Die Entwicklung der Deckknochen

am

Kopfskelett des Hechtes (Esox lucius).

Von

Dr. Johannes Walther.

Hierzu Tafel III und IV.

Seit durch die Arbeiten von Oscar Hertwig[1]) die Entstehung der sogenannten Deckknochen auf die Bildung von Schleimhautzähnchen zurückgeführt worden ist, die den Placoidschuppen der Selachier homolog sind, ist die viel discutirte Frage der Osteogenese in ein anderes neues Licht getreten. Während nun durch die oben citirten Arbeiten die Entstehung der Deckknochen aus Schleimhautzähnchen für Selachier, Ganoiden und Amphibien nachgewiesen worden ist, sind diesbezügliche Untersuchungen bei Teleostiern bislang noch nicht gemacht worden. Selbst die eingehende Monographie Parkers über Structur und Entwicklung des Lachsschädels[2]) erwähnt die Schleimhautzähnchen, welche der Bildung mehrerer Knochen vorausgehen, nicht, und nur entfernt lässt sich eine Stelle in Parkers „Morphologie des Schädels[3]) hierauf deuten. Der Einzige, der Zähnchen beschreibt, die der Knochenentwicklung vorausgehen, ist Carl Vogt[4]).

Von den bei uns lebenden Fischen ist jedenfalls der Hecht für derartige Untersuchungen das geeignetste Object. Abgesehen davon, dass er zu den wenigen Sommerlaichfischen gehört, enthält

---

[1]) Oscar Hertwig, Placoidschuppen der Selachier. Jen. Zeitschrift VIII. — Zahnsystem der Amphibien. Archiv f. mikr. Anat. XI. Supplement. — Hautskelett der Fische. Morph. Jahrb. II.

[2]) Parker, On the structure and development of the skull in the Salmon. Phil. Transact. 1873.

[3]) Parker, Morphologie des Schädels (übers. v. Vetter). §. 780.

[4]) C. Vogt, Embryologie des Salmones.

sein Schädel, wie schon Arendt[1]) und dann Vrolick[2]) gezeigt haben, sehr viel Knorpel; er darf daher schon aus diesem Grunde zu den niedriger organisirten Knochenfischen gerechnet werden; daneben zeigt er eine so reiche Bezahnung des gesammten Mundhöhlen- und Schlundskelettes, dass sich auch hierdurch ein primitiveres Verhalten kennzeichnet.

Auf den Rath und unter der Leitung des Herrn Professor Oscar Hertwig wurden vorstehende Untersuchungen im Frühjahr 1882 im anatomischen Institute zu Jena vorgenommen. Es galt nachzuweisen: *ob und in wie weit beim Hechte der Deckknochenbildung eine Entwicklung von Schleimhautzähnchen vorausgehe, und wie der Verknöcherungsprocess verlaufe.* Ich hatte ursprünglich die Absicht, die Entwicklung des Hechtschädels von seiner frühsten Anlage noch innerhalb der Eihülle zu studiren, da ich nicht wissen konnte, wann die ersten Knochen resp. Zähnchen erscheinen. Leider wurde mir dies durch einen unglücklichen Zufall vereitelt, und ich musste mich mit Embryonen begnügen, die schon einige Tage ausgeschlüpft waren. Aus der Fischzuchtanstalt zu Lübbinchen b. Guben erhielt ich solche, die etwa 4 Tage alt und 11 Mm. lang waren, und die ich in einem Brutkasten einen Monat lang lebend erhielt. Spätere Stadien fing ich aus einem Teich in der Nähe von Jena. Wahrscheinlich waren auch sie Ende März ausgeschlüpft, doch infolge besserer Nahrung bedeutend grösser als die im Kasten gezogenen. Da ich das Alter derselben nicht bestimmen konnte, bezeichne ich die betreffenden Stadien nach der Körperlänge in Millimetern.

Es sei mir hier gestattet, meinem hochgeschätzten Lehrer Herrn Professor Dr. O. Hertwig, dessen Wort und That bei meinen Studien wie besonders bei dieser Arbeit ich soviel verdanke, den herzlichsten Dank hierfür auszusprechen.

---

[1]) Arendt, De capitis ossei Esocis Lucii structura singulari.

[2]) Vrolick, Studien über die Verknöcherung etc. Niederl. Archiv f. Zoologie I.

I. Theil.

Beobachtungen.

Die Köpfe wurden meist frisch untersucht, nachdem sie in 2 % Kalilauge aufgehellt und in reichlichem Wasser abgepinselt worden waren. Zur besseren Orientirung über die Lagerverhältnisse einzelner Theile wurden Querschnittserien durch ganze Köpfe wie durch specielle Stücke angefertigt. (Gehärtet in ½ % Chromsäure und gefärbt mit Boraxcarmin oder gehärtet in schwächerem, dann stärkerem Alkohol und gefärbt mit Bismarkbraun.)

Erstes Stadium.

Die jüngsten mir zu Gebote stehenden Hechte waren etwa 4 Tage alt und 11 Mm. lang. Der Dottersack war zwar schon sehr resorbirt, doch immer noch deutlich zu sehen, Pigment in der Haut noch relativ wenig abgelagert.

1) Das Primordialcranium.

Das Primordialcranium, wie es nach Maceriren in Jodserum oder Behandlung mit 2 % Kalilauge und nachherigem Abpinseln isolirt wurde, besteht aus glashell durchsichtigem Embryonalknorpel. Die geringe Zwischensubstanz gegen die die einzelnen Zellen nicht so scharf wie später abgegrenzt sind, ist ziemlich weich. Die Knorpelzellen sind meist in einer zu der Längsrichtung des betreffenden Schädeltheiles senkrechten Ebene orientirt. Ein grosser Theil der Knorpelränder geht allmählig in embryonales Bindegewebe über; so der Pterygoidtheil und die oberen Ränder der Schädelwandung; daher sind manche Grenzen nur bei schwächerer Vergrösserung zu erkennen. Am Primordialcranium fällt vor allem der grosse Unterschied zwischen vertebralem und praevertebralem (oder facialem) Schädeltheil in die Augen (Taf. III, Fig. 1, 4), wie er nach Gegenbaurs[1]) Untersuchungen für den Selachierschädel festgestellt wurde, und zwar in gleicher Weise bei dorsaler wie seitlicher Ansicht. Die Grenze beider bildet die *Hypophysis* (*H*), welche vor dem eigenthümlich runzlichen Chorda-

---

[1]) C. Gegenbaur, Untersuchungen zu vergleich. Anatomie der Wirbelthiere, III, S. 295.

ende liegt. Die Hypophysis selbst ist, wie aus Quer- und Längsschnitten hervorgeht, schon vollständig abgeschnürt und mit dem Gehirn vereinigt.

Der praevertebrale Theil besteht aus den beiden Trabeculae, die fast vollständig verschmolzen sind. Während ihnen am Vorderende die Palatoquadratbogen (*pqu*) angelagert sind, umgreifen sie hinten die Hypophysisgrube, um in den vertebralen Schädeltheil überzugehen. Dieser, an Länge dem praevertebralen ungefähr gleich, kennzeichnet sich, zumal auf Querschnitten (Taf. III, Fig. 3) deutlich als eine Fortsetzung und Umbildung der embryonalen Wirbelsäule. In die basale Fläche ist die Chorda (*Ch*) eingelagert und allseitig von Knorpel umschlossen. Derselbe steigt dann beiderseits empor, um die laterale Bedeckung des Centralnervensystems zu bilden und die Gehörkapseln (Taf. III, Fig. 3 *Au*) (mit je 1—2 Otolithen) zu umschliessen. Dorsal ist es noch nicht zum Verschluss des cavumcranii gekommen, hier wird das Gehirn nur von weicheren Gewebstheilen bedeckt.

Der Palatoquadratknorpel articulirt wie gesagt seitlich am Vorderende des Ethmoidalknorpels (*eth*) (= *Trabeculae*), um sich schräg nach hinten und unten zu begeben und den Gelenkkopf für den Unterkiefer zu bilden. Dieser beginnt hier mit einer Art Pfanne zur Aufnahme des Gelenkkopfes, wird dann nach vorn dünner und verläuft ohne in der Mitte getrennt zu sein. Der Quadratumtheil des Palatoquadratum grenzt nach hinten an den unteren Theil des Hyomandibularbogens (*hm*) an, ein oben quadratisches, nach vorn und unten spitz zulaufendes Knorpelstück, mit dem in der Mitte durch ein kleines Knorpelstückchen (*sthy*) der Hyoidbogen (*hy*) verbunden ist. Die beiderseitigen Hyoidbogen wie die nachfolgenden 4 Kiemenbogen vereinigen sich median an einem Knorpelstab, der sich nach vorn in den Zungenknorpel (*li*) fortsetzt, nach hinten sich gabelt und so ein paar rudimentäre Kiemenbogen bildet.

2) Zahn- und Knochenbildung.

Auf dem eben geschilderten Stadium beobachtet man die ersten Schleimhautzähnchen; und zwar fand ich auf dem jüngsten der untersuchten Schädel: 2 Zähnchen auf dem Vorderende des Ethmoidalknorpels (*vo*), je 1 Zahn auf dem Vorderende des Palatoquadratbogens (*pa*), beiderseits 3 auf dem Unterkiefer (*mk*) und je 3 an der Stelle der späteren *Pharyngaea inferiora* (*ph. i*) und *superiora* (*ph. s*).

Die Anlage der Zähnchen geschieht in der schon vielfach[1]) beschriebenen Weise und wurden auf Querschnitten alle Entwicklungsstadien verfolgt. Das in die Tiefe wuchernde Epithelsäckchen wird von dem ihm entgegenwachsenden Dentinkeim eingestülpt (Taf. IV, Fig. 1). Es findet hierauf zwischen beiden die Anlage und das Wachsthum des Zahnes statt (Dentin- und Schmelztheil). Junge Zähne lassen auf Flächenbildern wie auf Querschnitten noch kein Cementplättchen erkennen. Die Verkalkung des subcutanen Bindegewebes zum Cementtheil des Zahnes beginnt zu einer Zeit, wo nur die obere Hälfte des Zahnes abgeschieden und verkalkt ist. Es giebt also ein Stadium, wo das Zahnspitzchen vom Cementtheil noch getrennt erscheint, wie Taf. IV, Fig. 5 *c. d* zeigt. (Auf die Bedeutung dieses Umstandes werde ich weiter unten zurückkommen.) In welcher Weise, ob durch Ausscheidung oder Umwandlung der betreffenden Bindegewebszellen das Cement-(Knochen-)plättchen angelegt wird, vermag ich nicht zu entscheiden. Dem fertigen Cementplättchen sind besonders an den Stellen des stärksten Wachsthums rundliche Zellen (Taf. IV, Fig. 1, 3) fest angelagert, die ich geneigt bin für Osteoblasten zu halten; sie werfen auf die Entstehungsweise des Cementes einiges Licht. Wie ich für die überwiegende Mehrzahl der Fälle nachweisen konnte, artikulirt der fertige Zahn auf dem Cementplättchen.

Der ausgebildete Zahn besteht (Taf. IV, Fig. 5 *e—i*) aus einem Dentinkegel mit Pulpahöhle, der auf einem meist löcherig-zelligen Knochenplättchen aufsitzt. Der Schmelzbeleg der Spitze ist an frischen Zähnchen nicht zu sehen, da er nicht wie bei den Amphibien[2]) gefärbt ist, und das gleiche Lichtbrechungsvermögen hat wie das Dentin. Bei Anwendung von stärkeren Säuren, wie sie Heinecke[3]) für Sichtbarmachung des Schmelzes der Hechtzähne empfiehlt, schmolz rasch die ganze obere Hälfte des Zahnes; und zwar wurden zuerst die inneren (Dentin) Theile gelöst, während ein zartes Häutchen sich davon abhob, um dann auch zu schmelzen. Das letztere entspricht dem Schmelz. Liess ich verdünnte Essigsäure auf einen Zahn einwirken und trat die Lösung der Kalksalze langsam ein, so grenzte sich bald der Schmelzbeleg deutlich vom Dentin ab (Taf. IV, Fig. 5 *g. h*). Derselbe besteht aus einem kleinen conischen Spitzchen, das nach unten in

[1]) O. Hertwig l. c.

[2]) O. Hertwig, Zahnsystem der Amph. S. 59.

[3]) Heinecke, Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere.

einen dünnen Mantelsaum sich fortsetzt, der etwa das obere Drittel des Zahnes bedeckt.

Das Dentin, welches die grosse Masse des Zahnes bildet, erscheint völlig homogen. Im Inneren befindet sich die Pulpahöhle, die nach der Spitze zu in ein zartes Röhrchen sich fortsetzt — ob sie nach unten zu mit dem subcutanen Bindegewebe in Verbindung steht, konnte ich nicht beobachten.

Das Cement ist ein rundliches Plättchen, welches ziemlich uneben und von Löchern durchbrochen ist. Es verkalkt zuerst als ein kleiner Sockel (Taf. IV, Fig. 5 *c. d*), der dann nach unten und seitlich sich ausbreitet. Doppelzähne, die in ihrer ganzen Länge bis auf die Spitze verschmolzen sind, kommen vereinzelt vor (Taf. IV, Fig. 5 *h*).

Im Lauf weniger Wochen nahm die Zahl der Zähne erst langsam, dann immer schneller zu. Eine schematische Tabelle mag dies veranschaulichen:

Schema der Bezahnung:

Knochen	1. Woche	2. Woche	3. Woche	4. Woche	17 Mm. lang
Unterkiefer . .	3. 3.	3. 3.	4. 4.	7. 8.	18. 20.
Vomer	1. 1.	1. 1.	2. 2.	2. 2.	5. 6.
Palatinum . . .	1. 1.	1. 1.	2. 2.	4. 4.	15. 17.
Pharyng. inf. . .	3. 3.	4. 5.	6. 6.	9. 9.	12. 12.
Pharyng. sup. . .	3. 3.	5. 5.	6. 6.	10. 11.	16. 13.

Hand in Hand mit der Vermehrung der Zähnchen geht der Process der

Knochenbildung,

den ich an dem Beispiel des *Palatinum* hier näher beschreiben will: Wie aus obiger Tabelle ersichtlich ist, findet sich in der ersten Woche nach dem Ausschlüpfen auf dem Vorderende des Palatoquadratum je ein Zähnchen. Dasselbe ist vollständig ausgebildet und sitzt auf einem zelligen Cementplättchen auf. Nach hinten zu von dem Zahn bemerkt man in der Mitte der zweiten Woche die Anlage des zweiten Zahnes, der als kleines Spitzchen erscheint und auf Flächenbildern von einer zarten kreisrunden Linie umgeben ist. Man könnte geneigt sein diese Linie für die erste kreisförmige Anlage des Cementplättchens zu halten, doch entspricht sie dem Zwischenraum zwischen Schmelzepithel und

Dentinkeim, welcher bei Ansicht von oben natürlich als Kreis erscheinen muss. Am Anfang der dritten Woche bemerkt man, wie sich auch unter dem zweiten Zähnchen das zellige Knochenplättchen anlegt, welches dem Cement der Säugethierzähne entspricht. Die Knochenplättchen beider Zähne wachsen nun an ihrer Peripherie weiter, bis sie aneinanderstossen und verschmelzen. Da die Bildung des Cementknochens auf einer eigenthümlichen Umwandlung und Verkalkung der betreffenden Bindegewebsschicht besteht, so ist eine „Verschmelzung" beider Cementstücke nicht schwer zu begreifen. Während dieser Verschmelzung findet man nach hinten zu schon weitere Zähnchen angelegt, die ihrerseits wieder je ein Cementplättchen bilden, das dann mit dem anderen sich vereinigt. Dieser Process der Zahnbildung, Cementbildung und Verschmelzung der Cementplättchen schreitet auf dem Palatinknorpel so lange weiter, bis derselbe ganz mit Zähnchen oder besser mit einer zahntragenden Knochenplatte überlagert ist. Daneben kann man beobachten, wie über der schon gebildeten Knochenplatte ebenfalls Zahnanlagen entstehen. Dieselben bleiben nicht isolirt, sondern vereinigen sich mit dem schon gebildeten Knochen, so dass derselbe mit alten und jungen Zähnchen bedeckt erscheint. (Ein Umstand, der für das Verständniss der Ersatzzahnbildung von Bedeutung ist.) In ganz gleicher Weise wie das Palatinum legt sich das *Dentale* am Unterkiefer an, nur dass hier schon frühzeitig eine Umwachsung des Meckel'schen Knorpels mit Knochen stattfindet, welch letzterer nur auf dem oberen Rande Zähnchen besitzt; es macht sich also schon hier eine Unabhängigkeit geltend zwischen den Processen der Zahn- und Knochenbildung. Die *Pharyngaea* sind schon in der ersten Woche als Knochenplättchen mit je 3 Zähnen zu erkennen. Im Laufe der Weiterentwicklung findet dann hier eine Zahnanlage statt, bei der keine selbstständigen Knochenplättchen gebildet werden, sondern wo die später entstehenden Zähnchen sich mit dem weiter fortwachsenden Cementplättchen der zuerst angelegten Zähne vereinigen. In der dritten Woche fand ich auch das erste Zähnchen auf einem *Kiemenbogen;* von da an ist die Entwicklung der Zähne daselbst eine sehr lebhafte, so dass auf einem Stadium von 17 Mm. Länge die Kiemenbogen mit je 2 Reihen Zähnchen bedeckt sind. Auch hierbei kann man, wie bei den *Pharyngaea* beobachten, dass der zweite Zahn alsbald mit dem Cementplättchen des ersten verschmilzt, so dass meist ein älterer und ein jüngerer auf einer Platte aufsitzen (Taf. IV, Fig. 5 *f. i*). Die Zahnentwicklung der Kiemenbogen be-

ginnt am oberen Theil, wo man die ältesten Zahngruppen (oft 3—5 auf einem Knochenstück vereinigt) findet und schreitet von da nach vorn und unten weiter.

Die eben beschriebenen Verhältnisse leiten zu einer Entwicklungsweise über, welche ich am *Vomer* beobachtete. Wie oben schon erwähnt finden sich an dem Vordertheil des Ethmoidalknorpels in der ersten Woche 2 Zähnchen von der bekannten Bildung. In der dritten Woche sieht man beiderseits je 2 deren Cementplatten zu verschmelzen beginnen. Während nun an beiden Seiten vorn immer mehr Zähnchen angelegt werden, vereinigen sich die beiden Knochenplatten median zum einfachen *Vomer*. Derselbe bildet jetzt ein dreieckiges Stück, das an seiner hinteren Spitze immer weiter wächst, ohne dass daselbst Zahnanlagen erschienen. Die letzteren entstehen zu einer viel späteren Zeit, wo der *Vomer* schon in seiner ganzen Länge angelegt ist. Der Modus der Vomerentwicklung, wie er eben dargestellt wurde, ist von hoher principieller Wichtigkeit, denn er lässt den Schluss machen, dass eine gewisse Unabhängigkeit bestehen kann zwischen Zahn- und Knochenentwicklung.

Dieses letztere finden wir denn auch bestätigt durch eine Anzahl Knochenanlagen, welche entstehen, ohne dass vorher Zähne gebildet würden.

Während nämlich Unterkiefer *(Dentale)*, Ethmoidalknorpel *(Vomer)*, Palatoquadratum *(Palatinum)*, sowie Kiemenbogen mit Knochen bedeckt werden, denen eine Zahnbildung vorausgeht, legen sich eine Anzahl Knochen an, die ich vorläufig Bindegewebsknochen (im Gegensatz zu den oben beschriebenen echten Zahn- oder Cementknochen) nennen will. Es sind dies *Maxillare, Jugale, Frontale, Parietale, Nasale* und *Clavicula*.

Wenn es mir auch nicht gelang die erste Entstehungsweise dieser Knochen, welche sehr frühzeitig erfolgt, zur Ansicht zu bringen, so lässt sich doch dieselbe auch hier einigermaassen herstellen aus Querschnittsserien, die zu diesem Behufe gemacht wurden. Zuerst ist hervorzuheben, dass diese Knochen in dem Bindegewebe der Schleimhaut entstehen, ungefähr in derselben Schicht, in der der Cementtheil der Schleimhautzähnchen sich bildet; zweitens, dass ihnen dieselben rundlichen Zellen angelagert sind, die wir an jenen Knochen als Osteoblasten bezeichneten, so dass Bindegewebsknochen von Cementknochen, wenn wir den Zahnbesatz unberücksichtigt lassen, nicht zu unterscheiden sind (vergl. Taf. III, Fig. 6 und Taf. IV, Fig. 11). Das *Maxillare* (Taf. III, Fig. 1,

4 *mx*) (und die *Clavicula*) findet sich in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen schon angelegt; es bildet ein zartes Knochenstreifchen, das mit seinem Vorderende dem Ethmoidalknorpel angelagert ist und in der die Mundhöhle begrenzenden Haut liegt. In der dritten Woche entsteht an seinem hinteren oberen Rande das *Jugale* (Taf. III, Fig. 7 *ju*). Wenn ich auch *Frontale, Parietale* und *Nasale* auf so frühen Stadien nicht zur Ansicht bringen konnte, so findet man sie doch bei einem 17 Mm. langen Hecht in der abgezogenen Kopfhaut als so grosse und so gestaltete Knochen, wie sie relativ auch am erwachsenen Schädel sich befinden. Sie werden sicher sehr früh angelegt, zumal da zu dieser Zeit (17 Mm.) das cavum cranii noch offen ist und das Centralnervensystem dorsal ohne Schutz sein müsste. Man kann auch das *Operculare* und die *Radii branchiostegi*, obgleich beide einem Knorpelstück angelagert sind, zu diesen Bindegewebsknochen rechnen, denn sie stehen später in keiner näheren Beziehung zu dem Knorpel, dem sie anliegen. Das *Operculare* entsteht in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen als ein Knochenring mit davon ausstrahlenden baumförmig verästelten Stäbchen. Es sitzt dem hinteren knopfförmigen Ende der Hyomandibularplatte auf. Die *Radii branchiostegi* werden in der dritten Woche angelegt und zwar zuerst am oberen, dem Stylohyoid nahen Ende des Hyoidbogens. Sie entwickeln sich von hier aus nach einander der Copula zu. Schon in der ersten Anlage derselben konnte constatirt werden, dass, wie beim erwachsenen Hechte, die 8 oberen Strahlen ausserhalb, die 5 unteren innerhalb des Hyoidbogens angelegt werden.

Das *Parasphenoid,* welches beim ausgewachsenen Hechte fast die ganze basis cranii bedeckt und, wie man beim Maceriren eines Hechtkopfes sehen kann, in ziemlich enger Beziehung zum Knorpelcranium steht, theilweise vom *Vomer* (einem echten Hautknochen) überlagert ist, muss doch seiner Entstehung nach zu den Bindegewebsknochen gerechnet werden. In der zweiten Woche konnte man beim Betrachten des Gaumens längs des Ethmoidalknorpels feine Knochenstreifchen erkennen (Taf. III, Fig. 4 *psph*); dieselben begannen in der Hypophysisgegend mit einem etwas zellig (dem Vomer sehr ähnlich) aussehenden Knochenplättchen, das nach vorn besenförmig in eine Anzahl Streifchen ausstrahlte. Auf Querschnitten (Taf. III, Fig. 2 *psph*) durch Köpfe dieses Stadium' bemerkt man das *Parasphenoid* ungefähr in der Mitte zwischen Ethmoidalknorpel und der äusseren Haut. Bei stärkerer Vergrösserung (Taf. III, Fig. 5) kann man sehen, dass das kleine Knochen-

plättchen zarte Fortsätze trägt, die in Fortsätze von Bindegewebszellen überzugehen scheinen. Auf Querschnitten durch ältere Stadien beobachtet man, dass der Knochen in die Tiefe gewuchert (Taf. III, Fig. 6) und vom Ethmoidalknorpel nur durch wenige Zellschichten getrennt ist, deren unterste wohl als Osteoblasten aufzufassen sind, in gleicher Weise wie eine Anzahl Zellen, die den Rändern und der Unterseite des Knochens anliegen. Bevor wir weitergehn mögen vorerst einige Worte gesagt werden über die Veränderungen, welche inzwischen am Primordialcranium sich geltend machten.

Zweites Stadium.

Die Embryonen fischte ich aus einem Teiche in der Nähe von Jena. Sie waren 17—25 mm. lang; der Dottersack war vollständig aufgezehrt; die Haut durch sternförmige braune und schwarze Pigmentzellen ziemlich undurchsichtig, so dass sie abgezogen werden musste, um gute Bilder zu erlangen. Während mein erstes Stadium dem vierten Stadium des Lachses bei Parker[1]) entspricht, lässt sich mein zweites mit dem fünften Parkers in Parallele bringen.

1) Das Primordialcranium.

Dem ersten Stadium gegenüber finden wir hier (Taf. IV, Fig. 1) die Grenzen der einzelnen Knorpelränder bestimmter. Der Verschluss des cavum cranii ist ein vollständigerer geworden; dasselbe ist aber noch immer weit offen, nur ein medianer Knorpelstab verbindet die Ränder der Vorder- und Hinterwand. Der Ethmoidalknorpel ist zwischen den Augenblasen emporgewuchert. Die Knorpelspangen des Visceralskelettes sind schlanker geworden. Bei makroskopischer Ansicht bemerkt man sodann die ersten Anlagen der Gelenkbildung. Indem an den betreffenden Stellen die Knorpelzellen gedrängter stehen und eine mittlere Schicht zellenärmeren Knorpels begrenzen, werden folgende Gelenke sichtbar:

Hyomandibulare — Symplecticum
Basihyale — Ceratohyale

je 2 Gelenkstellen an den vorderen, je 1 an den hinteren Kiemenbogen. Auch Stellen, die eine stärkere mechanische Arbeit zu leisten haben wie der Articulartheil des Unterkiefers, der Gelenkkopf des Quadratum und andere Stücke zeigen ein gedrängteres Vorkommen von Knorpelzellen. Die letzteren selbst näheren sich,

[1]) Parker, On the structure and development of the Skull in the Salmon.

zumal an manchen Stellen (Gehörkapsel) sehr dem Aussehen des echten Knorpelgewebes. Sie sind grösser geworden, zeigen stets einen deutlich sich abgrenzenden Kern und grenzen sich selbst gegen die, nicht mehr weiche, Zwischensubstanz scharf und klar ab.

2) Zahn- und Knochenbildung.

Was zuerst unsere Schleimhautzähnchen betrifft, so sind dieselben in grosser Anzahl zu finden. Der *Vomer* trägt etwa 20. Die *Palatina* gegen 40. Der obere Rand und die hintere Fläche des *Dentale* ist ganz mit ihnen bedeckt. Die Anlage des *Dentale* aus zwei Hälften ist klar und deutlich. Auf den Kiemenbogen stehen zwei Reihen von Zähnchen, die am unteren Ende des Knorpels einzeln, am oberen in Gruppen von 2—6 auf einem Knochenplättchen vereinigt sind. Die *Pharyngaea* besitzen je 20—30 Zähne.

Diese Zähne haben, wie im vorigen Abschnitt gezeigt wurde (s. I. Stadium) folgenden Zahn- resp. Cementknochen den Ursprung gegeben: *Vomer*, *Palatina*, *Dentale*, *Pharyngaea* und Knochenbeleg der *Kiemenbogen*. Daneben sind folgende Bindegewebsknochen gebildet: *Maxillaria*, *Jugalia*, *Frontalia*, *Parietalia*, *Nasalia* und das *Parasphenoid* (Taf. IV, Fig. 2). Es wurde am Ende vorigen Abschnittes geschildert, wie das letztere zwar nahe dem Epithel der Schleimhaut entsteht, dann aber in die Tiefe wächst. Dieser Skeletttheil leitet über zu einer dritten Art von Knochen, nämlich den

Perichondralknochen.

Es ist bekannt, dass die sogenannte perichondrale Verknöcherung (bei der die Knochensubstanz ohne trennende Gewebsschichten direct auf dem Knorpel liegt) bei den Teleostiern weit verbreitet ist. Da die Perichondralknochen in engster Beziehung zum Knorpel entstehen, werden sie allgemein zu den primären Knochen gerechnet, d. h. zu solchen *Skeletttheilen, die knorpelig präformirt sind und deren Knorpelsubstanz durch Knochengewebe resorbirt resp. ersetzt wird.* Indem ich bei Hechtembryonen, sowie bei halbjährigen Individuen Querschnittserien durch die verschiedenen Knochenanlagen des Kopfskelettes führte und auf ihr Verhalten zum Knorpel mein specielles Augenmerk richtete, fand ich, dass die Anlage und das Wachsthum der perichondral, d. h. dem Knorpel eng aufgelagerten Knochen, in verschiedener Art erfolgt; und es scheint mir, dass sowohl secundäre als primäre Knochen perichondral liegen können. Indem ich mich hier

auf die Beschreibung der einzelnen Knochenanlagen meines zweiten Stadium beschränke, werde ich auf das Principielle weiter unten zurückkommen.

1) Meckelscher Knorpel.

An der Stelle der späteren Dentale hatten sich gleich nach dem Ausschlüpfen beiderseits 3 Schleimhautzähnchen angelegt. Indem ihre Cementtheile verschmolzen, entstanden daraus 2 zahntragende Platten. Während nun fernerhin die Zunahme und Vermehrung der Zähnchen nur auf dem oberen Rande stattfindet, umwächst das Knochenplättchen den Knorpel vorn vollständig, nach hinten zu nur auf der äusseren Seite. Betrachtet man eine Querschnittserie durch den Unterkiefer eines Hechtes von 23 mm. (die einzelnen Schnitte waren nach neuerer Methode mit Schellack fixirt, so dass die Serie vollständig und ungestört war), so kann man das eigenthümliche Verhalten beobachten, dass vorn der Knochen perichondral dem Knorpel aufliegt (Taf. III, Fig. 8) ohne eine Spur von trennendem Bindegewebe; wenige Schnitte weiter tritt zwischen Knochen und Knorpel eine dünne Schicht Bindegewebe (Taf. III, Fig. 9) mit wenigen kleinen Zellen auf; nach hinten zu wird sie immer mächtiger.

Am Hinterrande des Dentale tritt zwischen diesem und dem Knorpel das Articulare[1]) auf. Es ist vorn überall durch eine dünne Schicht kleiner länglicher Bindegewebszellen vom Dentale und Knorpel getrennt. Diese Zellen lagern sich theilweise wie dem Dentale so auch dem Articulare eng an und sind dann wohl als Osteoblasten zu deuten. Das Articulare entsendet am Gelenkkopf des Unterkiefers einen horizontalen Knochenfortsatz in denselben; es ist hier die Grenze des Knorpels gegen das Bindegewebe sehr undeutlich, so dass es nicht ausgeschlossen ist, dass man die Lage des *Articulare* hier als perichondral bezeichnen kann. An der unteren Fläche des Gelenkkopfes bemerkt man ein kleines Knochenplättchen, durch eine dicke Schicht Bindegewebe vom Knorpel getrennt. Seine Lage entspricht der des Angulare.

2) Palatoquadratknorpel.

Das Palatinum, dem wie oben beschrieben eine lebhafte Zahnbildung vorausging, hat vorn den Knorpel rings umwachsen, nach hinten zu umgreift es rinnenförmig nur die untere Seite. Der Knochen liegt perichondral. Auf seiner ganzen Länge trägt

[1]) Ich beziehe mich hier auf die Huxleysche Bezeichnung. Ob das Articulare der Teleostier dem Knochen gleichen Namens bei den Amphibien u. s. w. homolog ist, soll hier unerörtert bleiben.

er Zähne und Zahnanlagen. Man könnte hier einwerfen, dass die perichondrale Knochenscheide, welche den Knorpel umfasst, ohne Zusammenhang mit den Zahnanlagen entstanden ist und sich nachträglich mit den Cementplatten der Schleimhautzähnchen vereinigt hat. Auf dem ersten Stadium waren nur die letzteren vorhanden, auf dem zweiten (Zwischenstadien von 12—17 mm. standen mir leider nicht zur Verfügung) finden wir das eben geschilderte Verhalten. Es muss somit unentschieden bleiben, ob die perichondrale Knochenscheide des Palatinumknorpel von Schleimhautzähnchen abzuleiten ist, wenn auch manche Schnitte für die Deckknochennatur derselben sprechen. (Dasselbe trifft für das *Dentale,* wo allerdings die nach hinten zu nicht perichondrale Lagerung ein wichtiges Argument gegen den eben erwähnten Einwurf abgiebt.) Während ich am Pterygoid keinen Knochen bemerken konnte, ist der Quadratknorpel von einer dütenförmigen Knochenscheide, dem Quadratum, perichondral umgeben.

3) Hyomandibularbogen.

Hyomandibulare und Symplecticum finden sich als perichondrale Knochenanlagen. Das Operculare liegt mitten im Gewebe der Kiemendeckelfalte, ebenso das Suboperculare; beider Form ist wie beim erwachsenen Hecht.

4) Hyoidbogen.

Hypohyale. Basihyale. Ceratohyale sind perichondral angelegt (Taf. IV, Fig. 6). Während die 4 Kiemenbogen Zähne tragen, finden sich solche auf dem Hyoidbogen, der ersteren unzweifelhaft homodynam ist, weder beim Hecht noch bei anderen Fischen. Sollten nicht die Radii branchiostegi umgewandelten Zähnen oder Zahngruppen entsprechen, wie so viele Hautstacheln der Fische nach O. Hertwigs Untersuchungen von Hautzähnen abzuleiten sind. Ihre Entstehungsweise entspricht völlig der der Kiemenbogenzähnchen, beide entstehen zuerst am oberen Ende und von da abwärts nach der Copula zu. Ausserdem lässt sich kein Grund für das gänzliche Fehlen der Zähne auf diesem Visceralbogen finden, wenn sie sich nicht einer anderen Function angepasst hätten.

Das Linguale, das als Bindegewebsknochen entstand, erhält später, wie Querschnitte zeigen, einen Zahnbesatz. Die Copulae der Kiemenbogen werden perichondral von Knochen umwachsen. An den

5) Kiemenbogen

sind 2 Verknöcherungen auseinander zu halten. Erstens werden

dieselben, wie oben gezeigt wurde, mit kleinen zahntragenden Platten bedeckt, die in zwei Reihen auf jedem Bogen stehen. Darunter befindet sich zweitens ein perichondraler Knochen um den ganzen Kiemenbogen (Taf. III, Fig. 3). Beide Verknöcherungen verschmelzen nicht mit einander, sondern sind selbst bei Exemplaren von 1 m. Länge vollständig getrennt.

6) Wirbelsäule.

Der perichordale Knorpel ist bis auf das vordere Chordaende von einem ziemlich dicken Knochenring umgeben. Die eigenthümlich kreuzförmige Verknöcherung des Knorpelringes der Wirbelsäule ist bekannt. Die oberen und unteren Bogen tragen einen dünnen perichondralen Knochenbeleg, der sich an der Spitze der Dornfortsätze wie der Haemapophysen über den Knorpel hinaus in einen dünnen runzligen Knochenfaden auszieht.

Es mögen hier noch einige Worte Platz finden über eine Beobachtung die zwar der Entwicklung des Frontale angehört, deren Behandlung an jener Stelle mir aber nicht thunlich erschien:

Wie bekannt, sind in das *Frontale* wie in verschiedene andere oberflächliche Knochen des Hechtschädels (z. B. das *Dentale*) Schleimcanäle eingebettet, jene eigenthümlichen Sinnesorgane der Fische und Amphibienlarven. Sie stellen im *Frontale* eine Anzahl Röhren dar, die von einem Punkte ausstrahlend mit 4 Oeffnungen ausmünden. Vrolick[1]) hält in seiner Abhandlung für die einzige Antwort auf die Frage nach der Function des *Frontale,* „dass es dazu da sei um die Schleimcanäle zu beschützen". Halten wir diese Antwort für richtig, so drängt sich sofort die Frage auf: müsste nicht dann auch das *Dentale* (welches auch Schleimcanäle enthält) die Haupt-Function haben, diesen Canälen Schutz zu bieten? — Eine Annahme, welche sich wohl nicht vertheidigen lässt. Ausserdem spricht die Entwicklungsgeschichte gegen Vrolick's Ansicht: Auf dem zuletzt beschriebenen Stadium findet die erste Anlage der Schleimcanäle statt. Hervorzuheben ist, dass das Frontale schon in seiner ganzen Länge angelegt ist, wenn die Schädelkapsel dorsal noch völlig offen ist und ehe die Schleimcanäle über demselben sich bilden. Die Entwicklung derselben beginnt an der Stelle wo später im Frontale die einzelnen Canäle zusammenlaufen und schreitet von hier centrifugal fort. Man kann daher auf günstigen Schnittserien die

---

[1]) Vrolick l. c.

Entwicklung des Canales und die Umwachsung desselben von dem darunter liegenden *Frontale* aus, deutlich verfolgen. Es geschieht dies in folgender Weise: Zuerst bemerkt man eine Verdickung des Epithels, oder besser ein Längerwerden der betreffenden Epithelzellen, die zum Sinnesepithel werden. Sie wuchern darauf in die Tiefe in Form eines Dreieckes wie Taf. IV, Fig. 13 zeigt. Weitere Epithelzellen wachsen nach unten, sodass zuletzt eine nach oben noch offene Rinne entsteht, die sich aus langen cylindrischen Zellen zusammensetzt. Um diese Zeit bemerkt man auf dem darunter liegenden *Frontale* zwei kleine senkrecht stehende Knochenfortsätze (Taf. IV, Fig. 14). Dieselben wachsen nun nach oben, biegen dort um und vereinigen sich über dem inzwischen geschlossenen Canal. Den beiden nach oben gewachsenen Knochenstreifen liegen ebenfalls die schon mehrfach erwähnten Osteoblasten an.

Mit der eben geschilderten Entwicklungsweise der Schleimcanäle lässt sich Vrolicks Ansicht über die Function und die Entstehung des *Frontale* schwer vereinigen. Wohl ist es eine Function desselben die Schleimcanäle zu beschützen, doch ist dieselbe secundärer Art, wie sich auch das *Dentale* dieser Nebenfunction angepasst hat. Die ursächlichen Momente für die Entstehung der Deckknochen sind wo anders zu suchen.

Beobachtungen

über

einige andere Knochenfische.

Um die am Hechtschädel gemachten Beobachtungen, die Anlage der Deckknochen betreffend, zu vervollständigen, untersuchte ich auch die Schädel einiger anderen Fische auf diesen Punkt. Leider konnte ich erst sehr spät zu diesen Untersuchungen kommen, zu einer Zeit, wo die Winterlaichfische schon ziemlich weit entwickelt waren. Ich musste mich daher mit Spiritusmaterial begnügen, das ich der Güte des Directors der Fischzuchtanstalt in Zwätzen, Herrn Amtmann Gräfe verdanke [1]); und zwar erhielt ich Forellen von 12 mm., deutsche Lachse von 23 mm. und cali-

[1]) Herr Amtmann Gräfe hat überhaupt in der liebenswürdigsten Weise mir zum grössten Theil meines Untersuchungsmaterials verholfen, so dass ich nicht verfehle ihm auch noch hier meinen herzlichsten Dank dafür auszusprechen.

fornische Lachse von 14 mm., sowie eine Anzahl lebender Aale von 92 mm.

Die Untersuchung des Spiritusmaterial bot viele Schwierigkeiten, da es durch die Conservirung völlig undurchsichtig war. Spärliche Einwirkung von Kalilauge hellte nicht auf und stärkere zerstörte leicht die Gewebe. Es gelang mir aber doch nach einiger Uebung leidliche Präparate herzustellen. An ihnen wurde Folgendes beobachtet:

1) Forelle.

Die Embryonen waren 12 mm. lang, der Dottersack sehr gross.

Es waren in der Mundhöhle folgende Zähnchen entwickelt: Beiderseits am Unterkiefer 3, auf der Zunge 2, Vomer 2, Maxillare je 3. Pharyngaea inf. und sup. je 3—5.

Was zuerst die Form der Zähne betrifft, so war sie etwas stumpfer als die der Hechtzähne. Sie waren nur etwa zur Hälfte verkalkt mit Ausnahme der Pharyngaea, welche vollständig ausgebildet einem zelligen Cementplättchen aufsassen. Die 3 Zahnspitzchen des Unterkiefers, wie der Maxilla befanden sich aber (Taf. IV, Fig. 9) oberhalb eines Knochenstabes, der in seiner Gestalt jenem glich, der im Maxillare des Hechtes ohne Zahnanlage entstand. Es geht daraus hervor, dass bei der Forelle der Cementtheil der Unterkieferzähnchen verschmilzt, ehe noch die Zahnspitzchen sich mit ihm vereinigt haben und dass zweitens bei der Anlage des Maxillare und Linguale hier eine Zahnbildung vorausgeht, die wir beim Hecht nicht beobachten konnten.

2) Californischer Lachs.

Die Embryonen (aus Eiern gezüchtet, welche von Californien importirt sind) waren 14 mm. lang, von sehr kräftigem Körperbau mit grossem Dottersack, der eine zweite Ausstülpung trug.

Der Zahnbesatz der Mundhöhle war folgender: Unterkiefer je 3 (einem Knochenstab aufsitzend wie bei der Forelle), Zunge 2, *Maxillare* je 3 (ebenfalls auf einem Knochenstab), *Intermaxillare* je 1 (einem kleinen Knochenstreifchen anliegend). Im ganzen Habitus des Schädels wie des Zahnbesatzes kennzeichnet sich die nahe Verwandtschaft zur Forelle.

3) Deutscher Lachs.

Die Embryonen sind 23 mm. lang, tragen aber noch einen grossen, wie beim vorigen gebildeten Dottersack.

Bei diesen Lachsen war die eigentliche Knochenbildung schon soweit vorgeschritten, dass dieses Stadium nur Wahrscheinlichkeitschlüsse machen lässt auf die Art der Entstehung der einzelnen Knochen; ich nehme vorläufig an, dass sie wie bei den beiden vorher beschriebenen nahe verwandten Fischen ist.

Das *Dentale* (Taf. IV, Fig. 4), ein grosses Knochenstück, trug je 15—20 grosse Zähne, die den Schleimhautzähnchen der Forelle in ihrer Form sehr ähnelten. Die Zunge trug 8 Zähne, deren Basalplatten unverschmolzen waren. *Intermaxillare* mit je 5 auf dem Knochen aufgewachsenen und 4 jüngeren freien Zähnen. Das *Maxillare* zeigte sich bedeckt mit je 8 Zähnen von höchst eigenthümlich niedergedrückter flacher Form, oben in einem Knöpfchen endend, daneben eine Anzahl Zahnspitzen, die schon dieselbe Form hatten. Die kleinen *Palatina* zeigten je 3 unverwachsene Zähne. Der *Vomer* 5 Paar dergleichen. Die *Pharyngaea* trugen je 10—12.

4) Aal.

Die jungen Aale, die der Thüringer Fischereiverein aus der Normandie hat kommen lassen und von denen mir eine Anzahl liebenswürdigst überlassen wurde, zeigten sich für meine Zwecke, wenigstens was die Anlage von Schleimhautzähnchen betrifft, weniger günstig. Sie waren 80—90 mm. lang und die jüngsten ergaben folgendes Resultat:

Palatina und *Dentalia* sind mit grossen Zähnen besetzt, die im grossen Ganzen denen des Hechtes gleichen. Sie sitzen auf einer ziemlich dicken Knochenlamelle auf, auf welcher man auch die Spuren von abgefallenen Zähnen zu bemerken glaubt. Der *Vomer* trägt keine Zähne, dagegen die eben erwähnten Spuren eines früheren Zahnbesatzes.

II. Theil.

Schlüsse und Folgerungen.

Im vorhergehenden Theile habe ich zwar möglichst zu vermeiden gesucht, allgemeinere Folgerungen aus den von mir gemachten Beobachtungen bei Gelegenheit ihrer Beschreibung zu ziehen. Immerhin musste ich an manchen Stellen den einen oder anderen Gedanken andeuten, um das Augenmerk auf die mir wichtigsten Punkte zu lenken und die Bedeutung derselben für das allgemeinere Verständniss des Knochenbildungsprocesses hervorzuheben; ausserdem würde wohl eine blosse Beschreibung der auf einander folgenden Entwicklungsstadien nur wenig dem Gange meiner Untersuchungen entsprochen haben, die ich stets anstellte, theils um eine Grundlage für allgemeinere Folgerungen zu gewinnen, theils um die letzteren zu verbessern oder zu ergänzen.

Doch genügen die wenigen Bemerkuugen, die dem ersten Theil meiner Arbeit eingestreut sind, nicht, um ein einheitliches Bild, der Deckknochenentwicklung beim Hechte sich entwerfen zu können, besonders da einige dunkele Punkte durch die Beobachtungen an den anderen Fischen beleuchtet und geklärt wurden. Ich lasse daher dem ersten Theil der „Beobachtungen“ einen zweiten Theil der „Schlüsse und Folgerungen“ sich anschliessen, um in systematischer Folge meine Beobachtungen nochmals vorbeiziehen zu lassen mit specieller Berücksichtigung der daraus zu ziehenden Schlüsse. Ich hoffe, dass man es mir nicht verargt, wenn ich zum Schluss auch in Kürze auf das Verhältniss der primären und secundären Knochenbildung gekommen bin, die perichondralen Knochen leiteten mich darauf hin. Und wenn ich auch überzeugt bin, dass zur Lösung dieser Frage andere Männer berufen sind, so dürften doch vielleicht hierzu einige neue Gesichtspunkte nicht ohne Werth sein.

Die Entstehung der Deckknochen fasst Oscar Hertwig in seinem „Zahnsystem der Amphibien“ folgendermassen zusammen: *(Alle Deckknochen) sind im ganzen Wirbelthierstamm phylogenetisch durch Verschmelzung von Zähnchen entstanden. Dieser Entwicklungsmodus wird in der Ontogenie der unteren Wirbelthierclassen zum Theil noch recapitulirt; in der Ontogenie der höheren*

Wirbelthierclassen dagegen ist er durchgehends abgekürzt, indem Knochen auf directem Wege in der Schleimhaut sich bilden.

Es fragt sich nun: in wiefern lässt sich die Deckknochenbildung beim Hecht in vorstehendes Schema einreihen?

Wir fanden, dass Palatinum, Dentale und einige andere Knochen aus der Verschmelzung von Zähnchen entstanden. Diese Zähnchen bildeten sich in der gleichen Weise, wie die Placoidschuppen der Selachier. Was ihre Gestalt betrifft, waren sie denselben höchst ähnlich; wie diese bestanden sie aus einem hohlen Dentinkegel, der einem Cement(Knochen)plättchen aufsitzt und dessen Spitze von einem zarten Schmelzkäppchen bedeckt ist. Wir können somit aussprechen:

Die Zähnchen, welche beim Hecht der Entwicklung einer Anzahl Knochen vorausgehen, sind den Placoidschuppen der Selachier homolog.

Wir beobachteten weiter, dass die Basalstückchen der betreffenden Zähne sich vergrösserten und mit den ihnen benachbarten verschmolzen; dass dadurch eine Cementplatte entstand, welche dem betreffenden Deckknochen entspricht. Schon aus der Vergleichung dieser Beobachtung mit der vorigen konnte, dem biogenetischen Grundgesetz folgend, der Schluss gezogen werden:

Eine Anzahl Schädelknochen des Hechtes sind phylogenetisch aus der Verschmelzung von Schleimhautzähnchen entstanden.

Zur Gewissheit wird diese Annahme, wenn wir die hier gemachten Funde mit den Beobachtungen vergleichen, die O. Hertwig in seinen öfters citirten Abhandlungen bei Selachiern, Ganoiden und Amphibien gemacht hat. Aber noch eine andere Thatsache konnten wir bei der Entwicklung des Hechtschädels beobachten: dass eine gewisse Unabhängigkeit besteht zwischen der definitiven Ausbildung des Zahnspitzchens und des Zahnsockels. Denn:

1) Die Verkalkung des Zahnsockels (Cements) beginnt zu einer Zeit, wo das Zahnspitzchen erst zur Hälfte abgeschieden ist, also nicht als Fortsetzung des ersteren.

2) Die grosse Mehrzahl der Zähne sind mit ihrem Knochenplättchen nicht verschmolzen, sondern gelenkig mit demselben verbunden.

3) Bilden viele Zahnanlagen (Pharyngaea, Kiemenbogen, Palatinum) keinen besonderen Cementtheil, sondern vereinigen sich mit dem Cementplättchen schon fertiger Zähne.

4) Bei der Entwicklung des Vomer werden anfangs an der Spitze Zähne angelegt; später aber wächst das verschmolzene Basalstück derselben an seinem hinteren Ende weiter und bildet den Vomerknochen, ohne dass dabei Zahnanlagen zu beobachten wären. Der Zahnbesatz des Vomer bildet sich vielmehr viel später.

5) Entwickelt sich das Linguale und das Maxillare des Hechtes ohne vorausgegangene Zahnbildung, während beide Knochen bei den nahe verwandten Lachs und Forelle in der ursprünglichen (phylogenetisch älteren) Weise aus Verschmelzung von Zähnchen entstehen [1]).

Auf Grund dieser Beobachtungen kommen wir zu dem oben angeführten Schluss:

Es besteht eine gewisse Unabhängigkeit zwischen der Zahnbildung und der Knochenanlage. (Es braucht wohl kaum erwähnt zu werden, dass dieses Verhalten ein cenogenetisches ist, und dass ursprünglich — wie jetzt noch bei den Selachiern — beide Processe in engstem Zusammenhang standen).

Hierdurch haben wir den Schlüssel gewonnen für die Erklärung einer Anzahl Knochen, welche beim Hecht ohne vorausgegangene Zahnbildung entstehen. Es sind dieses: Maxillare, Jugale, Frontale, Parietale, Nasale und Parasphenoid. Indem wir die Anlage dieser Knochen untersuchten, fanden wir, dass sie

1) in derselben Bindegewebsschicht entstehen, in der sich die Cementplatten der Zähnchen bilden,
2) ihre Entstehungs- und Wachsthumsweise die gleichen Bilder ergiebt, wie diejenige der echten Zahnknochen,
3) dass einige dieser Knochen bei nahe verwandten Fischen (Lachs und Forelle) durch Zähnchen vorgebildet werden.

Wir kommen somit zu dem Schlusse:

Maxillare, Jugale, Frontale, Nasale, Parietale und Parasphenoid sind, obgleich nicht aus der Verschmelzung von Zähnchen ontogenetisch entstehend, echte Deckknochen und von Zahnplatten abzuleiten.

---

[1]) Wenn die Erklärung dieser Erscheinung beim Maxillare auch keine Schwierigkeiten bietet, da dasselbe beim Lachs auch später Zähne trägt, beim Hechte aber nicht, so ist doch das Verhältniss in der Entwicklung des Linguale eine schwer zu begreifende Thatsache; denn das Linguale des Lachses, der im Ganzen eine geringere Bezahnung der Mundhöhle aufweist, entsteht aus Zähnchen, das des Hechtes dagegen, das später ganz mit Zähnen bedeckt ist, entwickelt sich direct, ohne dass vorher Zahnanlagen sich gebildet hätten.

Diesen Schluss auch auf Frontale und Parietale auszudehnen bestimmen ganz besonders noch die vergleichend anatomischen Untersuchungen von Huxley, Gegenbaur und O. Hertwig, sowie die Beobachtung, dass wie Leydig[1]) an Polypterus bichir gefunden hat, auch beim Hecht auf meinem zweiten Stadium eine pigmentirte Zellschicht unter diesen Knochen sich findet. Dagegen ist die Meinung Vrolicks, der das Frontale entstehen lässt als Schutzorgan der Schleimcanäle, von diesen in gewissem Sinne bedingt, nicht wahrscheinlich, da die Schleimcanäle am Kopf auch in andere Knochen (Dentale) eingebettet sind, die unbestritten eine ganz andere Hauptfunction haben, und da sie zweitens angelegt werden zu einer Zeit, wo das Frontale schon völlig ausgebildet ist.

Im Gegensatz zu den oben beschriebenen echten Zahnknochen, die beim Hechte in ihrer Entstehungsweise die phylogenetische Entwicklung recapituliren und die ich daher Cementknochen nannte (weil sie aus den Cementstückchen einzelner Zähne verschmelzen), nenne ich die zuletzt behandelten Knochen, Bindegewebsknochen, da sie direct in dem Bindegewebe der Schleimhaut entstehen.

Ich habe schon im ersten Theile meiner Arbeit beide Namen angewandt, um Weitschweifigkeiten zu vermeiden. Eine Unterscheidung beider Entwicklungsprocesse auch im Namen schien schon O. Hertwig[2]) räthlich, weil sie zwei verschiedenen phylogenetischen Stadien in der Deckknochenentwicklung entsprechen. O. Hertwig bezeichnet beide Processe der Knochenbildung als primär und secundär. Während diese Bezeichnung leicht zu Missverständnissen führen kann, da beide Worte für Haut- resp. Knorpelknochen allgemein in Gebrauch sind, wird dieses durch die Worte Cementknochen, Bindegewebsknochen vermieden und zugleich im Namen die Entstehungsweise ausgedrückt. Eine strenge Trennung beider Entwicklungsarten stösst allerdings schon beim Hecht auf Schwierigkeiten, wie uns das Beispiel des Vomer zeigt, der halb als Cement-, halb als Bindegewebsknochen entsteht. Immerhin dürften bei osteogenetischen Arbeiten diese Bezeichnungen von Werth sein und die Uebersicht erleichtern.

Eine dritte Art von Knochen nannte ich oben Perichondral-

---

[1]) Leydig, Histolog. Bemerkungen über Polypterus bichir. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie Bd. V.

[2]) O. Hertwig, Zahnsystem d. Amph. S. 158.

knochen und definirte sie, dem allgemeinen Brauche folgend, als *Knochen, welche ohne trennende Bindegewebsschichten dem Knorpel aufliegen.* Vrolick[1]) hat in seiner eingehenden Arbeit über die Verknöcherung angenommen, dass das Wort perichondral sich mit dem von ihm gebildeten „perichondrostotisch" decke und hat, ohne die Entwicklungsgeschichte und feinere histologische Schnitte zu Rathe zu ziehen, das Frontale mit dem Occipitale und anderen Verknöcherungen des Primordialcraniums in eine Gruppe vereinigt.

Indem er hierdurch die Grenze zwischen „perichondrostotischen" und „enchondrostotischen" Knochen verwischt sah, kam er zu seinen Schlüssen über die Einheit beider Knochenbildungsprocesse und stellte sogar den Satz auf, dass seine beiden Namen „nur das Massenverhältniss von Knochen zum Knorpelgewebe bezeichnen". Es will mir scheinen, dass diese Ansicht und diese Definition ein rein formales Princip enthalte, welches zur Lösung der Knochenbildungsfrage nicht helfen kann. Derselbe Knochen würde darnach in der Ontogenie ursprünglich „perichondrostotisch" sein und später „enchondrostotisch" werden können, sobald er an Grösse zunimmt und beginnt in das Knorpelgewebe einzudringen und dasselbe zu ersetzen, dann aber wäre eine solche Unterscheidung ohne Werth. Zweitens ist in dieser Definition der früher geltende Gedanke enthalten, dass der Knochen und die Knochenbildung stets in enger Beziehung stehe zum Knorpel. So lange man die Bildungsweise der Deckknochen nicht kannte, war eine solche Annahme begründet (und die hierauf bezüglichen Arbeiten O. Hertwigs erschienen *nach* Vrolicks Abhandlung), wenn sie auch viele Schwierigkeiten ungelöst liess (z. B. die Entstehung des Frontale auf der noch nicht geschlossenen Schädelkapsel, also ohne Contact mit dem Knorpel).

Seitdem aber O. Hertwig in seinen oft angeführten Werken gezeigt hat: wie die Deckknochen in der äusseren Haut entstehen, wie sie Bildungen den Ursprung verdanken, die einst eine andere Function hatten und nur allmälich zu Knochenbildnern wurden, sind mit einem Schlage jene Schwierigkeiten gehoben. Es braucht uns nicht Wunder zu nehmen, dass bei der Entwicklung des Dentale die Zähne früher da sind, als der sie später tragende Knochen, dass das Frontale oberflächlich entsteht und ursprünglich an seiner Unterseite noch Pigment abgelagert ist, dass es entsteht an einer Stelle wo sich noch kein Knorpel befindet.

[1]) Vrolick l. c.

Nun ist jetzt die Hauptfrage: Sind alle Knochenbildungsprocesse von der Hautknochenentwicklung abzuleiten und giebt es Thatsachen, welche die Bildung der „Hautknochen" mit der der „Knorpelknochen"[1]) verknüpfen?

Ich muss gestehen, dass ich mich gefreut hätte, wenn es mir gelungen wäre, diesen Nachweis, den Gegenbaur[2]) an der Clavicula vergleichend anatomisch geführt hat, auch bei den Knochenfischen entwicklungsgeschichtlich zu finden und so vielleicht einen Beitrag zur Lösung der Streitfrage zu liefern; dagegen fand ich bei meinen Untersuchungen Verschiedenes, das sich mit jener Ansicht nicht in Einklang bringen lässt, ob auch Manches dafür zu sprechen scheint. Vor allem ist es der merkwürdige Befund, den das Dentale des zweiten Stadium erkennen lässt; wie derselbe Knochen an einer Stelle perichondral dem Knorpel aufliegt und gleich daneben durch Bindegewebe von ihm getrennt ist. Es lässt sich wohl kein besserer Beweis für die Richtigkeit der Gegenbaurschen Ansicht finden. Wenn wir aber berücksichtigen, dass der Knorpel durch das Knochengewebe keineswegs resorbirt wird, vielmehr weiter wächst und bei einem Hechte von 1 M. Länge einen Durchmesser von 2 Mm. besitzt, dass er hierbei die ihn umgebende ziemlich dicke Knochenscheide auseinander drängen muss, so wird man zu der Annahme gedrängt, dass hier keine enge Beziehung zwischen Knorpel und Knochen bestehe. Dasselbe findet statt am Hyoidbogen, wo auch der Knorpel, trotzdem er in der 3. Woche von einer perichondralen Knochenscheide umgeben wird, bis zum Alter des Hechtes weiter wächst und schliesslich die Dicke von einigen Millimetern erreicht. (Es muss hier erwähnt werden, dass es unentschieden ist, ob der Knochenbeleg des Hyoidbogens zu den Haut- oder Knorpelknochen gehört. Ge-

---

[1]) Da die Worte primär und secundär zu den grössten Missverständnissen führen können, je nachdem man sie im histologischen oder historischen Sinne auffasst, so wähle ich hier die Worte Hautknochen und Knorpelknochen. Während ersteres für secundär allgemein in Gebrauch ist, hat man für primär kein entsprechendes deutsches Wort. Nach Analogie von Hautknochen ist Knorpelknochen wohl ein geeigneter Ausdruck, und wenn dieses Wort auch früher in anderem Sinne gebraucht worden war, so ist es doch als solches veraltet und wird in dem hier gebrauchten Sinne wohl kaum Missverständnisse entstehen lassen.

[2]) Gegenbaur, Unters. z. vergl. Anat. d. Wirbelth. II.

hört er zu den letzteren und fasst man (s. o.) die Radii branchiostegi als homologe Gebilde der Deckknochen auf, so giebt allerdings die Unabhängigkeit des Knorpelwachsthums vom Knochen ein Argument für Gegenbaurs Ansicht ab und spricht gegen die hier vorgetragene Meinung von der Verschiedenheit der perichondralen Verknöcherungen.) Sodann beobachtet man auf Querschnitten durch solche Perichondralknochen verschiedenen Alters immer, dass sich der Knochen gegen den Knorpel hin mit einer geraden Linie abgrenzt, dagegen nach aussen, nach dem umgebenden Gewebe zu löcherig wird und mit Zacken und Vorsprüngen endigt. Das Wachsthum des betreffenden Knochens kann daher hier nicht gegen den Knorpel hin erfolgen. Anders ist es bei denjenigen Knochenanlagen, die wir zwar auch im Perichondrium entstehen sahen, die dann aber den Knorpel resorbiren und ersetzen. So zeigt ein Schnitt durch das Hyomandibulare eines halbjährigen Hechtes, dass sich zwischen Knorpel und Knochen eine Zone befindet, wo beide Gewebe mit Zacken und Wülsten ineinandergreifen und der Knochen auf Kosten des Knorpels nach innen wächst. Ich glaube, dass diese beiden Arten des centrifugalen und centripetalen Knochenwachsthums nicht verschiedene Entwicklungsstadien desselben Processes sind, und vor der Hand an der Trennung von Haut- und Knorpelknochen festgehalten werden muss. Erinnern wir uns noch an das eigenthümliche Verhalten der Kiemenbogen: hier finden wir um den Knorpelstab eine perichondrale Knochenscheide, oberhalb derselben durch Bindegewebe weit getrennt, liegen echte Hautknochen deren Entwicklungsweise aus Schleimhautzähnchen typisch genannt werden kann. Beide Verknöcherungen treten nie in nähere Verbindung, und wenn man den Kiemenbogen eines Hechtes von 1 M. Länge in heisses Wasser bringt, so fallen diese Hautossificationen, die ihn in zwei Reihen bedecken, sofort ab. Sofern beide Knochenbildungsprocesse wirklich homolog wären, würden diese Knochenanlagen gewiss verschmolzen sein, das aber ist, wie gesagt, nicht der Fall.

Es mag sein, dass die Teleostier, die in so mancher Hinsicht eine Ausnahmestellung in der Wirbelthierreihe haben, deren Knochen keine Knochenkörperchen besitzen, deren Oviducte nach Mac Leods[1]) Untersuchungen denen der anderen Wirbelthiere

[1]) Archiv d. Biologie 1882.

nicht homolog sind, auch in Bezug auf Knochenbildung eine Ausnahme machen, dass vielleicht gerade der Hecht ein ungünstiges Object für osteogenetische Untersuchungen ist — Beobachtungen an anderen Knochenfischen mögen das entscheiden; jedenfalls lassen vorstehende Funde nur den Schluss machen, dass Haut- und Knorpelknochen zweierlei ist, dass ihre Grenzen zwar verwischt, aber beide nicht auseinander herzuleiten sind.

Indem wir das über die Perichondralknochen Gesagte zusammenfassen, kommen wir zu folgendem Schluss: Mit dem Namen „Perichondral" bezeichnet man zwei verschiedene Arten Knochen, einerseits solche, welche von Hautossificationen, d. h. von zahntragenden Platten abzuleiten sind. Solche Knochen können im Laufe der Zeiten in die Tiefe rücken und dem Knorpel sich auflagern, sie treten aber in keinen engern Zusammenhang mit dem letzteren und beeinflussen dessen Wachsthum nicht. Die anderen entstehen in engster Beziehung zum Knorpel, wachsen centripetal in denselben hinein und setzen sich an dessen Stelle; sie gehören zu den sogenannten primären, besser Knorpelknochen. Am Hechtschädel finden sich beide Entwicklungsprocesse, Uebergänge von dem einen zu den anderen waren nicht zu beobachten.

Und somit würde als Resultat der vorstehenden Beobachtungen und Folgerungen etwa dieses zu sagen sein:

Am Hechtschädel finden wir Hautknochen und Knorpelknochen.

Die Haut- oder Deckknochen entwickeln sich

1) als Cementknochen, durch Verschmelzung der Cementplatten von Schleimhautzähnchen,
2) als Bindegewebsknochen im subcutanen Bindegewebe ohne vorhergegangene Zahnbildung,
3) als Perichondralknochen, wie die letzteren, aber in einer tieferen Schicht, dem Perichondrium anliegend.

Diese drei Entwicklungsweisen sind durch Uebergänge verbunden.

Dem biogenetischen Grundgesetz zufolge und unter Berücksichtigung der vergleichend entwicklungsgeschichtlichen und anatomischen Arbeiten von O. Hertwig bilden die obengenannten Knochenarten eine Stufenreihe, welche der phylogenetischen Entwicklung der Hautknochen entspricht.

Die Knorpelknochen des Hechtschädels entwickeln

sich auch vom Perichondrium aus, doch wachsen sie centripetal und resorbiren dabei das Knorpelgewebe. (Die Entstehung von Knochenkernen im Inneren des Knorpels, also enchondral wurde an den untersuchten Stadien nicht beobachtet.)

Schema der Verknöcherung:

Hautknochen	Cementknochen Bindegewebsknochen Perichondralknochen (centrifugal wachsend).
Knorpelknochen	perichondral (centripetal wachsend) enchondral.

Tafelerklärung.

Tafel III.

Fig. 1. Embryonaler Hechtschädel vom ersten Stadium (11 Mm. l.) nach einem Abpinselungspräparat. Die rechte Hälfte des Visceralskelettes ist der Deutlichkeit halber nicht gezeichnet. Vergr. 30.

Fig. 2. Querschnitt durch die Orbitalregion eines 11 Mm. langen Hechtes. Der Schnitt ist nicht ganz senkrecht zur Längsaxe geführt und zeigt auf der linken (weiter nach hinten liegenden) Seite die Articulation des Unterkiefers. Vergr. 30.

Fig. 3. Querschnitt durch die Labyrinthregion desselben Thieres. Auch dieser Schnitt zeigt zwei verschiedene Ebenen, die linke weiter hinten. Vergr. 30.

Fig. 4. Schädel 1 nach Durchschneidung des rechten Backens auseinandergebreitet und die obere wie die untere Fläche der Mundhöhle zeigend. Vergr. 30.

Fig. 5. Anlage des Parasphenoid vom Schnitt Fig. 2. Vergr. 550.

Fig. 6. Querschnitt durch dieselbe Ebene eines 22 Mm. langen Hechtes. Das Parasphenoid ist nach dem Ethmoidalknorpel zugewandert. Vergr. 550.

Fig. 7. Schädel eines Hechtes vom zweiten Stadium (22 Mm. l.) mit den Knochenanlagen. Auch hier ist das Visceralskelett der linken Seite nicht gezeichnet. Vergr. 30.

Fig. 8. Querschnitt durch den Unterkiefer eines Hechtes vom zweiten Stadium nahe dem Vorderende. Vergr. 280.

Fig. 9. Querschnitt desselben Unterkiefers wenige Schnitte weiter nach der Articulationsstelle zu. Vergr. 280.

Tafel IV.

Fig. 1. Drei Zahnanlagen auf verschiedenen Stadien. Rechts Beginn der Einstülpung, links vor der Abscheidung des Zahnes mitten ein Zahn im Durchbrechen begriffen, dem noch viele Odontoblasten anliegen, darunter das schon vom Knochen umwachsene Palatinum. Vergr. 280.

Fig. 2. Hechtschädel (zweites Stadium) längs durchschnitten. Zeigt das Verhältniss des Vomer zum Parasphenoid und das des Nasale zum Frontale. Das Visceralskelett ist entfernt. Vergr. 30.

Fig. 3. Querschnitt durch den Kiemenbogen eines Hechtes vom zweiten Stadium. Vergr. 280.

Fig. 4. Theil des Visceralskelettes vom jungen Lachs (von oben gesehen). Vergr. 30.

Fig. 5. Zähne auf verschiedener Entwicklungsstufe, sowie zahntragende Platten, *g*. *h* nach Behandlung mit verdünnter Essigsäure zur Sichtbarmachung des Schmelzes (blau). Das Dentin ist roth angedeutet. *g* ist ein Pharyngaeum der zweiten Woche, zwei Zahnanlagen haben sich mit dem gemeinsamen Cementstück noch nicht vereinigt, *h* ein Doppelzahn. Vergr. 550.

Fig. 6. Theil eines Schnittes durch den Hyoidbogen, zweites Stadium, mit perichondralem Knochenbeleg. Vergr. 280.

Fig. 7. Vorderende des Ethmoidale eines 11 Mm. langen Hechtes, die beiden Vomerzähne noch getrennt. Vergr. 280.

Fig. 8. Dasselbe in der zweiten Woche nach dem Ausschlüpfen. Die beiden Zahnplatten sind verschmolzen und wachsen selbstständig nach hinten. Vergr. 280.

Fig. 9. Maxillare der Forelle. Die Cementtheile der Zähnchen sind verschmolzen, bevor sie sich mit letzteren vereinigt haben. Vergr. 100.

Fig. 10. Theil eines Schnittes durch die Zunge eines 25 Mm. langen Hechtes. Der Lingualeknochen ist vollständig angelegt, während die Entwicklung eines Zahnes erst beginnt. Vergr. 280.

Fig. 11. Theil eines Schnittes durch die Ethmoidalregion (vorn) eines Hechtes von 25 Mm. zeigt den Vomer mit einem Zahn, darüber das Parasphenoid. Vergr. 280.

Fig. 12. Theil eines Schnittes durch die Insertionsstelle der Hyoidbogen an der Copula. Auf letzterer wie auf dem Hyale rechts Beginn der perichondralen Verknöcherung, welche links schon weiter vorgeschritten ist. Vergr. 200.

Fig. 13. Erste Anlage des Schleimcanals über dem Frontale. Vergr. 280.

Fig. 14. Der Schleimcanal ist weiter entwickelt und wird vom Frontale aus durch zwei Knochenlamellen umwachsen. Vergr. 550.

Erklärung der Zeichnungen.

Sämmtliche Zeichnungen sind direct nach der Natur entworfen. Die Dimensionen wurden mit dem Prisma fixirt. (Die den Figuren entsprechenden Objecte sind theils in Canadabalsam (Schnitte), theils in Glycerin conservirt.) Der Knorpel wurde überall in blauem Tone gehalten, Knochen meist roth. Die Richtungslinien nach Knorpeltheilen sind schwarz, die nach Knochenanlagen roth gezogen, ebenso sind die Abkürzungen in den entsprechenden Farben geschrieben.

Abkürzungen.

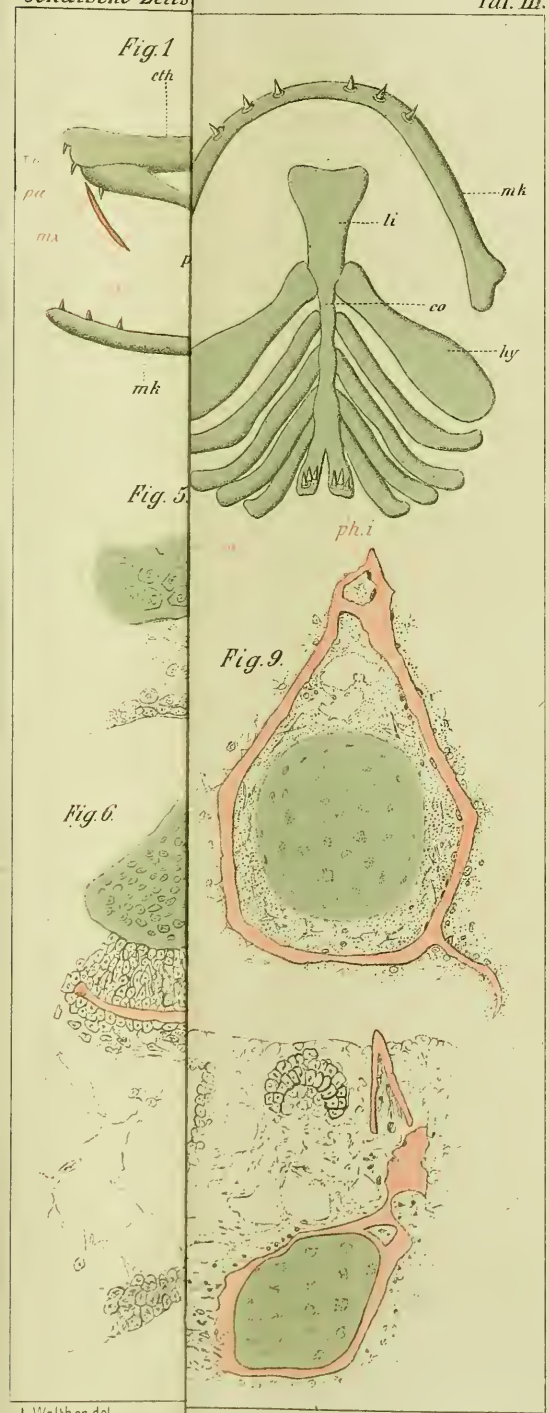
Au Gehörkapseln.
Ch Chorda.
H Hypophysis.

Knorpeltheile.

bhy Basihyale.
chy Ceratohyale.
co Copula.
eth Ethmoidale.
hm Hyomandibulare.
hy Hyoidbogen.
li Linguale.
mk Meckelscher Knorpel.
paqu Palatoquadratum.
qu Quadratum.
sthy Stylohyale.

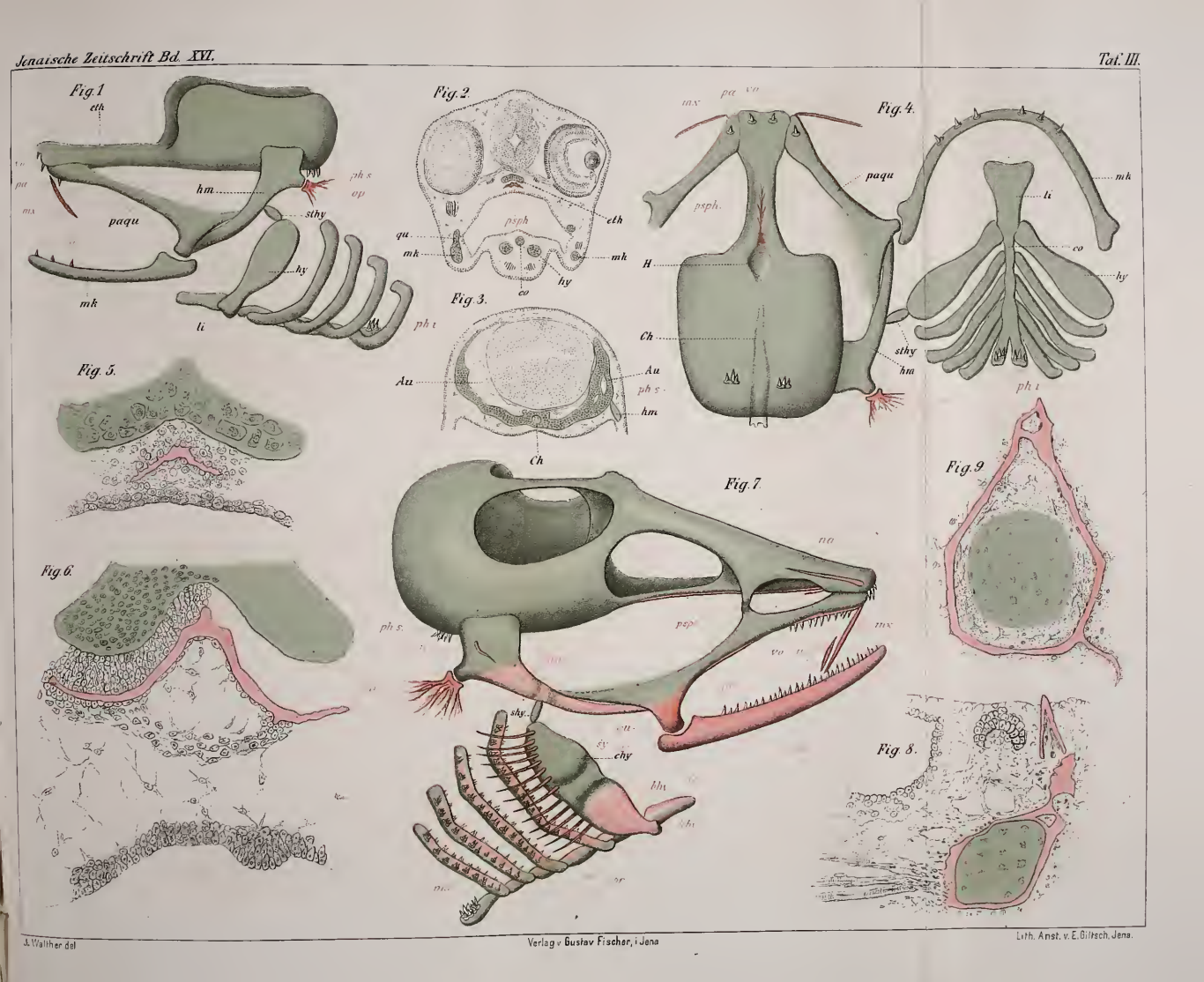
Knochenanlagen.

ar Articulare.
bhy Basihyale.
co Copula.
de Dentale.
fr Frontale.
hhy Hypohyale.
hm Hyomandibulare.
ju Jugale.
li Linguale.
mx Maxilla.
na Nasale.
op Operculare.
p Parietale.
pa Palatinum.
ph. i, s. Pharyngaea inf., sup.
psph Parasphenoid.
pt Pterygoid.
qu Quadratum.
r. br Radii branchiostegi.
sy Symplecticum.
vo Vomer.

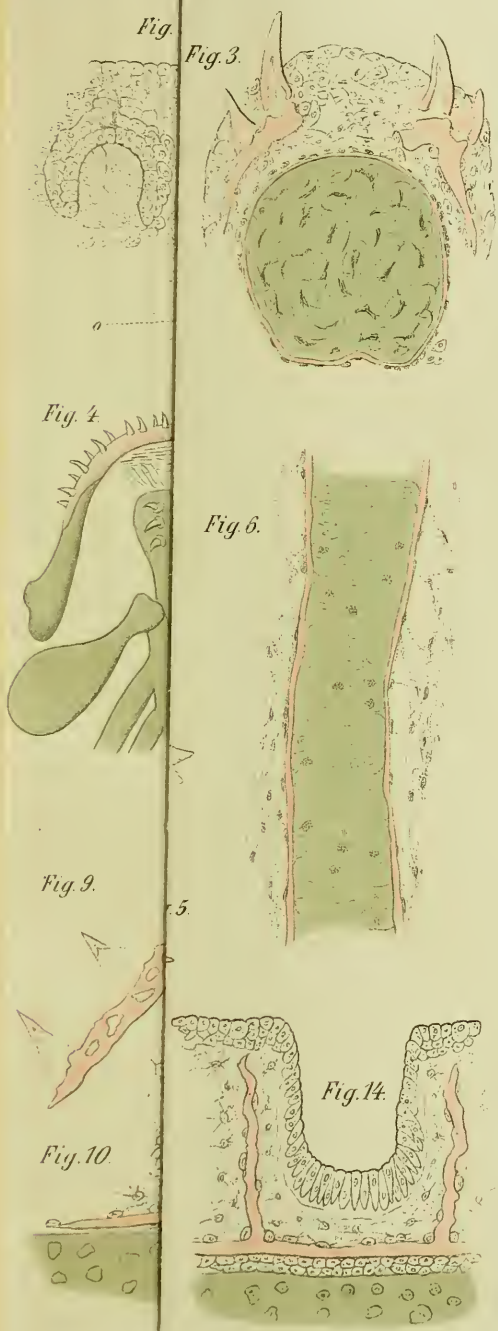


J. Walther del

Lith. Anst. v. E. Giltsch. Jena.



A. Walther del. Verlag v. Gustav Fischer, i. Jena Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.



her del

Lith. Anst. v. E. Giltsch Jena.

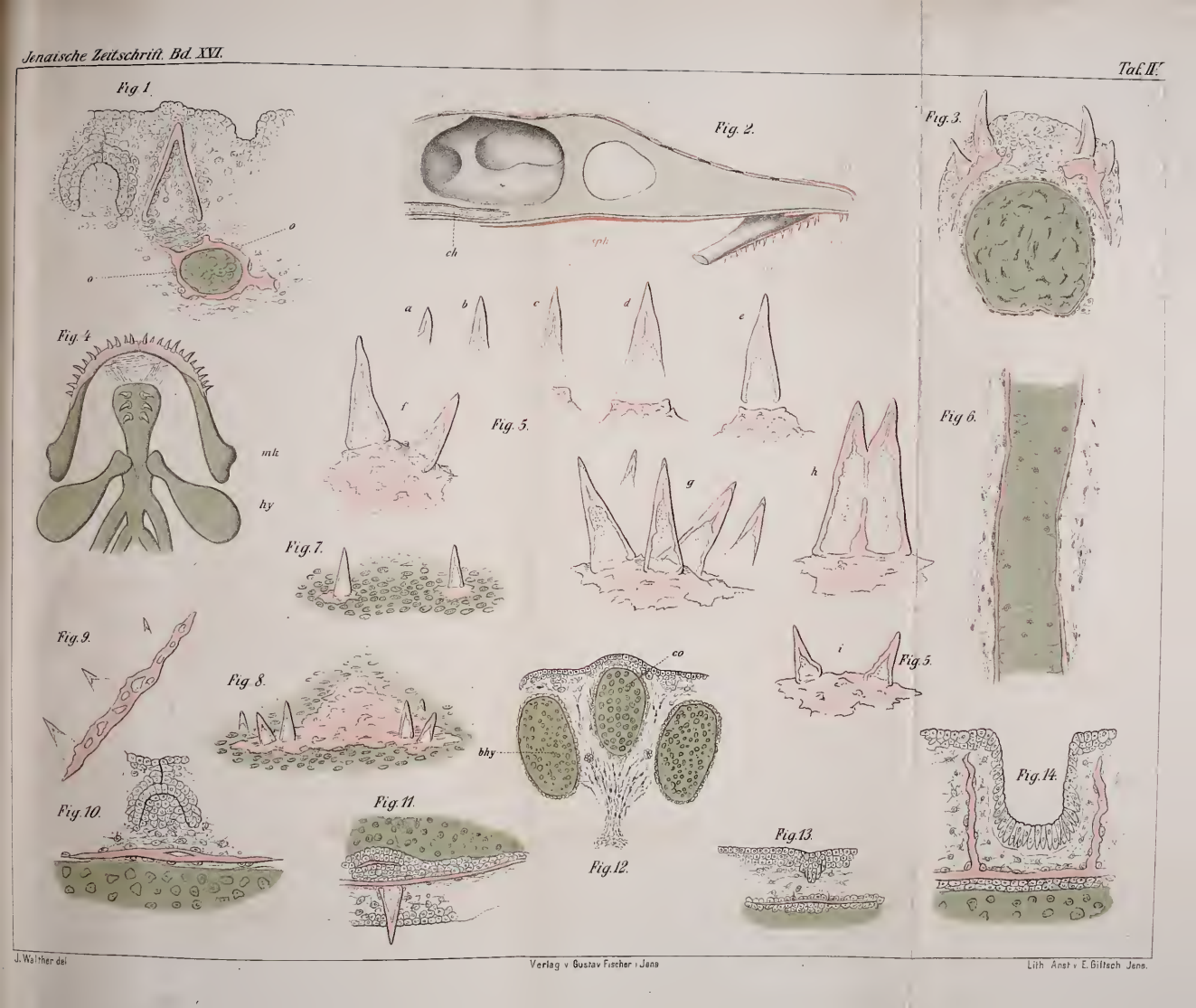


Fig. 1.
o
o
Fig. 2.
ch
sph
Fig. 3.
Fig. 4.
mk
hy
a
b
c
d
e
f
Fig. 5.
g
h
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 9.
Fig. 8.
bhy
co
i
Fig. 5.
Fig. 14.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: NF_9

Autor(en)/Author(s): Walther Johannes

Artikel/Article: Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes (Esox lucius). 59-87