

## **5 DISKUSSION**

### **5.1 Material**

Die Einordnung der untersuchten Wachtelembryonen erfolgte anhand der von HAMBURGER und HAMILTON (1951) beschriebenen Entwicklungsstadien während des zeitlichen Ablaufs der Embryonalentwicklung beim Huhn (HAMILTON 1952).

In der vorliegenden Arbeit wurde nicht ein einzelnes Individuum in verschiedenen Reifestadien untersucht, sondern es wurden histologische Schnittserien verschiedener Individuen zu unterschiedlichen Reifegraden zur Untersuchung herangezogen. Dadurch ergibt sich grundsätzlich das Problem der Vergleichbarkeit.

Die Einteilung der Embryogenese in Stadien nach morphologischen Kriterien besitzt gegenüber der Angabe der Inkubationsdauer (in Tagen) den Vorteil, dass die Embryonen besser verglichen werden können, weil durchaus individuelle Unterschiede der Reife existieren. Es ist weiterhin zu berücksichtigen, dass es beim Fixieren der Präparate zu geringen Dimensionsänderungen wie der Schrumpfung kommen kann (BUJARD 1911, MONTAGNON 1987).

### **5.2 Methode**

Mit Hilfe von 3D-Rekonstruktionstechniken ist es möglich, zeitlich umschriebene Wachstumsprozesse anatomischer Objekte räumlich darzustellen. Fehlinterpretationen, die sich aus der Zweidimensionalität ergeben, lassen sich auf diese Weise reduzieren. HIS (1868) entwickelte zur plastischen Rekonstruktion die Modellierung in Gips und BORN führte 1883 die Wachsplattenmodellierung ein. BLECHSCHMIDT modifizierte 1954 diese Methode.

Heute werden computergestützte 3D-Programme zur Rekonstruktion histologischer Schnittserien angewandt (RADLANSKI und JÄGER 1990). Die Software AnalySIS 3.1<sup>®</sup> der Soft Imaging System GmbH (Münster, Deutschland) ermöglicht es, die knorpelige Anlage des Os hyoideum und des Larynx der Wachtel unter einer beliebigen Orientierung im Raum als einzelne Strukturen sowie auch mit den Umgebungsstrukturen darzustellen, um so Vergleiche ziehen zu können. Es wird ein anschaulicher Einblick in den komplexen Entwicklungsprozess geliefert.

### **5.3 Diskussion der Ergebnisse**

#### **5.3.1 Embryonale Entwicklung und anatomischer Aufbau des Os hyoideum der Wachtel**

Die Literaturübersicht macht deutlich, dass über die embryonale Entwicklung und über den anatomischen Aufbau des Os hyoideum der Vögel, d. h., auch der Wachtel, keine einheitliche wissenschaftliche Meinung existiert.

Mit dieser Arbeit sollen detaillierte Erkenntnisse zu diesen Themen gewonnen werden, Differenzen aufgezeigt und Anstöße für weitere wissenschaftliche Studien gegeben werden.

Mit Hilfe der Schnittserienrekonstruktionen konnte dargestellt werden, dass sich das knorpelige Os hyoideum im jüngsten untersuchten Entwicklungsstadium der Wachtel (HH32, etwa 7,5 Bebrütungstage) aus dem Os basibranchiale rostrale, dem Os basibranchiale caudale und den Cornua branchialia zusammensetzt.

Im Alter von etwa 8 bis 9 Bebrütungstagen (HH35) ist die paarige Anlage des Os entoglossum erstmals zu erkennen, die von KALLIUS (1904), HAMILTON (1952), IHLE et al. (1971), NICKEL et al. (1992) beschrieben wird.

Das Os hyoideum des Menschen hingegen entsteht in der 6. Embryonalwoche (O'RAHILLY und MÜLLER 2001, SPERBER 2001, SADLER 2006, GERMELMANN 2008). Laut GERMELMANN (2008) liegt es anfangs in Form dreier separater Knorpel vor, zwei Cornua maiora und dem Corpus. Der Corpus weist keine Anzeichen einer vorangegangenen Fusion auf. Erst ab der 8. Embryonalwoche sind die Cornua minora abgrenzbar (GERMELMANN 2008).

Die paarige Anlage des Os entoglossum der Wachtel ist im Alter von etwa 12 Bebrütungstagen (HH38) fusioniert. Eine zentrale Öffnung, wie von NICKEL et al. (1992) erwähnt, ist nicht zu erkennen.

Die von NICKEL et al. (1992) beschriebene Form des Os entoglossum der Wachtel, pfeilartig spitz mit zwei nach caudal gerichteten Hörnern, spiegelt sich in diesem Stadium wider.

Ebenso ist eine Art gelenkige Verbindung zum Os basibranchiale rostrale erkennbar (KALLIUS 1904, FITZGERALD 1969, SCHWARZE und SCHRÖDER 1985, SALOMON 1993, HUMMEL 2000).

Bis zum Entwicklungsstadium HH36 (etwa 10 Bebrütungstage) liegen das Os basibranchiale rostrale und das Os basibranchiale caudale als separate knorpelige Anteile des Os hyoideum vor. Im Alter von etwa 12 Bebrütungstagen (HH38) sind beide Anteile fusioniert. An der Fusionsstelle stellt sich eine Einziehung dar.

Die Abwinkelung in der Vertikalebene (NICKEL et al. 1992) ist deutlich erkennbar.

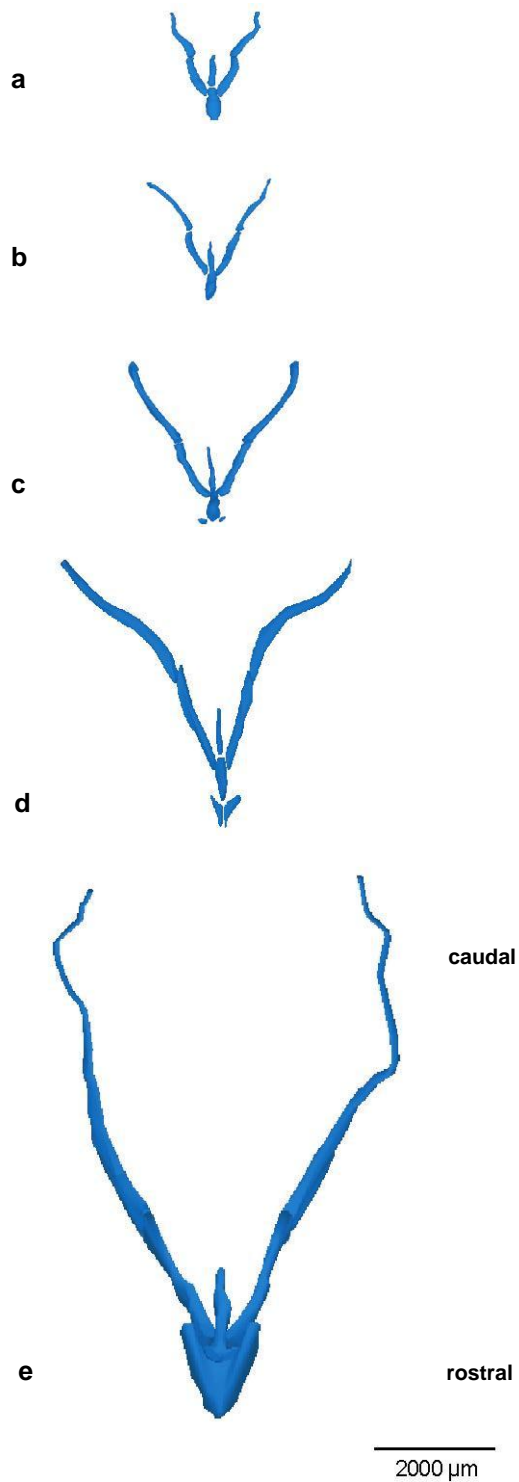
Die von HAMILTON (1952) sowie NICKEL et al. (1992) beschriebene einheitliche Knorpelstruktur des Os basibranchiale rostrale und des Os basibranchiale caudale eines Hühnerembryos im Alter von etwa 9 Bebrütungstagen ist beim Wachtelembryo nicht zu beobachten.

Ebenso nicht vorhanden ist die von FITZGERALD (1969) erwähnte Form der Copula 1 und Copula 2, bei der die Copula 2 nur einen nach caudal gerichteten Fortsatz darstellt. Der Auffassung von KALLIUS (1904), dass zunächst eine einheitliche knorpelige Copula existiert, die durch den Ansatz der Cornua branchialia in zwei Anteile zerfällt, kann nicht widersprochen werden. Bereits im jüngsten Stadium liegt das Basibranchiale zweigliedrig vor.

Die Cornua branchialia sind bereits im jüngsten Stadium (HH32) in je zwei Anteile unterteilt (HAMILTON 1952, NICKEL et al. 1992, SALOMON 1993, HUMMEL 2000, KÖNIG und LIEBICH 2001, HILDEBRAND und GOSLOW 2004): die Ossa ceratobranchialia und die Ossa epibranchialia. Die Ossa ceratobranchialia setzen an dem Os basibranchiale rostrale an, was die folgende zusammenfassende Abbildung (**Abb. 55**) veranschaulicht.

Die von KALLIUS (1904) beschriebene ursprüngliche einheitliche Knorpelmasse der Cornua branchialia, die im Rahmen des Wachstums in zwei Anteile zerfällt, kann nicht ausgeschlossen werden.

Die Einteilung der Cornua branchialia in drei Anteile (FITZGERALD 1969) kann so nicht bestätigt werden, was u. a. auf den Polymorphismus der Wachtelspezies zurückzuführen ist.



**Abb. 55 QUA 57/02, HH32 bis QUA 40/01, HH38**

a- QUA 57/02, HH32; b- QUA 85/02, HH33; c- QUA 87/02, HH35; d- QUA 39/01, HH36  
e- QUA 40/01, HH38

Darstellung der Gestaltenvielfalt des Os hyoideum. Alle Schnittserienrekonstruktionen sind im gleichen Maßstab abgebildet.

Schnittserienrekonstruktionen in der Ansicht von cranial.

Die Cornua branchialia sind, wie im Entwicklungsstadium HH38 der Wachtel (QUA 40/01) ersichtlich ist, stark gebogen. Eine Verbindung zum Schädelknochen existiert nicht (FITZGERALD 1969, SCHWARZE und SCHRÖDER 1985, NICKEL et al. 1992).

Anhand der Schnittserienrekonstruktionen wird deren enormer Längenzuwachs deutlich. Im Alter von etwa 7,5 Bebrütungstagen des Wachtelembryos sind die Ossa ceratobranchialia und die Ossa epibranchialia in etwa gleich lang, während im Alter von etwa 12 Bebrütungstagen die Ossa epibranchialia auf mehr als das Doppelte der Ossa ceratobranchialia angewachsen sind.

Bereits im jüngsten Stadium (HH32) ist, wie von KALLIUS (1904), FITZGERALD (1969), SALOMON (1993) und HUMMEL (2000) beschrieben, eine Art gelenkige Verbindung zwischen den Anteilen der Cornua branchialia sowie zum Os basibranchiale rostrale zu erkennen, die in den folgenden Stadien noch deutlicher wird (z. B. HH38).

Bis zum Entwicklungsstadium HH38 haben sich die zur Zungenbeinmuskulatur gehörigen Muskeln, M. ceratoglossus, M. branchiomandibularis, M. intermandibularis ventralis, M. hypoglossus obliquus, M. hypoglossus rostralis, M. interceratobranchialis, M. serpihyoideus und M. stylohyoideus, ausgebildet. Der M. intermandibularis dorsalis und der M. genioglossus fehlen (NICKEL et al. 1992, SALOMON 1993).

Der Beginn der Ossifikation des Os hyoideum der Wachtel wird von den Autoren nicht beschrieben. Bis zum Entwicklungsstadium HH38 liegen alle Anteile des Os hyoideum noch als knorpelige Vorläufer des knöchernen Os hyoideum vor. Anhand der Schnittserienrekonstruktionen ist aber zu erkennen, dass die Ossifikation des Os hyoideum im Alter von etwa 12 Bebrütungstagen (HH38) an den Ossa ceratobranchialia einsetzt. Das Os hyoideum der Wachtel ossifiziert wie beim Menschen chondral.

Beim Menschen ossifizieren nach BERKOVITZ und MOXHAM (1988) sowie GRAY (1995) am Os hyoideum als erstes die Cornua maiora kurz vor der Geburt, gefolgt vom Corpus um den Zeitpunkt der Geburt. Die Cornua minora ossifizieren nicht vor der Pubertät.

Laut GERMELMANN (2008) ist bis zur 18. Schwangerschaftswoche noch keine Ossifikation am Os hyoideum erkennbar.

Die vorliegenden Ergebnisse unterstützen die Annahme von KALLIUS (1904), der davon ausgeht, dass die Zungenbeinhörner der Wachtel als erste der Zungenbeinknorpel verknöchern.

Während die Ossifikation des Os hyoideum der Wachtel erst im Stadium HH38 einsetzt, ist die desmale Ossifikation der Mandibula bereits schon im Alter von etwa 7,5 - 8 Bebrütungstagen (HH33) im caudo-lateralen Bereich des Meckel'schen Knorpels zu beobachten. Bis zum Alter von etwa 12 Bebrütungstagen (HH38) haben sich fünf paarige Deckknochen ausgebildet, die sich zu einem Knochenstab zusammenlegen und den Meckel'schen Knorpel umgeben (SCHWARZE und SCHRÖDER 1985, NICKEL et al. 1992, SALOMON 1993).

Beim Menschen setzt die desmale Ossifikation der Mandibula im Bereich des Foramen mentale ein und breitet sich von dort in posteriorer Richtung gleichmäßig aus. Dabei entstehen erste Ossifikationszentren im Bereich des Foramen mentale ab einer Größe des Embryos von 15,6 mm SSL<sup>4</sup> (RADLANSKI et al. 2003).

Die beiden Anteile des Meckel'schen Knorpels des Menschen wurden bisher in drei verschiedenen Formen rekonstruiert. Sie stellten sich in der Horizontalebene als U- oder Lyraform bzw. als eine sich nach anterior verjüngende V-Form dar (RADLANSKI et al. 1994).

Die Anteile des Meckel'schen Knorpels der untersuchten Wachtelembryonen bilden in der vorliegenden Studie konstant eine V-Form. In keinem Entwicklungsstadium lässt sich eine Fusion der beiden Anteile des Meckel'schen Knorpels im Bereich der Symphysis mandibulae feststellen.

Auch BRANDT (1997) und RADLANSKI et al. (2003) beobachteten beim Menschen keine derartige Fusion.

---

<sup>4</sup> Die Scheitel-Steiß-Länge (SSL) wird vom Scheitel bis zum Mittelpunkt zwischen beiden Gesäßerhebungen gemessen (LANGMANN 1989). Die Relation von Scheitel-Steiß-Länge und dem Alter von Embryonen und Feten stellen MOORE (1985) und HINRICHSSEN (1990) gegenüber.

Anhand der vorliegenden Ergebnisse fällt es jedoch weiterhin schwer, eindeutig festzulegen, aus welchen Pharyngealbögen die einzelnen Anteile des Os hyoideum der Wachtel entstehen. Ob es sich beim Os entoglossum um eine Neubildung bei den Vögeln handelt, die Entstehung also nicht den Pharyngealbögen zugeordnet wird (KALLIUS 1904, IHLE et al. 1971, NICKEL et al. 1992) oder ob die knorpeligen Anteile des Os entoglossum aus dem 2. Pharyngealbogen hervorgehen (HAMILTON 1952, KÄMPFE et al. 1993, BELLAIRS und OSMOND 1998, HILDEBRAND und GOSLOW 2004), kann nicht eindeutig geklärt werden.

Mit Hilfe der Schnittserienrekonstruktionen wird aber deutlich, dass das Os entoglossum erst im Alter von etwa 8 - 9 Bebrütungstagen (HH35) des Wachtelembryos (QUA 87/02) angelegt wird, während die anderen Anteile des knorpeligen Os hyoideum bereits schon im jüngsten Stadium (HH32) entwickelt sind (QUA 57/02).

Eine genaue Zuordnung der Basibranchialia zu den Pharyngealbögen ist nicht möglich. Hierfür müssten noch frühere Stadien zu Beginn der Pharyngealbogenentstehung betrachtet werden. Aufgrund der Lage kann man sie jedoch auf den 2. oder 3. Pharyngealbogen zurückführen. Es kann aber auch nicht ausgeschlossen werden, dass sich die Basibranchialia aus der von KALLIUS (1904) beschriebenen Copula entwickeln, die sich ventral der Pharyngealbögen bildet.

Auch beim Menschen gehen die Meinungen zur Entwicklung des Corpus des Os hyoideum weit auseinander. BOENIG und BERTOLINI (1971), STARCK (1975), KOEBKE (1978), KITAMURA (1989), ROHEN (1994), GRAY (1995), O'RAHILLY und MÜLLER (2001) sowie GERMELMANN (2008) gehen davon aus, dass der Corpus nur aus dem 3. Pharyngealbogen entsteht, wobei auch eine Entwicklung aus der von WEISSENBERG (1931), GRAY (1995) und BENNINGHOFF (2003) beschriebenen Copula nicht ausgeschlossen werden kann.

Dies widerspricht der Theorie, dass sich der craniale Anteil aus dem 2. Pharyngealbogen und der caudale Anteil des Corpus aus dem 3. Pharyngealbogen ableitet (MARJORIE 1985, BERKOVITZ und MOXHAM 1988, ENLOW 1990, SPERBER 2001, MEIKLE 2002, SADLER 2006).

Die Entstehung der Zungenbeinhörner der Wachtel ist auf Grund ihrer Lage in den Schnittserienrekonstruktionen auf den 2. oder 3. Pharyngealbogen eingrenzbare. Aber auch der Auffassung von KALLIUS (1904) kann nicht widersprochen werden, wonach am ausgebildeten Os hyoideum des Vogels keine Anteile eines 2. Pharyngealbogenknorpels zu finden sind. Demnach sind die Zungenbeinhörner der Wachtel auf den 3. Pharyngealbogen zurückzuführen, wie auch die Cornua maiora des menschlichen Os hyoideum (BERKOVITZ und MOXHAM 1988, ENLOW 1990, GRAY 1995, BENNIGHOFF 2003, GERMELMANN 2008).

Die Cornua minora des Os hyoideum des Menschen leiten sich hingegen aus dem 2. Pharyngealbogen ab (BERKOVITZ und MOXHAM 1988, ENLOW 1990, GRAY 1995, SPERBER 2001, BENNIGHOFF 2003, GERMELMANN 2008).

Einigkeit besteht in der Literatur nur dahingehend, dass sich die Columella auris der Vögel aus dem 2. Pharyngealbogen ableiten lässt (KALLIUS 1904, HAMILTON 1952, BELLAIRS und OSMOND 1998). Ihre Lage in den Schnittserienrekonstruktionen und die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit unterstützen diese Annahme.



### **5.3.2 Embryonale Entwicklung und anatomischer Aufbau des Larynx der Wachtel**

Sowohl die embryonale Entwicklung als auch der anatomische Aufbau des Larynx der Wachtel werden in der Literatur widersprüchlich dargestellt. Mit Hilfe der vorliegenden Ergebnisse sollen auch hierbei bestehende Differenzen aufgezeigt und detaillierte Erkenntnisse zu diesen Themen gewonnen werden.

Anhand der Schnittserienrekonstruktionen ist zu beobachten, dass sich der knorpelige Larynx im Alter von etwa 12 Bebrütungstagen (HH38) des Wachtelembryos (QUA 40/01) ausgebildet hat. Er setzt sich aus dem unpaarigen Ringknorpel, Cartilago cricoidea, dem paarigen Stellknorpel, Cartilago arytenoidea, und aus der unpaarigen Cartilago procricoidea zusammen (NICKEL et al. 1992, SALOMON 1993, HUMMEL 2000, KÖNIG und LIEBICH 2001).

Der Schildknorpel, Cartilago thyroidea, die Epiglottis und die Stimmbänder fehlen (FITZGERALD 1969, IHLE et al. 1971, SCHWARZE und SCHRÖDER 1985, NICKEL et al. 1992, SALOMON 1993, HUMMEL 2000, KÖNIG und LIEBICH 2001, HILDEBRAND und GOSLOW 2004).

Der Larynx ist nicht mit dem Os hyoideum durch Bänder verbunden (IHLE et al. 1971). Der Auffassung von FITZGERALD (1969), der nur von dem unpaarigen Ringknorpel und dem paarigen Stellknorpel ausgeht, kann man sich nicht anschließen.

Es haben sich im Entwicklungsstadium HH38 die zur Kehlkopfmuskulatur gehörigen Muskeln, M. dilatator glottidis, M. constrictor glottidis und der M. cricohyoideus, ausgebildet (SCHWARZE und SCHRÖDER 1985, NICKEL et al. 1992, SALOMON 1993, KÖNIG und LIEBICH 2001).

Die mediane rinnenförmige Corpusstruktur des Ringknorpels (NICKEL et al. 1992, SALOMON 1993, HUMMEL 2000, KÖNIG und LIEBICH 2001) ist in Ansätzen zu erkennen. Die latero-caudal aufstrebenden Alae sind jedoch bis zum Entwicklungsstadium HH38 nicht ausgebildet.

Der Ringknorpel umfasst die Kehlkopfhöhle von ventral und lateral. Ihm schließen sich die Knorpelringe der Trachea an (FITZGERALD 1969, IHLE et al. 1971, SCHWARZE und SCHRÖDER 1985, NICKEL et al. 1992, SALOMON 1993, HUMMEL 2000, KÖNIG und LIEBICH 2001, HILDEBRAND und GOSLOW 2004), die erstmals im Stadium HH36 (QUA 39/01) ersichtlich sind.

Dies unterstützt die Auffassung von HAMILTON (1952), BELLAIRS und OSMOND (1998), dass etwa am 11.Tag der Inkubation des Hühnerembryos die Trachealknorpel zu erkennen sind.

Aufgrund der Lagebeziehung des Ringknorpels zu den Trachealknorpeln kann man sich den Meinungen von MICHEL (1983), RÜSSE und SINOWATZ (1991), SCHNORR (1996) anschließen, wonach der Ringknorpel aus dem Mesenchym der 1. Tracheal-spange hervorgeht.

Die von NICKEL et al. (1992), SALOMON (1993), HUMMEL (2000) beschriebene typische Struktur des paarigen Stellknorpels, bestehend aus dem Corpus, dem Processus rostralis und dem Processus caudalis, ist im Stadium HH38 erkennbar.

Bereits im jüngsten untersuchten Entwicklungsstadium (HH32) sind die Arytenoidwülste ausgebildet (QUA 57/02). Die Annahme von BELLAIRS und OSMOND (1998), dass sich am 6. Tag der Inkubation die Arytenoidwülste entwickeln, wird dahingehend bestätigt.

Nach MICHEL (1983), SCHNORR (1996) sowie SCHNORR und KRESSIN (2001) werden die Arytenoidwülste als erste Anlage des Larynx angesehen, was durch die vorliegenden Ergebnisse unterstützt wird.

Der Theorie von RÜSSE und SINOWATZ (1991), SCHNORR und KRESSIN (2001), wonach die Arytenoidknorpel aus den paarigen Arytenoidwülsten entstehen, kann man sich aufgrund deren Lage anschließen.

Bei den Menschen bilden sich die Arytenoidwülste in der 5. Schwangerschaftswoche aus (MOORE 1985). Sie werden ebenfalls als erste Anlage des Larynx angesehen.

Die Arytenoidwülste des Wachtelembyos werden nach MICHEL (1983), SCHNORR (1996) und SCHNORR und KRESSIN (2001) auf den 5. Pharyngealbogen zurückgeführt.

Nach KALLIUS (1904) gehen sie aus dem 6. Pharyngealbogen hervor.

Anhand der Ergebnisse ist eine genaue Zuordnung der Arytenoidwülste zu den Pharyngealbögen nicht möglich. Hierfür müssten jüngere Entwicklungsstadien der Wachtel betrachtet werden.

MOORE (1985) und LANGMAN (1989) gehen davon aus, dass die knorpeligen Anteile des 4. und 6. Pharyngealbogen des Menschen verschmelzen und die Kehlkopfknorpel bilden. Der Epiglottisknorpel stammt laut MOORE (1985) hingegen aus dem 3. und 4. Pharyngealbogen.

Beim Hühnerembryo verschließt sich etwa zwischen dem 8. und 11. Tag der Inkubation das Lumen des Larynx zeitweise epithelial (BELLAIRS und OSMOND 1998).

Am Wachtelembryo ist dies etwa zwischen 7,5 und 10 Bebrütungstagen zu beobachten.

Beim Menschen hingegen ist der untere Teil des Larynx durch Epithelverklebungen zwischen der 7. und 10. Schwangerschaftswoche verschlossen. In der 10. Woche wird er rekanalisiert und Kehlkopfknorpel sind ersichtlich (MOORE 1985).

Die Cartilago procricoidea, das dorsale Teilstück des Larynx (NICKEL et al. 1992, SALOMON 1993, HUMMEL 2000, KÖNIG und LIEBICH 2001), stellt sich im Alter von etwa 12 Bebrütungstagen (HH38) des Wachtelembryos punktförmig dar.

Die von KÖNIG und LIEBICH (2001) beschriebene kommaförmige Struktur ist nicht erkennbar. Man kann zu der Annahme tendieren, dass die Cartilago procricoidea aufgrund der engen Lagebeziehung zum Ringknorpel und zu den Trachealknorpeln auch aus dem Mesenchym der 1. Trachealspange hervorgeht.

Eine Ossifikation des knorpeligen Larynx ist bis zum Alter von etwa 12 Bebrütungstagen (HH38) des Wachtelembryos nicht zu beobachten.

Der Schildknorpel, der Ringknorpel und Teile der Stellknorpel des Menschen hingegen verknöchern ab dem 20. Lebensjahr. Während die Epiglottis, die Stimmfortsätze der Stellknorpel und die meisten kleinen Knorpel des Larynx zu elastischen Knorpeln werden (LIPPERT 1996).

Die pränatale Morphogenese des Os hyoideum und des Larynx der Wachtel anhand von Schnittserienrekonstruktionen wiederzugeben, erwies sich als eine effiziente Methode, morphologische Entwicklungsprozesse und Veränderungen anschaulich darzustellen.

Damit wurde gleichzeitig die Möglichkeit geschaffen, die pränatale Morphogenese des Os hyoideum bzw. des Larynx des Menschen mit der der Wachtel vergleichen zu können.