.  
 MACH 444, 448, 468.  
 MAC CALLUM 115.  
 MAC KIBBEN 246.  
 MAC LEOD, J. M. H. 103.  
 MAC COTTER 246.  
 MAC NALLY 468.  
 MADRID-MORENO 230, 246.  
 MÄEDER 139 ff., 142 ff.  
 MÄEDER, LE ROY 152.  
 MAGNUS 266, 295, 440, 445,  
 454, 468.  
 — und DE KLEIJN 442.  
 MÄHLY 86.  
 MAIER 444.  
 — und LION 468.  
 MALLOIZEL 468.  
 MALFIGHI 3, 4,  
 MALZIARSKY 131 ff.  
 MANASSE 413, 451, 468.  
 MANCHOT 90, 115.  
 MANGAKIS 246.  
 MANGOLD 439, 441, 468.  
 MANKI 468.  
 MANNING, F. B. 440, 468.  
 MANOUELIAN 246.  
 MANZI 104.  
 MARAGE 422, 468.  
 MARCHAND 104, 189.  
 MARDEN 4.  
 MARK 252.  
 MARKS, P. 83, 111 ff., 114.  
 MARSHALL 246.  
 MARTIN 246.  
 MARTINOTTI, J. 104.  
 — L. 4, 5, 10, 11 ff., 12, 13,  
 15 ff., 21, 24 ff., 74, 89,  
 104, 114, 115.  
 MARTUSCALLI 236, 246.  
 MARX 452, 468.  
 MASSON, P. 35, 47, 51, 52,  
 110.  
 MASUDA 297, 440, 468.  
 MATSUI 108.  
 MATSUNAGA 110.  
 MATHES 232, 246, 437, 468.  
 MATZUI 468.  
 MATZUMOTO 468.  
 MAURER, FR. 56, 66, 112, 114,  
 117, 152.  
 MAY, RAOUL, M. 161, 179,  
 189.  
 MAYER O. 299, 375.  
 — S. 54, 95, 115.  
 MAYR, J. K. 79, 114.  
 MAXIMOW 152.  
 MAXWELL 468.  
 MAZIARSKI, ST. 152.  
 MEEK 246, 468.  
 DE MELJERE 57.  
 MEIROWSKY, E. 54, 110.  
 MEITZNER 426, 468.  
 MELCZER, N. 27 ff., 60, 61,  
 63, 104, 112, 252, 468.  
 MELTZER 16, 18.  
 MERCK 17, 24, 34.  
 MERK, L. 104, 108.  
 MERKEL, FR. 67, 68, 79, 80,  
 82, 83, 104, 112, 114,  
 189, 219, 246.  
 — W. 158 ff.  
 MERTSCHING, A. 3, 10, 68,  
 70, 104, 114.  
 METSCHNIKOFF 114.  
 METZNER, R. 112.  
 MEURMANN, H. 104, 468.  
 MEVES, FR. 104.  
 MEYER 426, 469.  
 — H. 46, 110.  
 — J. 448, 468.  
 — L. 268.  
 — M. 246, 411, 468.  
 — O. 451, 468.  
 — S. 179, 189.  
 MEYROWSKY 53, 55.  
 MIBELLI 14.  
 MICHAELIS 139 ff., 141 ff.,  
 152, 176 ff.  
 MICHELSON 155 ff, 189.  
 MICHL, RUDOLF 469.  
 MIESCHER, G. 47, 49, 53, 54,  
 55, 79, 110.  
 MIGLIORINI 10, 11, 104.  
 MIHALKOWITZ 246.  
 MILEN 469.  
 MILLIGAN 264.  
 MINOT and TAILOR 469.  
 MISLAWSKY, A. N. 112.  
 MITROPHANOW 385, 469.  
 MOCCHI 246.  
 MOLDENHAUER 469.  
 MOLL 82.  
 MOLINIÉ 469.  
 v. MÖLLENDORFF 43, 95, 99,  
 — und M. 108.  
 v. MÖLLENDORFF-STÖHR 82,  
 104.  
 MÖLLER 386, 469.  
 MOLSONEY 469.  
 MÖNCH 189.  
 DE MOOR 246.  
 MORALLER, FRANZ 130 ff.,  
 152.  
 MORI 137, 152.  
 MORILL 246, 416, 469.  
 MOST 469.  
 MONCORPES, C. 110.  
 DE MOULIN, F. 6, 16, 108, 104.  
 MOURET 469.  
 MOZEIKO 414.  
 MUKANOW, P. 115.  
 MULLENIX 418, 469.  
 MÜLLER, CLAUS 112.  
 — F. W. 469.  
 — O. 94, 115.  
 MUNK 455.  
 MÜNCH 189, 367, 469.  
 MURAKAMI, KIOYSHI 142 ff.,  
 152.  
 MURALT 246.  
 MURICH 182.  
 MC. MURRICH 189.  
 MUSTERLE 189.  
 MYERS, J. A. 120, 152.  
 MYGIND, S. H. 325, 449, 469.  
 NABEYA 271 ff., 277, 362,  
 364 ff., 437, 469.  
 NAGEL 189.

NAGER 452, 469.  
 NAJOCHI 4.  
 NAKAMICHI 454, 469.  
 NAKAMURA 323, 469.  
 MC NALLY und TAIT 445 ff.  
 NASILOFF 469.  
 NASSONOW 348.  
 NATANSON und GOLD-  
 SCHMIDT 65, 112.  
 NATHAN 10.  
 NETTO 386, 421, 469.  
 NEUBER 108.  
 NEUBURGER 110.  
 NEUMANN, J. 41, 98, 99 ff.  
 116.  
 — und FREMEL 439.  
 NICOLA, BENIAMINO 146 ff.,  
 152.  
 NICOLAS, J. REGAUD 112.  
 NIEKAU, B. 116.  
 NIEMACK 185, 189, 281, 308,  
 309, 469.  
 NIKOLSKI 1, 104.  
 NISHIO 416, 391, 422.  
 NISSEN, F. 136 ff., 139 ff., 152.  
 NOCK 386, 469.  
 NONNENBRUCH, W. 104, 108.  
 NOORDEN 385, 469.  
 NORRIS 386, 414, 421, 469.  
 NOVAK jr., F. J. 469.  
 NUEL 436, 469.  
 NUSSBAUM 417.  
 — und SIDORIAK 469.  
 NUVOLI 470.  
 OBERSTEINER 352.  
 OEHL 13, 14.  
 OEHRWALL 177, 189.  
 OESCH 470.  
 OGAWA 381, 470.  
 OKAYAMA 247, 298, 385, 386,  
 420, 421, 470.  
 OLDENSTAM 470.  
 OLIVET, JEANNET 67, 114.  
 OLMSTEDT 163, 179.  
 OLT 470.  
 ONO 287, 394.  
 D'ONOFRIO 190.  
 OORT 470.  
 VAN OORT 306, 470.  
 OPPEL 171, 186, 187, 190.  
 OPPIKOFER 470.  
 OPPLER 13, 15.  
 OSAWA 386, 424, 470.  
 OSTMANN 441, 470.  
 OTTOLENGHI, DONATO 133 ff.,  
 139, 152.  
 — S. 152.  
 Padkin 136 ff.  
 PALAZZI, G. 141 ff., 152.  
 PALMER 433, 470.  
 PANEBIANCO, E. 32, 104.  
 PAPALE, R. 470.  
 PAPPENHEIM 32.

PARKER 198, 247, 471.  
 PARRISIUS, W. 112, 116.  
 PARSONS 470.  
 PARTSCH 130 ff., 136.  
 PASCHUTIN 247.  
 PASINI 41, 104.  
 PATZELT, VICTOR 4, 5, 7, 9,  
 11, 13, 18, 19, 21 ff., 24 ff.,  
 27 ff., 31 ff., 32, 33 ff.,  
 35 ff., 67, 104, 115, 155 ff.,  
 183, 184, 190.  
 PAULET 247.  
 PAULSEN 247.  
 PAUSE 435, 455, 470.  
 PAURIER 48.  
 PAVLOFF 104.  
 PAWLOFF 13.  
 PEDRAZINI 442, 470.  
 PEREKALIN 242, 470.  
 PEREZ 289, 470.  
 PEROSSI 470.  
 PEROVIC 380, 386, 424, 470.  
 PEROZZI 470.  
 PESKER 309, 435.  
 PETER, K. 4, 104, 228, 242,  
 247, 274, 386, 424, 470.  
 PETERFI 159.  
 PETERSEN, H. 7, 37, 99, 104,  
 108.  
 PHÖRRINGER 46.  
 PIANA 247.  
 PIANESE 7.  
 PIETRANTONI 207, 247.  
 PILOUL 190.  
 PINKUS, F. 36, 39 ff., 63, 84,  
 104, 112, 114, 211, 247.  
 PIPER 418, 470.  
 PISSOT 253, 470.  
 PLATE, L. 117, 152, 166, 185,  
 187, 190, 228, 234, 247,  
 413, 414, 417, 419, 423,  
 426, 439, 470.  
 POGOIEFF 247.  
 POHLMANN 470.  
 POIRIER und CHARPY 116.  
 POLI 247, 470.  
 POLICARD 63, 436, 471.  
 — et TRITCHKOVITCH 112.  
 POLIMANTI 418, 471.  
 POLITZER, A. 261, 268, 366,  
 375, 471.  
 — G. und G. MAYER 471.  
 POLLITZER 28, 104.  
 POLVERINI, G. 104.  
 PONZO 154 ff., 190.  
 POPOFF 277, 471.  
 POPPER 140 ff.  
 PORFIDIA 247.  
 PORTMANN 291, 312, 415,  
 417, 418.  
 — GEORGES et KISTLER 471.  
 POSNER 104.  
 POUGET 471.  
 POULTON 190.  
 PREISS 66.

PRENANT 4, 147 ff., 152, 335,  
 436, 471.  
 PRÉNANT, A. 104.  
 PRENTISS 190, 345, 398, 471.  
 PREVOST 240, 247.  
 PREYER 238, 247.  
 PRITCHARD 433, 435, 471.  
 PROEBSTING 298, 326, 386,  
 390, 421, 471.  
 PROFÉ 120.  
 POPPER, RUDOLF 152.  
 POSNER 10.  
 PROSKAUER 247.  
 PRZIBRAM, H. 110.  
 PULEY, ERWIN 67, 114.  
 PURKINJE 55.  
 QUAST, P. 39, 41 ff., 108.  
 QUIX 278, 435, 455, 471.  
 RABAUD 247.  
 RABINOWITSCH 386, 471.  
 RABL 4, 7, 11, 12, 14, 15,  
 18 ff., 25, 28, 29 ff., 43,  
 61, 63, 69, 72, 75, 82, 89,  
 108, 116, 190.  
 RANGÉ 247.  
 RANKE, O. 108.  
 RANVIER, L. 4, 5, 7, 13, 15,  
 21, 34, 61, 70, 99 ff., 105,  
 112, 116, 178, 190.  
 RANZI, SILVIO 380, 386, 471.  
 RAPL 35.  
 RAUBER 122, 135, 138 ff.,  
 152, 260, 471.  
 RAUBER-KOPSCH 128, 130 ff.  
 146, 152.  
 RAUBITSCHKE, HUGO 125 ff.,  
 152.  
 RAUSCH 20.  
 RAUTENBERG 190.  
 RAWITZ 426, 435, 455, 471.  
 READ 193, 208, 236, 247.  
 REAGAN 266, 471.  
 REBANDI 113.  
 REBSAMEN 268, 471.  
 REED 386, 420, 471.  
 REESE 247.  
 REGAUD, CL. 107, 147 ff., 152.  
 REGEN 471.  
 REIBISCH 392, 471.  
 REICH 471.  
 REICHERT 436.  
 REIN, G. 119, 121, 125, 128,  
 132, 152.  
 REINCKE 46.  
 REINHARDT, B. 85, 152.  
 REINKE, F. 8, 13, 105.  
 REITMANN 272, 471.  
 REITZENSTEIN 108.  
 RÉMY 4, 105.  
 RENAUT, J. 4, 5, 6, 11, 12,  
 105, 114.  
 RENQUIST 177.  
 RENQUIST 190.

- REPTÒ 471.  
 RETTERER 3, 105, 108, 471.  
 RETZIUS 105, 160 ff., 163,  
 185, 190, 229, 247, 287,  
 293, 299, 308, 323, 330,  
 335, 339, 351, 399, 413 ff.,  
 415, 416, 417, 420, 424,  
 426, 435.  
 RIBBERT 56.  
 RICHARDS 437, 472.  
 RICKENBACHER 398, 435,  
 472.  
 RIDWOOD 417, 472.  
 RIEDEL, G. 144 ff., 152.  
 RIEHL 53.  
 RIESE 247.  
 ROBERTSON 114.  
 ROGERS LEE 472.  
 ROHR 472.  
 RÖHR 453.  
 ROHRER, FRITZ 440, 472.  
 ROETHIG und BRUGSCH 472.  
 ROLLET 239, 247.  
 ROLLINAT 434, 472.  
 ROMANO 269.  
 ROMIEU 426, 472.  
 ROMINGER 1.  
 ROMITI 64.  
 RÖSE 247.  
 ROSEMANN 190.  
 ROSENBERG 190, 472.  
 ROSENBERGER, F. 94, 116.  
 ROSENBERG, ALBERT 130,  
 152.  
 ROSENSTADT, B. 8, 12, 105.  
 ROSENTHAL 247.  
 ROSNER 10.  
 ROSSI, G. 247, 285, 302, 444,  
 472.  
 RÖSSE 54.  
 RÖSZLE und JOSHIDA 108.  
 ROUGET, CH. 116.  
 RUBASCHKIN 214, 226, 247.  
 RÜDINGER 265, 268, 273,  
 291, 300, 472.  
 RUDLOFF 472.  
 RUFFINI 381, 472.  
 RUGANI 193, 207, 247.  
 RUGE 368, 433, 472.  
 RUHWANDEL 472.  
 RUNGE 472.  
 RUTTIN 258, 259, 472.  
 RUYSCH 473.  
  
 SÄFFTIGEN 133.  
 SAEFFTIGEN, A. 152.  
 SAHLSTEDT 247.  
 SAKAI 297, 299, 473.  
 SALISKY 57.  
 SAND 247.  
 SANDER 283.  
 SANDMEYER 190, 179.  
 SAPHIER, J. 116.  
 SAPPEY 90, 99 ff., 115, 158 ff.,  
 190, 247, 254, 473.  
  
 SARRASIN 297, 420, 473.  
 SARAI 473.  
 SATA 62, 112.  
 SATA, J. 105.  
 SATO 473.  
 SATOH 426, 430, 449, 452,  
 473.  
 SATTLER 112.  
 SAUER, MAX 114.  
 SAVINI, EMIL 152.  
 — TH. 144 ff.  
 LAZANSKI 13.  
 SCARPA 473.  
 SCHACHTSCHABEL 247.  
 SCHÄFER, K. L. 61, 441, 473.  
 SCHÄFER und GIESSWEIN  
 439.  
 SCHAFFER, J. 4, 21, 35, 43 ff.,  
 56, 59 ff., 60 ff., 64, 67,  
 69, 82, 99, 105, 108, 112,  
 115, 128, 153, 155 ff., 187,  
 190, 473.  
 SCHEIN, M. 67, 87, 115.  
 SCHELDON 474.  
 SCHEMINSKY 443.  
 SCHICKELE, G. 153.  
 SCHIEFFERDECKER, P. 25 ff.,  
 33, 36, 37 ff., 39 ff., 41 ff.,  
 55 ff., 57 ff., 59 ff., 74 ff.,  
 105, 108, 113, 114, 115,  
 116, 128, 139 ff., 146 ff.,  
 153, 207, 242, 247.  
 SCHIFF 240, 248.  
 SCHIL, J. 153.  
 SCHILLING 473.  
 SHISHY, A. B. 105.  
 SCHLACHTA, JULIUS 123, 153.  
 SCHMALHAUSEN 266, 473.  
 SCHMALTZ, G. 473.  
 SCHMID, HEINRICH 153.  
 SCHMIDT 248, 266, 473.  
 — HEINRICH 136, 153.  
 — HUGO 118, 153.  
 — W. J. 28, 32, 33, 34 ff.,  
 35, 54, 76, 87, 105, 110,  
 115.  
 SCHMITT, HEINRICH 118.  
 SCHMINCKE 248.  
 SCHNEIDER 46.  
 SCHOHL, A. 110.  
 SCHÖNEMANN 248, 473.  
 SCHREIBER 46.  
 SCHREINER 116.  
 SCHRIDDE 5, 105, 108.  
 SCHRÖN 21.  
 — und OEHL 14.  
 SCHUBERG, A. 35, 105, 108.  
 SCHULIN 115.  
 SCHULTE 473.  
 SCHULTZ 174.  
 SCHULTZE 473.  
 SCHULZE, F. E. 106, 190, 207.  
 — MAX 432.  
 — M. 248.  
 — O. 118, 153.  
  
 SCHULZE, W. 110, 112.  
 SCHULZ 37, 190.  
 SCHUMACHER, S. 8, 13, 19,  
 34, 36, 38, 42, 108, 110,  
 242, 248.  
 — PAUL 153.  
 SCHUR, H. 116.  
 SCHÜTZ 6, 35, 106, 108.  
 SCHWALBE, G. 115, 158 ff.,  
 190, 216, 248, 253, 254,  
 261, 283, 367, 368, 473.  
 SCHWARTZE 248, 250, 473.  
 SCHWENKENBECHER, A. 29,  
 106.  
 SCHWINK 248.  
 SCIPIONE 236.  
 SCOTT 473.  
 SECHI 35.  
 SELENKA 473.  
 SELHORST 10, 106.  
 SELISKY, A. B. 112.  
 SEITZ, A. 129, 144 ff., 153.  
 — L. 41, 112.  
 SEKOULITSCH 227.  
 SEMON, R. 3, 106.  
 SEYDEL 248.  
 SHAMBOUGH 277, 335 ff., 346,  
 362, 399, 401, 432, 437,  
 449, 473.  
 SHAPIRO, B. 7, 106.  
 SHELDON 248.  
 SHENG 95.  
 SHEPPARD 414.  
 SHOFIELD 154, 190.  
 SIDKY 206, 248.  
 SIDORIAK 385, 474.  
 SIEBENMANN 255, 270, 274,  
 276, 287, 299, 300, 346,  
 362, 369, 371, 372, 376,  
 394, 413, 436, 474.  
 — und ONO 317.  
 SIEBERT, C. 112.  
 SIEBURG, E. u. PATZSCHKE,  
 W. 65, 113.  
 SIGMUND 4.  
 SIMON 136 ff., 143 ff.  
 DE SINÉTY, M. 125, 153.  
 V. SKRAMLIK 156 ff., 176,  
 190, 237.  
 SLOPOLSKY, E. 106.  
 SLUTTER 248.  
 SNAPP 277, 432, 474.  
 SMITH 214, 248.  
 — GEOFFREY 386, 474.  
 — LUCY WRIGHT 474.  
 SOLGER, B. 112, 248, 474.  
 SOLOWZOFF 359, 456, 474.  
 SONNENBERG 186.  
 SONNTAG 474.  
 SPALTEHOLTZ 116.  
 SPALTEHOLTZ 90, 91 ff., 96.  
 SPAMPANT, G. 129, 136, 153.  
 SPECHT, F. 440, 441, 474.  
 GRAF SPEE 410, 411, 474.  
 SPEEMANN 386, 407.

- SPEMANN 422, 474.  
 SPENCER, TH. B. 266, 474.  
 SPERLICH 190.  
 SPICKERNAGEL, W. 115.  
 SPIEGEL 474.  
 — und DEMETRIADES 361ff.  
 SPULER, A. 68, 83, 125.  
 SSISOW 248.  
 STAHR 190.  
 STAEMMLER 42.  
 STAEMMLER, M. 108.  
 STANNIUS 248.  
 STEFANI 474.  
 STEIN 474.  
 STEINACH, E. und KOHN,  
 R. H. 116.  
 STEINBRÜGGE 474.  
 STEINER, K. 79, 106, 113.  
 STEINER-WOURLISCH, A. 110.  
 STEINHAUS, JULIUS 136 ff.,  
 137 ff., 153.  
 STEINITZ 268, 474.  
 STENDELE 190.  
 STENGEL, R. 113.  
 STERN 266, 474.  
 STERNBERG, C. 36, 108, 377,  
 422, 474.  
 STEWARD 174, 215, 248, 404,  
 474.  
 STEWART 191, 416.  
 STERZI 474.  
 STIBBE 298, 474, 475.  
 STICKER, ANTON 106, 134,  
 153.  
 STIEDA, L. 63, 64, 70, 79, 80,  
 81, 83, 84 ff., 113.  
 STÖHR, PH. 57, 68, 75, 80, 81,  
 83 ff., 106, 115, 153, 263,  
 474.  
 STÖHR-V. MÖLLENDORFF 147.  
 STOSS 113.  
 STREETER, G. L. 290, 300,  
 301, 307, 314, 367, 380,  
 381, 386, 390, 402, 407,  
 422, 474, 475.  
 VANDER STRICHT, O. 198, 200,  
 226, 281, 297, 386, 348,  
 350, 355, 393, 397, 403,  
 433, 475.  
 STRICKER, S. 153.  
 STRONG 191.  
 STUDNICKA 5, 7, 106, 108,  
 296, 388, 390, 414, 475.  
 STUMMER TRAUNFELS 266.  
 STUMMER VON TRAUNFELS  
 475.  
 STURM 475.  
 SUCHANNEK 203, 248.  
 SUCQUET, J. P. 116.  
 SUPPINO 368.  
 SYK 266.  
 SYK, IWAN 475.  
 SYNNINGTON, J. 248, 253,  
 475.
- SZABÓ, JOZEF 136, 137ff., 153.  
 SZAKALL 436, 475.  
 SZENT, GIÖRGYI 113.  
 v. SZENT-GYÖRGY 64.  
 v. SZILY 46, 54.  
 SZÜT 241.  
 SZÜTS 248, 298, 475.  
 SZYMONOWICZ-KRAUSE 135.  
 SZYMONOWICZ, LADISLAUS  
 153.
- TADAKORO 113.  
 TAFANI 414, 417, 418, 420,  
 424, 426, 436, 475.  
 TALKE, L. 62, 113.  
 TATAROFF 250, 368, 475.  
 TANDLER 437, 475.  
 TANHOFFER 435.  
 TANTURRI 217, 298.  
 TAUBE 4.  
 TEICHMANN 98, 99, 100.  
 TENAGLIA 284, 421, 422, 424,  
 475.  
 TELLYESNICKY 16.  
 TESTUT 115.  
 TETTENHAMMER 16.  
 TER KUILE 475.  
 TERRY 475.  
 THÉVENET 140 ff.  
 THOMAS 141 ff.  
 THOMSON, D'ARROY 475.  
 THURINGER 4, 5, 106.  
 TIETZE 43, 108.  
 TISCHUTKIN 11, 12, 106.  
 TODARO 185, 191, 475.  
 TOKURA 378, 381, 422, 475.  
 TOLDT 43, 53.  
 TOMSA 90, 94, 116.  
 TOOD-BOWMANN 34.  
 TORRI 39.  
 TOWER 476.  
 TOYNEBEE 268.  
 TRACY 419, 420, 476.  
 TRAUTMANN 216.  
 TREJAKOFF 229, 248, 385,  
 414, 476.  
 TRICOMI-ALLEGRA, GIUSEPPE  
 137, 147ff., 153.  
 TRIEPEL 30, 31 ff., 36, 106.  
 TRITSCHKOVITCH 63.  
 TROLLARD 248.  
 TRÖLTSCH 476.  
 TRUSSERT 434.  
 TRYD 392.  
 TSCHERNOFF 418, 420, 476.  
 TSCHLENOW 62.  
 — M. 113.  
 TUCKERMANN 183, 186, 191.  
 TULBERG 476.  
 TULLIO, PIETRO 444, 476.  
 TUNLE 106.  
 VAN TUSSENBROEK 147 ff.  
 VAN TUSSENBROECK 153.  
 TYSOWSKI 476.
- ULLMANN 240, 248.  
 UNGER, ERNST 118, 126 ff.,  
 130, 132, 133 ff., 136, 153.  
 UNNA, P. G. 4, 5, 7, 9 ff.,  
 10, 12, 13, 14, 17, 19 ff.,  
 21 ff., 24 ff., 27 ff., 33 ff.,  
 36, 38 ff., 39, 41 ff., 45 ff.,  
 51, 56, 60, 62, 64, 66, 67,  
 68, 70, 75 ff., 79, 80, 81,  
 82 ff., 83, 99 ff., 106, 108,  
 111, 113, 116, 126, 183,  
 252, 476.  
 — K. 5.  
 — jr. 92, 99, 100, 106, 116.  
 UNNA sen. 100.  
 UNNA und SCHUMACHER 15.  
 URBANTSCHITSCH 268, 476.  
 D'URSO 10, 106.
- VALI 266, 476.  
 VAN DER STRICHT 248.  
 VAN DER KLAUW 476.  
 VAN GEHUCHTEN 248.  
 VASSALE 133 ff.  
 VASTARINI-CRESI 187.  
 VASTICAR 476.  
 VERMES 290.  
 VERMEULEN, H. A. 116, 274,  
 437, 476.  
 VERNIEUWE 476.  
 VERSLUYS, J. 386, 426, 476.  
 — J. jr. 476.  
 VERSON 154 ff., 191.  
 DE VESCOVY, P. 476.  
 VIGUER, J. 115.  
 VIGUOLO-LUTATI 41.  
 VILLY 386, 476.  
 VIMTRUP, B. 95, 116.  
 VINTSCHGAW 148, 191.  
 VIRCHOW, H. 63, 113, 135.  
 VITALI 271, 432 ff., 435, 476.  
 VOIT, MAX 307, 477.  
 VROLIK, A. J. 410, 477.
- WADA 454, 477.  
 WAGENER, O. 113, 253, 477.  
 WALDEYER, W. 9, 17, 23, 64,  
 70, 83, 106, 115, 249.  
 WAIDSCHMIDT 249.  
 WALJASCHKO 477.  
 WALLICH 141 ff., 153.  
 WÄLSCH 65.  
 WAELSCH, L. 113.  
 WALTER, H. E. 153.  
 WASSERMANN 43 ff., 108.  
 WATANABE 477.  
 WATSUJI 257, 276, 338, 351,  
 477.  
 WATT 477.  
 WEBB 477.  
 WEBER 55.  
 WEIDENBAUM 426, 477.  
 WEIDENREICH, F. 1 ff., 5, 7,  
 10, 11, 13, 15, 17 ff., 23 ff.,  
 31 ff., 32, 107, 113, 477.

- WEIGL, R. 107.  
 WEIGNER 191, 477.  
 WEIL 59.  
 WEILL, E. 140, 141 ff., 153.  
 WEISS 94.  
 WEISSFELLER 249.  
 WEISSFELLER 241.  
 WEISZ, F. 116.  
 WELCZER 62.  
 WELLS 477.  
 WELTI, M. 33, 39, 107, 108.  
 WENDT, H. 477.  
 WENIG, JAROMIR 385, 386, 418, 477.  
 WERNDLY 278.  
 WERTHEIM 81, 83, 115.  
 WERTHEIMER, E. 64, 113.  
 WHITESIDE 163, 180, 191, 423, 477.  
 WIEDERSHEIM 249, 477.  
 WIJETH 424.  
 VON WIJHE 248, 433, 477.  
 WILDER 249.  
 WILE 107.
- WILSON 259, 377, 477.  
 WIMPFHEIMER, C. 113.  
 WINIWARTER 252, 435.  
 WINKLER 133 ff., 147 ff., 357.  
 WINKLER, F. 110, 153.  
 WINKLER und SCHRÖTTER 107.  
 WITMAACK 261 ff., 279, 285, 295, 296, 308, 325, 343, 344, 352, 388, 391, 393, 400, 401, 436, 449, 450, 477.  
 WOOD, JONES FREDERIC 115.  
 WRIGHT-RAMSAY 249.  
 WULF, B. 288. 478.  
 WYETH 478.
- YAGITA 478.  
 YAGIZAWA 478.  
 YANASE 343, 400, 435.  
 YERKES 422, 478.  
 YOSHII 436, 449, 452, 478.  
 YOUNG 264.  
 — and MILLIGAN 478.
- ZANDER 4, 13, 174.  
 — O. 113.  
 — R. 107, 115, 191.  
 ZANGE, J. 366, 413, 451, 478.  
 ZARNIKO 239, 249.  
 ZENTHOFFER, L. 36, 37, 109.  
 ZIBA 478.  
 ZIEBER 191.  
 ZIFFER 478.  
 ZIMMERMANN, K. W. 113, 116, 252, 339, 398, 449, 478.  
 ZOCHER 143 ff., 153.  
 ZONDEK 371.  
 ZUCKERKANDL 249, 268, 274, 478.  
 ZURHELLE 109.  
 ZWAARDEMAAKER 478.  
 ZWAARDEMAKER 203, 237, 249.  
 ZWILLINGER 249.  
 ZYTOWITSCH 274.  
 ZYSTOWITSCH 478.



## Sachverzeichnis.

- Abhebung und Loslösung der **CORTISCHEN** Membran 400.
- Abnormitäten im Bau des Schläfenbeins 456.
- Absonderungserscheinungen in der Milchdrüse 135.
- Acanthopteren*, *Macula neglecta* bei 419.
- Acipenser*, Stützzellen in der Riechschleimhaut bei 230.
- Acanthias*, Entwicklung der Otolithen 392.
- Achsellrüsen, Vorkommen von Fe in den 62.
- Achsellrüsenzellen, Riesensphären in 61.
- Achselhaare 78.
- *Musculi arrectores* an den 40.
- Achselhöhle, Haare in — und beim *Mons pubis* 67.
- *Muscularis sexualis* in der 39.
- *Str. granulosum* und *Str. lucidum* in der Haut der 27.
- zyklische Schwankungen der a-Drüsen der — bei beiden Geschlechtern 64ff.
- Achselhöhlenorgan, zyklische Schwankungen des 65.
- Acini der Milchdrüse s. Endbläschen der Milchdrüse 131, 132.
- Accessorische Milchdrüsen 121.
- Acontias*, Labyrinth des 425.
- Actinien*, Geruchsorgan bei 204.
- Adenoides Gewebe in der Schleimhaut der Tuba aud. 273.
- Auditus tubae auditivae beim Neonatus 370.
- Affen*, Innervation der Geschmacksknospen bei 174.
- **JAKOBSONS**ches Organ bei 221.
- Pigmentation der Regio olfactoria bei 237.
- Riechschleimhaut bei 237.
- Albinismus 46, 50.
- Albinos, Propigment im Bereiche des Labyrinths bei 305.
- Alveolen der Milchdrüsen s. Endbläschen der 132.
- Alytes obstetricans*, Entwicklung der Regio olfactoria bei 212.
- Amblystoma tigrinum*, Riechschleimhaut bei 241.
- Ameiurus*, Bau der Sinnesknospen bei 161.
- Entwicklung der Geschmacksknospen bei 181.
- Schmeckknospen bei 184.
- Amnioten*, Paukenhöhle der 439.
- Amphibien*, *Crista quarta* im Gehörorgan der 298.
- *Ductus perilymphaticus* bei 422.
- Geruchsorgan der 232ff.
- Hautsinnesorgan der 184.
- Hörvermögen bei 440.
- Labyrinth des 420, 422.
- *Membrana tympani secundaria* bei 422.
- *Pars basilaris* der 423.
- — *neglecta* im Labyrinth der 422.
- *Recessus basilaris* bei 423.
- Stützzellen der Riechschleimhaut bei 229.
- Amphioxus*, Gehörorgan des 413.
- Ampulle(n) des Gehörorgans 275, 276.
- akzessorisches Ganglion an der vorderen — der Vögel 432.
- bei *Sorex* 275.
- *Cristae* der 444.
- des *Elefanten* 275.
- Flügelvorsprünge in den — der *Hühner*, *Papageien*, *Tauben*, *Stare* 431.
- der *Spitzmaus* 275.
- Anabas scandens*, Riechschleimhaut bei 231.
- Kapillaren in 207.
- Anacanthinen* 96.
- *Macula neglecta* bei 419.
- Anastomosen, arterio-venöse 96.
- — Art der 96.
- — Bau der — der Haut 97.
- — der Fingerbeere 96.
- — des Nagelbettes 96.
- Anencephalen*, **CORTISCHES** Organ bei 456.
- Anguis*, *Membrana basilaris* bei 425.
- Anhangsgebilde der *Arrectores pilorum* 39.
- Annulus fibrosus des Trommelfelles 256.
- *haemorrhoidalis* 64.
- *tympanicus* 258.
- Anomalien, vererbliche — des statischen Organes der *Tanzmäuse* 455.
- Ansatzzellen (**W. J. SCHMIDT**) 73.
- Anthropoiden*, Labyrinth der 438.
- Regio olfactoria der 237.
- Sinneshaarzellen bei 325.
- Spiralfaserzüge, Bau der 355.
- Antitragus* 367.
- Antrum tympanicum, beim Neonatus 370.
- Schleimhaut des 261.
- Anuren*, *Ductus endolymphaticus* bei 423.
- — ungewöhnliche Zellformen im Epithel des — bei 416.
- *Saccus endolymphaticus* bei 417.
- *Sacculus* bei 421.
- Anzahl der Geschmacksknospen 157.
- — bei *Antilocapra americana* 166.
- — bei *Hippopotamus* 171.
- — beim *Hund* 166.
- — beim *Rind* 166.
- Apparato reticolare (**GOLGI**) in Sinneshaarzellen des Gehörorgans 336.
- Aquaeductus cochleae 305.

- Arachnoiden*, Corpora arena-  
cea im Gehörsinn der  
454.
- Arcus glossopalatinus* 154.
- Areola mammae* s. Warzen-  
hof 121.
- Areolarzone* 119.
- Armbehaarung* 78.
- Arrectoren*, Muskelplatten  
an 39.
- Arrectores pilorum* 39.
- — Anhangsgebilde der 39.
- — Insertionsstelle der 59.
- — Beziehung zwischen  
— und Kältepunkte der  
Haut 39.
- Lymphseen im Corium in  
der Nähe der 100.
- Arrectorsehne* 39.
- Arteria carotica* beim *Igel* 267.
- *cerebelli inferior anterior*  
362.
- *cochleae communis* 362.
- *cochleae propria* 362.
- *labyrinthica* 362.
- *saccularis* 362.
- *stapedia* der *Bisamratte*  
266.
- bei *Insectivoren* 266.
- *stylomastoidea* 270.
- *tympanica* 270.
- *utricularis* 362.
- *vestibuli anterior* 364.
- *vestibulo-cochlearis* 362.
- Arterien* der Haare 90ff.
- der Haut 90ff.
- der Ohrmuschel 254.
- der *Regio olfactoria* 223.
- Arthropoden*, Chitin der 388.
- Aryknorpel*, Vorkommen von  
Geschmacksknospen am  
155.
- Attic* s. Kuppelraum der  
Trommelhöhle 261.
- Atrium* der Trommelhöhle  
261.
- Askalaboten*, Labyrinth bei  
425.
- Augenbrauenhaare* 78.
- *Musculi arrectores* an 40.
- Augenlid*, *Musculi arrectores*  
an den Haaren des 40.
- Augenwimpern* 79.
- *Musculi arrectores* an den  
70.
- Auricularhöcker* 367.
- Außentunnel* der *Papilla ba-*  
*silaris* 321.
- Ausführungsgänge* der Drü-  
sen der Haut 61.
- der *Milchdrüse* 122, 128.
- Ausgüsse* des Labyrinths 370.
- Ausstoßung* des Sekretes aus  
den Zellen bei *Milchdrü-*  
*sen* 139.
- Axilla*, e-Drüsen in der 60.
- Azoloil*, Labyrinth bei 421.
- Balaena australis*, das häu-  
tliche Labyrinth bei 276.
- Bandelettes longitudinales*  
internes und externes 291.
- Barthaar* 78.
- *Anordnung* der Zellen des  
*Bulbus* am 73.
- *Form* der *Papille* am 69.
- Basalkörperchen* der *Vesi-*  
*cula olfactoria* 201.
- Basalmembran* des *Coriums*,  
elastische Fibrillen in der  
34.
- — *Gitterfasern* in der  
33ff.
- — *Kittsubstanz* der —  
des *Coriums* 34ff.
- — *Membrana prima* in  
der 34.
- des *Riechepithels*, binde-  
gewebige Zellen unter der  
206.
- im *Stratum germinati-*  
*vum* 4.
- Basalzellen* der äußeren  
*Wurzelscheide* des *Haares*  
67.
- der *Epidermis* 7.
- des *Stratum germinati-*  
*vum* 4, 5.
- Basilarfasern*, Bau der  
338ff.
- *Pars arcuata* der 339.
- — *pectinata* der 339.
- — *tecta* der 339.
- Basilarmembran* 337ff.
- bei *Krokodilinen* 425.
- bei *Vesperugo noctula*  
340.
- *Funktion* der 339ff. 341.
- *tympanale Belegschichte*  
der 9.
- Basilarwindung* 320.
- *Bau* der Zellen in der —  
beim *Delphin* 321.
- *Bau* der Zellen in der —  
bei *Fledermäusen* 321.
- Bedeutung* der *Nervenver-*  
*sorgung* im *Vorhofsab-*  
*schnitt* für die *Funktion*  
311ff.
- *akustische* — der *Ohr-*  
*muschel* des *Menschen*  
441.
- Beethaar* 81.
- Beinbehaarung* 78.
- Belone*, *Riechschleimhaut* bei  
231.
- Besenreiserzellen* 293.
- Beuteltier*, *JAKOBSONSches*  
*Organ* beim 220.
- Bindegewebe* der *Drüsen-*  
*läppchen* der *Milchdrüse*  
134.
- *Mastzellen* im — der  
*Drüsenläppchen* der  
*Milchdrüsen* 134.
- *Plasmazellen* im — der  
*Drüsenläppchen* der  
*Milchdrüse* 134.
- in der *Mamma* vom *Neo-*  
*natus* 123.
- in der *Milchdrüse* 130.
- — *Vermehrung* des 128.
- *Pigmentzellen* im *D. peri-*  
*lymphaticus* 304.
- *Entwicklung* von — bei  
*Rückbildung* der *Milch-*  
*drüse* 143.
- Bindegewebeüberzug* der  
*Scalen*, *Propigment* im  
306.
- Bindegewebezellen* unter der  
*Basalmembran* des *Riech-*  
*epithels* 206.
- Bindegewebezellschichte* des  
*Schneckenkanals*, *Ver-*  
*halten* der *Netzapparate*  
in der 337.
- Binnenmuskeln* des *Ohres*  
268.
- Binnenohrmuskeln*, *Fettge-*  
*webe* in den 268.
- BLASCHKOSche Falten* 1, 21.
- Blutgefäße*, *Beziehungen* der  
— und *Lymphgefäße* zur  
*Riechschleimhaut* 216ff.
- des *Geruchsorganes* 208.
- des *Trommelfelles* 260.
- *venöse* als *Begleiter* des  
*Ductus endolymphaticus*  
390.
- Blutversorgung* der *Bogen-*  
*gänge* 365.
- der *Haut* der *Ferse* 91.
- — des *Fußgewölbes* 91.
- — des *unteren Fußbran-*  
*des* 91.
- — der *Fußsohle* 91.
- — der *Volarseite* der  
*Hand* 92.
- — der *Zehenballen* 91.
- BÖTTCHERSche Zellen* 335.
- Bogengänge* 287ff.
- *Bau* der — bei *Cyclopte-*  
*rus* 418ff.
- *Bau* der — bei *Exocoetus*  
419.
- *Bau* der — bei *Zeus* 419.
- *Blutversorgung* der 365.
- bei *Acanthias* 287.
- — *Chamaeleo* 425.
- — *Cheloniern* 288.
- — *Galeus* 287.
- — *Knochenfischen* 288.
- — *Lacertiliern* 288.

- Bogengänge bei *Mastellus* 287.  
 — — *Orthogoriscus* 288.  
 — — *Proteus* 276.  
 — — *Reptilien* 288.  
 — — *Rhynchocephalen* 288.  
 — — *Rochen* 287.  
 — — *Schlangen* 288.  
 — — *Scyllium* 287.  
 — — *Seelächtern* 287. 290.  
 — — *Selache* 287.  
 — — *Somniosus* 287.  
 — — *Thalassochelys* 288.  
 — — *Testudo* 277.  
 — Diplosoma der Epithelzellen der 291.  
 — Entwicklung der — bei *Bombinator* 386.  
 — — bei *Rana* 386.  
 — — bei *Hyla* 386.  
 — — bei *Pelobates* 386.  
 — Epithel der 290.  
 — Epithelzellen der 291.  
 Bogengang, -gänge, Geißeln an den Diplosomen der Epithelzellen der 291.  
 — Netzapparat in den Epithelzellen der 291.  
 — Raphe des Epithels der 291.  
 — Lage der horizontalen — im Raum 289.  
 — Wälzen in den 291.  
 — Zahlenübersicht über die Dimensionen der — bei einigen Tieren 288.  
 Bogengangstaschen 383.  
 Bourgeons s. Geschmacksknospen 158ff.  
 BOWMANSche Drüsen 203, 205, 234, 239.  
 Brückenknötchen in der Epidermis 7.  
 — und Brückenfasern im Stratum corneum 18.  
 Brüste, ruhende 143.  
 Brustwarzen 128, 144ff.  
 — elastisches Gewebe in den 145.  
 — Mastzellen im Gewebe der 145.  
 — Muskulatur der 145.  
 — Papillarfurche an den 145.  
 Brutflecke 117.  
 Brutvorrichtungen, hypothetische Vorläufer der 117.  
 Büschelförmige Fasern (HERXHEIMERSche) im Stratum basale der Epidermis 7.  
 Bulbus, Anordnung der Zellen am — des Barthaars 73.  
 Bulbus, Anordnung der Zellen des Kopfhaares 73.  
 — Fibrillenzüge im — des Haars 73.  
 — olfactorius 230.  
 Bulbuszellen, Chromatophoren zwischen den 71ff.  
 Caecum cupulare 315.  
 — vestibulare s. Vorhofsblindsack 314, 315.  
 Caliculi gustatorii s. Geschmacksknospen 158ff.  
 Canalis caroticus beim *Goldmaulwurf* 267.  
 — — — *Maulwurf* 267.  
 — — beim *Murmeltier* 267.  
 — intercircularis 266.  
 — semicircularis lateralis 289.  
 — utriculo-saccularis 286, 385.  
*Capra hircus*, Doppelinnervation der Macula sacculi bei 307.  
*Carnivoren*, Gehörorgan der 436.  
 — nervus vomero-nasalis bei 212.  
 Cartilago vomero-nasalis 219.  
 Cavum epitympanicum 261.  
 — hypotypanicum 261.  
 Cellulae mastoideae 262.  
 — Schleimhaut in den 261.  
 — tubariae 274.  
 Centrialkörper in den sezernierenden Zellen der Drüsen 61.  
 Cerumen 252.  
 Ceruminaldrüsen 62.  
 — des äußeren Gehörganges 58.  
*Cetaceen*, Geruchsorgan bei 237.  
 Chitin der *Arthropoden* 388.  
*Chiromys*, Papilla foliata bei 187.  
 Chloasma gravidarum 44.  
 Chorda tympani 270.  
 — Entwicklung der 404.  
 Chromatin als Pigmentmuttersubstanz 54.  
 Chromatophoren, pigmentierte Coriumzellen als 53.  
 — zwischen den Bulbuszellen 71ff.  
 — im Corium 51.  
 Circumanaldrüsen 58, 62.  
 Cisterna perilymphatica 304.  
 CLAUDIUSsche Zellen 335.  
 Clivuslinie 290.  
*Cobitiden*, WEBERSche Knöchelchen bei den 419.  
 Cochlea 274.  
 Cochleariszellen als dineurische Ganglienzellen 353.  
 — -fasern, Verhalten der Markscheiden der 361.  
*Coelogenys paca*, Länge des Schneckenkanals bei 438.  
 Collastin, kollagene Fibrillen im Stratum subepitheliale als 36.  
 Colliculi branchiales externi s. Auricularhöcker 367.  
 Colostrum 140ff.  
 Columella im Mittelohr der *Vögel* 426.  
 Contractile Faserzellen in der Milchdrüse 133.  
 Corium s. Lederhaut 33.  
 — Basalmembran des 33ff.  
 — Kittsubstanz an der 34ff.  
 — coactum 33.  
 — Chromatophoren im 51.  
 — -leisten der Epidermis 2.  
 — Mastzellen im 42.  
 — Muskulatur des 39ff.  
 — Stratum adiposum des 33.  
 — — reticulare des 33.  
 — — subepitheliale des 33.  
*Coris geoffredi*, Riechschleimhaut bei 231.  
 Corpora arenacea im inneren Gehörgang der *Arachnoiden* 454.  
 CORTISCHE Membran, Lösung und Abhebung der 400.  
 CORTISCHE Organ s. Papilla basilaris 320.  
 — der äußere Pfeiler des 327.  
 — der allgemeine Tragbogen des 333.  
 — bei *Anencephalen* 456.  
 — Einschlüsse der Pfeilerköpfe des 328.  
 — Grenzzellen 333.  
 — der innere Pfeiler des 326.  
 — Membrana reticularis im 331.  
 — Stellung der Pfeilerzellen des 320.  
 — als Resonator 337.  
 — Sinneshaarzellen des 321ff.  
 — äußere Sinneshaarzellen des 322.  
 — Neurofibrillen im Cytoplasma der Sinneshaarzellen 323.  
 — Stützapparat, Aufbau 333ff.  
 — Stützelemente des 326.

- CORTISCHES Organ, Innenphalangenzellen 333.  
 — Stützstab im 326.  
 — Stützzellen, DEITERSCHESche Zellen 326, 328 ff.  
 — — HENSENSCHE Zellen 326.  
*Corvus corone*, Labyrinth bei 426.  
 COTUNIOSCHER Nerv 272.  
*Cricetus*, Wallpapillen bei 186.  
 Cristae ampullarum 291, 444.  
 — anthelcis inferior 367.  
 — Bau der — bei *Fledermäusen* 293.  
 — — — — bei *Katze* 293.  
 — — — — bei *Maus* 293.  
 — — — — bei *Vögeln* 431.  
 — Nervenfasern in den —, Bau 308.  
 — intermediae 2.  
 — Interzellularbrücken an den peripheren Epithelien der Maculae und — 282.  
 — limitantes der Epidermis 2.  
 — neglecta 298.  
 — Pigment im Sinnesepithel der — beim *Elefanten* 306.  
 — Pigmentsicheln in der Nähe der 304.  
 — quarta bei *Amphibien* 298.  
 — s. Macula neglecta 297.  
 — — bei *Erinaceus* 298.  
 — — bei *Fischen* 297.  
 — — bei *Fröschen* 297.  
 — — bei *Homo* 298.  
 — — bei *Hühnerembryonen* 298.  
 — — bei *Mus* 298.  
 — — bei *Reptilien* 298.  
 — — bei *Rousettus* 298.  
 — — bei *Säugern* 298.  
 — — bei *Tarsius spectrum* 298.  
 — — bei *Tupaja tana* 298.  
 — — bei *Vögeln* 298.  
 — superficialis sive epidermidis 1.  
 — helcis 367.  
*Cryptobranchus*, Riechschleimhaut bei 233.  
 Cupula 173.  
 — in den Ampullen 294.  
 — Entstehung der 295.  
*Cyclostomen*, Entwicklung der Geschmacksknospen bei 181.  
 — — der Otolithen 392.  
 — Geruchsorgan der 229.  
*Cyclostomen*, Hörvermögen der 440.  
 — Nervus terminalis bei 211.  
 — Stützzellen der Riechschleimhaut bei 229.  
 Cysterna perilymphatica, Entwicklung der 406, 410.  
 Cytoplasmabrücken in den Elementen der Geschmacksknospen 168.  
*Cypriniden*, WEBERSCHE Knöchelchen bei den 419.  
 Daumenballen, Gefäßnetze in der Haut des 92.  
 Degeneration der Riechschleimhaut 240 ff.  
 Deinoporen in der Epidermis 7.  
 DEITERSCHESche Zellen als Stützzellen des CORTISCHEN Organes 328 ff.  
 Dendritenzellen im embryonalen Epithel des äußeren Gehörganges 253.  
*Desmognathus fuscus*, Riechschleimhaut bei 233.  
 Diaschisiswirkung 454.  
*Didelphys*, JAKOBSONSCHES Organ bei 221.  
 Dimensionen der Bogengänge bei einigen Tieren, Zahlenübersicht 288.  
*Diplophysa*, Ductus endolymphaticus bei 420.  
 Diplosoma des Epithels der Bogengänge 291.  
 — — Geißeln aus den 293.  
 — der Sinneszellen bei Geschmacksknospen 164.  
 Dineuritische Ganglienzellen als Cochleariszellen 353.  
 Dopamelanin 53.  
 Dopareaktion 50, 55, 86.  
 — an Schweißdrüsen, Mastzellen, Keratohyalin 55.  
 Doppelpapillen 167.  
 Dorsallappen des Utriculus 277.  
 Drüsen, apokrine 56.  
 — -bläschen der Milchdrüse 131.  
 — ekkrine 56.  
 — -felder der Milchdrüse 130.  
 — Haar- 56.  
 — Haarbalg- 56.  
 — der Haut 55.  
 — holokrine 56.  
 — Knäuel- 60.  
 — -läppchen der Milchdrüse 130.  
 — Bindegewebe der 134.  
 — Mastzellen im Bindegewebe der 134.  
 Drüsen, Plasmazellen im Bindegewebe der 134.  
 — MELBOMSCHE 64.  
 — merokrine 56.  
 — MOLLSCHE — der Auglider 58.  
 — monoptyche 56.  
 — Myoepithel der Haut- 61.  
 — polyptyche 56.  
 — Stoff- 60.  
 — der Tube 273.  
 — in Verbindung mit dem Labyrinth 421.  
 a-Drüsen s. apokrine Drüsen 56.  
 — cyklische Schwankungen der — der Achselhöhle bei beiden Geschlechtern 64 ff.  
 — GOLGISCHES Binnennetz in 60.  
 — in der Parotisgegend eines Embryos 57.  
 — Vorkommen der 57.  
 — — von Fettkörperchen in den Knäueln der 62.  
 e-Drüsen siehe ekkrine Drüsen 56.  
 — in der Axille 60.  
 — Bau der 61.  
 — in der Kopfhaut 60.  
 — an den Pubes 60.  
 — Vorkommen der 57.  
 — — von Fettkörperchen in den Knäueln der 62.  
 Ductus cochlearis 315.  
 — Caecum cupulare des 314.  
 — Entwicklung des 394 ff.  
 — — Randfadenmembran bei 396.  
 — Länge des bei *Monotremen* 315.  
 — Tabellen über Maße des 318.  
 — — — von einzelnen Teilen des 319.  
 — — — beim *Huhn* 319.  
 — — — bei *Papagei*, *Star*, *Taube* 319.  
 — Prominentia spiralis im 335.  
 — Querschnitt des 315.  
 — Windungsvarianten des 315.  
 — endolymphaticus 299.  
 — — bei *Anuren* 423.  
 — — bei *Diplophysa* 420.  
 — — Epithel des 301.  
 — — bei *Selachiern* 301.  
 — — Epithel des —, ungewöhnliche Zellformen im — bei *Anuren* 416.

- Ductus endolymphaticus venöse Blutgefäße als Begleiter des 390.  
 — excretorii in der Milchdrüse 122.  
 — lactiferi 122.  
 — perilymphaticus bei *Amphibien* 422.  
 — — Entwicklung des 410.  
 — reuniens 287, 316, 320.
- Echidna*, Wallpapillen bei 186.  
*Egernia*, Labyrinth bei 425.  
*Eichhörnchen*, Bau des Felsenbeines beim 413.  
*Eidechsen*, JAKOBSONSches Organ bei 222.  
 Elacin 38.  
 Elastische Fasern in der Milchdrüse 135.  
 — im Ringband des Stapes 267.  
 — im Trommelfell 257.  
 — Fibrillen im *M. arrector pili* 36.  
 — Gewebe der Brustwarzen 145.  
 Elastika mimika 38.  
*Elefanten*, Ampulle beim 275.  
 — Bau des Felsenbeins beim 412ff.  
 — Gehörknöchelchen beim 265.  
 — Gehörorgan beim 437.  
 — Geschmacksknospen beim 171.  
 — Pigment im Sinnesepithel der Cristae beim 306.  
 Eleidin 14ff., 21, 27.  
 — Entstehung des — in der Epidermis 29.  
 Eleidinartige Granula in den Zellen des Haarendes 70.  
 — in den HENLESchen Zellen 75.  
 — in den HUXLEYSchen Zellen 75.  
 Endarterien in der Haut 91.  
 Endausbreitungen des Glosso-pharyngeus 172.  
 Endbläschen der Milchdrüse 129, 132.  
 Endknospen s. Geschmacksknospen 158 ff.  
 Endolymphatisches Organ bei *Myliobates aquila* 416.  
 Endolympe, Viskosität der 302.  
 Endotische Flüssigkeit 367.  
 — — und periotische 409.  
 Endverzweigungen der Fasern der äußeren Spiralzüge bei der *Maus* 358.
- Epidermis 1ff.  
 — Basalzellen der 7.  
 — Brückenknötchen in der 7.  
 — büschelförmige Fasern (HERXHEIMER) im Stratum basale der 7.  
 — Coriumleisten der 2.  
 — Cristae limitantes der 2.  
 — Deinoporen in der 7.  
 — Entstehung des Keratohyalin in der 29.  
 — Ereidesmen in der 7.  
 — Furchen in der 2.  
 — des Handtellers und der Fußsohle 1.  
 — Injektionsversuche an der 28.  
 — Interzellularbrücken der 27.  
 — Leisten der 2.  
 — Papillen der — an der Fußsohle 3.  
 — -schwien, Klumpfuß als Beispiel der Bildung von 3.  
 — Zellzwischenräume in der 16.  
 Epiglottis, Geschmacksknospen an der hinteren Fläche 155.  
 Epithel, Epithelien, Beziehungen zwischen — und Bindegewebe in der Milchdrüse 120.  
 — mit blasenförmiger Sekretion 198.  
 — der Bogengänge 290.  
 — -fasern im Stratum germinativum 5, 6ff.  
 — -fasermutterzellen 8.  
 — -fibrillen im Stratum germinativum 5.  
 — — im Hyponychium 89.  
 — Glykogen im — der Stria vascularis 347.  
 — Interzellularbrücken in dem peripheren — der Maculae und Cristae 282.  
 — -keim, primärer 57, 83.  
 — -knospen s. Geschmacksknospen 158 ff.  
 — Raphe des — der Bogengänge 291.  
 — ungewöhnliche Zellformen im — des Ductus endolymphaticus bei *Anuren* 416.  
 — -zapfen 2.  
 — -zellen der Bogengänge. Netzapparat in den 291.  
 Eponychium 88.  
 Ergastoplasma (PRENANT) 205.  
*Erinaceus*, Crista quarta bei 298.
- Erinaceus*, Doppelinnervation der Macula sacculi bei 307.  
 Ergrauen 84.  
 — plötzliches 85.  
 Ertaubung 454.  
 Erwerbung von Otolithen bei *Squatina* u. *Torpedo marmorata* 392.  
*Esel*, JAKOBSONSches Organ beim 220.  
 Extrabulbare Zellen der Geschmacksknospen 163.  
 Extragemmale Fasern 171.  
*Exocoetus*, Lagna bei 418.  
 Exoplasma 296.  
 — des Stratum basale 5.  
 Exstirpation des Stapes, Hörvermögen bei 441.
- Faser (Fasern), der äußeren Spiralzüge bei der *Maus*, Endverzweigungen 358.  
 — büschelförmige (HERXHEIMER) im Stratum basale der Epidermis 7.  
 — -einlage in den Sinneshaarzellen.  
 — extragemmale 171.  
 — elastische im Trommelfell 257.  
 — markhaltige der Endstellen im Vorhof der *Vogel* 431.  
 — sympathische an den Labyrinthapparaten 361.  
 Felsenbein, Bau des — bei *Affen* 413.  
 — — bei *Eichhörnchen* 413.  
 — — bei *Fledermäusen* 413.  
 — — bei *Maulwürfen* 413.  
 — — bei *Meerschweinchen* 413.  
 — — bei *Nagern* 413.  
 — — bei *Vögeln* 413.  
 — — beim *Ziesel* 413.  
 — enchondrale Kapsel in der Entwicklung des 412.  
 — Entwicklung des beim *Elefanten* 412 ff.  
 — — beim *Schwein* 412 ff.  
 — — — erste Ossifikation 410.  
 — — — Ossifikationszentren bei 411.  
 — geflechtartige Knochenbalken im Aufbau des 412.  
 — HAVERSsche Systeme im Aufbau des 412.  
 — Knorpelinseln im — im Laufe der Entwicklung 412.  
*Felis*, Doppelinnervation der Macula sacculi bei 307.

- Felis lynx*, Papilla foliata bei 187.  
 — Fenestra cochleae bei *Sauropsiden* 425.  
 — ovalis 266.  
 — rotunda 267.  
 Fettgewebe in den Binnenohrmuskeln 268.  
 — subkutanes 43.  
 — Funktion der Zellen des 43.  
 — — an der Fußsohle 43.  
 — — Herkunft des 43.  
 — — kollagene Fibrillen in den Zellen des 43.  
 Fett, Herkunft des — der Milch 139.  
 — -körperchen, Vorkommen von — in den Knäueln der a-Drüsen 62.  
 — — in den Knäueln der e-Drüsen 62.  
 Fettlappchen, Gefäßversorgung der 94.  
 Fettzellen, seröse 44.  
 Fibrillen, elastische, im Stratum subepitheliale 36.  
 — — — — der Fußsohle 36ff.  
 — — — — des Handtellers 36ff.  
 — — — — der Kopfhaut 37.  
 — — — — der Lippe 36.  
 — — — — des Rückens 37.  
 — — in der Nähe der Knäueldrüsen 36.  
 — — in der Nähe der Talgdrüsen 36.  
 — — in der Wangenhaut 38.  
 — — des Musculus arrector pili 36.  
 — kollagene im Stratum subepitheliale 35.  
 — — — — als Collastin 36.  
 — — — — der Fußsohle 35.  
 — — — — am Handteller 35.  
 — in den Zellen der Geschmacksknospen 164.  
 — — — — — beim *Igel* 164.  
 — — — — — bei *Ziegen* 164.  
 — züge im Haarbulbus 73.  
 Fila olfactoria 208ff., 210.  
 — — bei *Esox* 209.  
 Fingerbeere, arterio-venöse Anastomosen der 96.  
 — Gefäßnetze der 92.
- Fische*, Crista quarta bei 297.  
 — Geschmacksorgan der 184.  
 Fissura tympano-squamosa 271.  
 — ante fenestram 413.  
 — post fenestram 413.  
 Flaumhaare 67.  
*Fledermaus*, Bau der Cristae bei 293.  
 — — des Felsenbeins der 413.  
 — Geschmacksorgan der 106.  
 — Labyrinth der 434.  
 — Saccus endolymphaticus bei 301.  
 — Sinneshaarzellen bei 325.  
 — Wandung des Labyrinths bei 276.  
 Flimmerepithel in der Tuba Eustachii 261.  
 Fleck, gelber des statischen Organs 278.  
 — blinder des statischen Organs 278.  
 Flügelvorsprünge in den Ampullen von *Hühnern*, *Papageien*, *Taube*, *Star* 431.  
 Foramina nervina 314.  
 — nervosa 321.  
*Frösche*, Crista quarta bei 297.  
 — Funktion der Utriculi der 446.  
 — Pars basilaris beim 422.  
 — Tympanum der 422.  
 — Utriculi, Funktion der 446.  
 — Vestibularapparat, Störungen im 445.  
 Fußsohle, Aufbau des subkutanen Fettgewebes an der 43.  
 — elastische Fibrillen im Stratum subepitheliale der 36ff.  
 — kollagene Fibrillen im Stratum subepitheliale der 35.  
 — Papillen in der Epidermis der 3.  
 — Stratum lucidum der 43.  
 — subkutanes Fettgewebe der 43.
- Gadus*, Lagena bei 418.  
*Galago*, Papilla foliata bei 187.  
*Galeopithecus*, Doppelinnervation der Macula sacculi bei 307.  
 Ganglien, Entwicklung der — des Nervus oktavus 401.
- Ganglienzellen im Bereich des M. tensor tympani 272.  
 — Entwicklung der — des Plexus caroticus 404.  
 — des Nervus vestibularis 311.  
 — der Riechschleimhaut 204.  
 Ganglion, akzessorisches in der vorderen Ampulle der *Vogel* 432.  
 — cervicale superior des Symphaticus 404.  
 — cochleare 312, 351.  
 — geniculi 312.  
 — oticum 271.  
 — sphenopalatinum 312.  
 — spirale 351.  
 — vestibulare 312.  
 — — Einschlüsse des 312.  
 Gaumen, harter 154.  
 — weicher 155.  
 — -schleimhaut 186.  
 — -segel 154.  
*Gecko*, Riechschleimhaut des 234.  
 — Saccus endolymphaticus, Bau bei 417.  
 Gefäße des Ligamentum spirale 365.  
 — des Labyrinths 362.  
 — der Milchdrüsen 147.  
 — der Paukenhöhle 271.  
 — der REISSNERSchen Membran 365.  
 — der Stria vascularis 365.  
 Gefäßnetze des Daumenballens 92.  
 — der Fingerbeeren 92.  
 — der Hohlhand 92.  
 Gefäßversorgung der Fettlappchen 94.  
 — des Haarbalges 94.  
 — der Kopfhaut 92.  
 — der Schweißdrüsen 94.  
 Gehörgang, äußerer 251ff.  
 — — Ceruminaldrüsen im 58.  
 — — Dendritenzellen im embryonalen Epithel des 253.  
 Gehörknöchelchen 265.  
 — beim *Elefanten* 265.  
 — Entwicklung der 371.  
 — Funktion der 441.  
 Gehörorgan 250ff.  
 — bei *Amphioxus* 413.  
 — der *Carnivoren* 436.  
 — der *Elefanten* 437.  
 — der *Haustiere* (*Carnivoren*) 430.  
 — bei *Lemur mongoz.* 438.  
 — der *Papageien* 427.  
 — beim *Pferd* 438.

- Gehörorgan der *Stare* 427.  
 — Ermüdung und Erholung im 324.  
 — Giftwirkungen am 453.  
 — innere Muskeln des — als Schutzmechanismus 442.  
 — pathologisch-histologische Bemerkungen über das 450ff.  
 — physiologische Bemerkungen über das 439.  
 — postmortale Veränderungen des 450.  
 — Schädigung des — durch konstante Reizung beim *Meerschwein* und *Vögeln* 449.  
 — Schnecke des 312.  
 — vergleichend-histologische Bemerkungen über das statische Organ und 413.  
 — Vitalfärbung am 366.  
 Geruchsnerven, Bau der — beim *Krokodil* 210.  
 Geruchsorgan 192 ff.  
 — der *Actinien* 204.  
 — der *Amphibien* 232ff.  
 — der *Cetaceen* 237.  
 — der *Cyclostomen* 229.  
 — des *Hyperoodon rostratus* 237.  
 — der *Vogel* 234.  
 — Blutgefäße im 208.  
 — Innervation des 208 ff.  
 — Mitosen in den Stützzellen des 203.  
 — Stützzellen des 203, 212.  
 Geschlechtsgeruch 58.  
 Geschmacksknospen 154, 158ff.  
 — Anzahl der 157.  
 — — — bei *Antilopa americana* 166.  
 — — — beim *Elefanten* 171.  
 — — — bei *Hippopotamus* 171.  
 — — — beim *Hund* 166.  
 — — — beim *Rind* 166.  
 — Entwicklung der 181ff.  
 — — bei *Affen* 174.  
 — — bei *Ameiurus* 181.  
 — — bei *Axolotl* 173.  
 — — bei *Cyclostomen* 181.  
 — Capillargefäße der 167.  
 — Cytoplasmaabridgen in den Zellen der 168.  
 — Diplosoma der Sinneszellen der 164.  
 Geschmacksknospen, extrabulbare Zellen der 163.  
 — bei *Fledermäusen* 186.  
 — Ganglienzellen bei 173.  
 — beim *Igel* 186ff.
- Geschmacksknospen, Innervation der 170ff.  
 — bei *Krokodilen* 185.  
 — Lymphgefäße der 168.  
 — bei *Mäusen* 186.  
 — Netzapparat in den Zellen der 162.  
 — in den Papillae fungiformes 158.  
 — Plastosome in den Zellen der 162.  
 — bei *Ratten* 186.  
 — beim *Rind* 171.  
 — Sinnesstiftchen in den Zellen der 164.  
 — Stellung der — beim *Kaninchen* 169.  
 — Vorkommen der 154ff.  
 — — am Aryknorpel 155.  
 — — an der Epiglottis 155.  
 — — am Eingang des Pharynx 155.  
 — — in der vorderen Pharynxwand 155.  
 — — bei *Katze* und *Löwe* 156.  
 — — bei *Papageien* 186.  
 — — bei *Schimpansen* 157.  
 — — bei *Spitzmäusen* 155.  
 — — bei *Vögeln* 155.  
 — Wanderzellen in den 170.  
 — des *Zwergwelses* 179.  
 Geschmackskolben siehe Geschmacksknospen 158ff.  
 Geschmacksorgan 154ff.  
 — vergleichende Histologie des 184ff.  
 — Zunge und Gaumen als 154.  
 — der *Fische* 184.  
 — primäre Sinneszellen in dem — der *Wirbellosen* 184.  
 Geschmacksporus 159, 164.  
 Geschmackszellen 162.  
 Gesichtshaut, Gefäßversorgung der 93.  
 — geknäueltes, elastisches Gewebe in der — s. *Elastica mimica* 37 ff.  
*Giraffe*, JAKOBSONSches Organ bei 220.  
 Gitterfasern der Basalmembran 33ff.  
 Glandula, Glandulae areolares (MONTGOMERY) 121, 127, 146ff.  
 — — in der Warzenzone 123.  
 — ceruminales s. Ohrschmalzdrüsen 251.  
 Glandulae olfactoriae 205.  
 Glashaut 67, 80, 82.  
 Glomerulus olfactorius, Neurofibrillen im 210.
- Granoplasma im Stratum germinativum 5.  
 Grenzmembran des perilymphatischen Gewebes in der knöchernen Labyrinthwand 278.  
 Glossopharyngeus 154.  
 — Durchschnitt des 178.  
 — Endausbreitung des 172.  
 Glykogen, Entwicklung des — als Reservesubstanz in den Zellelementen des Labyrinths 410.  
*Goldmaulwurf*, Canalis caroticus bei 267.  
 GOLGISches Binnennetz in Zellen der a-Drüsen 60.  
 Goniale 439.
- Haarboot 83.  
 Haar, Bedeutung des 67.  
 Haare 66.  
 — an Achselhöhle und Mons pubis 67.  
 — -anlagen 83.  
 — rudimentäre in der Analgegend 83.  
 — — an den Labia minora 83.  
 — Arterien der 90ff.  
 — -Ausfall, Verhalten der *Musc. arrectores* bei 41.  
 — -balg, bindegewebiger Anteil des 67.  
 — -balg, Gefäßversorgung des 94.  
 — Lage des 69.  
 — Tonofibrillen im mittleren Teil des 69.  
 — -balgdrüsen 56.  
 — -bildung, Umbildung von Str. corneum und Stratum lucidum bei 67.  
 — -bulbus 69.  
 — Fibrillenzüge im 73.  
 — HENLESche Schicht des 73ff.  
 — HUXLEYSche Schicht des 73ff.  
 — eleidinartige Granula in den Zellen des 75.  
 — — Wachstum der 76.  
 — Melanoblasten im 48.  
 — -drüsen 56.  
 — Entwicklung des 66.  
 — -farbe 84.  
 — — und Luftgehalt des 84.  
 — -formen 78.  
 — Glashaut des 34.  
 — Grenze zwischen Mark und Papille des 70.  
 — -gruppen 86.  
 — an Kinn und Lippe 67.  
 — im polarisierten Licht 87.

- Haarkeim des Ersatzhaares 84.  
 — — sekundärer 81.  
 — -kleid, tertiäres 67.  
 — -kolben 80.  
 — -kreuze 86ff.  
 — kutikula 70, 73.  
 — — Entwicklung der Zellen der 76.  
 — Lebensdauer der 86.  
 — Lymphgefäße der 100.  
 — -mark, eleidinartige Granula in den Zellen des 70.  
 — Markhöhle der 70.  
 — Markkanal der 70.  
 — -markkegel 70.  
 — Markzellen des 70ff.  
 — — Form der 75.  
 — papille 69, 79.  
 — — Bau der 74.  
 — — Form der — am Barthaar 69.  
 — HENLESche Schichte der 70.  
 — HENLESche Zellen, Ausmaße der 74.  
 — Scheidenkutikula der 70.  
 — — Trichohyalin in der 74.  
 — — Verhornung in 76.  
 — — Wachstum der 76.  
 — — Pigmentbildung im — des Menschen 79.  
 — -schaft, Bau des 78.  
 — -stengel 80.  
 — -strich 86.  
 — -strom 86.  
 — vergleichende Anatomie des 66.  
 — -wachstum 79.  
 — Wachstumsgeschwindigkeit der 86.  
 — -wechsel 79.  
 — — Verschwinden der alten Papille beim 82.  
 — — am Wimperhaar 82.  
 — Weißwerden des 51.  
 — weiße, dominante und regressive 86.  
 — -wirbel 86.  
 — Wulst des 83.  
 — -wurzel 76.  
 — äußere Wurzelscheide der 67.  
 — — — Basalzellen der 67.  
 — innere Wurzelscheide des 80.  
 — -zellen bei *Halbaffen* 325.  
 — — Myelinoid der 323.  
*Haifische*, Hörvermögen bei 440.  
*Halbaffen*, *Papilla foliata* bei 187.  
 Hammer-Amboß-Gelenk, Menisci in 265.
- Hammer-Steigbügelgelenk, Menisci in 265.  
 Handteller, elastische Fibrillen im Strat. subepithel. des 36.  
 — kollagene Fibrillen am 35.  
 — Strat. lucidum am 13.  
*Haustiere*, Gehörorgan der — (*Carnivoren*) 430.  
 Haut 1.  
 — -arterien 91.  
 — Blutversorgung der — der Ferse 91.  
 — — — des Fußgewölbes 91.  
 — — des unteren Fußrandes 91.  
 — — der — der Fußsohle 91.  
 — — der — der Volarseite der Hand 92.  
 — — der — des Zehenballens 91.  
 — Capillargefäße der 94.  
 — Capillarkreislauf der 94.  
 — — Pericyten der 95.  
 — Drüsen der 55.  
 — — Ausführungsgänge 61.  
 — — -organe, Reste von — beim Menschen 58.  
 — Gefäße der 90ff.  
 — — Bau der Anastomosen der 97.  
 — Lymphbahnen der —, Pigment in 46.  
 — Lymphcapillaren der 99.  
 — Lymphgefäße der 97ff.  
 — Lymphwege der 99ff.  
 — Mastzellen in der 42.  
 — Saftstrom der 99.  
 — -sinnesorgane der *Amphibien* 184.  
 — — der *Anuren* 185.  
 — — bei *Fischen* 184.  
 — — bei *Salamandern* 185.  
 — -venen 94.  
 — des Warzenhofes der Milchdrüse 146.  
 HENSENSche Zellen 333.  
 HENSENScher Körper 323.  
 HERXHEIMERSche Spiralen 73.  
 — — im Stratum basale 7.  
 Hexenmilch 124.  
 — bei Tieren 125.  
 — -bildung, Ursache der 127.  
*Hippopotamus*, Wallpapillen bei 186.  
 Hohlhand, Gefäßnetze der 92.  
 Holokrine Drüsen 56.  
 Hörbläschen, Entwicklung des 383.
- Hören durch Knochenleitung 452.  
 Hornfarbe 45.  
 — -membran, Entstehung der — in der Epidermis 29.  
 Hörsteine 284.  
 Hörvermögen bei *Amphibien* 440.  
 — bei *Cyclostomen* 440.  
 — bei Exstirpation des Staples 441.  
 — bei *Haifischen* 440.  
 — der *Säuger* 440.  
 — der *Seesäuger* 440.  
 — der *Singvögel* 447.  
 — der *Teleostier* 440.  
 — Theorie des 447.  
 — der niederen *Vertebraten* 440.  
 — der *Vögel* 440.  
 — der *Wirbellosen* 440.  
 Hörzahn 349.  
*Hühner*-Embryonen, *Crista quarta* bei 298.  
*Huhn*, Tabelle über Maße des Ductus cochlearis beim 319.  
*Hund*, Anzahl der Geschmacksknospen beim 166.  
 — JAKOBSONSches Organ beim 221.  
 HUSCHKESche Zähne s. Hörzähne 380.  
*Hydrochoerus capybara*, Länge des Schneckenkanales bei 438.  
*Hyla*, Entwicklung der Bogengänge bei 386.  
 Hyomandibulare 439.  
 Hyomandenie 148.  
 Hypermastie 148.  
*Hyperoodon rostratus*, Geruchsorgan bei 237.  
 Hyperthelie 148.  
 Hyponychium 88.  
 — Epithelfibrillen im 89.  
*Hippopotamus*, Anzahl der Geschmacksknospen bei 171.  
*Hyrax*, Wallpapillen bei 186.
- Igel*, Geschmacksknospen beim 186ff.  
 Individualgeruch 58.  
 Injektionsversuche an der Epidermis 28.  
 Innenohr, Muskelspindeln als proprioceptische Nervenendigungen im 268.  
 Innervation des Geruchsorgans 208ff.  
 — der Geschmacksknospen 170ff.



- Innervation des M. tensor tympani 269.  
 — des M. stapedius 269.  
 — der Schnecke 351 ff.  
 — des Vorhofsabschnittes 306 ff.  
*Insectivoren*, N. vomero-nasalis bei 212.  
 — Wandung des Labyrinthes bei 276.  
 Intercalare 439.  
 Interhyale 372.  
 Interzellularbrücken der Epidermis 27.  
 — an den peripheren Epithelien der Maculae und Cristae 282.  
 Interzellularlücken 23.  
 Intragemmale Fasern 171.
- JAKOBSONSches Organ** s. Organon vomero-nasale 218.  
 — — beim *Affen* 221.  
 — — bei *Beuteltieren* 220.  
 — — bei *Didelphys* 221.  
 — — bei *Eidechsen* 222.  
 — — beim *Esel* 220.  
 — — bei *Giraffen* 220.  
 — — bei *Hunden* 221.  
 — — beim *Kamel* 220.  
 — — beim *Lemur* 221.  
 — — beim *Maulwurf* 222.  
 — — bei *Nagern* 220.  
 — — beim *Pferd* 220.  
 — — beim *Rind* 221.  
 — — beim *Schaf* 221.  
 — — beim *Schwein* 221.  
 — — bei *Vögeln* 222.  
 — — bei *Wasserschlangen* 234.  
 — — bei *Xenarthra* 220.  
 Jungfrau, Milchdrüse der reifen 128 ff.  
 Juxtaauricularorgan 58.
- Kalksäckchen bei *Anuren* 413.  
*Kamel*, JAKOBSONSches Organ bei 220.  
 Kanäle, perilabyrinthäre — bei heringartigen *Fischen* 420.  
*Kaninchen*, Anordnung der Geschmacksknospen beim 169.  
 — Maculae beim 277.  
 — Saccus endolymphaticus, experim. Prüfung der Funktion des 446.  
*Kaninchen*, Trommelfell, Bildung bei 370.  
 Kapillarversorgung der Regio olfactoria 216.
- Kapillaren am Nagelwall 95.  
 — im Riechepithel 267.  
 — — bei *Anabas* 207.  
*Katze*, Bau der Cristae bei der 293.  
 — Länge des Schneckenkanales bei der 438.  
 — N. terminalis bei 215.  
 — Vorkommen von Geschmacksknospen bei — und *Löwe* 156.  
 Keratin A. 19.  
 — B. 19.  
 Keratinarten 24.  
 Keratohyalin 9 ff, 27, 28.  
 — Entstehung des — in der Epidermis 29.  
 — -granula 25.  
 — — am Ausführungsgang der Talgdrüsen 29.  
 — — und Tonofibrillen 10, 11 ff.  
 Kinn, Musculi arrectores an den Haaren des 40.  
 Kittsubstanz an der Basalmembran des Coriums 34 ff.  
 Klangbildhypothese 448.  
 Klangbildtheorie EWALDS 360.  
 Klumpfuß als Beispiel für Bildung von Epidermisschwüelen 3.  
 Knäueldrüsen 60.  
 — elastische Fibrillen in 36.  
 — Muskelbündel in 40.  
*Knochenfische*, Riechschleimhaut der 230.  
 Knorpelinseln im Felsenbein im Laufe seiner Entwicklung 412.  
 Kollacin 38.  
 Kollagen 38.  
 Kollagene Fibrillen in der Fußsohle 35.  
 Kopfhaar, Anordnung der Zellen des Bulbus am 73.  
 Kopfhaut, e-Drüsen an der 60.  
 — elastische Fibrillen am Stratum subepitheliale der 37.  
 — Gefäßversorgung der 92.  
 Kretinismus, Veränderlichkeit des Labyrinths bei 456.  
*Krokodile*, Geschmacksknospen bei 185.  
 — Geruchsnerve bei 210.  
 — Pigment in den Stützzellen der Papilla foliata bei 426.  
 Kuppelblindsack, Entwicklung des 383.  
 Kuppelraum 261.
- Labyrinth 274.  
 — -apparate, sympathische Fasern an den 361.  
 — bei *Acontias* 425.  
 — bei *Amphibien* 420, 422.  
 — bei *Anthropoiden* 438.  
 — bei *Askalaboten* 425.  
 — bei *Axolotl* 421.  
 — bei *Corvus corone* 426.  
 — bei *Egernia* 425.  
 — bei *Fledermäusen* 434.  
 — bei *Marsupialier* 437.  
 — bei *Makrochiropteren* 434.  
 — bei *Mikrochiropteren* 434.  
 — bei *Monotremen* 433.  
 — bei *Platydaktylus* 425.  
 — bei *Plastiodon* 425.  
 — bei *Reptilien* 425.  
 — bei *Rochen* 415.  
 — bei *Seekatzen* 415.  
 — bei *Talpa* 434.  
 — bei *Trigonocephalus* 426.  
 — Ausfall von Elementen des — durch Degeneration 453.  
 — Ausgüsse des 370.  
 — Ausnahmen von der numerischen Regulation der Wachstumsvorgänge bei Entwicklung des Labyrinths bei *Proechidna* 390.  
 — Bau des — bei *Trygon pastinaca* 416.  
 — Bildungen, atypische des 298.  
 — Drüsen in Verbindung mit dem 421.  
 — Entwicklung des 377 ff.  
 — — bei *Mäusen* 407.  
 — — numerische Regulation des Wachstumsvorganges in 390.  
 — — bei *Vögeln* 385.  
 — — Zelldifferenzierungsvorgänge bei der 389.  
 — — der Nervenendstellen im 388.  
 — Einflüsse des — auf den Muskeltonus 443.  
 — Gefäße des 362.  
 — häutiges 275.  
 — — bei *Balaena australis* 276.  
 — — beim *Waldfisch* 275.  
 — Wandung des 275.  
 — — bei *Selachiern* 275.  
 — -kapsel, Markräume der knöchernen 412.  
 — Pars neglecta des 298.  
 — Pigment im Bereiche des 305.  
 — Propigment im Bereiche des — bei *Albinos* 205.  
 — -schwindel 446.

- Labyrinthonus 443.  
— als statisch-dynamisches Organ 443.  
— Trophospongiem im 281.  
— Veränderlichkeit des — bei Kretinismus 456.  
— Wandung des — bei *Insectivoren* 276.  
— — bei *Nagern* 276.  
— — bei *Seeschildkröten* 276.  
— — bei *Selachiern* 276.  
Labyrinthicus 274.  
Labia minora, rudimentäre Haaranlagen in der Gegend der 83.  
Labium tympanicum 337.  
— vestibulare des Limbus 313.  
— bei *Exocoetus* 418.  
— bei *Esox* 418.  
— bei *Lophius* 418.  
Lagena bei *Raniceps* 418.  
— bei *Gadus* 418.  
Lamina spiralis membranacea 314, 337.  
— ossea 313.  
LANGERHANSsche Zellen 47, 50ff., 72.  
— — Zusammenhang zwischen — und Endothelzellen in kleinen Coriumgefäßen 52.  
Lanugohaare 64, 78ff.  
Lederhaut s. Corium 33.  
Lemur, JAKOBSONSches Organ bei 221.  
— Gehörorgan bei 438.  
*Lepus*, Doppelinnervation der Macula sacculi bei 307.  
Ligamentum, ligamenta.  
— canaliculorum et sacculorum 303.  
— mallei laterale 258.  
— membranæ tympani internum un externum 259.  
— sacculo-utriculare 303.  
— spirale 314, 337.  
— — Entwicklung des 410.  
— — Gefäße des 365.  
— stapedii 267.  
— stylomastoideum 375.  
— superius 439.  
— utriculare mediale et laterale 303.  
— utriculi inferior 303.  
Limbus spiralis 349.  
— — Entwicklung des 406.  
Lippe, elastische Fibrillen im Stratum subepitheliale der 36.  
— mm. arrectores an den Haaren der 40.  
Lobi mammae 130.  
Lobulus 367.  
Lobuli mammae s. Drüsenläppchen der Milchdrüse 130.  
Locus luteus 192ff.  
*Lophius*, lagena bei 418.  
— olfactoria bei 230.  
*Lophobranchier*, Macula neglecta bei 419.  
*Loris*, Papilla foliata bei 187.  
*Lucioperca sandra*, Stützzellen der Riechschleimhaut bei 231.  
Lumenbildung der Milchdrüse 120.  
Lunula 88.  
*Lutra canadensis*, Papilla foliata der 187.  
Lymphbahnen der Haut, Pigment in den 46.  
Lymphgefäße der Geschmacksknospen 168.  
— des Haares 100.  
— der Haut 97ff.  
— der Knäueldrüsen 100.  
— der Milchdrüsen 147.  
— der Ohrmuschel 254.  
— der Riechschleimhaut beim *Pferd* 216.  
— an Talgdrüsen 100.  
— am Trommelfell 260.  
Lymphknoten, Pigment in den — der Mulatten 53.  
— — — der *Nager* 53.  
Lymphkapillaren der Haut 99.  
Lymphräume im Labyrinth 367.  
Lymphwege der Haut 99ff.  
Macula ductus reunientis 394.  
— Interzellularbrücken an den peripheren Epithelien der — und Cristae 282.  
— beim *Kaninchen* 277.  
— lagenae, Entwicklung der 383.  
— Maculae bei *Macacus rhesus* 277.  
— beim *Meerschwein* 277.  
— neglecta 297.  
— — bei *Acanthopterygiden* 419.  
— — bei *Anacanthinen* 419.  
— — bei *Lophobranchiern* 419.  
— neglecta bei *Onychodactylus* 423.  
— — bei *Physostomiden* 419.  
— — bei *Plectagnathen* 419.  
— — bei *Urodelen* 423.  
Macula sacculi 286.  
— — Doppelinnervation der — bei *Capra hircus* 307.  
— — — der — bei *Erinaceus* 307.  
— — — der — bei *Felis lynx* 307.  
— — — bei *Galeopithecus* 307.  
— — — bei *Lepus* 307.  
— — — bei *Mus rattus* 307.  
— — — bei *Semnopithecus* 307.  
— — — bei *Talpa* 307.  
— Tonofibrillen in den Stützzellen der 282.  
— utriculi 278.  
Makrosmatische Tiere 200, 235.  
Mammadrüsen 118.  
Mark, Grenzzwischen — und Papille des Haares 70.  
— -zellen, eleidnartige Granula in den — des Haares 75.  
*Marsupialier*, Labyrinth der 433.  
Mastzellen im Corium 42.  
— im Gewebe der Brustwarze 145.  
— in der Haut 42.  
— Pigment in 49.  
*Maultier*, Nervus terminalis bei 215.  
*Maulwurf*, Canalis caroticus bei 267.  
— JAKOBSONSches Organ bei 222.  
*Maus*, Bau der Cristae bei der 293.  
— Crista quarta bei 298.  
— Endverzweigungen der Fasern der äußeren Spiralzüge bei der 358.  
— Entwicklung von Nerven im großen Wulst bei 404.  
— Geschmacksknospen bei 186.  
— Neurofibrillen in den Sinneshaarzellen der 356.  
Meatus acusticus internus 351.  
MECKELScher Knorpel, Entwicklung des 371ff.  
*Meerschwein*, Bau des Felsenbeins bei 413.  
— Länge des Schneckenkanales beim 438.  
— Maculae beim 277.  
— Sacculus bei 413.  
MEIBOMSche Drüsen 64.  
Melanin 46, 50ff., 55, 86.  
Melanoblasten 50ff., 55, 72.  
— im Bulbus des Haares 48.

- Melanoblasten Entstehung der 47.  
 Melanophoren 50, 52ff., 55.  
 Membran, Entwicklung der — des Schneckenfensters 372.  
 — REISSNERSche s. Membrana vestibularis 350.  
 Membrana basilaris bei *Anguis* 425.  
 — bei *Phrynosoma* 425.  
 — — bei *Pseudopus* 425.  
 — — als schwingende Membran 449.  
 — flaccida des Trommelfelles 257.  
 — reticularis des CORTISCHEN Organes 331.  
 — tectoria 342.  
 — — Entwicklung der 339.  
 — — — bei Schweinerassen 401.  
 — — Grenzschichte der 342.  
 — — Randfadenmembran der 342.  
 — — Randfasernetz der 343.  
 — tympani secundaria 267, 315.  
 — — — bei *Amphibien* 424.  
 — — — bei *Sauropsiden* 425.  
 — — — bei *Syrmiu maluco* 439.  
 — — — der *Vögel* 430.  
 — vestibularis 350.  
 Menopoma, Riechschleimhaut bei 232.  
 Merokrine Drüsen 56.  
 Milchdrüse 56, 117ff.  
 — Absonderungserscheinungen der 135.  
 — akzessorische 121.  
 — Acini der — s. Endbläschen der — 132ff.  
 — Ausführungsgänge der 122, 128.  
 — Ausstoßung des Sekretes aus den Zellen der 139.  
 — Bau der — zu Beginn der Lactation 130.  
 — Bindegewebe in der 130.  
 — — vom Neonatus 123.  
 — Bindegewebe im Klimakterium und Senium 144.  
 — — im Drüsenläppchen der 134.  
 — — Mastzellen in dem 134.  
 — — Plasmazellen im 134.  
 — — bei Rückbildung der 143.  
 — — Vermehrung des — in 128.  
 Milchdrüse, Beziehungen zwischen Epithel und Bindegewebe in der 120.  
 — cyclische Veränderungen der — bei Tieren in der Brunst 130.  
 — kontraktile Fasern in 133.  
 — Drüsenbläschen der 131.  
 — Drüsenfelder der 130.  
 — Drüsenläppchen der 130.  
 — Ductus excretorii in 122.  
 — elastische Fasern in der 135.  
 — Endbläschen der 129, 132.  
 — Entwicklungsgeschichte der 118.  
 — -epithel, Kernteilungen 137.  
 — — Sitz der Sekretbildung 139.  
 — Gefäße der 147.  
 — der reifen Jungfrau 128ff.  
 — während der Kindheit 127ff.  
 — im Klimakterium und Senium 143.  
 — des Mannes 147.  
 — Mantelbindegewebe der 130.  
 — — Mastzellen im 130.  
 — — Plasmazellen im 130.  
 — Muskelemente in der 133.  
 — natale Sekretion der 127.  
 — Nerven der 147.  
 — Nervenendkörperchen in der 148.  
 — des Neonatus 121.  
 — Rückbildung 142.  
 — -schläuche 121.  
 — in der Schwangerschaft 130.  
 — Schwangerschaftsveränderungen der 131.  
 — Stammesgeschichtliches der 117ff.  
 — überzählige 148.  
 — Warze der 128.  
 — Warzenzone der 122.  
 — Anlage der 121.  
 Milchgänge 129.  
 — Herkunft des Fettes der 139.  
 — -leiste 118.  
 — -linie 118.  
 — -punkt 118.  
 — -säckchen 128.  
 — -sinus 122.  
 — -streifen 118.  
 Mikromamma 148.  
 Mikrosmatiker 236.  
 Mittelohr, Entwicklung des 369.  
 — Schleimhaut des 261.  
 Mitosen im Stratum basale 4.  
 Modiolus der Schnecke 312ff.  
 — Verknöcherung des 412.  
 MOLLSCHE Drüsen des Augenslides 58.  
 Mongolenfleck 49.  
 Monoptyche Drüsen 56.  
*Monotremem*, Länge des Ductus cochlearis bei 315.  
*Mullus*, Riechschleimhaut bei 231.  
 — Tastfäden bei 184.  
*Murmeltier*, Canalis caroticus beim 267.  
 Muscularis sexualis 41.  
 — — in der Achselhöhle 39.  
 — — Funktion der 41.  
 — — Vorkommen der 41.  
 Muskelbündel an den Knäeldrüsen 40.  
 — -platten der Arrectoren 39.  
 — -spindel als proprioceptive Endigungen im Innenohr 268.  
 Muskulatur der Brustwarze 145.  
 Musculus, muscoli, arrector pili, elastische Fibrillen im 36.  
 — — — (orum) an den Haaren der Achselhöhle und des Barts 40.  
 — — an Augenbrauen, Augenlidern und Augenwimpern 40.  
 — — Funktion 40.  
 — — an den Kinnhaaren 40.  
 — — an den Lippenhaaren 40.  
 — — an den Nasenhaaren 40.  
 — — an den Stirnhaaren 40.  
 — — Verhalten der — bei Haarausfall 41.  
 — cutis diagonales 41.  
 — dilatator tubae 272.  
 — stapedius 268.  
 — — Inervation des 269.  
 — (musculi) stap. diu. Vorkommen des — im Tierreich 439.  
 — — — bei *Xenarthra* 442.  
 — subareolaris 145.  
 — tensor tympani, Ganglienzellen im Bereich des 272.  
 — — — Innervation des 269.  
*Myliobates aquila*, das endolymphatische Organ bei 416.  
 Myelinoid der Sinneshaarzellen 323.  
 Myoepithel in der Umgebung von Drüsen 61.  
*Myxine*, Entwicklung eines Otolithen bei 392.

- Nägel 88ff.  
 Nagelbett 88.  
 — arterio-venöse Anastomosen des 96.  
 — -falz 88.  
 — -wachstum 89.  
 — -wall 88.  
 — Kapillaren am 95.  
 Nager, Bau des Felsenbeins bei 214.  
 — N. terminalis bei 214.  
 — Organon vomeronasale bei 413.  
 — Wandung des Labyrinths bei 276.  
 Nase, Mm. arrectores an den Haaren der 40.  
 Nasensack bei *Petromyzon* 229.  
 Natale Sekretion der Milchdrüse 127.  
 Nebenräume der Paukenhöhle 262ff.  
 Neonatus, Aditus tubae auditivae bei 370.  
 — Antrum beim 370.  
 Nervenendstellen, Entwicklung der — im Labyrinth 388.  
 Nerven, nervus, nervi, Entwicklung von — im großen Wulst bei der *Maus* 404.  
 — -fasern, Bau der in den Cristae 308.  
 — nervorum im Perineurium des Facialis 404.  
 — acusticus s. N. octavus 306.  
 — cochlearis 306.  
 — intermedius 312.  
 — labyrinthicus s. N. octavus 306.  
 — lingualis 154.  
 — der Milchdrüse 147.  
 Nerven, octavus 306, 352.  
 — — Entwicklung des Ganglion des 401.  
 — — Resonatoren im Endapparat des 452.  
 — olfactorius 208.  
 — petrosus superficialis maior 272.  
 — — minor 272.  
 — primus s. N. terminalis 211.  
 — terminalis 211.  
 — — bei *Cyclostomen* 211.  
 — — bei *Katzen* 215.  
 — — beim *Maultier* 215.  
 — — bei *Nagern* 214.  
 — — bei *Phocaena* 213, 237, 239.  
 — — bei *Pferden* 215.  
 — — beim *Rind* 215.  
 Nerven, terminalis beim *Rochen* 211.  
 — — bei *Schildkröten* 216.  
 — — bei *Schweineembryonen* 215.  
 — des Trommelfelles 259.  
 — -versorgung, funktionelle Bedeutung der — im Vorhofsabschnitt 311ff.  
 — vestibularis 306f.  
 — — Ganglienzellen des 311.  
 — — Markscheide beim 308.  
 — vomero-nasalis bei *Carnivoren* 212.  
 — — bei *Insectivoren* 212.  
 — — bei *Reptilien* 212.  
 — — bei *Ungulaten* 212.  
 — -endigungen im Trommelfell 260.  
 — -endkörperchen in der Milchdrüse 148.  
 — -fasern im NUELSENschen Raum 355.  
 — — im Tunnelraum 355.  
 Neurofibrillengitter 197.  
 — im Glomerulus olfactorius 210.  
 — in den inneren Haarzellen 323.  
 — — — — bei *Ratten* 356.  
 — — — — bei *Mäusen* 356.  
 Netzapparat in Epithelzellen der Bogengänge 291.  
 — in den Ganglienzellen des Ganglion vestibulare 353.  
 — in den Geschmacksknospen 162.  
 — in den Riechzellen 198.  
 — Verhalten des — in der Bindegewebszellschichte des Schneckenkanales 337.  
 NUELSENscher Raum 321.  
 — — Entwicklung des 397.  
 — — Nervenfasern im 355.  
 Ohr, äußeres 250ff.  
 — — Entwicklung des 367.  
 — Binnenmuskeln des 268.  
 — Entwicklung der Innervation des 401.  
 — — — — des — unter Mitwirkung hodogenetischer Substanzen 403.  
 — -falte 367.  
 — -haare 79.  
 — -kapsellage 290.  
 — -knorpel beim Embryo 367.  
 — -muschel, akustische Bedeutung der — des Menschen 441.  
 Ohr, äußeres Arterien des 254.  
 — — Lymphgefäße des 254.  
 — -schmalz 62.  
 — -drüsen 252ff.  
 — -trompete 272, s. Tuba Eustachii.  
 — Verlauf des Nervus facialis im Laufe der Entwicklung der Innervation des 404.  
 Olfactoria bei *Lophius*.  
*Onychocephalus*, Macula neglecta bei 423.  
 Organon vomero-nasale 218ff.  
 Organ, blinder Fleck des statischen 278.  
 — gelber Fleck des 278.  
*Ornithorynchus*, Wallpapillen bei 186.  
 Orthoneuren 359.  
 Os lenticulare s. Intercalare 409.  
 — temporale, Entwicklung des 410.  
 Otoconien 282.  
 Otocysten 380.  
 Otolithen 284.  
 — -apparat, Funktion des 440ff.  
 — — Entwicklung des 390ff.  
 — — — — bei *Acanthias* 392.  
 — — — — bei *Cyclostomen* 392.  
 — — — — bei *Myxine* 392.  
 — — — — bei *Reptilien* 392.  
 — — der bei *Rhina* 392.  
 — — beim *Schwein* 392.  
 — — beim *Selachier* 392.  
 — — bei *Teleostiern* 392.  
 — — Erwerbung der — bei *Squatina*, *Torpedo marmorata* 392.  
 — -formen 419.  
 — -membran 282ff., 290.  
 Papageien, Gehörorgan der 427.  
 — — Geschmacksknospen bei 186.  
 — — Tabelle über Maße des Ductus cochlearis bei —, *Star* und *Taube* 319.  
 Papilla, papillae basilaris 320, 448.  
 — — Bau der — bei *Vögeln* 427.  
 — — Doppelinnervation der — bei *Lepus*, *Talpa*, *Erinaceus*, *Galeopithecus*, *Semnopithecus*, *Felis*, *Capra hircus*, *Mus rattus* 307.  
 — — Entwicklung der 383.  
 — — beim *Frosch* 422.  
 — — bei *Krokodilinen* 425.

- Papilla** beim *Krokodil*, Pigment in den Stützzellen der 426.  
 — bei *Urodelen* 424.  
 — circumvallatae 170, 181.  
 — — Graben um 161.  
 — — beim *Schwein* 186.  
 — — bei *Wiederkäuern* 186.  
 — filiformes, Anlage der 182.  
 — foliatae 168.  
 — — Anlage der 182.  
 — — bei *Felis lynx* 187.  
 — — bei *Galago* 187.  
 — — bei *Halbaffen* 187.  
 — — bei *Lutra canadensis* 187.  
 — — beim *Stinktief* 187.  
 — — bei *Tarsius* 187.  
 — fungiformes, Anlage der 182.  
 — — Geschmacksknospen in den 158.  
 — lagenae bei *Urodelen* 423.  
 — mammae, s. Brustwarze 144.  
 — neglecta bei *Tritonen* 421.  
**Papillarfurche** an der Brustwarze 145.  
 — körper 27.  
**Papillen** am Bauch 3.  
 — an Brustwarzen 3.  
 — an Clitoris 3.  
 — an Epidermis der Fußsohle 3.  
 — -Hals 68.  
 — am Kinn 3.  
 — an Labia minora 3.  
 — am Penis 3.  
**Parakeratose** und ihre Kennzeichen 28.  
**Paratympanalorgan**, Entwicklung des 433.  
 — bei *Eulen* 433.  
 — bei *Hühnervögeln* 433.  
 — bei *Rhinolopus* 433, 435.  
 — bei *Vögeln* 432.  
**Paraquadratum** 439.  
**Pareleidin** 20ff.  
**Pars basilaris** der *Amphibien* 423.  
 — mastoidea, Entwicklung der 411.  
 — neglecta des Labyrinths 298.  
 — — — bei *Amphibien* 422.  
**Paukenhöhle** 261.  
 — der *Amnioten* 439.  
 — Gefäße der 271.  
 — Nebenräume der 262ff.  
**Paukentreppe** 315.  
**Pelobates**, Entwicklung der Bogengänge bei 386.  
**Perilymphe**, perilymphatische 303.  
**Perilymphe** Entwicklung der 404.  
 — Vorknorpelgewebe in der 405.  
 — Gewebe 303.  
 — — Grenzmembran des — in der knöchernen Labyrinthwand 278.  
 — Kanäle bei heringsartigen *Fischen* 420.  
 — Viskosität der 302.  
 — Gallertgewebe 369.  
**Periotische** und **endotische Flüssigkeit** 367, 409.  
**Perspiratio insensibilis** 17, 29.  
**Petromyzon**, Nasensack bei 229.  
**Pferde**, Gehörorgan bei 438.  
 — N. terminalis bei 215.  
 — Organon vomero-nasale bei 220.  
**Phocaena**, N. terminalis bei 213, 237, 239.  
 — Vestibularapparat bei 437.  
**Phrynosoma**, Membrana basilaris bei 425.  
**Physostomiden**, Macula neglecta bei 419.  
**Pigment** 194.  
 — in der Basalschicht der Epidermis 50, 53.  
 — im Bereiche des Labyrinths 305.  
 — -bildung im Bulbus des Haares 47.  
 — — im Haar des Menschen 79.  
 — — in Epidermiszellen 46.  
 — — Orte der — in der Epidermis 50.  
 — — in der Regio olfactoria des Affen 237.  
 — -bildung, Orte starker 45.  
**Pigmentbrocken** in der Haarpapille 72.  
 — aus Epithelfasern 54.  
 — in der Haarpapille 49.  
 — der Haut 44.  
 — in den Lymphbahnen der Haut 46.  
 — in den Lymphknoten der Mulatten 53.  
 — — — bei Negern 53.  
 — in Mastzellen 49.  
 — -muttersubstanz, Chromatin als 54.  
 — in Plasmazellen 49.  
 — -sicheln in der Nähe der Cristae 304.  
 — im Sinnesepithel der Cristae beim *Elefanten* 306.  
 — stäbchenförmige 199.  
 — im Stratum germinativum 51.  
 — — — granulosum 51.  
**Pigmentvorstufen** aus den Körpersäften 54.  
 — -zellen im perilymphatischen Gewebe 304.  
**Placentalier**, Zitzenbildung bei 117.  
**Planum semilunatum** 293.  
**Plasmazellen**, Pigment in 49.  
**Plastiodon**, Labyrinth bei 425.  
**Plastosomen** in den Geschmacksknospen 162.  
**Platydictylus**, Labyrinth bei 425.  
**Plectognathen**, Macula neglecta bei 419.  
**Plexus caroticus** 208.  
 — — Entwicklung der Ganglienzellen des 404.  
 — tympanicus 174, 271.  
**POLITZERSche Körper** 264.  
**Polyptische Drüsen** 56.  
**Pori gustatorii** 164.  
 — lactiferi 128.  
**Postquadratum** s. Proc. accessorius des Quadratum articulare 439.  
**Posteleidine**, keratinogene Schicht des Stratum lucidum 22.  
**Präeleidine** Schicht als Grenzschicht im Stratum lucidum 22.  
**Präoperculum**, s. Lig. superius. 439.  
**Präputium**, elastische Fibrillen in dem Stratum subepitheliale des 37.  
**Präzisionsgeruchsorgan** 221.  
**Primaten**, Sinneshaarzellen bei 325.  
**Primärhaar** 66.  
**Processus accessorius** des Quadratum articulare 439.  
 — gracilis s. Goniale 439.  
 — perioticus superior GRADENICO 374.  
 — retroauricularis s. Manubrium mallei 439.  
 — styloideus 375.  
**Proechidna**, Ausnahmen von der numerischen Regulation der Wachstumsvorgänge im Labyrinth bei 390.  
 — Sinneshaarzellen bei 325.  
**Prokeratin** 13.  
**Prominentiaspiralis** 335, 348.  
**Propigment** im Bereich des Labyrinths bei *Albinos* 305.  
 — am Bindegewebsüberzug der Scalen 306.  
**Proteus**, Riechschleimhaut bei 232.

- PRUSSAKScher Raum** 258, 261.  
*Pseudopus*, Membrana basalis 425.  
 Pterygoideum 439.  
 Pubes, e-Drüsen an den 60.  
*Purzeltauben* 456.  
 Pyknosen 310.  
  
**Quadrato-jugale** 439.  
**Quadratum articulare** 439.  
**Querleisten** zu den Cristae limitantes 2.  
  
**Radiärfasern** in der Epidermis 8.  
*Rana*, Entwicklung der Bogengänge bei 386.  
 Randfasernetz, Verlauf des 345.  
 Randfadenmembran bei der Entwicklung des Ductus cochlearis 396.  
 Randorgan s. Papilla foliata 187.  
 Raphé des Epithels der Bogengänge 291.  
 Rassengeruch 58.  
*Ratten*, Geschmacksknospen bei 186.  
 — Neurofibrillen in den Sinneshaarzellen der 356.  
 — zunge 180.  
 Recessus basilaris bei *Amphibien* 423.  
 — labyrinthi, Entwicklung des 390.  
 Regeneration der Riechschleimhaut 240 ff.  
 — — bei *Amblystoma* 241.  
 — — bei *Triton* 241.  
 Regio olfactoria bei *Anthropoiden* 237.  
 — — Arterien der 223.  
 — — Entwicklung der 223.  
 — — bei *Alytes obstetricans* 212.  
 — — Capillarversorgung der 216.  
 — — der *Selachier* 229.  
 — — Trypanblaufärbung in der Schleimhaut der 223.  
 — respiratoria 193.  
 — secretoria 293.  
**REISSNERSche Membran** 304.  
 — — Entwicklung der 406.  
 — — Gefäße der 365.  
*Reptilien*, Bogengänge bei 285.  
 — Crista quarta bei 298.  
 — Entwicklung der Otolithen bei 392.  
 — Labyrinth bei 425.  
 — Nervus vomero-nasalis bei 212.  
*Reptilien*, Riechschleimhaut der 233.  
 Resonatoren im Endapparat des Nervus octavus 452.  
 — -hypothese (HELMHOLTZ) 447 ff.  
 Rete MALPHIGII 2.  
**RETZIUSSche Körper** 233.  
*Rhina*, Erwerbung der Otolithen bei 392.  
 Ringelhaar 85.  
 Riechen bei *Wassertieren* 203.  
 Riechepithel, bindegewebige Zellen unter der Basalmembran des 206.  
 — Kapillaren im 207.  
 — — bei *Anabas* 207.  
 Riechhärchen 201.  
 Riechplatte 225.  
 Riechregion 192.  
 Riechschleimhaut beim *Affen* (*Macacus rhesus*) 237.  
 — bei *Amblystoma tigrinum* 233.  
 — bei *Anabas scandens* 231.  
 — bei *Belone* 231.  
 — Beziehungen der Blut- und Lymphgefäße zur 216 ff.  
 — bei *Coris geoffredi* 231.  
 — bei *Cryptobranchus* 233.  
 — Degeneration der 240 ff.  
 — bei *Desmognathus fuscus* 233.  
 — Farbe der 193.  
 — Ganglienzellen in der 204.  
 — beim *Gecko* 234.  
 — bei *Knochenfischen* 230.  
 — bei *Menopoma* 232.  
 — bei *Mullus* 231.  
 — bei *Proteus* 232.  
 — bei *Reptilien* 233.  
 — Regeneration der 240 ff.  
 — bei *Serranus* 231.  
 — Stützzellen der — bei *Amphibien* 229.  
 — — — bei *Cyclostomen* 229.  
 — — — bei *Lucioperca scandra* 231.  
 — — — bei *Selachiern* 229.  
 — — — bei *Teleostiern* 229.  
 — — Tonofibrillen in 229.  
 — Transplantation der 240 ff.  
 — vergleichende Histologie der 229 ff.  
 — Vitalfärbung in der 217 ff.  
 Riechstäbchen 195.  
 Riechzapfen 195.  
 Riechzelle(n), Kopf der 198.  
 — Netzapparat in der 198.  
 — Vielreihigkeit der 200.  
*Rind*, Geschmacksknospen beim 171.  
*Rind*, Geschmacksknospen Anzahl der — beim 166.  
 — Nervus terminalis beim 215.  
 — Organon vomero-nasale beim 221.  
 Ringband des Stapes 267.  
 — — — elastische Fasern im 267.  
 — — — Entwicklung des 372.  
*Rochen*, Bau des Labyrinths der 415.  
 — Bogengänge beim 287.  
 — Nervus terminalis beim 211.  
**ROSENTHALSches Ganglion** 351.  
**ROSENTHALScher Kanal** 353.  
**ROUGETSche Zellen** 95.  
*Rouseltus*, Crista quarta bei 298.  
 Rücken, elastische Fibrillen im Stratum subepitheliale des 37.  
  
**Sacculus, Sacculi** 280 ff.  
 — bei *Anuren* 421.  
 — bei *Cyprinoiden* 419.  
 — otolithenmembran 277, 290.  
**Saccus endolymphaticus** 299, 301 ff.  
 — — Bau des 302.  
 — — bei *Anuren* 417.  
 — — bei *Geckonen* 417.  
 — — experimentelle Prüfung der Funktion des — beim *Kaninchen* 446.  
 — — bei *Fledermäusen* 301.  
**SANTORINISChe Incisuren** am äußeren Ohr 368.  
*Säuger*, Crista quarta bei 298.  
 — Hörvermögen der 440.  
*Sauropsiden*, Fenestra cochleae bei 425.  
 — Membrana tympani bei 425.  
**Scala tympani** 314 ff.  
 — vestibuli 314.  
**Scalen** der Schnecke 312 ff.  
*Schaf*, Organon vomeronasale der 221.  
 Schalthaar 81.  
 Schamhaar 78.  
 Scheidenkutikula der Haarpapille 70.  
 — Trichohyalin in der 74.  
*Schildkröte*, Nervus terminalis bei der 216.  
*Schimpanse*, Vorkommen von Geschmacksknospen beim 157.

- Schlafenbein, Abnormitäten im Bau des 456.  
— Entwicklung des 374.  
*Schlangen*, Bogengänge der 238.  
Schleim im Trommelhöhlenraum 263.  
Schleimhaut im Antrum tympanicum 261.  
— des Mittelohres 261.  
— der Ohrtrompete 272.  
— der Tube, adenoides Gewebe in 273.  
Schmeckbecher siehe Geschmacksknospen 158 ff.  
— -knospen bei *Ameiurus* 184.  
Schnecke, Entwicklung der 393 ff.  
— des Gehörorganes 312.  
— Innervation der 351 ff.  
— isolierte Leitungen in der ausgebildeten 358.  
— Modiolus der 312 ff.  
Schneckenfenster 315.  
— Entwicklung der Membran des 372.  
Schneckenkanal, Länge des isolierten — bei *Coelogenys paca*. 438.  
— — — — — beim *Delphin* 438.  
— — — — — beim *Hamster* 438.  
— — — — — beim *Igel* 438.  
— — — — — beim *Meerschwein* 438.  
— — — — — bei *Monotremen* 438.  
— — — — — *Schwein* 438.  
— — — — — bei *Walen* 438.  
Schnurrbart, Frauen- 78.  
Schwangerschaftsveränderungen der Milchdrüse 130.  
*Schwein*, Bildung des Trommelfelles beim 370.  
— Entwicklung des Felsenbeins beim 412 ff.  
— — der Membrana tectoria bei 401.  
— Nervus terminalis beim 215.  
— Organon vomero-nasale beim 221.  
— Otolithen, Entwicklung der 393.  
— umwallte Papillen beim 186.  
Schweiß 24, 29.  
— beim Verhornungsprozeß 28.  
— -drüsen 55 ff.  
— — Diazoreaktion an 55.  
— — -ausführungsgänge in der Epidermis, Lage der 24.  
Schweißdrüsen, Entwicklung der 28.  
— — Gefäßversorgung der 94.  
*Seehund*, Celloidinkorrosion des Labyrinths bei 436.  
*Seekatze*, Labyrinth bei 415.  
*Seesäuger*, Hörvermögen bei 440.  
*Seeschildkröte*, Wanderung des Labyrinths bei 276.  
Sekundärhaar 66.  
*Selache*, Bogengänge bei 287.  
*Selachier*, Bogengänge bei 287.  
— — Lage der 290.  
— Ductus endolymphaticus bei 301.  
— — Epithel des 301.  
— Entwicklung der Otolithen 392.  
— Wandung des Labyrinths 276.  
— — des häutigen Labyrinths 275.  
*Semnopithecus*, Doppelinnervation der Macula sacculi bei 307.  
Septum cruciatum s. Flügelzellen 431.  
*Serranus*, Riechschleimhaut bei 231.  
SHRAPNELLSche Membran 257.  
Sinnesganglienzelle 196.  
Sinneshaarzelle bei *Anthropoiden* 325.  
— des CORTischen Organs 321 ff.  
— — — — — äußere 322.  
— Fasereinlage in den 323.  
— bei *Fledermäusen* 325.  
— im Gehörorgan von *Vögeln* 428.  
— bei *Halbaffen* 325.  
— bei *Insectivoren* 325.  
— Netzapparat in den — der Maculae 281.  
— bei *Primaten* 325.  
— bei *Proechidna* 325.  
— Stützfibrillen in den — der *Vogel* 429.  
Sinnesknospen, Bau der — bei *Ameiurus* 161.  
— Stützfibrillen in den Stützzellen der 199.  
Sinnesstiftchen der Geschmacksknospenzellen 164.  
Sinneszellen 194.  
— primäre 196.  
— Vitalfärbung der 176.  
Sinus lactei s. Milchsinus 122.  
— lactiferus s. Milchsäckenchen 128, 129.  
Skelettstückchen von PAAW 266, 439.  
— — — — — bei *Dasyurus* 374.  
— — — — — bei *Didelphys* 374.  
Sohlenhorn 88.  
Sommersprossen 45.  
*Somniosus*, Bogengänge bei 287.  
*Sorex*, Ampulle bei 275.  
Spiralfaserzüge, äußere 354.  
— Bau der — bei *Anthropoiden* 355.  
— — — — — beim Menschen 355.  
— Endverzweigungen der äußeren — bei der *Maus* 358.  
— erster, innerer 354.  
— zweiter, — 353.  
Spiro-neuren 359.  
*Spitzmaus*, Ampullen der 275.  
— Geschmacksknospen der 155.  
Spüldrüsen 167.  
Stabzellen (KROMAYER) 9.  
Stachelzellen 9.  
Stapes 266, 439.  
— Hörvermögen bei Exstirpation des 441.  
— Platte des 266.  
— Ringband des 267.  
— elastische Fasern in 267.  
— — Entwicklung des 372.  
Statoconien 282 ff. s. Otonconien.  
Statolithen 284.  
— bei *Vögeln* 432.  
*Stare*, Gehörorgan der 427.  
— Tabelle der Maße des Ductus cochlearis bei *Parapegi*, *Taube* 319.  
*Stinktler*, Papilla foliata beim 187.  
Stirn, Mm. arrectores an den Haaren der 40.  
Stratum adiposum 33.  
— basale, Exoplasma des 5.  
— — Mitosen im 4.  
— — Pigment im 51.  
— — HERXHEIMERSche Spiralen im 7.  
— corneum, Brückenknötchen und Brückenfasern im 18.  
— — der Epidermis 17.  
— — — an Handteller und Fußsohle 19.  
— — Kernschwund im 17.  
— disjunctum 21.  
— germinativum 25.  
— — Basalzellen 4 ff.  
— — Basalmembran 4.

- Stratum germinativum, der Epidermis 4.  
 — — Epithelfasern im 5 ff.  
 — — Granoplasma im 5.  
 — — Pigment im 51.  
 — — Spongioplasma 5.  
 — — granulosum 9, 23, 25.  
 — — der Brusthaut 13.  
 — — der Fußsohle 9.  
 — — des Handtellers 9.  
 — — des Lippenrots 13.  
 — — Pigment im 51.  
 — — an Rücken- und Schenkelhaut 13.  
 — — an Stirn 27.  
 — — Zellzwischenraum im 13.  
 — — inferius der Epidermis 21.  
 — — intermedium der Epidermis 21.  
 — — lucidum der Epidermis 13, 18, 20, 23, 27.  
 — — an der Fußsohle der Epidermis 13.  
 — — Grenzschiebtendes 21.  
 — — mucosum des Trommelfelles 257.  
 — — relaxatum 21.  
 — — reticulare des Coriums 33.  
 — — subepitheliale des Coriums 33.  
 — — — — elastische Fibrillen im 36.  
 — — — — des Handtellers 36.  
 — — — — im — der Fußsohle 37 ff.  
 — — — — im — des Praeputiums 37.  
 — — — — im — der Kopfhaut 37.  
 — — — — im — des Rückens 37.  
 — — Fibrillen, kollagene 35.  
 — — — — als Collastin 36.  
 — — Gitterfasern im 39.  
 — — subpapillare s. Str. subepitheliale 33.  
 Stria malleolaris 256.  
 — — vascularis 346.  
 — — — — Entwicklung der 328.  
 — — Fettablagerung der 454 ff.  
 — — — — Funktion der 348.  
 — — — — Gefäße der 365.  
 — — — — Glykogen in dem Epithel der 347.  
 — — — — Rückbildungsprozesse der — bei *Tanzmäusen* 348.  
 — — — — sezernierendes Epithel der 336.  
 Stoffdrüsen 56, 60.  
 Stützapparat, Aufbau des gesamten — des Cortischen Organes 333 ff.  
 — — innerer einer Zelle s. Apparato reticulare interno 336.  
 Stützelemente 199.  
 — — des Cortischen Organes 326.  
 — — „Grenzellen“ als Stützelement des Cortischen Organes 333.  
 — — Innenphalangenzellen als — des Cortischen Organes 333.  
 Stützstab im Cortischen Organ 326.  
 Stützzellen des Cortischen Organes, Deiterssche Zellen als 326, 328 ff.  
 — — — — Hensensche Zellen als 326.  
 — — der Riechschleimhaut bei *Acipenser* 230.  
 — — — — bei *Amphibien* 229.  
 — — — — bei *Cyclostomen* 229.  
 — — — — bei *Lucioperca sandra* 231.  
 — — — — bei *Selachiern* 229.  
 — — — — bei *Teleostiern* 229.  
 — — der Sinneshaarzellen der Maculae 281.  
 Stylohyale 375.  
 Sulcus, Sulci 20.  
 — — superficiales 1.  
 Sulcus spiralis internus 349.  
 Suspensorium im Gehörorgan 439.  
 Sylvisches Körperchen 269.  
 Symplecticum 439.  
 Synchronrose 266.  
 Synexoplasma 297.  
*Syrnium aluco*, Membrana tympani bei 439.  
 Talgdrüsen 56, 63, 67, 83, 253.  
 — — in der Haut 55.  
 — — am Mammarorgan 65.  
 — — in der Parotisgegend 58.  
 — — elastische Fibrillen in der Nähe der 36.  
 — — freie 63 ff.  
 — — Keratohyalingranula am Ausführungsgang der 29.  
 — — Lymphgefäße der 100.  
 — — Vorkommen der 63.  
 — — zyklische Schwankungen der 64 ff.  
*Talpa*, Labyrinth von 434.  
*Tanzenten* 456.  
*Tanzmäuse* 455.  
*Tanzmauslabyrinth* 456.  
 Taste goblets s. Geschmacksknospen 158 ff.  
 — — Crista quarta bei 298.  
*Tarsius*, Papilla foliata bei 187.  
 Tastfäden bei *Mullus* 184.  
 Tastleiste 1.  
 Taubstumm 456.  
 Tektoria, Funktion der 450.  
 Tectum synoticum, Entwicklung des 411.  
 Tegmentum vasculosum 427.  
 Teilkörpertheorie 168.  
*Teleostier*, Entwicklung eines Otolithen 392.  
 — — Hörvermögen bei 440.  
 Tensor tympani 268.  
 — — veli palatini 272.  
 Terminalbehaarung 67.  
 — — netze 173.  
*Testudo*, Bogengänge bei 277.  
*Thalassochelys*, Bogengänge bei 288.  
 Throphospongium (Holmgren) 311.  
 Tonlücken 454.  
 Tonofibrillen, Bedeutung der 30.  
 — — Faserkörbe von 30.  
 — — an der Fußsohle 30.  
 — — als trajektorielle Strukturen 30.  
 Tragus 367.  
 Trajektoriensystem in der Epidermis 30.  
 Transplantation von Hörbläschen 381.  
 Trichohyalin in der Henleschen Schleife 74.  
*Trigla*, Riechschleimhaut bei 231.  
*Trigonocephalus*, Labyrinth bei 426.  
 Trommelfell 254.  
 — — Anulus fibrosus des 256.  
 — — Bildung des — beim *Kaninchen* 370.  
 — — — — beim Menschen 370.  
 — — — — beim *Schwein* 370.  
 — — Blutgefäße des 260.  
 — — elastische Fasern im 257.  
 — — Funktion des 441.  
 — — — — bei *Amphibien*, *Reptilien*, *Säugetern* und *Vögeln* 442.  
 — — Lymphgefäße des 260.  
 — — Membrana flaccida des 257.  
 — — Nerven des 259.  
 — — Nervenendigungen des 260.  
 — — Radiärfasern des 257.  
 — — Stratum mucosum des 257.  
 — — Substantia propria des 256.  
 Trommelhöhlenraum, Schleim im 263.



- Trygon pastinaca*, Bau des Labyrinths bei 416.
- Tube Eustachii 272 ff.
- Drüsen der 273.
- Flimmerepithel in 261.
- Funktion der 441.
- Tube mandel 273.
- Tube tympanales Rohr 369.
- Tümmeler*, Zunge des 187.
- Tunnelraum 321.
- Entwicklung des 397.
- Nervenfasern im 355.
- Tupaja tana*, Crista quarta bei 298.
- Tympanaltasche 363.
- Tympanale Belegschichte 337.
- der Basilmembran 341.
- Tympanum der *Frösche* 422.
- Ungulaten*, Nervus vomero-nasalis bei 212.
- Urodelen*, Macula neglecta bei 423.
- Papilla basilaris bei 424.
- Urodelen*, Papilla lagenae bei 423.
- Utriculus, Dorsallappen des 277.
- Funktion der — beim *Frosch* 446.
- maculae 277.
- otolithenmembran 277.
- Vas prominens 335.
- Vena canaliculi cochleae 364.
- aquaeductus vestibuli 364.
- auditivae internae 364.
- cochlearis centralis 364.
- vestibuli anterior 364.
- Verhornungsprozesse in der Epidermis 21, 24.
- Vertebraten*, Hörvermögen der niederen 440.
- Vesicula olfactoria 198, 226, 228.
- Vestibularapparat, Entwicklung des 383 ff.
- Funktion des 444 ff.
- bei *Phocaena communis* 437.
- Störungen im — beim *Frosch* 445.
- Vibrissen 79.
- Viscosität der Endolympe 302.
- Vitalfärbung der Riechschleimhaut 217 ff.
- Vögel*, akzessorisches Ganglion in der vorderen Ampulle der 432.
- Bau der Crista bei 431.
- Bau des Felsenbeins bei 413.
- Bau der Papilla basilaris bei 427.
- Columella im Mittelohr der 426.
- Crista quarta bei 298.
- Entwicklung des Labyrinths bei 385.
- Geruchsorgan 234.
- Geschmacksorgan 186.
- Hörvermögen 440.
- markhaltige Fasern der Endstellen im Vorhof der 431.
- Membrana tectoria 430.
- Organon vomero-nasale 222.
- Statolithen bei 432.
- Vorhofsabschnitt, Innervation des 300.
- Vorhofsblindsack 315.
- Waldfisch*, das häutige Labyrinth beim 275.
- Wallpapillen bei *Cricetus* 186.
- — *Echidna* 186.
- — *Hyrax* 186.
- Wangenhaut, elastische Brillen in der 38.
- Wärzchen in den Bogengängen 291.
- Warzenhof der Milchdrüse — 121.
- Anlage des 121.
- zone der Milchdrüse 119, 122.
- Ggl. areolares in der 123.
- Wassergeschmacksorgan 222.
- Wasserschlangen*, JAKOBSONSches Organ der 234.
- WEBERScher Apparat 420.
- — Knöchelchen bei *Cypriniden* 419.
- — bei *Cobitiden* 419.
- bei *Siluroiden* 419.
- Wirbellose*, Hörvermögen bei 440.
- primäre Sinneszellen in dem Geschmacksorgan der 184.
- Wulst des Haares 57.
- Wurzelscheide, äußere des Haares 73.
- — — im polarisierten Licht 88.
- Xenarthra*, Musculus stapedius bei 442.
- Organon vomero-nasale bei 220.
- Zellzwischenräume in der Epidermis 16, 24.
- im Stratum granulosum 13.
- Ziesel*, Bau des Felsenbeins beim 413.
- Zitzen 117.
- Zitzenbildungen der *Placentarier* 117.
- Zunge und Gaumen als Geschmacksorgan 154.
- Zwergwels*, Geschmacksknospen des 179.