

Die embryonale Entwicklung des Knorpelgewebes und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung.

Vortrag, gehalten in der medizinisch-naturwissenschaftl. Gesellschaft zu Jena
am 18. Juni 1909.

Von Prof. Dr. W. Lubosch.

Sobald die Gewebelehre sich über den Rang einer lediglich deskriptiven Wissenschaft erheben will, muss sie sich der Aufgabe unterziehen, nicht nur die einzelnen Gewebsformen zu analysieren, sondern auch ihre Beziehungen zueinander zu ermitteln. Darin besteht ihre große Aufgabe im Dienste der Morphologie. Sie soll nicht nur lehren, wie ein Gewebe gebaut ist, sondern wie es geworden und warum es so geworden ist, wie es uns entgegentritt. Die Entwicklung der Gewebe, wie sie bei der Histogenese untersucht wird, läuft in zwiefacher Weise ab: als embryonale Entwicklung und als stammesgeschichtliche Entwicklung, und keine dieser beiden Reihen darf uns unbekannt bleiben, wenn wir Aufschluss über das Werden eines Gewebes gewinnen wollen, denn jede Reihe zeigt uns etwas Besonderes, nur ihr Eigentümliches. Die Ontogenese zeigt uns die ununterbrochene Kette in der Entstehung der einzelnen Gewebebestandteile, aber zeigt uns niemals die Ursachen und Reize, unter denen sie entstanden sind. Die Phylogenese eines Gewebes dagegen lehrt uns gerade diese Ursachen und Reize oft deutlich erkennen, lässt aber die Kontinuität der Stadien vermissen. So gibt uns erst die Erfahrung aus den Ergebnissen beider Reihen einen Einblick in die Differenzierung der Gewebe und ihrer Ursachen.

Freilich ist eine Voraussetzung dabei nötig; fehlt sie, so ist die Beurteilung der Tatsachen schwierig, wenn nicht unmöglich. Es muss nämlich die embryonale Entwicklung eine Parallele zu der stammesgeschichtlichen darbieten, muss sie gemäß dem biogenetischen Gesetz rekapitulieren. Dies ist bei den meisten Geweben in der Tat der Fall, weil — ganz im Gegensatz zu den Organen des Wirbeltieres — seine Gewebe uralte sind und in ihren Grundelementen bis auf die primitivsten Metazoen, wie andererseits auch bis zu den frühesten Stadien embryonaler Entwicklung zurückführen. Daher ist z. B. die morphologische Untersuchung des Epithelgewebes, des fibrillären Bindegewebes, des Muskelgewebes und Nervengewebes sehr ergebnisreich gewesen, weil schon bei den einfachsten Tieren diese Gewebe in primitiver Ausbildung vorhanden sind.

Eine Ausnahme davon machen die Stützgewebe der höheren Tiere, offenbar weil sie erst sehr spät im Tierreiche auftreten und bereits aus differentem Materiale entstehen müssen: Der Knorpel erscheint zwar schon bei Wirbellosen (Salpen), aber ohne Beziehung

zu dem der Wirbeltiere, wo seine ersten Anfänge bei den Cyclostomen liegen. Der Knochen sogar tritt erst bei jüngeren Fischen kurz vor Anbruch der Devonzeit auf. In diesen beiden Fällen besteht eine bis jetzt nicht überwundene Schwierigkeit für die Erkenntnis der Genese dieser beiden Gewebe. Beim Knochen kennen wir zwar, wie selten irgendwo, die beiden Reihen der Entwicklung, aber sie stimmen nicht zueinander, erlauben keinen unmittelbaren Vergleich und liefern, wenn verglichen, ganz störende Bilder. Beim Knorpel dagegen kennen wir nur die embryonale Entwicklung und diese sehr genau. Dagegen fehlt uns jede, auch die geringste sichere Vorstellung über die stammesgeschichtliche Herkunft dieses Gewebes. Wie man sieht, liegen für Knorpel und Knochengewebe ganz verschiedene Aufgaben vor. Liegt beim Knochengewebe die Hauptaufgabe in der kritischen Vergleichung von Ontogenese und Phylogenese, so wird beim Knorpelgewebe alles von Wert sein, was über seine Ausbildung und Umbildung im erwachsenen Zustande neu bekannt wird. Dies ist dann mit dem, was wir von seiner embryonalen Entwicklung wissen, kritisch in Zusammenhang zu bringen. Da ich mich seit fünf Jahren mit dem Studium der Gelenkbildung bei Wirbeltieren beschäftigt habe, so verfüge ich auch über einige Erfahrungen über das gerade an den Gelenkstellen sehr mannigfach gebildete Knorpelgewebe, woraus sich bestimmte Vorstellungen über stammesgeschichtliche Umbildungen des Knorpelgewebes ergeben haben. Ich glaube daher, Ihnen die Schlüsse, zu denen ich über den Zusammenhang dieser phyletischen Umbildungen mit der embryonalen Entwicklung des Knorpels gelangt bin, heute hier mitteilen zu dürfen.

Das Gewebe, aus dem der Knorpel bei Wirbeltieren seinen Ursprung nimmt, ist das sogen. Vorknorpelgewebe. Bevor irgendwo im embryonalen Körper Knorpel auftritt, bemerkt man, dass an diesen Stellen die Lagen von embryonalem Bindegewebe dichter werden. Die Zellen verlieren ihre Fortsätze und legen sich als spindelförmige Körperchen oder auch als im Querschnitt elliptische Plättchen aneinander. Zwischen ihnen tritt dann sehr bald eine intercellulare Masse auf, wodurch das Ganze einen Zusammenhalt und eine festere, wenn auch noch sehr geringfügige Konsistenz empfängt. Die Reihe von Vorgängen, durch die aus dem Vorknorpelgewebe die echte hyaline Knorpelsubstanz hervorgeht, wird als Verknorpelung bezeichnet. Die Vorknorpelzellen runden sich ab und werden protoplasmareicher; ihre Kerne werden größer und bilden eine sehr feine Chromatinstruktur aus. In der Umgebung der Zelle aber verändert die Grundsubstanz, die bisher acidophil war, ihre Natur. Sie nimmt Affinität zu basischen Farbstoffen an. Dies beruht darauf, dass die Zellen in ihre Umgebung hinein die Chondroitin-

schwefelsäure absondern, die sich mit dem Mucin der älteren Grundsubstanz zum Chondromucoid, dem Hauptbestandteil der Knorpelgrundsubstanz verbindet. Durch diesen Vorgang wird das Gewebe nicht nur chemisch und optisch verändert, sondern gleichzeitig physikalisch, indem es die Konsistenz des biegungsfesten Knorpels annimmt.

Es erheben sich jetzt, wenn wir die verwandtschaftlichen Beziehungen des Vorknorpelgewebes beurteilen wollen, mehrere Fragen. Es ist auffällig, dass der Knorpel nicht direkt im Embryo entsteht, sondern auf dem Umweg über das Vorknorpelgewebe. Wie kommt das Vorknorpelgewebe zu dieser Rolle? Diese Fragen wären einfach zu beantworten, wenn es sich um eine Rekapitulation phylogenetischer Vorgänge handelte. Daher haben wir zuerst die Vorfrage zu untersuchen, ob die Entstehung des Knorpelgewebes im Embryo ein palingenetischer oder ein cänogenetischer Prozess ist. Ein palingenetischer Vorgang wäre es dann, wenn es irgendwo im Tierreiche ein dem Vorknorpelgewebe homologes Gewebe als Dauerform gäbe.

Es sind uns nun außer dem hyalinen Knorpel der Wirbeltiere noch einige andere Knorpelarten bekannt, die wir uns kurz gegenwärtigen müssen.

1. In erster Linie steht der Knorpel der Cephalopoden. Er enthält reichlich verästelte Zellen in eine knorplige Grundsubstanz eingelagert.

2. Der Kiemen- und Nasenknorpel der Petromyzontenlarven. Nach der Beschreibung, die Schaffer von ihm gibt, sind die Zellen gleichmäßig an ihrer Wand mit einer basophilen Intercellulärsubstanz versehen. Die spärliche Intercellulärsubstanz bildet ein einfaches, zeltrennendes Wabenwerk, in dessen Innerem die nackten Zellen gelegen sind.

3. Der hyaline Knorpel in seiner uns bekannten Form.

4. Zu diesen drei Formen kommt endlich aber noch eine vierte sehr auffällige Form, indem nämlich auch Chordazellen sich mit hyaliner Grundsubstanz umgeben können, so dass man auch von Chordaknorpel sprechen könnte. (Siehe Krauss 1908 mit Literatur.)

All diese Formen sind keine embryonalen, transitorischen Gewebe, sondern Dauerformen, einige (der Kiemen- und Chordaknorpel) allerdings nur in larvaler Zeit. Welches die ursprünglichste Art gewesen sein mag, lässt sich nicht entscheiden. Man könnte an den mesenchymatösen Knorpel der Cephalopoden denken, weil er uralte ist, viel älter als alle Wirbeltierknorpel, doch kann man von diesem Cephalopodenknorpel den Wirbeltierknorpel unmöglich direkt ableiten. Indes ist es sehr wichtig, dass man auch im Wirbeltierstamme Anklänge an diese verästelten, zum Teil eingekapselten Mesenchymzellen vorfindet. So existiert vor allem

ein sogenannter „Schleimknorpel“ bei Cyclostomenlarven, den Schaffer beschreibt und abbildet. Dieses larvale Gewebe, das kontinuierlich in den Knorpel des Geschlechtstieres übergeht, besteht aus verästelten Zellen mit derben Kapseln, die in einem Lager von leimgebenden Fasern liegen. Von diesen Fasern gibt Schaffer an, dass sie bereits in festerer Substanz entstanden sind, auch Studnitzka (1897, p. 624ff.). Ähnlich schildert Hansen (1899) die Entstehung von Knorpelzellen direkt aus verästelten eingekapselten Mesenchymzellen in den Zwischenwirbelscheiben des Rindes. Besonders wichtig ist, dass nach Studnitzka (1903) der Knorpel der Selachier ein eigentliches Vorknorpelstadium in seiner Genese vermissen lässt (p. 291—339). Auch im ausgebildeten Knorpelgewebe hat man verästelte Zellen aufgefunden, so vielfach am Übergang der Synovialhäute in den Gelenkknorpel; vor allem hat man (Fibich, 1903, p. 209—214) im Sternum eines 5monatlichen menschlichen Fötus Zellen wie im Cephalopodenknorpel aufgefunden.

Dies alles zeigt, dass die Spur des Cephalopodenknorpels, obwohl er nicht innerhalb der Ahnenreihe der Wirbeltiere vorkommt, selbst bei diesen Wirbeltieren nicht völlig untergegangen ist und der Umweg über das Vorknorpelgewebe ist nicht der einzige Weg der Knorpelentstehung bei Wirbeltierembryonen. Andererseits aber bildet der Kiemenknorpel der Cyclostomenlarven und der hyaline Knorpel eine so einheitliche Gruppe, der Kiemenknorpel hinwiederum steht dem Chordagewebe so nahe, dass man für sie eine engere Zusammengehörigkeit annehmen muss. Die Kenntnis der Ahnenform des Wirbeltierknorpels ist für diesen Teil unserer Aufgabe auch schließlich gleichgültig, denn es zeigt sich, dass nirgends ein dem Vorknorpelgewebe des Embryo homologes Gewebe in der Ahnenreihe der Wirbeltiere als Dauerform vorkommt, woraus erhellt, dass die Knorpelentstehung beim Embryo keine Parallele in der Stammesgeschichte hat, dass sie kein palingenetischer, sondern ein eänogenetischer Vorgang ist.

Nachdem so die Vorfrage, dass das Vorknorpelgewebe nur embryonal, nicht aber stammesgeschichtlich der Vorläufer des Knorpelgewebes ist, ihre Antwort gefunden hat, wenden wir uns der Untersuchung seines eigentlichen Wertes zu und wollen da zwei Fragen und zwar zuerst derjenigen näher treten; ob aus der Anlage des Skelettes im Vorknorpelstadium Schlüsse auf die ursprüngliche stammesgeschichtliche Anlage des Skelettes gezogen werden können.

Um der Beantwortung dieser ersten Frage näher zu kommen, wollen wir uns vergegenwärtigen, was man von der weiteren Entwicklung des Skelettes weiß, und wie man diese späteren Befunde für die Vorstellungen eines Urzustandes verwertet hat. Wir wollen

uns hierin lediglich auf das Gliedmaßenskelett und zwar dasjenige der Fische beschränken.

Darin, dass die ganze Skelettanlage in ihrer ersten vorknorpeligen Anlage aus einem Gusse ist, besteht nirgends ein Widerspruch. Sehr verschieden aber sind die Berichte über die weiteren Schicksale der Anlage. Es gibt der Hauptsache nach vier Möglichkeiten der Verknorpelung dieser Anlage.

Erste Möglichkeit. Innerhalb der einheitlichen Vorknorpelanlage entstehen soviel Knorpelherde, wie später einzelne Skelettstücke existieren. Die Vorknorpelsubstanz dazwischen liefert die Gelenke und ihre Gewebe. Dies ist die bei weitem häufigste Art der Entwicklung. Sie schildert uns Braus (ganzer Schulter- und Beckengürtel der Haifische und freie Flossen bei *Spinax*), Wiedersheim (nur die freien Flossen der Haie), Salenski und Braus (ganze vordere Extremität vom Stör), v. Rautenfeld (Bauchflosse vom Stör), Wiedersheim (nur für die freien Flossen vom Stör), Semon und Braus (*Ceratodus* ganze Flosse), v. Rautenfeld (Hecht, Bauchflosse).

Nahe verwandt und ersichtlich nicht scharf davon zu scheiden ist die zweite Möglichkeit: Die ganze Vorknorpelanlage schiebt sich zur Verknorpelung an. Jedoch an einzelnen Bezirken bleibt sie in der Entwicklung zurück und nimmt nur einen Anlauf zur Knorpelbildung. Es sind die später zu Gelenken werdenden Bezirke, die hierbei nicht völlig zu Knorpel werden. So schildert es uns Swirski (vielleicht auch die nicht ganz klare Darstellung von Ducret) und Braus für die peripherischen Gebiete der Teleostierflossen.

Ihr schließt sich an die dritte Möglichkeit: Der Verknorpelungsprozess ergreift die ganze Vorknorpelanlage. Spätere Trennungen innerhalb des Knorpels führen durch Einschmelzen zur Entstehung von Gelenken. So schildert es vornehmlich Wiedersheim (für Schulter- und Hüftgelenk der Haifische), ferner Wiedersheim auch für das Schultergelenk des Störs, Braus (für die Radien von *Mustelus* und *Torpedo*), Braus (für den Beckengürtel des Störs), Wiedersheim und Ducret (für die Bauchflossen von Knochenfischen).

Eine vierte Möglichkeit besteht darin, dass discrete Anlagen von Knorpelstücken erst zusammenwachsen und sich dann trennen (Wiedersheim, Beckenflosse vom Stör).

Der Vollständigkeit halber sei hervorgehoben, dass in wenigen Fällen schon auf dem Vorknorpelstadium einige Elemente selbständig werden, so die sogen. sekundären Basalia (Pro-, Mesopterygium bei *Spinax* und *Torpedo*, Braus; Schultergürtel von *Torpedo*, Mollier).

Diese Übersicht zeigt, dass trotz aller Widersprüche im einzelnen die vier Möglichkeiten unter sich wieder eine vollkommene, durch alle Übergänge geschlossene Reihe bilden. Dass es sich un-

möglich um grundsätzliche Unterschiede handeln kann, zeigen die Verhältnisse bei Selachiern. Denn das von Wiedersheim untersuchte Objekt: *Pristiurus* und die von Braus untersuchten Haie *Mustelus*, *Spinax*, *Torpedo* stehen in konträrem Gegensatz. Dort entsteht das Schulter- und Hüftgelenk aus einer einheitlichen Knorpelmasse durch Einschmelzung. Hier entstehen die Gürtel und die freien Flossen selbständig und das Gelenk geht aus Vorknorpelgewebe hervor. Umgekehrt fand Wiedersheim bei seinem Objekt die Radienstücke isoliert angelegt, Braus dagegen kontinuierlich als Knorpelstäbe, die sich erst später gliederten. Es kommt also bei demselben Objekt Verschiedenes vor und an verschiedenen Objekten Ähnliches. Eine Entscheidung darüber, welches der primitive, welches der neue Zustand sei, ist auf empirischem Wege vollkommen unmöglich, da wir die embryonale Entwicklung bei den Flossen der ältesten, versteinerten Selachier und Dipnoer natürlich heute nicht mehr feststellen können.

Es scheint demnach, als ob die embryonale Entwicklung hier keine zuverlässige Führerin sei; bestärkt werden wir darin noch durch die Erfahrungen bei den Amphibien und den höheren Tieren, wo ebenfalls bei zwar einheitlicher Vorknorpelanlage doch die Verknorpelung bald aus einem Guss, bald in einzelnen Centren erfolgt. Schließlich wissen wir aus älteren (Born, 1897) und neueren (Braus, 1909) experimentellen Untersuchungen, dass selbst bei ein und demselben Wesen die Entstehung der Knorpelherde lediglich eine Funktion der jeweiligen embryonalen Verhältnisse ist. Z. B. kann man durch das Experiment eine junge Extremitätenknospe herausschneiden, so dass nur ein Teil der Schultergürtelanlage zurückbleibt. In der Narbe entstehen dann einzelne ausgebildete Teile eben dieses verletzten Schultergürtels und zwar verknorpeln da solche Teile selbständig, die bei normalem Ablauf von einem anderen, hier aber herausgeschnittenen Centrum her verknorpeln.

Somit sind wir, wie so oft, nicht in der Lage, ein embryonal gegebenes Verhältnis ohne Weiteres auf die Phylogenese zu übertragen; die einheitliche Anlage des Extremitätenskelettes im Vorknorpelstadium ermöglicht keinen Schluss auf den Urzustand dieses Skelettes in der Urextremität. Zu ähnlicher Auffassung ist für den Schädel Gaupp (1906, p. 578) geführt worden. Wir werden daher auf den Vergleich der ausgebildeten Formen zurückgeführt, wenn wir über diesen Urzustand etwas ermitteln wollen. Hier sind es nun zwei Lehren, die eine Vorstellung vom Zustande der Urextremität und ihres Skelettes geben wollen. Die eine Lehre stellt sich die paarigen Flossen so entstanden vor, wie die heute noch bei Fischen existierenden unpaarigen Flossensäume. Die Flossen seien paarige Falten gewesen, im Inneren gestützt durch Knorpelstäbe. Diese Stäbe wären dann weiter körpewärts zusammengewachsen, hätten

durch ihre Verwachsung einen „Gürtel“ erzeugt und eine Verbindung mit dem Rumpf erworben, ähnlich also wie ein Haus, das vom Dach zum Boden gebaut werden soll. Die Besprechung dieser Lehre gehört nicht in den Rahmen dieses Vortrages.

Oft bekämpft, doch mit unzerstörbarer Kraft stets unsere Vorstellungen und unsere Phantasie neu beflügelnd, tief begründet durch die Ergebnisse der vergleichenden Anatomie, und Paläontologie, ist die Lehre, nach der die Urflosse homolog einem Kiemenbogen samt seinen Radien sei. Sowohl die Kiemenbögen als auch Schultergürtel fossiler Haie zeigen eine Gliederung in drei Stücke, was einerseits die Homodynamie zwischen beiden sichert, andererseits aber die Möglichkeit ausschließt, empirisch eine einheitliche Anlage für das Urskelett der Extremität zu finden. Vielmehr sind es wenige, biegsam miteinander verbundene Knorpelstücke, aus denen sich bei weiterer Entwicklung das Extremitätenskelett entfaltet hat. Die Natur der biegsamen Verbindungsmasse kann natürlich von fossilen Formen her nicht erkannt werden. Dagegen besitzen wir auch bei lebenden Fischen solche primitiven Gelenkverbindungen, die uns vorbildlich auch für den Bau der uns unbekannt sein dürften.

Solche höchst primitiven Gelenkverbindungen sind für die peripherischen Teile der Selachierflossen von E. Ruge beschrieben worden, für die Ceratodusflossen von Semon. In diesen Fällen zeigte es sich, dass die Verbindung durch modifiziertes Knorpelgewebe hergestellt wird. Knorpelzellen sind in ein biegsames Fasernetz eingelagert. Meine eigenen Untersuchungen haben solche Verbindungen bei Fischen weit verbreitet angetroffen und selbst bei solchen, bisher nicht bekannten Gelenkformen der Fische, die in ihrer Organisation eine sehr hohe Stufe erreichen, ja selbst bei den Gelenken der Amphibien und der Amnioten, konnte die Knorpelzelle als herrschendes Element nachgewiesen werden (s. meinen Berliner Vortrag 1908 und die Abhandlung im Biol. Centralbl. 1908).

Dies lässt den Schluss zu, dass jene bei den fossilen Haien vorhandenen biegsamen Stellen zwischen den soliden Stücken aus einer biegsam modifizierten Knorpelmasse bestanden haben, die dem eigentlichen Knorpel sehr nahe gestanden hat, die auch heute als Bindemittel noch weit verbreitet ist und stets den ursprünglichen, der Gelenkspaltbildung vorausgehenden Zustand darstellt. Hinter dieser Gliederung selbst steht wahrscheinlich eine noch ältere Einheit, indem sich jene Gliederung aus der Einheit infolge einer Durchbiegung des kontinuierlichen Knorpels einstellte.

Mit dieser hypothetisch eingeschränkten Annahme zu dem Vorknorpelgewebe zurückkehrend, lässt sich nun sagen, dass in der einheitlichen Vorknorpelanlage möglicherweise auch eine uralte Einheit des Extremitätenknorpels enthalten ist, dass sie sich aber mit Sicherheit nur beziehen lässt auf wenige durch biegsamen

Faserknorpel aneinandergeschlossene Knorpel-elemente. Auf keinen Fall ist, wie dies auch Braus (1909) für die Extremitäten und Gaupp (1900) für den Schädel neuerlich hervorheben, die Vielheit der embryonalen Knorpelcentren auch auf eine von vornherein existierende gleich große Vielheit der Skelettstücke zu beziehen. Zum mindesten ist also das sicher, dass vieles, was jetzt durch gesonderte Knorpelcentren entsteht, stammesgeschichtlich durch Gliederung aus einheitlichen Stücken entstanden ist, dass an diesen Stellen also die einheitliche vorknorpelige Anlage auch stammesgeschichtlich eine Einheit rekapituliert. Aber wir können noch einen Schritt weiter gehen. Denn es lässt sich wahrscheinlich machen, dass das Vorknorpelgewebe schon ehe es sich entfaltet, in den lockeren Mesenchymzellen präformiert ist, so dass sich die Fähigkeit, das Skelett aufzubauen, schon an eine latente Anlage knüpft, ehe die vorknorpelige sichtbar geworden ist (Gaupp, 1906, p. 578; Braus; 1909). Da sich uns nun oben gezeigt hat, dass die Vorknorpelanlagen bald im ganzen verknorpeln, bald nur einen Anlauf dazu nehmen, bald gar nicht, so lässt sich der Schluss mit Sicherheit daraus ziehen, dass ursprünglich der gesamten Vorknorpelanlage und deren rein mesenchymatösen Vorstadien die durch Vererbung überkommene Fähigkeit innewohnt, Knorpel zu erzeugen, während es von den speziellen Verhältnissen abhängt, ob diese Fähigkeit entwickelt wird oder nicht.

Das Vorknorpelgewebe enthält also die vererbte Fähigkeit, in all seinen Teilen Knorpel zu erzeugen; es entspricht in seiner einheitlichen Anlage einem Stadium einiger durch biegsamen Faserknorpel aneinandergeschlossener Knorpelstücke.

Verfolgen wir nun aber die Entwicklung einer vorknorpeligen Anlage, so ergibt sich die merkwürdige Tatsache, dass sie niemals völlig in Knorpel aufgeht, dass stets also mehr Vorknorpelgewebe angelegt wird, als Knorpel entsteht, und dass sich ein großer Teil dieses Gewebes zu anderen Endprodukten hin entwickelt. Hierin liegt die zweite, sich an das Vorknorpelgewebe knüpfende Frage, deren Untersuchung wir uns jetzt zuwenden. Es sind vier Gewebsformen,

1. das Perichondrium,
2. die Gelenkgewebe,
3. das vesiculöse Gewebe,
4. das Sehngewebe,

die aus embryonalem Vorknorpelgewebe hervorgehen, also aus einem Gewebe, das, wie wir gesehen haben, die Tendenz zur Knorpelbildung ererbterweise in sich trägt. Es fragt sich, wie die genannten Gewebe zu dieser eigentümlichen Entstehung kommen. Auch hier ist nun die stammesgeschichtliche Vergleichung

der einzige Weg, uns die verwandtschaftlichen Beziehungen der genannten Gewebe zu enthüllen. Ich stelle daher zunächst darüber zusammen, was man heute darüber weiß.

Über das Perichondrium sagt Seimon, dass es bei Dipnoern auffallend zart sei, namentlich sei es an der Stelle der Gelenkverbindungen ganz dünn. Man findet es auch sonst bei Fischen von sehr verschiedener Derbheit. Es scheint also, dass bald nur eine schmale, bald eine breitere Zone des Vorknorpels zum Perichondrium umgewandelt wird. Stammesgeschichtlich entsteht das Perichondrium nicht aus Bindegewebe, sondern es ist eine peripherische Zone des Knorpels selber, die sich ursprünglich lamellös, später faserig differenziert. Namentlich die Amphibien bieten hierfür vorzügliche Beispiele, wie ich an anderem Orte dartun werde.

Zu den Gelenkgeweben rechnen wir zunächst die Labia glenoidalia. Man sagt gewöhnlich, dass sie aus derbem, sehnig-elastischem Fasergewebe bestehen. Dies ist richtig, sogar schon bei Rochen trifft man Erweiterungen der Gelenkpfannen, aus solchem Gewebe bestehend, an. Aber das ist keineswegs die Norm. Bei Fischen kommen Labia glenoidalia sonst nur noch bei Crossopterygiern und Knochenfischen vor. Bei den Knochenfischen bestehen sie aber aus dem sogen. vesiculösem Gewebe, das uns gleich beschäftigen wird. Bei den Amphibien dagegen sind sie zumeist aus hyalinem Knorpel oder aus faserig umgebildetem Knorpel aufgebaut. Sodann gehören zu den Gelenkgeweben die Menisci und Discus articulares. Auch diese bestehen bei Säugetieren meist nicht mehr aus Knorpel, sondern aus sehnig-elastischem Gewebe. Dagegen sind sie bei den Amphibien, ja auch noch bei Schildkröten und Eidechsen ganz oder teilweise knorpelig. Was endlich die Synovialmembran anlangt, so ist bei Fischen eine solche überhaupt nicht in der Weise vorhanden, wie es von Säugetieren bekannt ist. Dort bei Fischen haben wir in der Auskleidung der Gelenke entweder Vorknorpelgewebe oder vesiculöses Gewebe oder sehniges Gewebe. Keine Spur jener lockeren, saftspaltenreichen Bindegewebslamelle, wie sie bei Amnioten vorkommt, ist bei Fischen vorhanden. Synovialfalten und Zotten fehlen. Dagegen blättern sich die sehnigen Oberflächen der Gelenkenden oft zottenartig ab. Bei den Amphibien zeigt die Synovialhaut nicht mehr diesen Bau; sie besteht aus einer meist einfachen Lage platter Bindegewebszellen, aussen von fibrösen Schichten umgeben. Knorpelzellen darin sind sehr häufig. Erst bei den Amnioten tritt innerhalb der Synovialhaut schließlich das Fettgewebe auf. Wir sehen also, dass bei den Gelenkgeweben in allen Teilen suczessive an Stelle von Knorpelgewebe das Bindegewebe in mannigfacher Modifikation tritt.

Von ganz besonderem Interesse ist nun das vesiculöse Gewebe, eine von Schaffer (1903) und Studnitzka (1903) genauer

gekennzeichnete Gewebsform. Schaffer fasst es als ein Vorläuferstadium des Knorpelgewebes auf. Dieses, dem Kiemenknorpelgewebe der Neunaugen und dem Chordagewebe sehr ähnliche Gewebe findet sich ungemein verbreitet, auffälligerweise stets im Zusammenhang mit dem Skelett. Ich möchte dabei ein wenig verweilen, weil es mir möglich gewesen ist, festzustellen, dass dies Gewebe an Stellen auftritt, wo bei stammesgeschichtlich älteren Formen hyaliner Knorpel besteht. Die Gelenke der Knochenfische waren hier sehr wertvolle Objekte.

1. Es besteht hier die Gelenkoberfläche der articulierenden Knochen und Knorpel stets aus vesikulösem Gewebe.

2. Die distalen Radien sind bei Teleostiern so klein, dass sie durch mächtige Labia glenoidalia aus vesiculösem Gewebe erst in den Stand gesetzt werden, Gelenkpfannen zu bilden.

3. Die Basen der proximalen Radien bestehen nicht mehr aus Knorpel, sondern meist aus vesiculösem Gewebe. Bei *Leuciscus* entwickelt sich Knochen auf diesem Gewebe, wie sonst auf Knorpel und entsendet auch Knochenbälkchen ins Innere hinein.

4. Endlich — was schon seit Swirsky bekannt ist —, tritt ein ganzer Teil des Flossenskelettes der Ganoiden, das Basipterygium, bei den Teleostiern nicht mehr knorpelig, sondern als Platte aus vesiculösem Gewebe auf. In diesem Gewebe stecken die knöchernen Radien darin, und zwar bilden sie durch ihre Bewegungen innerhalb des vesiculösen Gewebes kleine Spezialgelenke um sich herum aus. In mannigfachen Beziehungen also: in der Fähigkeit, die Gelenkflächen und die Labia glenoidalia zu bilden, dem Knochen als Grundlage zu dienen und selbst in sich kleine Gelenke entstehen zu lassen — in all dem ersetzt das vesiculöse Gewebe bei den Teleostiern funktionell den Knorpel der Ganoiden. Auf diesen Ersatzvorgang ist bisher wenig geachtet worden. Nur bei Wiedersheim (1892, p. 172) habe ich die Angabe gefunden, dass ein Skelettstück des Schultergürtels, das bei Haifischen knorpelig sei, bei Ganoiden zeitlebens „vorknorpelig“ bleibe.

Diese Befunde machen es ganz unwahrscheinlich, dass das vesiculöse Gewebe ein Vorläufer des Knorpelgewebes gewesen sei. Vielmehr ist es aufzufassen als eine Hemmungsbildung des Knorpels. Das Vorknorpelgewebe bleibt bei dem Anlauf zur Knorpelbildung stehen; es wird aus einem embryonalen Gewebe zu einer Dauerform. Ähnlich wie das embryonale Gallertgewebe sich im Nabelstranggewebe zu einer Dauerform erhebt und in dem Anlauf zur Fibrillenbildung stehen bleibt, so erhebt sich auch das Vorknorpelgewebe, im Anlauf zur Knorpelbildung stehen bleibend, zum Rang eines Dauergewebes und gelangt zu grosser Bedeutung. Auch Studnitzka (1903) beurteilt den Zusammenhang ähnlich und spricht daher von transitorischem und

dauerndem Vorknorpelgewebe, welches letztere dem vesiculösen Gewebe Schaffer's entspricht. Studnitzka betont sehr richtig (1903, p. 353) die Discrepanz zwischen der embryonalen und stammesgeschichtlichen Entstehung des vesikulösen Gewebes, indem er sagt, embryonal entstehe es aus Vorknorpel, stammesgeschichtlich könne es aber nicht eher dagewesen sein als der Knorpel, da doch alle Skelettelemente zuerst aus Knorpel beständen. Wie wir sehen, lässt sich diese Vermutung tiefer begründen und wenigstens für die Fische zur Sicherheit einer durch die Beobachtung bestätigten allgemeinen Erfahrung erheben.

Es bleibt schließlich noch einiges über das Sehngewebe zu bemerken. In der Literatur sind zahlreiche Angaben darüber enthalten, dass im Inneren der Sehnen knorpelige oder vesiculöse Einschlüsse vorkommen. Meine eigenen Untersuchungen haben mir dies an den Sehnen von Amphibien und Reptilien bestätigt. Ja — es gibt Sehnen z. B. am Oberschenkel der Eidechse, die völlig aus vesiculösem Gewebe bestehen. Ebenso gibt es bei Knochenfischen Sehnen, die, gleichsam aus diesem Gewebe herausgeschmolzen, an die sekundären knöchernen Rädien herantreten. Man kann schließlich an jeder Sehne bei sorgsamer Untersuchung Beobachtungen über die Lagerung und Anordnung der Zellen machen, durch die man an die Lagerung und Anordnung der Zellen im Knorpel erinnert wird. Hieran reihen sich die Beobachtungen, dass bestimmte Teile in den Gelenken, so z. B. die Ligg. cruciata im Kniegelenk, völlig den Bau der Sehnen besitzen und dass auch in ihnen häufig sogar basophile hyaline Einschlüsse gefunden werden. Endlich muss hervorgehoben werden, dass viele Stellen in den Gelenken der Fische völlig sehnigen Bau besitzen. Die Fasern verlaufen hier parallel als Überkleidung der Oberflächen an den articulierenden Flächen, so bei Selachiern und Dipnoern. Die Kontinuität zwischen diesem Gewebe und dem Knorpel ist dabei ersichtlich in weiter Ausdehnung vorhanden.

Nach all dem möchte ich eine innere Verwandtschaft auch zwischen Sehnen- und Knorpelgewebe annehmen, wenngleich noch nicht angegeben werden kann, ob sich hierin alle Sehnen und all ihre Teile gleichwertig verhalten. Ebenso wenig ist über die embryonale Entwicklung der Sehnen bisher etwas Sicheres bekannt geworden, bis auf eine Angabe von Ranvier, wonach sich die Achillessehne aus demselben Zellmaterial aufbaut, wie der Knorpel des Calcaneus. Es scheint nach dieser Angabe, vor allem aber auf Grund der ausgedehnten Beobachtungen an ausgebildeten Sehnen nicht zu gewagt, auch sie zum Teil als aus Vorknorpelgewebe entstanden zu betrachten. Für den Sesamknorpel in der Achillessehne des Frosches behauptet Studnitzka (1903, p. 353), dass er aus dem Bildungsgewebe der Sehne entstehe.

Wir haben hierdurch die Gewebe, die sich aus dem Vorknorpelgewebe neben dem hyalinen Knorpel sonst noch entwickeln, auch stammesgeschichtlich charakterisiert und sie alle in nähere Beziehungen zum hyalinen Knorpel bringen können. Da wir nun oben gesehen haben, dass das Vorknorpelgewebe durch die ihm Kraft der Vererbung innewohnende Tendenz in ganzer Ausdehnung die Fähigkeit besitzen muss, hyalinen Knorpel zu erzeugen, so ergibt sich, dass bei all den erwähnten Geweben diese Fähigkeit in ihrer Entfaltung gehemmt oder ganz unterdrückt worden ist. Dass alte knorpelige Skelettelemente während ihrer embryonalen Anlage in der Entwicklung gehemmt werden und nicht weiter gelangen als bis zum Stadium unreifen Knorpels, oder sogar zu Bindegewebe werden, sind Beobachtungen, die bereits auf anderen Gebieten gemacht worden sind. Fuchs (1906, p. 29) hat gesehen, wie sich embryonal eine Knorpelanlage im Squamosum von *Didelphys* in Bindegewebe umbildete. Weiterhin (ibid. p. 82ff.) ist er der Ansicht, dass auch in der Anlage der Knorpel im äußeren Ohre und im Visceralskelett der Säugetiere bemerkenswerte Retardationen vorkämen. Gaupp (1906, p. 603ff. und 1908, p. 768) erörtert auch für den Schädel das allgemeine Vorkommen dieser Retardationen. Ein Satz dieses Autors soll hier Platz finden, weil er das Verhältnis sehr klar ausdrückt. Er sagt (1908), dass es am Schädel Knochen auf bindegewebiger Grundlage gebe, die also als Deckknochen entstehen, wobei aber das Bindegewebe „als nicht verknorpelnder Abschnitt des Primordialcraniums zu gelten habe“. — Bei primitiven Formen ist von dieser Hemmung noch nicht viel zu spüren: der größte Teil des Vorknorpels geht auch tatsächlich in Knorpel über. Bei den Teleostiern und Amnioten aber ist an vielen Stellen die Entfaltung völlig gehemmt: große Bezirke des Vorknorpels treten nie mehr in das Knorpelstadium oder nehmen nur einen Anlauf dazu. Wir konnten aber die Vorknorpelanlage auf einen Urzustand beziehen, in dem wenige Knorpelstücke durch biegsame Faserknorpelplatten kontinuierlich verbunden waren. Folglich entsteht für unsere Forschung die Aufgabe, das phyletische Geschick dieser Knorpelanlage und die immer steigende ontogenetische Unterdrückung der Knorpelbildung in ursächlichen Zusammenhang zu setzen. Diesen Zusammenhang erblicke ich in einer durch die Muskeltätigkeit veranlassten und andauernd gesteigerten fibrösen Metaplasie des Knorpels während seiner stammesgeschichtlichen Ausbildung. Wir können diesen Vorgang natürlich nicht mit Händen greifen, denn er vollzieht sich im individuellen Leben der einzelnen Individuen. Erst der Vergleich zahlreicher Objekte, wie ich ihn seit Jahren angestellt habe, macht die Wirkung dieser Muskeltätigkeit am Knorpel augenfällig. Durch den Zug der

Muskeln entfaltet sich phylogenetisch ein Perichondrium — der Zug der Muskeln bewirkt die Entstehung faserknorpeliger Fortsätze am Knorpel in der Richtung des Muskelzuges: der Sehnen. Der Muskelzug biegt auch die Kontinuität der Knorpelstücke durch und erzeugt am Knorpel, der sich an Zug, Druck, Reibung und Abscherung anpasst, die mannigfachen Gelenkgewebe durch Metaplasie aus dem Knorpel selbst. Hiermit wird ein alter Ausspruch von Roux wieder zur Beachtung nahegeführt: „Der primäre und — wie mir scheint — durch Druck und Zug passiv bildsamste Bestandteil der Skelettteile ist der Knorpel. Ein knorpeliges mit eigener Wachstumsfähigkeit versehenes Gebilde kann durch abnormen Druck in der Druckrichtung am Wachstum gehemmt werden; dabei kann dieser Knorpel, in möglichster Betätigung seiner jugendlichen, immanenten Wachstumsfähigkeit kompensatorisch seitwärts auswachsen, weiterhin an Stelle des Wegfalles oder der Verringerung von Druck oder gar bei Vorhandensein abnormen Zuges zu abnorm starkem Wachstum veranlasst werden . . . In der Jugend ist also in erster Linie der Knorpel das durch sein immanentes Wachstumsvermögen und durch seine Reaktionen die Gestalt der Skelettteile bestimmende Material (II, S. 48/49).“ Hier spricht Roux von der „Jugend“ und denkt dabei an die Jugend des Individuums und an krankhafte Störungen in der Ausbildung des Skelettes. Aber wir werden auch in der „Jugend“ des Wirbeltierstammes, wo, wie bei Selachiern, Ganoiden, Dipnoern und Amphibien der Knorpel herrscht, die physiologische Ausgestaltung des Skelettes auf dieselben Quellen zurückführen müssen und anerkennen, dass hier, nicht in der Ontogenese, die Gestaltung entsteht, dass von hier aus über die Verwendung des Vorknorpelgewebes der nächsten Generationen verfügt wird.

Roux selbst geht an einer anderen Stelle auf die Phylogenese als den Quell der causalen Gestaltung zurück (II, p. 228 bis 231) und in sehr erfreulicher Weise hat Braus kürzlich, um all diesen ontogenetischen Spekulationen zu begegnen, gezeigt, dass zu einer Zeit, wo die Gelenkformen bereits angelegt sind, eine elektrische Reizbarkeit der Muskulatur noch völlig unmöglich ist. Die Knorpelzellen erwachsener Tiere kommen an bestimmten Stellen unter neue Bedingungen, sei es, dass Druck sie hemmt, sei es dass Zug sie zu reger Tätigkeit reizt. Durch Vererbung dieser Zustände wird für die Vorknorpelzellen der nächsten Generation der Grad bestimmt, bis zu dem sie hyalines Knorpelgewebe ausbilden oder auf dem sie in dieser Bildung gehemmt werden. Um diese Verhältnisse auf eine kurze Formel zu bringen, könnte man zweckmäßig vielleicht ein primäres und sekundäres Knorpelskelett unterscheiden. Das sekundäre Knorpelskelett umfasst die oben (s. S. 745) aufgezählten vier Gewebe und entsteht stammes-

geschichtlich aus dem primären Knorpelskelett. Je weiter die Entwicklung des Wirbeltierstammes vorschreitet, desto mehr primäres Knorpelskelett wird in sekundäres übergeführt, und wir können uns vorstellen, dass auf diesem Wege das primäre Skelettmaterial im Körper auf weite Ausdehnung hin verbreitet wird. Das Vorknorpelgewebe wäre dann embryonal die Matrix, die stets den gesamten Umfang des primären und sekundären Skelettes wieder herstellte.

So können wir unsere Untersuchungen über das Vorknorpelgewebe folgendermaßen zusammenfassen:

1. Es ist keine palingenetisch entstehende, sondern eine speziell embryonale Gewebsform.
2. a) Sie weist durch die Einheitlichkeit ihrer Anlage auf ein sehr wenig gegliedertes System synchondrotisch miteinander verbundener Skelettelemente hin. Der gesamten Anlage wohnt die ererbte Tendenz inne, die Vorknorpelsubstanz in hyaline Knorpelsubstanz zu verwandeln.
- b) Diese Tendenz wird in verschiedenem Maße unterdrückt. Hierin sprechen sich embryonal die phylogenetisch erfolgten metaplastischen Prozesse am primären Knorpelskelett aus, die zur Entstehung eines im Körper weithin ausgedehnten sekundären Knorpelskelettes geführt haben.

Es kann diese Darstellung nicht geschlossen werden, ohne dass auf zwei Folgen hingewiesen worden wäre, die sich aus einer derartigen durch die Beobachtungen gestützten Auffassung ergeben müssen.

Erstens nämlich führt diese Auffassung dazu, eine Determination der Mesenchym- und Vorknorpelzellen als gegeben anzunehmen, eine Mosaikzusammensetzung der mesenchymatösen und später vorknorpeligen Anlage des Skelettes, derart, dass z. B. die Anlagen eines Meniscus oder eines Lig. cruciatum bereits frühzeitig von den Anlagen der Gelenkflächen unterschieden sein müssen. Zu ähnlicher Konsequenz ist auch kürzlich Braus (1909) bei seinen Transplantationen und Exstirpationen von Extremitäten gelangt.

Die zweite, viel wichtigere Konsequenz ist die Annahme einer Kontinuität des Knorpelgewebes und die völlige Abweisung einer sogen. „freien“ Entstehung von Knorpel oder knorpelartigem Gewebe an beliebigen Stellen im Bindegewebe. Wäre das Gegenteil, also die freie Entstehung, wirklich wissenschaftlich bewiesen, so wäre der gesamten obigen Darstellung der Boden entzogen. Der allgemein herrschenden Annahme einer freien Entstehung hat Gegenbaur¹⁾ stets den Satz entgegengestellt, dass Knorpel nur

1) Zu vergleichen ist die Hauptstelle. Vgl. Anat. Bd. I, S. 590.

von Knorpel abstammen könne. Gewiss muss der Knorpel irgendwo einmal „zuerst“ entstanden sein, aber wir haben oben gesehen, dass er jedenfalls nicht so entstanden ist, wie er im Embryo heute noch entsteht. Wenn ein Forscher wie Gaupp auf anderem Standpunkte steht und nach Prüfung der Sachlage im einzelnen Falle einen embryologisch zu beobachtenden „frei“ entstandenen Knorpelkern außer Beziehung zu älteren Knorpelherden setzt, so ist die Aufgabe damit noch nicht definitiv gelöst, denn es scheint nötig, den Zusammenhang wirklich auszuschließen. Wer aber wollte den Wegen nachspüren, auf dem vorknorpeliges, ja mesenchymatöses Material in Gegenden kommt, die fern von anderen Knorpelcentren liegen?

Demgegenüber ist die Knorpelzelle ein so spezifisches Element, die Erzeugung der Chondroitinschwefelsäure eine so spezifische Leistung, dass die Vorstellung von der Kontinuität eines solchen Gewebes ihre Berechtigung hat, auch ohne dass wir im einzelnen Falle diese Kontinuität wirklich nachweisen, zumal wir gerade durch die jüngsten Experimente von Braus wissen, wie bereits in den Mesenchymzellen die Fähigkeit, hyalinen Knorpel zu bilden, latent vorhanden ist.

Wenn die Vorstellung von der Kontinuität also auch ebenso wie eine Konsequenz auch eine Voraussetzung meiner Darlegungen ist, so ist es doch eine solche, die mit unseren biologischen Vorstellungen in Einklang steht und uns zu einem tieferen Einblick in die sich am Skelettsystem abspielenden Vorgänge verhilft.

Jena, 28. Mai 1909.

Literatur.

1880. Swirski. Untersuchungen über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skelettes der Brustflosse des Hechtes. Dissert. inaug. Dorpat.
1882. v. Rautenfeld. Morphologische Untersuchungen über das Skelett der hinteren Gliedmaßen von Ganoiden und Teleostiern. Dissert. inaug. Dorpat.
1888. Ranvier. Technisches Lehrbuch der Histologie, übersetzt von Nicati und van Wyss.
1890. Salenski. Entwicklung des Sterlets, Verhandl. der naturwissensch. Gesellsch. zu Kasan (zitiert nach Wiedersheim).
1892. Wiedersheim. Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena. (Mit Atlas.)
1894. Ducret. Contribution à l'étude du développement des membres pairs et impairs des poissons téléostéens. Inaug. diss. Lausanne.
1895. Roux. Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. II. Leipzig, Engelmann.
1896. Schaffer. Über das knorpelige Skelett von *Ammocoetes branchialis* nebst Bemerkungen über das Knorpelgewebe im allgemeinen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 61, p. 606—659, Taf. 27—29.

1897. Born. Über die Verwachsungsversuche an Amphibienlarven. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. IV.
1897. Studnitzka. Über Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48, p. 606—643, Taf. 30—31.
1898. Gegenbaur. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Bd. I.
1898. Semon. Die Entwicklung der paarigen Flossen des *Ceratodus Forsteri*. Denkschriften d. med. nat. Gesellsch. Jena. Bd. IV.
1899. Hansen. Über die Genese einiger Bindegewebssubstanzen. Anat. Anz., Bd. 16, p. 417—438.
1902. E. Ruge. Die Entwicklungsgeschichte des Skelettes der vorderen Extremität von *Spinax niger*. Morph. Jahrb., Bd. 30.
1903. Fibich. Beitrag zur Kenntnis des hyalinen Knorpels. Anat. Anz., Bd. 24, p. 209—214.
1903. Schaffer. Über das vesiculöse Stützgewebe. Anat. Anz., Bd. 23, p. 464—479.
1903. Studnitzka. Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. Anat. Hefte, Bd. 21, p. 278—525, Taf. 35—44.
1906. Braus. Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelettes. O. Hertwig's Handbuch der vergl. u. experim. Entwicklungsgeschichte. Bd. III, Teil 2, S. 167—235.
1906. Gaupp. Die Entwicklung des Kopfskelettes. Ibid. S. 573—627.
1906. Fuchs. Untersuchungen über die Entwicklung der Gehörknöchelchen, des Squamosums und des Kiefergelenkes der Säugetiere etc. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Suppl., p. 1—90.
1908. Gaupp. Die Entwicklung des Kopfskelettes von *Echidna*. Jenaer Denkschriften.
1908. Krauss. Über die Genese des Chordaknorpels der Urodelen und die Natur des Chordagewebes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 73, p. 69—116, Taf. 4—6. (Mit Literatur.)
1908. Lubosch. Über Wirbeltiergelenke. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf der 22. Versammlung, Berlin.
1908. — Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Synovialhaut und der Sehnen. Biol. Centralbl., Bd. 28.
1909. Braus. Gliedmaßenpropfung und Grundfragen der Skelettbildung. I. Die Skeletanlage vor Auftreten des Vorknorpels und ihre Beziehungen zu den späteren Differenzierungen. Experimentelle Beiträge zur Morphologie. Bd. I, Heft 3. Leipzig, Engelmann.

Beiträge zur Muskelphysiologie von *Sipunculus nudus*.

Von F. J. J. Buytendyk.

Die manchen interessanten Eigentümlichkeiten der Rüsselretraktoren, welche J. v. Uexküll¹⁾ studiert hat, haben mir Anlass gegeben, den Einfluss gewisser Salzlösungen auf diese glatten Muskeln, welche sich auf direkte wie auch indirekte Reize hin schnell zusammenziehen und also in ihren mechanischen Verhältnissen den quergestreiften Muskeln sehr nahe kommen, zu untersuchen. Zum Teil erhielt ich bei diesen Untersuchungen Resultate,

1) J. v. Uexküll, Zeitschr. f. Biologie, Bd. 33 u. 44.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [29](#)

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

Artikel/Article: [Die embryonale Entwicklung des Knorpelgewebes und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. 715-753](#)