

(Aus dem II. anatomischen Institut der Universität Berlin.)

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen.

Von

Dr. **M. Zondek.**

Mit 4 Figuren.

Ein sehr umstrittenes Gebiet in der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere bildet die Frage nach der Entstehung der Gehörknöchelchen. Die meisten Autoren stimmen wohl darin überein, den Hammer und Amboss vom 1. Kiemenbogen herzuleiten, über die Herkunft des Stapes dagegen weichen die Ansichten noch sehr von einander ab. Die einen leiten ihn vom Mandibularbogen her (Valentin, Günther), andere vom Hyoidbogen (Reichert, Baumgarten), noch andere nehmen seine Entwicklung von der Labyrinthwand an (Huxley, Parker, Gruber, Loewe, Rüdinger); v. Noorden und Gradenigo treten für doppelte Entstehungsweise des Stapes, aus der Labyrinthwand sowohl wie vom Hyoidbogen, ein, während Semmer, Köllicker und Dreyfuss sich der Entscheidung dieser Frage überhaupt enthalten.

Nach meinen Untersuchungen entstehen Hammer und Amboss aus dem 1. Kiemenbogen; doch ist meines Erachtens der Beweis hierfür von einigen Autoren (Urbantschitsch, Gradenigo) nicht richtig erbracht worden. Ihre Angaben über die Entstehung des Hammer-Amboss-Gelenkes stimmen mit meinen Befunden nicht überein. Was die Entstehungsweise des Stapes betrifft, glaube ich dessen Herkunft von dem in Bildungsmasse angelegten Hyoidbogen mit Sicherheit nachweisen zu können. Der labyrinthäre Ursprung der Lamina stapediale ist dagegen zweifelhaft. Der Versuch, dies nachzuweisen, ist bisher nicht gelungen. Es wird meine Aufgabe sein, dies näher zu begründen.

Ehe wir jedoch an die Befunde unserer Untersuchungen gehen, werden wir uns zweckmässig darüber Klarheit zu verschaffen suchen, wie das Gewebe, aus dem sich die Gehör-

knöchelchen entwickeln, in seinen verschiedenen Stadien zu bezeichnen ist.

Die ersten Anlagen der späteren knorpeligen Visceralbogen bestehen aus kleinen, runden, dicht an einander liegenden Zellen, die sich ganz besonders durch starke Färbung der grossen Kerne von der Umgebung abheben. Man könnte das so charakterisirte Gewebe „Vorknorpel“ nennen, wenn sich daraus lediglich Knorpel entwickelt; indess bildet sich daraus nicht allein Knorpel, sondern auch Bandmasse entsteht daraus, wie bei der Wirbelbildung die Intervertebralbänder. Giebt man nun zu, dass sich auch andere Gebilde aus derartigen Zellengruppen entwickeln können, so lässt sich der Begriff „Vorknorpel“ nicht aufrecht erhalten. Der von Rabl gewählte Ausdruck „Chondroblastem“ und die von Gradenigo angewandte Bezeichnung „vorknorpelige Anlage“ werden darum zweckmässig durch andere Namen zu ersetzen sein. Dreyfuss nennt das so charakterisirte Gewebe „Blastem“. Meines Erachtens ist der bereits von Rathke gebrauchte Ausdruck „Bildungsmasse“ recht passend. „Bildungsmasse“ nenne ich eine Zellengruppe, aus der sich jedes Gewebe bilden kann, das sich aber durch dichtes Aneinanderliegen wie intensive Färbung der Zellen als ein in Umbildung begriffenes Gewebe von der Umgebung differenzirt. Das Stadium nun, das ohne Rücksicht auf die topographischen Verhältnisse als Vorläufer des Knorpels mit Sicherheit zu erkennen ist, will ich „Vorknorpel“ nennen. Es ist charakterisirt durch Ausscheidung einer intercellularen Grundsubstanz, aber mehr noch durch Wachsthum der Zellen; die Zellennembran tritt schärfer hervor, und bei der intensiv rothen Färbung der grossen Kerne erhält das Gewebe das charakteristische Aussehen. Auch der Ausdruck „unreifer Knorpel“ ist meines Erachtens für dieses Stadium sehr bezeichnend im Gegensatz zum „reifen embryonalen Knorpel“ oder „Jungknorpel“, in welchem die Intercellulärsubstanz bedeutend vermehrt ist und das ganze Gewebe die eigenthümliche chemische Umwandlung erfahren hat, die sich in intensiver Braungelb-Färbung durch Vesuvin zu erkennen giebt.

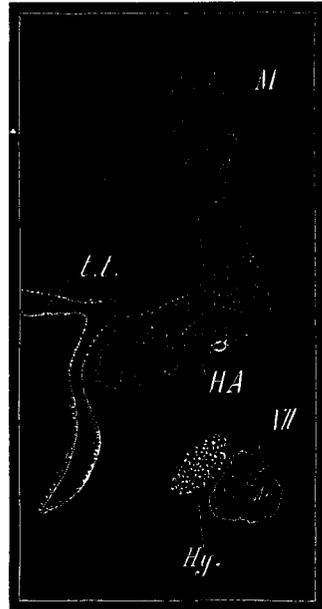
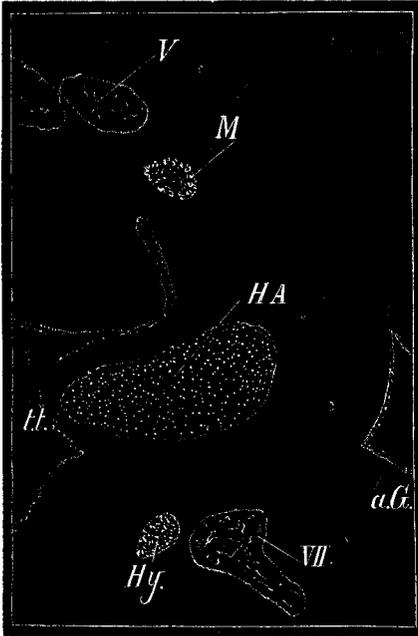
Kaninchen-Embryo von 1,2 cm St. Sch. L.

Der Kopf dieses Embryo ist in eine frontale Schnitt-Serie zerlegt. Die Kopfbenge ist deutlich ausgeprägt. Die Kiemenspalten

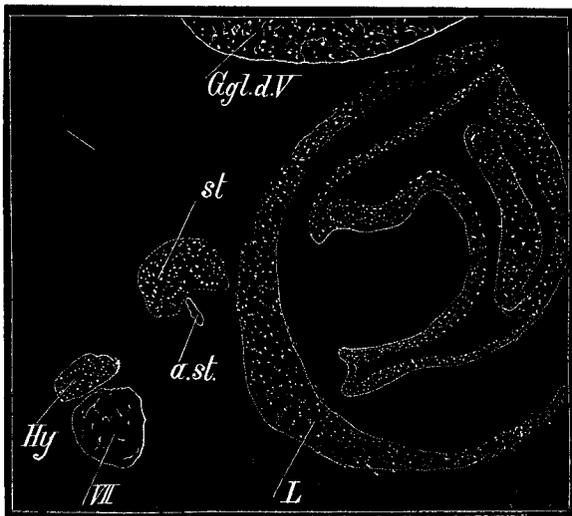
sind z. Th. geschlossen. Der Atlas ist vorknorpelig angelegt; die Hyoidbogen-Anlage besteht aus Bildungsmasse, während das Gewebe, aus dem sich der Mandibularbogen entwickelt, diejenige Struktur zeigt, die etwa in der Mitte zwischen beiden Entwick-

1.

2.



3.



lungsstufen liegt. An dem Querschnitt eines Nerven (Fig. 1, *V.*), eines Trigemini-Astes, liegt die Mandibularbogen-Anlage (*M.*), weiter unten und medial die Bildungsmasse des Hyoidbogens (*Hy.*). Diese liegt dicht neben dem Durchschnitt des *N. facialis*. Zwischen beiden Bogen-Anlagen liegt ein horizontaler Streifen Bildungsmasse (*H. A.*), welcher in den tubo-tympanalen Raum vorspringt. Auf der linken Seite desselben Schnittes (Fig. 2), die etwas weiter hinten getroffen ist, als die rechte, geht die Anlage des Mandibularbogens (*M.*) in diesen aus Bildungsmasse bestehenden Streifen (*H. A.*) über. In Fig. 3 berührt die Mitte der Labyrinthwand eine halbbogenförmig angelegte Gruppe intensiv roth gefärbter dicht an einander liegender Zellen (*st.*), mit der Cavität nach unten, in der ein kleines Gefäss (*a. st.*) die *A. stapedialis* sichtbar wird. Die Zellengruppe (*st.*) bedeutet die erste Anlage der Stapes. Die Bildungsmasse des Hyoidbogens (*Hy.*) ist von dieser deutlich durch indifferentes Gewebe geschieden. In Fig. 4 wird die Verbindung zwischen Stapes (*st.*) und Hyoidbogen-Anlage durch Bildungsmasse hergestellt, deren Zellen allerdings weniger intensiv gefärbt sind. Der Zusammenhang jedoch ist ein kontinuierlicher.

Bei dem Kaninchen-Embryo von 1,5 cm St. Sch. L. ist die Mandibular-Anlage bereits deutlich als Vorknorpel angelegt, während die Anlage des Hyoidbogens aus Bildungsmasse besteht. Wenn man die Schnitte der Reihe nach verfolgt, kann man auch hier ganz genau sehen, wie die Hyoidbogen-Anlage mit der ringförmigen Anlage des Stapes ununterbrochen zusammenhängt. Diese besteht aus Bildungsmasse, und ist von der *A. stapedialis* durchzogen und liegt mit einem kleinen Segment in der Labyrinthwand; bei schwacher Vergrößerung ist jedoch eine deutliche Grenze zwischen Stapes-Anlage und Labyrinthwand zu erkennen.

Ausserdem untersuchte ich noch **3 Kuh-Embryonen**. Der jüngste von diesen, 2,4 cm St. Sch. L., entspricht in seiner Entwicklung ungefähr dem Kaninchen-Embryo von 1,5 cm St. Sch. L. Betreffs der Anlage der Gehörknöchelchen und ihrer Beziehungen zu den Visceralbogen sind die Verhältnisse im wesentlichen die gleichen. Weiter vorgeschrittene Stadien stellen die beiden Kuh-Embryonen von 3,8 und 4,2 cm St. Sch. L. dar, bei denen der Atlas bereits knorpelig angelegt ist und auch die Labyrinthkapsel

jungknorpelige Structur zeigt. Das proximale Ende des Mandibularbogens besteht ebenfalls noch aus Bildungsmasse, an der eine Grenze zwischen dem späteren Hammer und Ambos nicht zu erkennen ist. Der Hyoidbogen ist dagegen deutlich von der ringförmigen vorknorpeligen Anlage des Stapes getrennt.

Menschlicher Embryo von 3 $\frac{1}{2}$ cm St. Sch. L. Labyrinthkapsel und Gehörknöchelchen bestehen aus reifem, embryonalem Knorpel. Derjenige Theil der lateralen Labyrinthwand, der dem späteren Foramen ovale einerseits und dem Foramen rotundum andererseits entspricht, ist in Bildungsmasse angelegt. Der Meckel'sche Knorpel geht kontinuierlich in den Hammerkopf über; auch histiologisch ist keine deutliche Grenze zu erkennen. Der Hyoidbogen ist knorpelig angelegt und ist durch indifferentes Gewebe von dem Stapes-Ring geschieden. Wenn auch in diesem Stadium die Gehörknöchelchen verhältnissmässig sehr grosse Gebilde darstellen, und auch die wesentlichen Theile von einander abzugrenzen sind, so haben sie doch noch nicht die dem ausgebildeten Zustande fast gleichende Form, wie die des später zu beschreibenden älteren Stadiums. Der Handgriff ist fast ebenso dick wie der Kopf des Hammers und auch der Hals desselben ist nicht viel weniger stark entwickelt. Der Proc. folianus des Hammers ist noch nicht gebildet. Der Amboss ist halbbogenförmig angelegt, mit der Convexität nach oben. Der stark entwickelte lange Fortsatz strebt parallel dem Manubrium der Labyrinthwand zu. Dicht an das Perichondrium der Labyrinthwand grenzt, ohne dass die Bildung des Sylvi'schen Knöchelchens nachweisbar wäre, der vordere Schenkel des Steigbügels, der nach innen und oben verlaufend die hier aus Bildungsmasse bestehende Labyrinthwand erreicht; in einem grossen Bogen nach hinten verläuft in derselben Ebene der hintere Schenkel, beide Schenkel-Enden gehen kontinuierlich in einen Knorpelstab über, die Lamina stapediale, die also sagittal der Labyrinthwand anliegt. Hammer und Ambos sind von einander deutlich getrennt. Eine blassröthlich gefärbte, dichte Rundzellen-Schicht, wie sie Henke und Reyher an den Extremitäten-Knochen nachgewiesen haben, die Zwischenscheibe, scheidet den oberen Theil des Hammer-Kopfes von dem vorderen lateralen Gelenkfortsatz des Ambos, während an der unteren

Hälfte des Gelenks eine trennende Schicht mehrerer longitudinaler Zellenreihen vorhanden ist.

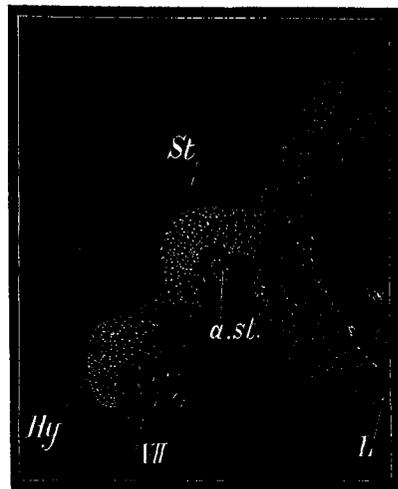
Menschlicher Embryo von 7 em St. Sch. L.

Der Meckel'sche Knorpel und der Hammer-Kopf hängen auch in diesem Stadium noch ununterbrochen zusammen; mikroskopisch ist jedoch eine deutliche Grenze zwischen beiden zu erkennen. Die Zellen im Meckel'schen Knorpel sind intensiver gelb gefärbt, liegen dichter aneinander und bilden überhaupt ein kompakteres Gewebe, wie ja auch bei den Kaninchen-Embryonen der Mandibularbogen als Vorknorpel angelegt ist, während Hammer- und Ambos-Anlage aus Bildungsmasse bestehen. Am schlank geformten Hammer kann man Kopf, Hals und Handgriff deutlich von einander unterscheiden. Der Proc. brevis ist schwach entwickelt; nach vorn und abwärts erstreckt sich der Proc. folianus, der als Belegknochen angelegt noch nicht mit dem Hammer verschmolzen ist. Der Hals des Hammers liegt vor der frontalen Gelenkfläche des Ambos; über dieselbe ragt der Hammer-Kopf hervor; Kopf und Hals liegen parallel der Labyrinthwand. Am Hammer-Kopf ist wiederum ein vorderer und hinterer Theil zu unterscheiden, je nachdem dieser vor oder hinter dieser Frontal-Ebene des Hammer-Ambos-Gelenks gelegen ist. Der vordere Theil des Hammer-Kopfes ist fast doppelt so lang als der hintere und artikulirt fast in seiner ganzen Länge mit dem mächtig vorspringenden lateralen Ambosfortsatz, während der mediale post partum wie ein Sperrzahn wirkende Gelenkfortsatz des Ambos nur sehr schwach angelegt ist und nur mit dem Hammer-Hals in Gelenk-Verbindung steht. Der Ambos hat ungefähr die Form eines zweiwurzigen Molarzahnes, dessen Wurzeln ziemlich senkrecht zu einander divergiren. Die mediale Wurzel, der Proc. longus grenzt unmittelbar an den Steigbügel. Das Os. lenticulare ist noch nicht gebildet. Der vordere nur wenig gekrümmte Schenkel des Steigbügels strebt in senkrechter Richtung zum langen Ambosfortsatz nach innen und oben der Labyrinthwand zu, während der hintere Schenkel in einem grossen Bogen nach unten und innen die Labyrinthwand erreicht. Die Fussenden der beiden Schenkel verbindet ein Knorpelstab, die Lamina stapediale, die in ungefähr sagittaler Ebene der Labyrinthwand anliegt.

In den beiden oben beschriebenen Kaninchen-Embryonen sind die Gehörknöchelchen noch nicht knorpelig gebildet. Anhäufungen von dicht aneinander liegenden, intensiv gefärbten Zellen stellen ihre ersten Anlagen dar. Der aus Bildungsmasse bestehende Streifen (*H. A.*), aus dem [sich Hammer und Ambos entwickeln, zeigt noch keine Spur einer späteren Trennung. Hammer und Ambos gehören also ursprünglich zum ersten Kiemenbogen. Diese Thatsache lässt sich dagegen nicht mehr an dem jüngeren menschlichen Embryo nachweisen, in dem die Gehörknöchelchen bereits knorpelig angelegt sind. Im Gegensatz zu Gradenigo's Befunden an 2 menschlichen Embryonen von 4 und $4\frac{1}{2}$ cm St. Sch. L. finde ich hier an keiner einzigen Stelle eine knorpelige Brücke zwischen Hammer und Ambos vor. In der oberen Hälfte zwischen Hammerkopf und vorderem lateralen Gelenkfortsatz ist die Zwischenscheibe vorhanden, während an der unteren Hälfte des Gelenks eine trennende Schicht mehrerer longitudinaler Zellenreihen sichtbar ist. Auch in dem zweiten, oben beschriebenen menschlichen Embryo von 7 cm St. Sch. L., der den von Urbantschisch untersuchten 10 Wochen und 3 Monate alten menschlichen Embryonen nahe kommt, ist auf keinem Schnitte eine knorpelige Verschmelzung zwischen Hammer und Ambos nachweisbar. Das Gelenk zwischen beiden Knorpeln ist vollständig ausgebildet; von der Zwischenscheibe in der oberen Hälfte des Gelenks ist nichts zu sehen.

Wie verhält es sich nun mit der Herkunft des Stapes? Bei den beiden Kaninchen-Embryonen haben wir gesehen, wie die Hyoidbogen-Anlage kontinuierlich in die Bildungsmasse des Stapes übergeht. Der Stapes ist also ursprünglich vom Hyoidbogen abzuleiten. Wenn der Zellenstrang des Hyoidbogen kurz vor seinem Uebergang in die Stapes-Anlage etwas dürftig ausgebildet ist (Fig. 4), so lässt dies auf ein Zurückbleiben in der Entwicklung, ja vielleicht schon

4.



auf einen regressiven Vorgang schliessen, der bis zu dem nächsten, oben beschriebenen menschlichen Embryo bereits so weit vorgeschritten ist, dass Hyoidbogen und Stapes eine ganze Strecke weit von einander entfernt liegen. Wir ersehen daraus, dass für das Studium in der Frage nach der Entstehung der Gehörknöchelchen nur ganz frühe Stadien sich eignen. Nach Parker und Gruber entwickelt sich der Stapes aus der Labyrinthwand. Jedoch ist das jüngste Stadium, das Parker untersucht hat, ein Schweine-Embryo von 1,8 cm, in dem die Visceralbogen schon kräftige Knorpelstränge sind und am Hammer das Manubrium gebildet ist. Es ist bereits nachgewiesen, dass ein so weit vorgeschrittenes Stadium keinen Schluss mehr in dieser Frage gestattet.

Da Gruber zum Beweis für seine Ansicht des näheren einen menschlichen Embryo vom 2. Monat beschreibt, und der von mir untersuchte etwa von gleichem Alter ist, sei es erlaubt, darauf näher einzugehen. In Fig. 4 giebt er einen Frontalschnitt durch das Gehör-Organ desselben. Hammer, Ambos und Steigbügel sind zugleich getroffen; da der Hammer vor dem Ambos und Steigbügel gelegen ist, kann der Schnitt nur durch die hintere Partie des Hammerkopfes geführt sein. Es fällt zunächst auf, dass der Hammer lateral und der Ambos medial zu liegen kommt. In sämtlichen von mir daraufhin untersuchten Schnitten des menschlichen Embryo von $3\frac{1}{2}$ cm ist das Verhältniss ein umgekehrtes. Der Vergleich mit der ebenfalls frontalen Schnittreihe des 2. menschlichen Embryos und dem daraus gewonnenen Modell sichern die Richtigkeit dieses Befundes. Der Hammer liegt vor dem Ambos. Dieser sendet einen mächtigen lateralen Gelenkfortsatz nach vorn, der in seiner ganzen Ausdehnung mit dem Hammerkopf artikuliert. Der mediane Gelenkfortsatz ist hier noch nicht gebildet. Es ist also in einem Frontalschnitte gar nicht möglich, dass der Hammer lateral und der Ambos medial zu liegen kommt. Median vom Ambos ist mit *K* ein kleiner kompakter Knorpel gezeichnet, als Köpfchen des Steigbügels; an diesen grenzt median „ein zapfenförmiges Knorpelgebilde, seine Schenkel formen sich erst später durch einen Resorptionsprocess“. In den beiden Kaninchen-Embryonen ist bereits der Stapes ringförmig angelegt, und in dem jüngeren menschlichen Embryo konnten wir den vorderen und hinteren Stapeschenkel deutlich

erkennen. Dieses zapfenförmige Gebilde stellt wahrscheinlich den vorderen, horizontal gelegenen Stapesschenkel dar, während das mit *K* bezeichnete Knorpelstück vielleicht das Ende des langen Ambosfortsatzes bedeutet.

Auch die Ergebnisse der vergleichenden Anatomie berechtigen vorläufig noch nicht die Annahme eines labyrinthären Ursprungs des Stapes. Denn ist auch Stöhr der Nachweis gelungen, dass die dem Stapes entsprechende Columella aus zwei verschiedenen Theilen besteht, dem Operculum, einer in der Fenestra liegenden Platte einerseits und einem Theil andererseits, der dem dorsalen Ende des 2. Hyoidbogens entspricht, so bleibt doch noch die Möglichkeit zu erwägen, dass die beiden Theile ursprünglich zum Hyoidbogen gehören und sich bereits in einem früheren Stadium von demselben abgeschnürt haben.

In Fig. 10 zeichnet Gradenigo den Frontalschnitt durch das Gehörorgan eines menschlichen Embryos von 4 cm St. Sch. L. Der hintere Stapesschenkel ist getroffen, eine mit *a* gezeichnete Furche stellt die Differenzirung der oberen Peripherie der Lamina stapediale dar, während von einer unteren Grenzlinie noch nichts zu sehen ist. Bei starker Vergrößerung in Fig. 11 ist der Stapesring deutlich von dem angrenzenden Theil der Labyrinthwand durch eine Perichondriumschicht geschieden. Die Labyrinthwand besteht hier aus grossen, schwach gefärbten Zellen, anscheinend ohne Intercellularsubstanz, während der Stapesring die Structur des reifen Knorpels zeigt. In den beiden oben beschriebenen menschlichen Embryonen stellt die Lamina stapediale einen Knorpelstab dar, der die beiden Fussenden der ziemlich horizontal gelegenen Stapesschenkel miteinander verbindet. Die Lamina stapediale steht also nicht wie in Fig. 10 Gradenigo's senkrecht zur Horizontalebene der Stapesschenkel, sondern liegt in derselben. Der von Gradenigo mit *la. st.* bezeichnete Theil stellt also nicht die spätere Lamina stapediale dar. Bei dem oben beschriebenen jüngeren menschlichen Embryo besteht der Theil der Labyrinthwand, dem die Lamina stapediale anliegt, aus Bildungsmasse, bei dem älteren stellt das zu beiden Seiten der Lamina stapediale gelegene Gewebe Vorknorpel dar, während das dahinter liegende bereits bindegewebigen Charakter hat. Das bestätigt die Angabe von Dreyfuss, dass die Bildungsmasse an der dem For. ovale entsprechenden Stelle der Labyrinthwand

beim Menschen, wie er es nennt, erst jungknorpelig wird, um sich dann in Bindegewebe umzuwandeln.

Fassen wir das Gesagte kurz zusammen:

1. Die Anlagen der knorpeligen Kiemenbögen eilen in der Entwicklung der Labyrinthkapsel voraus; diese ist noch als weiches Gewebe angelegt, während die beiden Kiemenbögen als deutliche Stränge zu erkennen sind. Der Mandibularbogen ist vorknorpelig, die Hyoidbogen-Anlage zeigt dagegen die Structur von Bildungsmasse.

2. Hammer und Ambos stellen ein zusammenhängendes Gebilde dar, ehe sie knorpelig geworden sind. Dagegen sind sie vollständig durch ein Gelenk getrennt, sobald sie Knorpelstructur zeigen. Die Trennung findet zunächst statt durch eine Zwischenscheibe. Diese wird allmählich kleiner. Bei einem $3\frac{1}{2}$ cm langen menschlichen Embryo ist sie in der oberen Hälfte des Gelenks zwischen Hammerkopf und lateralen Gelenkfortsatz des Ambosses vorhanden, bei dem 7 cm langen menschlichen Embryo ist sie geschwunden; hier ist ein einfaches Gelenk.

3. Die Bildungsmasse des Hyoidbogens hängt kontinuierlich mit der ersten Anlage des Stapesrings zusammen. Der beide verbindende Zellenstreifen nimmt bald einen regressiven Charakter an. Bei dem $3\frac{1}{2}$ cm langen menschlichen Embryo ist derselbe vollkommen geschwunden.

4. Der labyrinthäre Ursprung der Lamina stapediale ist bisher nicht erwiesen. Der aus Bildungsmasse bestehende Ring liegt mit einem Segment in der Labyrinthwand. Dieses Segment wird zum Knorpel, während der dahinter liegende Theil, der dem For. ovale entspricht, wie der Abschnitt der Labyrinthkapsel, aus dem sich das For. rot. entwickelt, die Structur von Bildungsmasse zeigt. Weiterhin entwickelt sich das hinter der Lamina stapediale gelegene Gewebe bis zum Vorknorpel, um sich dann in Bindegewebe umzuwandeln.

5. Bei dem menschlichen Embryo von 7 cm St. Sch. L. ist der Proc. folianus als Belegknochen angelegt, mit dem Hammer noch nicht verwachsen. Das Os. lenticulare ist noch nicht gebildet.

Erklärung der Figuren.

Fig. 1—4. Kaninchen-Embryo von 1,2 cm St. Sch. L.; frontale Schnittserie. Zeiss Oc. 1, Obj. A. Diese Zeichnungen wurden mit Hilfe des Zeiss'schen Zeichenprismas ausgeführt.

- L.* = Labyrinthwand, aus Bildungsmasse bestehend.
H. A. = Bildungsmasse von Hammer und Ambos.
st. = Stapes-Anlage.
la. st. = Lamina stapediaлис.
a. st. = Arteria stapediaлис.
M. = Mandibularbogen-Anlage.
Hy. = Hyoidbogen-Anlage.
V. = Ast des N. trigeminus.
VII. = N. facialis.
Ggl. d. V. = Ganglion des N. trigeminus.
t. t. = Tubo-tympanaler Raum.
a. G. = Aeusserer Gehörgang.

Untersuchungen an Nematoden.

Von

Dr. v. **Linstow** in Göttingen.

Hierzu Tafel XXX und XXXI.

Filaria (Dispharagus) anthuris Rud.

Fig. 1—8.

Ueber das Genus *Filaria* besitzen wir sehr wenig anatomische Untersuchungen, speciell über *Filaria anthuris* gar keine, mit Ausnahme meiner Angaben, die ich gelegentlich der Schilderung von *Filaria tricuspis* über die Seitenfelder und die Halskrausen von *Filaria anthuris* machte¹⁾.

1) Archiv für Naturgeschichte l. c. 1891.