

Schon bei den angeführten Beispielen können wir bemerken, dass sowohl in der phylogenetischen Regression als auch in der ontogenetischen das zuletzt gebildete zuerst schwindet, — dass wir es also auch hier mit jener Umkehrbarkeit der Lebensprozesse zu tun haben, welche ich unlängst ausführlicher behandelt habe, und mit einer Verjüngung der betreffenden Teile, falls diese in der Phylogenie zur Anlage zurückkehren oder in der Ontogenie auf dem Stadium der Anlage stehen bleiben. Es genügt, auf das Auge von *Myxine*, dessen Choroidalrinne sich das ganze Leben hindurch erhält, hinzuweisen. Freilich können nur reine Rückbildungen ein volles Bild der rückläufigen Entwicklung geben. Dort, wo das betreffende Organ nicht nur zurückgebildet wird, sondern dabei auch Anpassungen erleidet, wie z. B. die oben erwähnte vordere Extremität der Cetaceen, die Bildung des Pygostyls der Vögel etc. haben wir es schon mit sekundären Komplikationen zu tun, welche das Gesetz verschleiern. Ähnlich verhalten sich in vielen Fällen die rudimentären Augen. Im allgemeinen aber werden auch hier die zuletzt differenzierenden Teile zuerst aufgegeben: Cornea, Tumor aqueus, Glaskörper, später auch die Linse. Sehr instructive Beispiele bietet das Gliedmaßenskelett. Braus sagt darüber: „Bei allmählichem Verluste der freien Gliedmaße verlaufen die Rückbildungen am Skelett meist so ab, dass von der distalen Spitze nach dem Zonoskelett zu ein Abschnitt nach dem anderen verschwindet, bis endlich auch der Extremitätengürtel selbst in Fortfall kommt. In der Ontogenie können noch Anlagen von Skelettteilen auftreten, die weiter distal liegen als diejenigen, welche in endgültigem Zustande erhalten bleiben.“ Wie bekannt geht aber die Differenzierung der Extremität in umgekehrter Richtung distal vom Zonoskelett zu den Phalangen. (Schluss folgt.)

Die Stammesgeschichtliche Entwicklung der Synovialhaut und der Sehnen mit Hinweisen auf die Entwicklung des Kiefergelenks der Säugetiere.

(Vorläufige Mitteilung auf Grund eines auf der 22. Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Berlin gehaltenen Vortrages.)¹⁾

Von Dr. W. Lubosch, a.-o. Professor, Jena.

Längere Zeit bereits sind Fragen, die mit der Entstehung der Gelenke zusammenhängen, Gegenstand meiner Untersuchungen. Die schon durch die Abhandlungen von Schaffer (96, 01, 03, 05)

1) Der Wortlaut des gehaltenen Vortrages ist nebst den Abbildungen der dort demonstrierten Wandtafel in den Verhandlungen des Kongresses enthalten. Die dort gegebene kurze Vortragszeit hat nicht gestattet, die Grundlagen der vorgelegten Anschauungen ausführlich zu behandeln. An dieser Stelle erscheint der

und Studnitzka (97, 03), insbesondere aber durch die große Arbeit von Hansen (05) begründeten Vorstellungen vom Wesen des Knorpelgewebes sind in merkwürdiger Weise derjenigen Beurteilung entgegengekommen, die ich mir selbst über einige Fragen der Gelenkentstehung im Laufe der Zeit gebildet hatte. Es sei mir gestattet, in meiner folgenden Darstellung die Aufmerksamkeit auf einige dieser Fragen zu lenken, auf die schon jetzt zusammenfassend eine Antwort gegeben werden kann, obwohl zahlreiche Einzelheiten noch einer besonderen weiteren Prüfung bedürfen und eine Fortsetzung meiner Arbeiten erfordern.

Schon Studnitzka und Schaffer hatten mehrfach darauf hingewiesen, dass die Grundlage des hyalinen Knorpels eine von der späteren Grundsubstanz verschiedene sei und in primitiveren Zuständen gekennzeichnet werde durch ihre Neigung zur Bindung saurer Farben. Hansen hat dann durch eine sehr sinnreiche neue Methodik diese primäre Grundlage der späteren Grundsubstanz als eine aus kollagenen Fibrillen und Fasern bestehende Masse gekennzeichnet, die, aus der ursprünglichen intercellularen Substanz hervorgehend, von den ursprünglichen Bildungszellen weiter ausgestaltet werde. Diese kollagene Grundsubstanz ist acidophil. Die in ihrem Inneren enthaltenen Zellen besitzen die Fähigkeit, einen als Chondroitinschwefelsäure bezeichneten Stoff abzusondern, der wahrscheinlich vereinigt mit Eiweißstoffen (als ein „Salz“) vorkommt. An verschiedenen Lokalitäten, in verschiedenem Alter und bei verschiedenen Individuen äußert sich diese Tätigkeit der Knorpelzellen verschieden stark. Sie macht sich dadurch kenntlich, dass durch die secernierten Stoffe im Umkreis der Zellen eine „Maskierung“, „Hyalinisierung“ der kollagenen Grundsubstanz herbeigeführt wird. Mechanisch äußert sich dies in der entstehenden Festigkeit des Gewebes, optisch in einem Verschwinden der Fibrillen und Fasern — chemisch darin, dass um die Zellen herum die bekannten blauen Höfe entstehen, bewirkt durch das dort reichlich vorhandene basophile Excret der Knorpelzellen. — Diese Tätigkeit der Knorpelzellen haben wir uns als in mannigfacher Weise durch äußere Reize beeinflusst vorzustellen. Auch befindet sich das Knorpelgewebe außerhalb der Zellen in seiner Intercellularsubstanz in lebhafter Tätigkeit und sehr verschiedenartigen Zuständen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Morphologie aus diesen Tatsachen einen erneuten Anlass gewinnt, die Knorpelzelle als ein Element von sehr spezifischem Werte zu betrachten. Wir wollen auf die spärlichen Beobachtungen, ohne sie — trotz der daran

Vortrag so, wie er ursprünglich niedergeschrieben worden war. Der Leser wird zur Ergänzung auf die in den „Verhandlungen etc.“ veröffentlichten Abbildungen verwiesen.

geübten Kritik (z. B. Studnitzka 03, p. 288 und Schaffer, Anat. Anz. Bd. 19, p. 32) — für völlig belanglos zu halten, keinen über-großen Wert legen, wonach die Chondroblasten in Beziehungen zum äußeren Keimblatt stehen. Wir wissen, dass das Knorpel-gewebe fast überall aus dem Mesenchym seinen Ursprung nimmt. Gleichwohl sind es nun aber Mesenchymzellen von einer so spe-zifischen Leistung, dass man die Frage aufwerfen kann, ob wirklich jede beliebige Zelle, die irgendwo im Mesenchym gelegen ist, zur Bereitung und Ausscheidung jenes komplizierten Stoffes für befähigt gehalten werden soll, oder ob es nicht eher Zellen sind, die die Fähigkeit dazu auf Grund der Vererbung früherer Zustände bewahrt haben. Wollte man die so merkwürdige Affinität der Chondroitinschwefelsäure zu basischen Farbstoffen als wichtiges Kriterium auffassen, so träten die Chondroblasten dadurch in große Nähe der schleimbereitenden Epithelzellen. Man stellt sich nun die Beziehungen des Knorpels zum Mesenchym so vor, als ob die embryologisch zu beobachtenden Vorgänge uns wirklich einen Aufschluss über jenen Zusammenhang gäben, und gelangt daraufhin zu der Anschauung, dass auch während des individuellen Lebens jederzeit Knorpel beliebig im Bindegewebe entstehen könne. Dies wäre dann „Stammesgeschichte“ des Knorpels. Man zieht bestimmte Faktoren als adäquate Reize heran und meint, dass der Druck z. B. ausreiche, um in Sehnen, Sehnenscheiden, Ligamenten, Gelenk-kapseln u. s. w. Knorpel aus Bindegewebe entstehen zu lassen.

Seitdem wir aber nun wissen, dass im Knorpel bereits uran-fänglich eine kollagene, ja sogar meist bereits in Fibrillen diffe-renzierte Substanz vorhanden ist, so würde eine nicht fernliegende Auffassung jene Beziehungen gerade umgekehrt deuten können, so nämlich, dass an bestimmten Stellen des Körpers sich Binde-gewebe da entfaltet, wo auf primitiveren Stammesgeschichtlichen Zuständen hyaliner Knorpel vorhanden gewesen ist. Hierdurch würde zwar der tatsächliche Ablauf der Ontogenese nicht modi-fiziert werden, wohl aber manche bisher des Zusammenhanges und der Erklärung ermangelnde Erscheinungen zu klarerem Ver-ständnis gelangen. Gerade durch die vergleichende Betrachtung der Wirbeltiergelenke glaube ich Anhaltspunkte für die Vertretbarkeit jener Ansicht gewonnen zu haben.

Bevor ich zu diesen Beobachtungen übergehe, wird es aber, glaube ich, nicht ohne Interesse sein, an einem Beispiel zu betrachten, von wie großer Wichtigkeit es wäre, das Stammesgeschichtliche Ver-hältnis beider Gewebsarten zueinander zu kennen. Dies Bei-spiel wird uns durch das Kiefergelenk der Säugetiere geliefert. Wir wissen, dass seine beiden Komponenten in vielen Fällen von Binde-gewebe überkleidet sind. An sich ist dies nichts den Säugetieren und dem Menschen völlig Fremdes. So haben z. B. die Gelenke

zwischen den Rippenköpfchen und den Wirbeln, das Sternoclaviculargelenk und einige Sternocostalgelenke „faserknorpelige“ Überzüge (cf. Stieda, 07). Aber merkwürdigerweise sind das nun gerade solche Gelenke, die in irgendeiner Weise außerhalb der Reihe der übrigen stehen; es hat mit ihnen, um so zu sagen, irgendeine besondere Bewandtnis. Am Kiefergelenke herrschen aber vergleichungsweise ganz besondere Verhältnisse. Zunächst fehlt der Bindegewebsüberzug gerade dem Gelenk, dessen Homolog es nach einigen neueren Untersuchungen wieder sein soll. Weder bei Reptilien noch Vögeln habe ich im Kiefergelenk etwas ähnliches finden können — ebensowenig wie es anderen Autoren bekannt geworden ist. Andererseits ist aber nun die Ausbildung dieser Bindegewebschwarte innerhalb der Säugetiere wiederum sehr verschieden mächtig. Bei Monotremen und Edentaten ist sie sehr stark (Lubosch, 06, 07). Bei anderen fehlt sie ganz, wie es z. B. Fuchs (06, p. 29) für den Igel, Schaffer (88, p. 324) für das Lamm und ich (06, p. 593) für die Fledermaus geschildert habe.

Sodann ist die histologische Struktur dieser Schicht, wo sie vorkommt, sehr auffällig. Meist liegt hier ein Gewebe vor, auf das im allgemeinen die von Schaffer für das „vesikulöse Gewebe“ entworfene Schilderung passt (neben vielen anderen Stellen besonders 03, b). An seiner Stelle kann aber auch echter Knorpel darin angetroffen werden, wie sehr viele Mitteilungen in der Literatur zeigen. Ich selbst habe bei *Dasyppus* und *Bradypus* dicht unter der Oberfläche Inseln von Knorpelzellen mit basophilen Kapseln angetroffen.

Denken wir endlich daran, dass mit dem Kondylus des Unterkiefers eine Sehne in Beziehung steht und dass nach neueren Untersuchungen (besonders Gaupp, 05) im Zusammenhang mit dieser Sehne allem Anschein nach die Differenzierung des Meniscus erfolgt (in dem gleichfalls Knorpelzellen vorkommen können), so erhellt aus all dem, dass es nicht hinreicht, sich vorzustellen, dass jener Bindegewebsüberzug aus dem Mesenchym, oder selbst dem „chondrogenen“ Gewebe „übrig bleibe“. Die Tatsache, dass einmal sehr viel „übrig bleibt“, ein anderesmal gar nichts, kann durch den Einfluss funktioneller Zustände nicht wirksam erklärt werden. Schnabeltier und Echidna mit ziemlich gleicher Struktur kauen sehr verschieden, die Insektivoren kauen schwerlich intensiver als die insektivoren Beuteltiere und dennoch verschiedene Struktur (vgl. meine Abhandlung im Biol. Centralblatt, 07 b).

Hierbei war es zum ersten Male, wo sich mir die Frage erhob, ob nicht etwa ein primordiales Knorpelstück auf dem Wege der Stammesgeschichte in Bindegewebe übergehe, um erst indirekt dann wieder den später auftretenden knorpeligen Elementen den Ursprung zu geben. Dass Übergang dieses Knorpels in Bindegewebe

vorkommt, zeigt eine Bemerkung von Fuchs (06, p. 34). Dieser Autor hatte bei einem *Didelphys*-Embryo im Squamosum einen breiten Knorpelkern gefunden. Bei einer erwachsenen *Didelphys virginiana* fand er an der Stelle des Knorpels nur straffes Bindegewebe; „er (der Knorpel) scheint also vollkommen zurückgebildet zu werden“. Ich selbst habe bei einem jungen 20 cm langen Exemplar von *Tamandua* (07, p. 555) den Kondylus mit einer viel geringeren Bindegewebsschwarte bedeckt gefunden, als bei einem alten Exemplar — dafür aber bei dem jungen Exemplar einen großen Teil des Kondylus aus solchem Gewebe gebaut erkannt, das Schaffer (88, p. 311) beim Lamm als „unreifen Knorpel“ bezeichnet. Die Charaktere dieses Gewebes (geringe Affinität zu Hämatoxylin — in meinem Falle des *Tamandua* auch zu Bismarckbraun), die großen, wenig retrahierten Zellen, würden die Übertragung des Namens „Vesiculöses Gewebe“ auch auf dieses Gewebe rechtfertigen.

Es war nun klar, dass zur Erforschung des sich hier bietenden Problems nicht das Kiefergelenk benutzt werden konnte, wo ja so manche Fragen komplizierend dazu kommen — sondern vielmehr der allgemeine Vorgang der Gelenkbildung ins Auge zu fassen war. Die von mir zu anderen Zwecken ursprünglich fixierten und verarbeiteten Wirbeltiergelenke (über 150) boten Material genug für meine Zwecke. Leider sind viele Präparate bereits vor 4 Jahren hergestellt worden, so dass die neueren Methoden von Hansen noch nicht angewendet erscheinen. Gleichwohl ergibt sich des Mitteilenswerten immerhin Einiges.

I.

Fragen wir, wie Wirbeltiergelenke entstehen, so lehrt die Entwicklungsgeschichte, dass eine im Vorknorpelstadium einheitliche Anlage sich in diskrete Knorpelstücke sondert, und dass Gelenkspalt und Gelenkkapsel nebst allen accessorischen Gebilden (*Plicae synoviales*, *Menisci*, *Disci*) aus dem interarticulären Gewebe entstehen. — Hingegen weist die Phylogenese natürlich darauf hin, dass Gelenke durch Gliederung ursprünglich kontinuierlicher Elemente entstehen. Es bedarf nicht der Beweise für diese — wenigstens was die Extremitäten anlangt — wohl kaum zu bezweifelnde Annahme. Ich erinnere an die Zustände am Schultergelenk von *Ceratodus*, wie sie Semon geschildert hat, wo beide Gelenkstücke noch inniger in Kontakt stehen, als später bei den terrestrischen Tieren. Ganz allgemein bekannt ist auch, dass die distalen Extremitätengelenke noch bei Amphibien innigere Verbindungen aufweisen als die homologen der Amnioten.

Wir wenden uns zunächst zur Betrachtung grade dieser distalen Gelenke. Für sie liegt eine kurze Beschreibung vor; die Schaffer

(03 d) vom Salamander und Triton — Bombinator und Frosch gegeben hat. Ich selbst kenne die Fußgelenke von erwachsenen Urodelen (*Necturus*, *Spelerpes*, Salamander, Tritonen) und von Fröschen verschiedenen Alters, die lebend nach Entfernung der Haut fixiert, entkalkt und meist dorso-volar geschnitten wurden.

Schaffer hat nun richtig betont, dass beim Salamander (l. c., p. 735) an den distalen Gelenken Kopf und Pfanne nicht ausgeprägt sei. An der volaren Seite bestehe eine kontinuierliche Verbindung beider Elemente, während dorsal ein Spalt auftrete, der in den proximalen Gelenken immer größer werde. Außer diesen zutreffend geschilderten Verhältnissen lässt sich nun noch einiges Weitere sehen. Zunächst macht sich an allen untersuchten Gelenken ein Gegensatz geltend zwischen der dorsalen und volaren Wand. Dieser Gegensatz fehlt, soweit ich sehe, nur bei dem distalen Fingergelenk von *Necturus*, wo beide Skelettelemente noch völlig kontinuierlich verbunden sind und nur ein kleiner Spalt dazwischen auftritt. Die volare Wand stellt jene von Schaffer erwähnte kontinuierliche Verbindung dar. Beim Triton (vgl. hierzu Verh. anat. Gesellsch. 1908, Fig. 1. Im folgenden werden die Figuren meines Berliner Vortrages ohne weitere Quellenangabe zitiert), wird sie durch Gruppen von Zellen gebildet, die in eine streifige Grundsubstanz eingelagert sind. In der Richtung der Grundsubstanzzüge und der Anordnung der Zellen scheint zunächst keine Regel wahrzunehmen. Die Grundsubstanz hat, obwohl keine Fasern nachweisbar sind, offenbar mehr kollagenen Charakter, da sie nach Mallory dunkler als der Knorpel, mit Säurefuchsin sich rosa bis rot färbt. In der Verbindungszone findet kontinuierlicher Übergang von einem Knorpel zum anderen statt, sowohl für Grundsubstanz als auch für Zellen, die völlig den Charakter der Knorpelzellen bewahren also nicht zum „vesiculösen Gewebe“ zu rechnen sind, wenngleich sie ihre Gestalt gegen die der Knorpelzellen etwas verändern. Innerhalb dieses Gewebes treten spärliche Spalträume auf.

Beim Salamander (Fig. 2) habe ich dieses Gewebe zwischen den Knorpeln mächtiger ausgedehnt angetroffen. Das Gelenk war hier also weniger frei als bei Triton. Dazu waren die Spalten sehr eng und spärlich. Andererseits fand ich unter den Tritonen Molge, ferner *Spelerpes* und in proximalen Gelenken *Necturus* in der Entwicklung weiter. Hier waren die Spalträume größer, mehrfach zusammengeflossen, und so der Spalt aus dem Zusammenfluss der kleinen Höhlen größer geworden. Bei *Spelerpes* und Molge war am Metacarpophalangeal- und proximalen Interphalangealgelenken die Kontinuität nur noch an der volaren Seite erhalten, gleichzeitig aber lag z. B. bei *Necturus* (Fig. 3) sehr deutlich ein Rest dieses Zwischengewebes jederseits auf der Oberfläche des Knorpels. Bei *Necturus* war dieser

Überzug weniger stark am Metacarpophalangeal-, stärker am Interphalangealgelenk, während am Endgelenk, wie schon erwähnt, eine Trennung überhaupt noch nicht erfolgt war. Bei all dem werden die Nester der Knorpelzellen gleichsam zersprengt und geraten entweder weiter nach volar, um dort mit den Sesamknoten in Beziehung zu treten, oder sie hängen auch, an zarten Fäden gehalten, innen in der Gelenkhöhle.

Dem feineren Bau nach wird dieses Gewebe von Schaffer für Salamander, Triton, Bombinator als ein elastischer, für den Frosch mehr fibröser Knorpel aufgefasst. Die volar davon liegenden Sesamknötchen sollen bei den Amphibien nach Schaffer rein fibrös sein, ohne ausgesprochen vesikulöse Zellen. Ich habe beim Salamander gefunden, dass volares Synchronrosengewebe und Sesamknoten gleicherweise aus „vesiculösem Gewebe“ bestehen. Andererseits liegen beim Triton wirklich Knorpelzellen im Synchronrosengewebe vor. Auch bei den anderen untersuchten Urodelen stehen die Zellen des Synchronrosengewebes denen der benachbarten Knorpel sehr innig nahe. Bedeutsam ist ein Befund, der in Fig. 3 meines Vortrages abgebildet ist. Hier ist eine Zelle in Teilung zu sehen, die halb im Knorpel, halb im Synchronrosengewebe liegt. Der Knorpel liefert also einen Zuwachs zum Gewebe der Synchronrose. All dies zeigt die Unmöglichkeit, einen scharfen Unterschied zwischen beiden Geweben im morphologischen Sinne zu machen, da sie offenbar einander homolog sind.

Beim Frosch habe ich ebensowenig, wie Schaffer am distalen Gelenk eine offene Spalte finden können. Hier standen die beiden Knorpel kontinuierlich durch eine Knorpelmasse in Verbindung, die sich mehr dem Charakter des vesiculösen Gewebes näherte (dünne Scheidewände), aber kontinuierlich in die Knorpel überging.

Haben wir bis hierher nur der volaren Wand gedacht, so wollen wir nun einen kurzen Blick auf die dorsale werfen. Hier klafft das Gelenk stets (außer beim Frosch und Necturus distal) auseinander. Es ist stets durch Bindegewebe abgegrenzt; aber es bestehen zwei wichtige Verhältnisse. Nämlich 1. handelt es sich bei allen Gelenken um einen Doppelspalt, eine sehr wichtige Tatsache, die Schaffer nicht berichtet, indem eine vertikale Lamelle, die also zwischen beiden Knorpeln liegt, eindringt. Diese Lamelle setzt sich entweder mit der volaren Wand in Verbindung, oder sie endet frei oder hängt an einer der beiden Wände fest (vgl. Fig. 2); 2. aber zeigte dieses Bindegewebe einige Besonderheiten, auf die ich später an einer anderen Stelle (S. 689) eingehen werde. Sie bestehen darin, dass im Bindegewebe, kurz gesagt, Reste einer hyalinen Knorpel-Grundsubstanz, in Strängen und Fäden angeordnet, vorkommen.

Wenn Schaffer (l. c.) den Amphibiengelenken die „Reptilien“-

gelenke gegenüberstellt, so gilt das zwar für deren jüngere Formen. Aber noch bei Cheloniern finden wir Zustände, die aus jenen soeben beschriebenen eine Erläuterung empfangen. So z. B. im Metacarpophalangealgelenk von *Emys* (Fig. 6). Volar sehen wir ein fibröse Kapsel. Von da ins Innere vorspringend einen Zapfen von vesiculösem Gewebe. Der eigentliche volare Abschluss des Gelenkes liegt aber noch weiter dorsal. Er wird hier durch faserige, dicke Stränge gebildet, die zum Knorpel hin homogen werden und kontinuierlich in ihn übergehen. Seitlich setzt sich dies Gewebe sehr weit auf die Gelenkflächen fort. Der volare Abschluss ist also, wie ersichtlich, noch in Bildung begriffen. Jene kleinen Spalten der Amphibien-gelenke sind größer geworden. Dabei wird die ursprüngliche Synchondrose mehr und mehr verzehrt. Hierbei wird ein Zapfen vesiculösen Gewebes als „Plica synovialis“ aus der größeren Kontinuität herausgeschmolzen. Es lässt sich denken, dass bei schließlicher Aufzehrung auch der dorsalen Spangen eine Gelenkkapsel und eine Synovialfalte bestehen bleiben muss. Der dorsale Abschluss wird durch einen ähnlichen Zapfen gebildet, wie er bei den Amphibien beschrieben worden war.

Bei einer Analyse dieser Erscheinungen gelangen wir zu sehr wichtigen Schlüssen. Dass die Entstehung der Spalten an die Mechanik der Bewegung gebunden ist, ist klar. Stellen wir uns den auf den Zehenspitzen ruhenden Fuß des Salamanders als einen einheitlichen Knorpelstab vor (Fig. 4 u. 5), der nur stärker gebogen werde, so kommen hier die höchst komplizierten Gesetze der „Knickung“ zur Anwendung. Wir wollen der Einfachheit halber uns einen biegsamen Stab denken, der an zwei Punkten dorsal fixiert ist und gegen diese Befestigung empor gedrückt wird: So finden sich nach bekannten Gesetzen dorsal Zugwirkungen, volar Druckwirkungen. Der Stab wird ferner dorsal schmaler (durch Gegendruck) und volar dicker (durch Gegenzug). Was die volar wirksamen Druckkräfte anbelangt, so entspricht jeder Druckkraft bekanntlich ein Kräftepaar, in dessen Richtung Verschiebung der Teile eintritt (Scheerkraft), die halb so groß ist als die Druckkraft; und da in verschiedenen Phasen der Biegung der Druck verschieden gerichtet ist, werden auch die dort wirksamen Schubkräfte mannigfach gerichtet sein.

Da es sich nun aber um lebendes Material handelt, so wird weder Zerreißen dorsal, noch Zerdrücken volar stattfinden. Vielmehr wird sich die gewebbildende Tätigkeit der Zellen den veränderten Reizen anpassen. Der Übergang eines druckfesten in ein zugfestes Gewebe wird sich dadurch kennzeichnen, dass überall da, wo Zug- oder Schubkräfte auftreten, der adäquate Reiz zur Knorpel-

bildung wegfällt, dafür aber die fibrillären Strukturen als zugefestete Gebilde ausgeprägt werden.

Ich halte es nicht für ausgeschlossen, dass die scheinbar regellose Anordnung der volaren Zellgruppen und Bindegewebsfasern von Sachverständigen genau so als gesetzmäßig erkannt werden könnte, wie die Spongiosastruktur. Hansen (05, p. 746) meint, dass selbst die Fibrillen des ausgebildeten Gelenkknorpels der gesetzmäßige Ausdruck mechanischer Verhältnisse seien, und neuerdings hat man auch in der Anordnung der Knorpelkanäle, den Vorläufern der Spongiosastruktur, Gesetzmäßigkeit zu erkennen geglaubt. Gleichzeitig muss darauf hingewiesen werden, dass hier ein Weg gegeben ist, auf dem eine Einsicht in Differenzierung von Gelenkkopf und Gelenkpfanne gewonnen werden dürfte, die wohl schwerlich in der Phylogenese durch Reibung freier Flächen entsteht, wie es das bekannte Fick'sche Experiment veranschaulicht, sondern bereits dann, wenn die Skelettstücke noch nicht schleifen, durch die Gruppierung der hier waltenden Kräfte bewirkt erscheint. In ähnlicher Weise wie Biegung und Knickung hier, wird man Torsionswirkungen für die Differenzierung großer Gelenke, z. B. der Zonobasalgelenke bei Selachiern in Anspruch nehmen können. Es leuchtet ein, dass die Wirkung der Muskulatur und die Bedeutung des Muskelansatzes im Fick'schen Sinne hierbei von Bedeutung ist. Eine genaue Analyse der „Knorpeltrajektionen“ unter Berücksichtigung der Beschaffenheit des knorpeligen Materials und der Muskelwirkung müsste meiner Ansicht nach — wenn sie überhaupt ausführbar ist — gestatten, einiges über die Ursachen der Gelenkform festzustellen.

Was hier angedeutet worden ist, kann bezeichnet werden als Sonderung primitiver Scharniergelenke. Wie sich die Dinge in Wirklichkeit verhalten, zeigt sehr gut ein Schnitt durch Unterschenkel und Fuß des erwachsenen Salamanders (Fig. 2). An allen Gelenken haben wir hier den Gegensatz zwischen volarer (druckfester) und dorsaler (zugfester) Wand. Nur an einer Stelle, wo offenbar Biegung in umgekehrter Weise stattfindet, ist auch die Beschaffenheit der Wände umgekehrt. Es ist zu beachten, dass wir an der „Extensorenseite“ nur Spuren des eigentlichen Geschehens antreffen. Man kann sich hier vorstellen, dass sich der Knorpel im individuellen Leben der Vorfahren der Amphibien zuerst an den Stellen stärksten Zuges in Bindegewebe auflöst und gleichzeitig nach zwei Seiten zurückweicht, so dass nur in der Mitte eine kontinuierliche Verbindung zwischen der volaren und dorsalen Wand übrig bleibt, eben jene erwähnte, den Doppelspalt erzeugende Lamelle.

Es ist endlich bemerkenswert, dass an der unteren Extremität der Urodelen bis zum Kniegelenk hin, dies eingeschlossen, alle Ge-

lenke derartige Scharniergelenke sind; Flexoren- und Extensorenseite sind stets deutlich unterschieden. Der Gelenkspalt im Knie des Salamanders ist zwar größer als in den distalen Gelenken, doch sind die druckfesten Gewebsteile hier als Menisci differenziert, während die Extensorenseite weitere Beziehungen (zu Sehnen) gewonnen und die Scheidewand die Verbindung nach hinten verloren hat.

Es scheint, als ob an diesen primitiven Gelenken für die von mir geltend gemachte Auffassung einige Anhaltspunkte gegeben sind: nämlich, dass die Knorpelzellen unter Wegfall des spezifischen Reizes die Abscheidung ihres spezifischen Produktes eingestellt haben, dass dafür aber die Ausbildung der primär bereits vorhandenen fibrillären Strukturen (in der von Schaffer, Studnitzka und Hansen für den Knorpel beschriebenen Weise) in den Vordergrund getreten ist. Es fragt sich nun, ob auch an größeren Gelenken des Körpers Anhalt für diese Auffassung zu gewinnen sein wird.

Zunächst möchte ich hier einen etwas abseits stehenden Befund anführen, den es mir gelungen ist, am Schultergelenk eines erwachsenen Triton zu machen (Fig. 7). Hier stand die Scapula mit dem knorpeligen Humeruskopf durch eine zarte Platte stellenweis in Verbindung. Es lag also selbst bei diesem wohl differenzierten Gelenk eines stammesgeschichtlich jungen Tieres unvollständige Sonderung vor, wie sie bei den großen Gelenken der Selachier und Teleostier die Regel zu sein scheint. Auf dem Knorpel lagen hier am Humerus einige breite, platte Epithelzellen, nicht unähnlich denen, wie sie bei Amphibien oft die innere Lage der Synovialhaut bilden. Dieser Befund zeugt also nicht nur von einem primitiven Zusammenhang selbst zwischen Scapula und Humerus, sondern auch von einem ursprünglich zellig-bindegewebigen Zustand der Oberfläche des Gelenkknorpels, wovon sogleich noch die Rede sein wird.

In histologischer Hinsicht liegt nun für größere Gelenke ein Heer von Beobachtungen vor, die sich

- a) auf die Beschaffenheit der Gelenkflächen,
- b) auf die Übergangszone von Synovialhaut und Gelenkfläche,
- c) auf die Synovialhaut selbst

beziehen. Diese Beobachtungen hat man stets unter dem Gesichtspunkt beurteilt, dass es sich hier um Übergänge von Bindegewebe in Knorpelgewebe, vermöge der sogen. „freien“ Entstehung des Knorpels im Bindegewebe handele. Der eben gegebenen Einteilung folgend, will ich zu diesen Beobachtungen hier Einiges hinzufügen.

Was zunächst die Beschaffenheit des Gelenkknorpels anbelangt, so weiß man von höheren Wirbeltieren, dass er ähnlich wie die dem Perichondrium naheliegenden Teile eines Knorpels stark acido-

phil ist, d. h. nach neuerer Auffassung: dass in ihm die kollagene Grundsubstanz weniger durch die spezifische Knorpelsubstanz maskiert wird. Damit steht die oft deutlich fibrilläre Struktur in Zusammenhang (vgl. u. a. v. d. Stricht [90], Hammar [94], neuerdings Hansen [95]). Hansen erklärt die Absplitterung von Fetzen, die man so oft am Gelenkknorpel beobachtet, durch die stärkere Entwicklung leimgebender Substanz. Derselbe Autor hebt hervor (l. c., p. 746), dass in kleinen Gelenken von Säugetieren oft „eine ganz dünne, aus verdichtetem Bindegewebe bestehende Membrana vitrea“ gefunden werde — also, wie wir sagen können, eine Art Perichondrium.

Charakteristisch ist nun erstens, dass diese Überkleidung der Gelenkknorpel bei primitiveren Formen tatsächlich und in beträchtlicher Ausbildung noch existiert und zwar bei Selachiern und Teleostiern, z. B. in den Gelenken zwischen dem Schultergürtel und den Basalien — oder zwischen den Basalien und den proximalen Radien. Bei älteren Acanthiasembryonen haben diese Gelenke einen Bau, wie ihn weit in der Entwicklung fortgeschrittene Zehengelenke bei Amphibien zeigen. Die Oberfläche ist von einer dünnen perichondralen Lage überzogen. Auch bei dem von mir untersuchten Gelenkkomplex einer jungen *Raja stellata* zwischen Gürtel und Pro-, Meso- und Metapterygium kleidet eine Synovialhaut das Gelenk allseitig kontinuierlich aus. Viel auffälliger ist nun der Zustand bei einigen Teleostiergelenken (Schleie, Weißfisch), wo an bestimmten Stellen echtes vesiculöses Gewebe die Gelenkflächen überkleidet, nach der Oberfläche in Bindegewebe, nach der Tiefe in Knorpel übergehend, also annähernd so, wie es im Kiefergelenk der Säugetiere der Fall ist. Doch sind die Verhältnisse bei Knochenfischen so kompliziert, dass ich hier auf meine späteren definitiven Mitteilungen verweisen muss.

Dass am Humeruskopf vom Triton in einem Falle ein Fetzen Synovialhaut lag, wurde oben betont. An peripherischen Gelenken von Emys wurde gleichfalls streckenweis Synovialhaut auf dem Knorpel gefunden. Am Knie- und Hüftgelenk vom Frosch liegen an der Oberfläche des Knorpels kollagene Fäden, die ein Geflecht zu den Menisci hin herstellen, so dass hier kein Hohlraum, sondern ein Wabennetz besteht. Von ganz merkwürdigem Interesse scheint mir ein Befund am Ellbogengelenk der Maus zu sein (vgl. Fig. 8). Hier lag inmitten der Incisura semilunaris der Ulna inselförmig ein derbes, cirkumskriptes Bindegewebslager, das beiderseits kontinuierlich in den Knorpel übergang. Es ist möglich, dass diese Stelle der bekannten „knorpellosen Zone“ der menschlichen Ulna entspricht: dann ist der Befund aber erst recht wichtig, weil er zeigt, dass auf den Wegfall des spezifischen Reizes (hier der Gelenkbewegung) der Knorpel sofort mit der Produktion von Bindegewebe reagiert.

Was die Übergänge zwischen Gelenkhaut und Gelenkknorpel anbelangt, so wäre es überflüssig, den zahlreichen Beschreibungen (Tillmanns, Hammar, Boehm u. v. a.) ähnliche hinzuzufügen, weil ja jedes untersuchte Gelenk sie zeigt. Nur einige vielleicht neue Befunde sollen erwähnt werden:

Man trifft gelegentlich an den Knorpel angrenzend das vesiculöse Gewebe Schaffer's, wie z. B. an der Incisura semilunaris der Ulna. Es erinnert ein solches Bild (Fig. 8 rechts unten) unmittelbar an die Abbildung, die Studnitzka (03, Taf. 37/38, Fig. 9) von dem Wachstum des Knorpels bei Cyclostomen gibt. An größeren Gelenken von Amphibien fand sich häufig am Ansatz der Gelenkkapsel eine Zone, an der sehr klar die Ausprägung von Fibrillen an der Peripherie von Knorpelzellen zu erkennen war (vgl. Fig. 9).

Einige Worte über das merkwürdige Gewebe der Labra glenoidalia und Menisci bei Amphibien mögen hier Platz finden. Diese Gebilde, die wir ja bei Urodelen kontinuierlich aus dem volaren Synchronrosengewebe verfolgen konnten, stehen bei Triton, Salamander und Frosch mehr oder weniger kontinuierlich in geweblichem Zusammenhange mit der Pfanne des Hüftgelenkes oder den Condylen des Femur und der Tibiaoberfläche. Zu ihnen übergehend, ändert sich der Typus des Knorpelgewebes. Es empfängt den Charakter eines saftspaltenreichen Gewebes, in dem Zellen mit unregelmäßigen Ausläufern liegen, in der Nähe des Knorpels dichter und runder, entfernt davon weiter auseinandergerückt und unregelmäßig gestaltet. In der acidophilen Grundsubstanz zwischen ihnen findet sich ein Netz von basophilen (also knorpeligen) Fäden und Körnern. Aber auch bei Anwendung der Mallory'schen Färbung (Phosphormolybdänsäure, Hämatoxylin) nehmen diese Gebilde dunkelblaue Farbe an (erweisen sich also als kollagene Fäden). Ich glaube, hier an Befunde von Studnitzka (97, p. 624—629, auch Taf. 31, Fig. 5 und 6) denken zu können, der knorpelige Fäden, von einem Knorpel weit ins Bindegewebe reichend, beschrieben hat und dabei zweifelhaft geblieben ist, ob es sich um^c Überführung von Bindegewebe in Knorpel oder von Knorpel in^d Bindegewebe handelte. Ebenso aber werden wir an die Mitteilungen von Retterer (05, p. 78—81) erinnert, der an den Kniegelenkmenisci von Kaninchen und Meerschweinchen ein solches Netzwerk „à trame spongieuse et cartilagineuse“ beobachtet hat, von dem er sagt, dass es den Reaktionen nach weder rein knorpelig;^e noch rein kollagen, noch elastisch sei. Ebenso ist nun teilweise^f das Gewebe beschaffen, das wir oben als Gewebe der Extensorenseite an den Zehen der Urodelen kennen gelernt hatten (s. o. S. 684).

Was endlich die Gelenkmembran anbelangt, so ist ihr vergleichendes Studium bisher wenig betrieben worden. Es sei hier nur kurz erwähnt, dass es gelegentlich innerhalb der Synovialhaut, fernab vom Gelenke, zur Bildung eines Stückchens hyaliner Grundsubstanz kommt. Ferner wurde in einem sehr interessanten Falle eine Oberflächen-cuticula gefunden von der Art, wie sie sich sonst nur von Gelenkknorpeln abzublättern pflegt. Im Kniegelenk eines erwachsenen Frosches, wo dies der Fall war, lag solche Cuticula aber gleichermaßen über den Rand des Knorpels und das Bindegewebe der Kapsel hinerstreckt (Fig. 10).

Viel wichtiger scheint es mir nun, darauf hinzuweisen, dass die Synovialhaut innerhalb der Wirbeltiere eine progressive Entfaltung erfährt. Die von Hammar (94) gegebene Einteilung in einen zellenarmen und zellenreichen Typus gilt nur für einen Teil der Sauropsiden und die Säugetiere. Die Synovialhäute der Amphibien sind durchgängig als sehr zellenarme Gebilde angelegt, während bei Fischen und einigen Gelenken der Amphibien die der Synovialhaut homologen Bezirke noch aus komplettem oder modifiziertem Knorpelgewebe bestehen. Schon hieraus erhellt, dass hier, um mich so auszudrücken, homologe Organbezirke eine völlige Umbildung ihrer Struktur erfahren. Das wird noch merkwürdiger, wenn wir darauf hinweisen, dass es mir bei aller Ähnlichkeit im Gelenkbau bei keinem der vielen von mir untersuchten Amphibiengelenke möglich gewesen ist, in der Nähe der Gelenke dasjenige Gewebe zu entdecken, das bei Säugetieren kaum im kleinsten Gelenke fehlt: nämlich das Fettgewebe. Bei Reptilien (Fingergelenke von Emys) ist es bereits vorhanden. Bei den Amphibien ist das Fehlen dieses Gewebes um so merkwürdiger, als dicht dabei in den Markräumen der Knochen wohlausgebildete Fettzellen liegen. Es muss also wohl, um diesen Ausdruck anzuwenden, nicht im Belieben der Natur liegen, hier und da im Bindegewebe Fettzellen entstehen zu lassen, sondern es müssen bestimmte Tendenzen dazu im Gewebe vorhanden sein, doch kann ich gegenwärtig eine bestimmte Formulierung dieser Beziehungen für die Gelenke noch nicht geben. Es ist daran zu erinnern, dass im kaudalen Gebiete des periaxialen Stützgewebes der Cyclostomen zuerst von Gegenbaur, neuerlich von Studnitzka und Schaffer, Beziehungen der fetthaltigen Zellen zum Knorpelskelett aufgedeckt worden sind, sei es, dass diese Zellen selbst zu Knorpelzellen werden können, sei es, dass sekundär in Knorpelzellen Fett entsteht. — Was das bei Säugetieren beobachtete Fettgewebe anbelangt, so zeigt es bei der Maus sehr auffällig die Textur des sogen. „braunen“ Fettgewebes.

Es sind im vorstehenden eine Reihe von Tatsachen zur Mitteilung gelangt, die der eingangs von mir dargelegten Anschauung

wohl günstig sind. Alle Wirbeltiergelenke mit ihren so mannigfaltigen Übergängen der verschiedenen Gewebearten sind dergestalt aus einem Gusse, dass es schwer begreiflich wäre, wie das entstehen sollte, wenn man die ontogenetische Entwicklung der Gelenke frei von jeglichem regelnden, bestimmenden Einfluss ansehen wollte. Solcher Einfluss existiert offenbar. Die innere Lage der Gelenkkapsel samt all ihren Teilen ist als im Laufe der Stammesgeschichte aus Knorpel entstanden zu betrachten. Sie ist an die Stelle von Knorpel getreten, der während der individuellen Lebenszeiten successiv durch die Tätigkeit des Gelenkes in seinem Bestande verzehrt worden ist. Für die ontogenetische Entwicklung des einzelnen Gelenkes ergibt sich daher die Annahme spezifischer, durch Vererbung übertragener Eigenschaften.

Die Anwendung dieser Ergebnisse auf das Kiefergelenk der Säugetiere liefert höchst merkwürdige Ausblicke. Wir sehen dann, dass offenbar das „Kiefergelenkblastem“, in dem, scheinbar so abweichend, bald zuerst der Knochen mit sekundär auftretenden Knorpelkernen erscheint (Schaffer), bald der Knorpel das erste und der Knochen das spätere ist (Fuchs), — dass offenbar dieses Blastem selbst schon eine lange Geschichte hinter sich haben muss. Suchen wir nach einem primordialen Knorpelstück, dessen Abkömmlinge — in ähnlicher Weise, wie bei peripherischen Gelenken angedeutet — hier wieder erscheinen, so kann allein nach der ganzen Sachlage nur jenes Verbindungsstück zwischen Hammer und Meckel'schem Knorpel in Betracht kommen, dessen „Rückbildung“ zwar stets erwähnt, aber nie erforscht worden ist. Die Annahme einer ursprünglichen Entstehung des neuen Kiefergelenkes durch eine Kontinuitätstrennung innerhalb der Länge des Verbindungsstückes erscheint als Postulat, wenn wir uns auf die phyletische Entstehung der Gelenke überhaupt stützen. Hier würde der Schlüssel nicht nur für das Verständnis der ontogenetischen Prozesse, sondern auch für die Gestaltung des ausgebildeten Gelenkes liegen.

II.

Es zeigt sich uns nun aber noch ein zweiter Weg, auf dem primordialer Gelenkknorpel zu ausgedehnter Verwendung zu gelangen scheint, und zwar bei der Untersuchung der Stammesgeschichte der Sehne. Leider sind unsere Kenntnisse hier gering, da Fischsehnen, bis auf eine unvollständige Angabe, nicht untersucht worden sind.

Vergegenwärtigen wir uns zuvörderst die theoretischen Voraussetzungen für die stammesgeschichtliche Entwicklung jener merkwürdigen Gebilde, die den fleischigen Teil des Muskels mit dem Skelett verbinden und oft von sehr beträchtlicher Länge werden. Die Sehne ist ausgezeichnet durch die parallel-faserige Anordnung

ihrer leimgebenden Fibrillen und die charakteristische Gestalt und Anordnung ihrer Zellen. Parallele Anordnung von Bindegewebsfasern allein ergibt noch keine „Sehne“, wie Regenerationsversuche an durchschnittenen Sehnen (Schradeck, 1900) gezeigt haben. Sehndefekte werden nicht durch Sehngewebe ersetzt, sondern durch Bindegewebszüge, die von der Cutis oder von Fascien her einwachsen ohne Entstehung charakteristischer Sehnenzellen. Wir nehmen an, dass die Struktur der Sehne durch den Zug des Muskels unterhalten wird und allem Anschein nach auch entstanden ist. War nun die Sehne von Anfang an ein bindegewebiges Organ, so entsteht natürlich die Frage, wie sie beschaffen war, als der Muskel zu wirken begann, aber noch nicht gewirkt hatte? Also: wie konnte die bindegewebige Sehne parallelfaserig werden, ohne dass gezogen wurde? Es lässt sich weiter als wahrscheinlich bezeichnen, dass der parallelen Anordnung der Fasern die entsprechende Gruppierung der Zellen notwendig vorhergegangen sein muss. Denn selbst wenn die Fibrillen gemäß neueren Anschauungen frei in der Grundsubstanz entstünden, so müsste gleichwohl eine charakteristische Anordnung dieser Grundsubstanz, in Strängen oder Streifen, der Fibrillenbildung vorausgehen; diese ihrerseits ist aber nur auf die reihenweis gelagerten Zellen zurückführbar.

Aus der vergleichenden Anatomie der Sehnen sind einige bemerkenswerte Probleme hier anzureihen. Die wohl älteste Sehne des Wirbeltierkörpers ist diejenige, durch die die Zunge von Bdellostoma und Myxine zurückgezogen wird. Sie steht völlig vereinzelt da, denn sonst setzen sich die Muskeln des Fischkörpers an die Septa intermuscularia an. Diese primitive Befestigung ist aber noch keine Sehne. Bei Teleostiern kommen schon kurze Sehnen vor. Bei Amphibien ist es merkwürdig, wie verschieden weit oft noch der fleischige Teil des Muskels nach abwärts reicht, oft noch bis ans Perichondrium der Gelenkgegend. Bei den Reptilien hat Tandler für den Gecko (03, p. 311 und 320) wertvolle Angaben gemacht. Danach reicht bei der einen Art der *M. Extensor brevis* mit seinem Muskelfleisch weit nach abwärts, während der *Extensor longus* schon am Handrücken sehnig ist; der *Flexor sublimis* ist fleischig fast bis zur Insertion; bei einer anderen Art bleibt der *Flexor sublimis* bis zum Ansatz am Sesamknoten fleischig, während der *Flexor longus* schon oberhalb des Carpalkanales sehnig wird. Die Entstehung der mit den Sehnen verbundenen Einrichtungen, z. B. die Sehnenscheiden, auch die Perforation einer Flexorsehne durch die andere — sind bislang stammesgeschichtlich funktionell in keiner Weise zur Erklärung gelangt. [Anmerkung während der Revision: Rabl hat auf dem Kongress der Anatomischen Gesellschaft in Berlin (1908) Mitteilungen über diese Fragen gemacht.]

Es existiert nun eine reiche Literatur über die Beziehungen der Sehnen zu knorpelartigen Elementen, die hier nicht ausführlich referiert werden soll. Man hat diese Ein- und Auflagerungen lange Zeit für echte Knorpelteile gehalten. Schaffer (l. c.) hat aber aus diesem Gewebe eine besondere Gruppe des Stützgewebes gebildet, die er das „vesiculöse“ nennt und dem er ganz bestimmte Attribute beilegt. Physikalisch sei dies Gewebe (nach Schaffer) wohl als Knorpel zu bezeichnen — histologisch indes nicht. Gleichwohl zeige dieses Gewebe Übergänge einerseits zu Bindegewebe, andererseits zu Knorpel. Studnitzka (03) fasst die Trennung beider Gewebe nicht so scharf. Nach seiner Ansicht ist es das ontogenetische Stadium des „Vorknorpels“, das in seiner Ausbildung zu echtem Knorpel gehemmt worden sei und hier in einer Dauerform erscheine, die er ebenfalls „Vorknorpel“ benennt — eine Bezeichnung, die trotz der Einwände Schaffer's aus bestimmten Gründen für zweckmäßig erachtet werden muss. Beide Autoren sind darin einig, dass dies Gewebe gleichzeitig eine Brücke schlage sowohl zum Chordagewebe und dem primitiven „weichen Knorpel“ der Neunaugenlarve, als auch zu den Knorpeln gewisser wirbelloser Tiere.

Was nun das beobachtete Vorkommen dieses Gewebes in den Sehnen anlangt, so will ich, ohne die Literatur hier ausführlich heranzuziehen, folgende Übersicht geben. Man hat es gefunden:

1. In den Ansätzen der Sehnen, an Sesamknoten von Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren (Literatur bei Schaffer [03, c und 06], ferner neuerdings Gebhardt und Bidder).
2. Reihenweis im Innern von Sehnen.
3. Als Auflagerungen auf Sehnen (namentlich bei Vögeln und kletternden Säugetieren, Schaffer, l. c.).
4. Im Innern von Sehnenscheiden (Vögel und Säugetiere).
5. Als cirkumskripte Einlagerungen in Sehnen: Sesambeine, Achillessehngewebe.

Diesen Befunden möchte ich nun selbst einige anreihen. Was zunächst die Beziehungen der Sehnen zu den Sesamknoten anbelangt, so ist zu betonen, dass bei den meisten von mir untersuchten Amphibiengelenken diese Sesamknoten in inniger Beziehung zu den Gelenkenden standen. Histologisch muss daher dies Gewebe zweifellos ebenso beurteilt werden wie jenes Synchronrosengewebe. D. h. wird das Synchronrosengewebe, selbst wenn es nicht mehr sämtliche Attribute des echten hyalinen Knorpels besitzt, als dem Knorpel nahestehend betrachtet, so können wir eine Sonderung dieses Gewebes von dem Gewebe der Sesamknoten ebensowenig vornehmen. Selbst wenn diese Sesamknoten histologisch von dem Gelenkknorpel später stärker differieren, wird die Betrachtung, die den Ausgang vom

Knorpel nimmt, den Einfluss würdigen, die der hier wirkende Muskelzug ausübt, um das ursprünglich biegungsfeste Knorpelgewebe in zugfestes Gewebe überzuführen. Eine Beobachtung, für die mir ein Beleg in der Literatur nicht bekannt geworden ist, ist folgende. Der Ursprung eines Oberschenkelmuskels am Becken einer erwachsenen Eidechse (Fig. 12) wird von einer starken Masse vesiculösen Gewebes gebildet. Zwischen den Zellen dieses Gewebes ist es zu stärkerer Ausbildung von Fibrillen gekommen. Am gewaltigsten sind diese aber in der Richtung der Muskelfasern entwickelt. Nach lateral hin sieht man diese Bindegewebsbündel näher zusammenrücken, bis sie außen echtes schuigiges Gefüge angenommen haben. Die Zellen selbst werden dabei reihenweis zusammengedrängt und werden zu Sehnenzellen, wobei sie noch eine Kapsel behalten. Am Ansatz der Muskelfasern wird je ein Bündel für eine ganze Reihe Fasern verbraucht. Jede einzelne Faser sitzt schließlich in einem kleinen Kelch von vesiculösem Gewebe darin. Ganz ähnliche Bilder kann man in der Sehne sehen, die das Kniegelenk des Frosches vorn überspannt.

Was die in Sehnen eingelagerten Zellen anlangt, so habe ich solche eigentlich nirgends vermisst. Ich kann aber nicht sagen, dass sie stets „vesiculös“ waren. Recht oft habe ich sie von dicken basophilen Höfen umgeben gefunden, namentlich eben an den Ansätzen. Auffällig war an Querschnitten durch das Ligamentum cruciatum einer Maus der ungewohnte Anblick von Knorpelzellen mit ramifizierten blauen Kapseln. Am Olecranon der Maus war sehr schön erkennbar, wie die Knorpelzellen beim Übergang in die Sehne sich nicht regellos teilten, sondern gleichsam vom Knorpel aus reihenweise in die Sehne hineingeschoben wurden. Die letzte bemerkenswerte Tatsache wäre die Verbindung einer Sehne mit dem Kniegelenk eines erwachsenen Salamanders (Fig. 11). Am Femur geht diese Sehne kontinuierlich in den Gelenkknorpel über. Die Knorpelzellen drängen sich reihenweis hinein. Weiter im Innern nehmen sie mehr den Charakter vesiculöser Zellen an. Nach der vorderen Fläche des Schenkels zu grenzt dieser Sehnenzug an dichteres Sehngewebe, in dem aber gleichfalls eingekapselte Zellen liegen. Nach einwärts liegt die Synovialhaut locker der Sehne an. Bei Anwendung der Mallory'schen Färbung färbten sich die inneren Teile der Sehne ganz ähnlich wie der Knorpel, während der vordere Teil hell gefärbt wurde bis auf einzelne blaue Streifen und Linien. Doch möchte ich auf die anatomischen Besonderheiten mehr Wert legen als auf den Ausfall dieser Färbung.

Schließlich möchte ich hinzufügen, wie die eingangs erwähnte Zungenmuskelsehne von *Myxine* gebaut ist.

Schaffer (05) erwähnt, dass sich das vesiculöse Gewebe des Zungenbeins distal in die Sehne hineinerstreckt, sagt aber über

den Bau dieser Sehne selbst nichts. An einer dem hiesigen Institut gehörigen Serie durch den Kopf einer erwachsenen Myxine zeigte sich, dass diese Sehne in der Mitte ihrer Länge dem Sehnengewebe der höheren Formen im großen und ganzen gleich. Es zeichnete sie aber aus:

1. Der Mangel einer Felderung durch ein Peri- und Endotendineum.
2. Die im Vergleich mit Amniotensehnen außerordentlich zahlreichen Zellen, so dass hier auf jede Zelle viel weniger Faserbündel kamen.

Sodann aber zeigte sich, dass nicht nur distal, sondern auch proximal, und zwar dort ebenfalls im Zusammenhang mit Knorpeln, vesiculöses Gewebe in die Sehne trat. Das vesiculöse Gewebe lag in der Achse der Sehne, von da nach der Peripherie in die Zellen der Sehne übergehend. Zwei Viertel der Sehne etwa waren frei von vesiculösen Zellen, während das vorderste und hinterste Viertel sie in ihrer Achse enthielt.

Meine Beobachtungen und die Beurteilung aller literarisch vorhandenen Dokumente machen mir eine nähere genetische Beziehung zwischen Knorpel und Sehne wahrscheinlich. Von der Art dieser Beziehung kann man sich natürlich noch kein deutliches Bild machen, weil erst durch diese Auffassung bestimmte Fragestellungen für eine Untersuchung ermöglicht sind. Insbesondere wäre zu fragen, ob die Sehnen in ganzer Ausdehnung gleiche Entstehung haben und ob an der stammesgeschichtlichen Bildung von Zwischensehnen und Aponeurosen das Muskelgewebe beteiligt ist. Man könnte es aber immerhin rechtfertigen, sich folgende Vorstellung des Zusammenhanges zu bilden: Der Muskelzug übt vermitteltst des Perichondriums einen Reiz auf den Knorpel aus, der zur Bildung eines knorpeligen Zapfens oder Stranges führt. Der Reiz bewirkt die Teilung der Knorpelzellen in der Richtung des Reizes. Durch fortgesetzten Zug wird die Umwandlung des Knorpels in zugfesten Faserknorpel und schließlich in reine Fasersubstanz bewirkt. Hier wiederum, wie früher bei der Besprechung der Synovialgebilde sind es die Vorstellungen von Schaffer, Studnitzka und Hansen, die uns die Ausbildung von kollagenen Fibrillen aus hyalinem Knorpel verständlich machen. Dieser Anschauung ist, soweit ich sehe, nur Ranvier (88) nahe gekommen, allerdings auch nur für die ontogenetische Entstehung der Sehne. Auf S. 421 seiner „Histologie“ (Deutsche Ausgabe) lässt er einen Teil des Periostes aus Fasern gebildet werden, die im Knorpel selbst entstehen. „Sie entwickeln sich daselbst, wie die Sehnenfasern auf Kosten der Knorpelsubstanz und zwischen ihnen sind reihenförmige Zellen angeordnet, die denen der embryonalen Sehnen ähnlich sind und wie

diese letzteren von den Knorpelzellen abzustammen scheinen.“ — p. 383, wo er von der Sklera der Selachier spricht, lässt er deren Bindegewebsfasern aus der Knorpelsubstanz entstehen. An derselben Stelle endlich beschreibt er die Achillessehne des neugeborenen Kaninchens. Man sieht am Calcaneus „die Knorpelkapseln sich in der Nähe der Sehne zu lineären Reihen ordnen, die parallel mit derselben sind und zwischen sich lange Streifen von Grundsubstanz freilassen. Diese Bänder von Knorpelsubstanz setzen sich direkt in die Bündel der Sehne fort, ohne dass es möglich wäre, die Grenze zwischen dieser und dem Knorpel genau zu bestimmen.“

Morphologisch bedeutsam wird diese Anschauung allerdings erst, wenn es gelingt, sie für die stammesgeschichtliche Entwicklung als gültig nachzuweisen, wie es oben versucht worden ist. Dann erst würde sich eine große Reihe auseinanderstehender Verhältnisse einheitlich erklären. Denn dass dann die Fähigkeit der Sehne, Knorpel zu bilden, viel tiefer begründet ist als es die Lehre vom Druck, der den Knorpel hervorrufe, tun kann, liegt auf der Hand. Denken wir an die Achillessehne des Frosches, an das os pisiforme oder an die Patella, so würde die Möglichkeit, solche Gebilde stammesgeschichtlich als entfernte Abkömmlinge des primordialen Gliedmaßenknorpelskelettes zu betrachten, nicht ohne Wert sein.

Wir haben den Gelenkknorpel somit als eine Lokalität kennen gelernt, von der aus knorpeliges Material zu weiterer, sehr ausgehnter Verwendung zu gelangen scheint. Die bewirkenden Ursachen sind, während der stammesgeschichtlich sich vollziehenden Kontinuitätstrennung die, eine solche herbeiführenden Kräfte (direkter und indirekter Reiz des Muskelzuges auf den Knorpel.

Die ermöglichende Ursache, ohne die jener Reiz wirkungslos bliebe, liegt in der eigentümlichen Struktur des Knorpelgewebes, in seiner Vereinigung einer kollagenen Grundsubstanz mit Zellen, die ein spezifisches Excret liefern. Die Herrschaft beider oder nur eines Bestandteiles hängt von der Qualität des wirkenden Druckes oder Zuges ab.

Jena, Ostern 1908.

Literatur.

- Ranvier, Technisches Lehrbuch der Histologie, übersetzt von Nicoti und von Wyss, 1888.
- Schaffer, Die Verknöcherung des Unterkiefers und die Metaplasiefrage. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 32, p. 234—266, Taf. IX—XII, 1888.
- van der Stricht, Recherches sur le cartilage articulaire des oiseaux. Archives des biologie, Tom. X, 1890.
- Hammar, Über den feineren Bau der Gelenke. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, 1894.
- Schaffer, Über das knorpelige Skelett von *Ammocoetes branchialis*, nebst Bemerkungen über das Knorpelgewebe im allgemeinen. Ztschr. wiss. Zool., Bd. 61, p. 606—659, Taf. XXVII—XXXI, 1896.

- Studnitzka, Über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48, p. 606—643, Taf. XXX u. XXXI, 1897.
- Hansen, Über die Genese einiger Bindegewebssubstanzen. Anat. Anz., Bd. 16, p. 417—438, 1897.
- Schradieck, Untersuchungen an Muskel und Sehne nach der Tenontomie. — Diss. inaug. Rostock 1900, 107 Seiten.
- Schaffer, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. I. Teil, Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 70, p. 109—170, T. VII u. VIII, 1901.
- Tandler, Beiträge zur Anatomie der Geckkopftote. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 75, p. 308—326, Taf. XXIII—XXIV, 1903.
- a) Schaffer, Knorpelkapseln und Chondrinballen. Anat. Anz., Bd. 23, p. 524—541, 1903.
- b) — Über das vesiculöse Schutzgewebe. Anat. Anz., Bd. 23, p. 464—479, 1903.
- c) — Über die Sperrvorrichtungen an den Zehen der Vögel. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 73, p. 377—428, Taf. XXVI—XXVII, 1903.
- d) Schaffer, Über Knorpel und knorpelähnliche Bildungen an den Zehen von Reptilien und Amphibien. Centralbl. f. Phys., Bd. 16, 1903, p. 734—736.
- Studnitzka, Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. Anat. Hefte, Bd. 21, p. 278—525, Taf. XXXV—XLIV, 1903.
- Schaffer, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. II. Teil, Ztschr. wiss. Zool., Bd. 80, p. 155—258, Taf. XII—XIV, 1905.
- Hansen, Untersuchungen über die Gruppe der Binde-substanzen. Anat. Hefte, Bd. 27, p. 536—820, Taf. XXXV—XLIV, 1905.
- Gaupp, Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel. Anat. Anz., Bd. 27, 1905.
- Retterer, Les ménisques interarticulaires du genou du Lapin et de la transformation du tissu fibreux en cartilage à trame spongieux et cartilagineux. Compt. rend. soc. biol., Bd. 57, p. 78—81, 1905.
- La structure des ménisques interarticulaires du genou de quelques grands mammifères. Compt. rend. soc. biol., Bd. 27, p. 253—205, 1905.
- Schaffer, Anatomisch-histologische Untersuchungen über den Bau der Zehen bei Fledermäusen und einigen kletternden Säugetieren. Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Binde-substanzen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 83, p. 231—284, Taf. VIII—XI, 1906.
- Fuchs, Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörknöchelchen, des Squamosums und des Kiefergelenkes der Säugetiere etc. etc. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Suppl., p. 1—10, Taf. I—VI, 1906.
- Lubosch, Das Kiefergelenk der Monotremen. Jen. Ztschr., Bd. 41, p. 549—606, Taf. XXVI—XXIX, 1906.
- a) — Das Kiefergelenk der Edentaten und Marsupialier, Semon's Zool. Forschungsreisen IV. Jenaer Denkschriften VII, p. 521—556, Taf. XXXI—XXXV, 1907.
- b) — Universelle und spezialisierte Kaubewegungen bei Säugetieren. Biol. Centralbl. 1907, Bd. 27, p. 615—625, 652—665.
- Stieda, Diskussionsbemerkung zum Vortrage: Das Kiefergelenk der Säugetiere, gehalten vom Autor auf der 79. Versamml. Deutscher Naturforscher und Ärzte zu Dresden, 1907.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [28](#)

Autor(en)/Author(s): Lubosch Wilhelm

Artikel/Article: [Die Stammesgeschichtliche Entwicklung der Synovialhaut und der Sehnen mit Hinweisen auf die Entwicklung des Kiefergelenks der Säugetiere. 678-697](#)