download unter www.biologiezentrum.at

Über die Knochenstruktur einiger Vögel.

Von

A. Bernhauser, Wien.

Mit 14 Textabbildungen.

Problemstellung.

Die vorliegende Arbeit ist in erster Linie als Ergänzung unserer Kenntnis des Feinbaues von Skelettstrukturen gedacht, deren mechanische Beanspruchung deutlich gerichtet ist, also eventuelle Übereinstimmungen zwischen Struktur, Form und Funktion leicht erkennen lassen sollten. Hierzu eignen sich am besten Extremitätenknochen. Um die Übereinstimmungen mit der Trajektorentheorie (Meyer 1867) möglichst klar überblicken zu können, wurden Vogelknochen als Untersuchungsobjekt gewählt. Hier ist nämlich die Knochenspongiosa in der Regel sehr sparsam angeordnet und daher übersichtlich.

Untersuchtes Material:

Falco tinunculus L.
Corvus cornix L.
Parus maior (juv.)
Turdus merula L.
Carduelis carduelis L.
Gallus domesticus L.
Plectropterus gambensis L.
Podiceps cristatus L.
Spheniscus humboldti (Meyen).

---

*) Diese Arbeit entstand am Paläontologischen Institut der Universität Wien. Für die freundliche Überlassung eines Arbeitsplatzes darf ich Herrn Prof. Dr. O. Kühn, weiters für Unterstützung mit Material und Literatur den Herrn Prof. Dr. W. Marinelli, Doz. Dr. A. Papp, Doz. Dr. E. Thenius (alle Wien) und Dr. F. Sauerzopf (Eisenstadt) an dieser Stelle herzlichst danken.

download unter www.biologiezentrum.at

Weiters zu Vergleichszwecken:

Tropidonotus natrix L.
Phylostoma sp.
Mus musculus L. *Capreolus capreolus* L.
Sermophilus citellus L. *Bos taurus* L.

Insgesamt wurden über 350 Dünnschliffe untersucht.

Arbeitsmethode.

Entsprechend der Wahl des Themas mußten die Knochen zerschnitten und zu mikroskopischen Durchlichtpräparaten aufgearbeitet werden. Um die Balkenstrukturen möglichst in ihrer tatsächlichen Form und Lage zu erhalten, wurden keine Schnitte entkalkter, sondern Dünnschliffe mazerierter Knochen angefertigt. Dabei erwies sich folgende Arbeitsmethode als zweckmäßig:

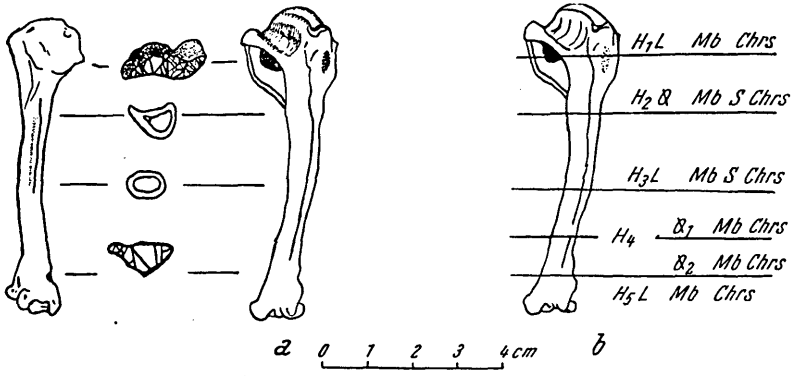


Abb. 1 *a*, *b*: *Corvus cornix* L. Rechter Humerus, Zeichengänge.

Die einzelnen Knochen werden zunächst gezeichnet (Abb. 1 *a*), fallweise auch genau gemessen. Nach diesem „Belegblatt" wird ein „Arbeitsblatt" (Abb. 1 *b*) angelegt. Hier zeichnet man nur den Umriß der Knochen und eventuell markante Stellen derselben, die Schnittebenen werden eingetragen und die einzelnen Teilstücke nummeriert. Man läßt neben jeder Nummer Raum zur Eintragung der weiteren Bearbeitung. Außerdem können hier die wichtigsten Schnitte gleich mitgezeichnet und beschrieben werden. Interessante Knochen erhalten eigene Blätter mit Legenden. Natürlich reicht,

download unter www.biologiezentrum.at

vor allem bei kleineren oder verkleinerten Knochen, auch ein Blatt für sämtliche Zeichengänge aus.

Die Knochen werden angeschliffen, auf Objektträgern aufgekittet und unter mikroskopischer Kontrolle dünngeschliffen. Der noch feuchte, fertige Dünnschliff kann durch Auftropfen unverdünnter (d. h. bei Zimmertemperatur gesättigter) Lösungen im Additionsverfahren gefärbt werden. Abgespült wird mit Leitungswasser. Für Serienuntersuchungen hat sich die Farbfolge Methylenblau Löffler (Einwirkungsdauer 1—3 Minuten) und Chromsäure (Einwirkungsdauer 30—60 sec.) als zufriedenstellend erwiesen. Zwischenfärbung mit Safranin (maximal 30 sec.) bietet bei etwas herabgesetzter Helligkeit ein in der Regel sehr schön differenziertes histologisches Bild. Versuche mit weiteren Farbstoffen wie Fuchsin (alkal.), Säuregrün, Orange-G und anderen (in verschiedenen Kombinationen) brachten keine zufriedenstellenden Ergebnisse. Bloß die Doppelfärbung Silbernitrat/Chromsäure verdient Erwähnung, denn hier wird die Oberfläche des Schliffes orangegelb eingefärbt, während sämtliche unter der Schnittebene liegenden und daher durch die Einschlußmasse vor direktem Kontakt geschützten Knochenpartien ihre ursprüngliche Färbung beibehalten. Diese „Silhouettenfärbung" ist bei der Auflösung komplizierter Spongiosafiguren von Vorteil, setzt aber den histologischen Wert des Präparates durch Oberflächeninkrustierung und starke Hemmung der Lichtdurchlässigkeit sehr herab. — Natürlich kann jeder der bisher besprochenen Farbstoffe auch einzeln verwendet werden. Der Erfolg der Färbung hängt bei recenten Knochen sehr stark von der Mazerationsart und Aufbewahrung (Fettgehalt, eingetrocknete organische Restsubstanzen usw.), bei fossilen wieder vom vom Erhaltungszustand und der Schliffstärke ab. Färbbare organische Restsubstanzen können unter bestimmten Umständen mindestens durch das ganze Tertiär nachgewiesen werden. Die günstigste Schliffstärke beträgt etwas mehr als eine Zellschichte und schwankt daher mit der Größe der Knochenzellen des Untersuchungsmaterials. Stärk zerstörte (verwitterte oder umkristallisierte) Fossilien gewinnen in der Regel durch die Färbung nicht mehr an Deutlichkeit *).

*) Das über Knochenschliffe Ausgeführte gilt im wesentlichen auch für die Behandlung fossiler Mollusken und Hölzer.

download unter www.biologiezentrum.at

Auf die Objektträger können die Knochenschliffe mit normal abgeflammten Kanadabalsam oder gut erhitztem Einschlußlack geklebt werden. Geschliffen wird auf Glasplatten mit Wasser und Karborundum- oder Elektrorundpulver der Korngröße 100—120 (mittelgrob), 170—200 (mittelfein) und 600 (Polierfraktion). Nachpolieren mit Knochenasche/Glycerin ist nicht nötig.

Größere Knochenstücke können mit freier Hand angeschliffen werden, bei kleinen ist der in der Mikropalaeontologie als „gerichtetes Schleifen" bekannte Vorgang wesentlich günstiger. Das Knochenstück wird dabei unter dem Binokular in der noch heißen und daher plastischen Einschlußmasse in die gewünschte Lage gebracht und nach Erkalten angeschliffen. Wenn die beabsichtigte Schnittebene erreicht ist (event. Binokularkontrolle) wird es nach neuerlichem Erhitzen der Einschlußmasse umgedreht und dünngeschliffen.

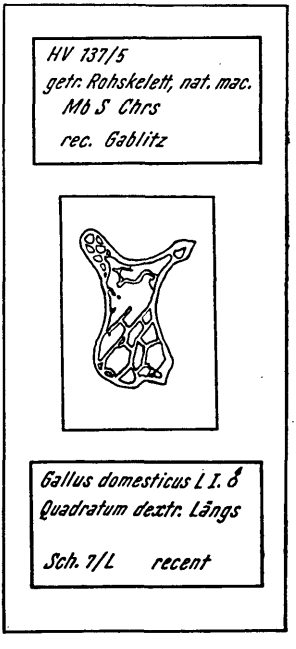


Abb. 2. Objektträger mit Beschriftung.

Eingeschlossen wird am besten durch Auftragen eines Tropfens Kanadabalsam und Abdecken mit einem heißen Deckglas. Es empfiehlt sich, auch bei fortlaufender Numerierung der Präparatserien, die Arbeitsnummer auf der Etikette zu vermerken, respektive jedes Präparat mit zwei Etiketten zu versehen, von welchen eine die anatomische, die zweite die technische Beschriftung erhält (Abb. 2).

Der Vogelkörper als Organismus.

Auch bei extremen Spezialuntersuchungen ist es notwendig, nie die Tatsache aus den Augen zu verlieren, daß die untersuchten Gegenstände funktionierende Organe lebender und lebensfähiger Tiere darstellen. Im Falle der vorliegenden Untersuchung scheint es daher angebracht, kurz die Anatomie des Vogelkörpers zu besprechen. Die Klasse der Vögel wird heute allgemein von thecodon-

download unter www.biologiezentrum.at

ten Reptilien abgeleitet und dazu die Möglichkeit erwähnt, daß Vögel und Reptilien ohne weiteres unter dem Namen Sauropsida zusammengefaßt werden können. So sind die Vögel nach Romer (1949, S. 59 ff.) kaum weiter vom „general stock" der „Herrenreptilien" (Archeosauria) entfernt als einige der Dinosaurier, aus welchen sie entstanden. In verschiedener Hinsicht, besonders durch ihre Anpassung an eine bipede Lebensweise, gleichen die Vögel ihren Dinosaurierverwandten ... and almost every notable bird charakter is an adaption to flight ..."

Auf den Vogelschädel können wir in dieser Arbeit schon aus räumlichen Gründen nicht näher eingehen. Der Hals ist je nach Form und Lebensweise verschieden lang, die einzelnen Wirbel sind aber immer frei und sehr beweglich. Der Rumpf selbst zerfällt in zwei mechanische Einheiten: Den Thorax und das Synsacrum. Sie haben, allgemein gesprochen, zwei verschiedene Aufgabenkreise zu bewältigen. Der Thorax kann als Widerlager für den Flugapparat, das Synsacrum als Träger der Eingeweidemasse und Lager der Schreitextremität angesehen werden.

Entsprechend der Einteilung von Böker (1935) unterscheiden wir weiters den Flugmotor, bestehend aus Schwung- und Deckfedern, Armskelett, Arm- und Brustmuskeln (als wichtigste *M. pectoralis maior* und *M. supracoracoides*). Weiters die Verankerung des Motors am Rumpf (also der Schultergürtel und der Wirbel-Rippen-Sternumkomplex), die Steuerorgane (in erster Linie die Flügel); und Hilfseinrichtungen. Als solche haben wir fast alle weiteren Organe des Vogelkörpers aufzufassen. Anatomisch gehören hierher die häufig sehr weitgehende Verfestigung des Brustkorbes durch die Processi uncinati der Rippen und die mehr oder weniger weitgehende Ausbildung eines Notariums im Bereich der Thoracalwirbel, weiters die bereits erwähnte Durchbildung der Synsacrumregion sowie die Ausbildung von Herz, Lunge mit Luftsäcken und die Gliederung des Federkleides in Deck-, Kontur- und Flaumfedern sowie verschiedene Spezialisationserscheinungen von Verdauungstrakt und Urogeniatalsystem. Die letzgenannten Organgruppen bedingen u. a. physiologisch wichtige Erscheinungen wie Homoiothermie (s. auch Romer 1949) und günstigste aerodynamische Formung (Holst und Küchemann 1941), (Hartmann 1953). Außerdem stellen die Ausbildung von Gehirn und Sinnes-

download unter www.biologiezentrum.at

organen und osteologische Extrembildungen solche auffällige Anpassungen dar (Versluys 1927, Romer 1949 u. a.).

Die phylogenetische Entstehung der Vögel ist ja hinlänglich bekannt. Abel (1925, 1927) leitet sie von bipeden Reptilien aus der Verwandtschaft der Pseudosuchier ab, ebenso Romer (1947). Um die Erfassung des Entwicklungsweges bemühte sich u. a. Abel (1927), der ebenso wie Böker (1935) arbicole Vogelvorstufen annimmt. Im Gezweige entstanden aus Springkletterern die Vögel. In *Archaeopteryx* ist uns ein sehr instruktives Umbildungsstadium erhalten. Es zeigt, daß der Flugapparat selbst, also Armskelett und Schwungfedern, in der Entwicklung relativ vorauseilen, ebenso der Gehirnschädel, da ja Gesichts-, Raumlage- und Muskelkoordinationszentren der immerhin bestehenden Flugfähigkeit gewachsen sein mußten. Der Schwanz fällt dagegen durch seine Länge und zweizeilige Befiederung auf. Er scheint in der Umbildung nachzuhinken, doch ist anzunehmen, daß er trotzdem seiner technischen Aufgabe als Leit-(Stabilisations-)fläche gerecht wurde (Abb. 16 a, b). Seine Umbildung zum typischen (Fächer-)Vogelschwanz stellt nur mehr eine Konstruktionsverbesserung dar.

Über den Tierflug gibt es eine Anzahl sehr guter und eingehender Arbeiten (z. B. Böker, 1935, S. 98 ff.; Holst und Küchemann 1941; Hartmann 1953 u. a.). Hier sei nur so viel erwähnt: Motor und Steuerorgan sind die Flügel; sie tragen nicht nur den Körper, sondern regeln durch Änderung von Anstellwinkel und Schlagintensität auch die Raumlage des fliegenden Tieres; der Schwanz ist in erster Linie Stabilisationsfläche, er kann zusätzlich noch als Hilfseinrichtung der Steuerung sowie analog den Landeklappen, Sturzflugbremsen und Verwindungsklappen verwendet werden (Holst u. Küchemann 1941; Hartmann 1953).

Vergleiche von Form und Funktion lassen sich nicht nur an Organen, sondern auch an einzelnen Knochen, ja sogar an histologischen Schnittserien durchführen. Als Beispiel für Skelettelemente wollen wir die Hinterextremitäten eines Haubentauchers (*Podiceps cristatus* L.) (Abb. 3 a) und einer Nebelkrähe (*Corvus cornix* L.) (Abb. 3 b) wählen. Die Krähe besitzt ein normales Schreitbein mit langgestrecktem, geradem Femur, dessen Capitulum allmählich in den Schaft übergeht. Die Muskeleindrücke sind mäßig stark, das distale Gelenk weist zwei verschieden breite Rollen auf, von welchen die äußere etwas tiefer herabreicht. Das Profil

download unter www.biologiezentrum.at

des Gelenkes ist ein flacher, unten offener Bogen. Beim Haubentaucher ist das Femur kurz, gedrungen, in der Längsrichtung caudo-cranial gekrümmt und das Capitulum durch ein deutliches Collum vom Schaft abgesetzt. Die Muskeleindrücke sind kräftig, beim distalen Gelenk ist die äußere Rolle etwas höher angesetzt als die innere und tief gespalten, die innere ist durch einen weiten Sulkus von ihr getrennt und nach median gewendet. Das Profil des Gelenkes ist annähernd V-förmig. Der Tibiotarsus der Krähe ist schlank, wenig nach außen gekrümmt und nur im proximalsten Abschnitt um ein geringes verbreitert. Gegen die sehr schlanke Fibula wird eine kurze, dünne Crista abgegliedert. Beim Taucher fällt zunächst die im Umriß dreieckige mit dem Tibiotarsus fest verschmolzene Patella auf. (Ein Charakteristikum der Colymbiden). Bei der Krähe ist die Patella — wie bei fast allen anderen Vögeln — frei und wurde hier nicht abgebildet.) Der Tibiotarsus ist schwach S-förmig gekrümmt, etwas länger als bei der Krähe und bleibt in seiner proximalen Hälfte breit dreieckig. Die für einen Vogel sehr starke, kantige Fibula liegt dem Tibiotarsus über den größten Teil ihrer Länge dicht an, so daß die Durchtrittsstelle einer Sehne durch eine quere Fossa in der Tibiotarsuskante gekennzeichnet ist. Von den Tarsometatarsi ist der des Tauchers schmäler und zeigt eine flache proximale Gelenkfläche, während diese bei der Krähe tiefer gesattelt erscheint. Beide sind ziemlich gleich lang, im Vergleich zu den entsprechenden Femora stimmen die Längen bei der Krähe ungefähr überein, während beim Taucher der Tarsometatarsus das Femur um ein Drittel übertrifft. Die Zehen sind, wie die distalen Gelenkflächen zeigen, bei den beiden Formen unterschiedlich eingelenkt.

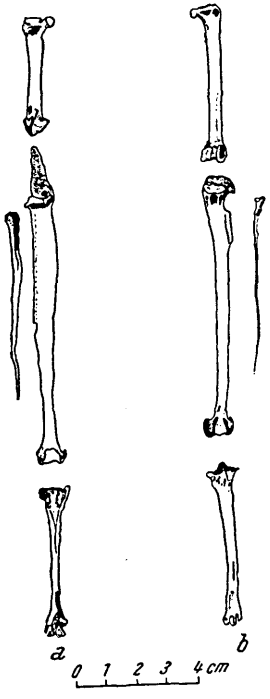


Abb. 3 *a. Podiceps cristatus* L. Linke Hinterextremität.

Abb. 3 *b. Corvus cornix* L. Rechte Hinterextremität.

download unter www.biologiezentrum.at

Der durchgeführte Vergleich zeigt deutlich, daß die verschiedenen Funktionen (beim Taucher haben wir ein Ruder-, bei der Krähe aber ein Schreitbein vor uns) in der Form der Knochen ihren Ausdruck finden. Nachdem nun Knochen lebende Gewebe sind, welche entsprechend der im Organverband an sie gestellten Aufgaben auch nach Abschluß ihres eigentlichen Wachstums umgestaltbar sind, ist anzunehmen, daß die Übereinstimmung zwischen Form und Funktion auch in ihrem histologischen Bau nachgewiesen und die gestaltenden Kräfte erschlossen werden können.

Zur morphologischen Osteologie.

Versuche in der angedeuteten Richtung wurden schon vielfach unternommen, blieben aber meistens entweder auf die Balkenkonstruktionen (*Substantia spongiosa*) oder auf die dichte Knochensubstanz (*Substantia compacta*) beschränkt. Bevor wir uns aber diesen Untersuchungen zuwenden, wollen wir noch kurz das Bauschema der Knochen der höheren Wirbeltiere streifen.

Nach Murray (1936) und Patzelt (1948) bestehen die Wirbeltierknochen aus folgenden Bauelementen:

1. Das Grundgewebe, die Knochenzellen, welche räumlich voneinander getrennt, durch zahlreiche Fortsätze (Anastomosen) untereinander in dauerndem physischen und damit physiologischen Kontakt bleiben.

2. Kollagene Fasern, welche je nach Ausbildungsart den Knochen entweder geflechtartig oder in gerichteten Bündeln durchziehen.

3. Blutgefäße, sie dienen dem Stoffwechsel des Gewebes und könnten darüber hinaus auch bei seiner Bildung eine Rolle spielen (Weidenreich 1926).

4. Die harte Zwischensubstanz; eingelagerte Kalksalze, welche die Festigkeit der Knochen bewirken.

Der Knochenbau wieder läßt grundsätzlich zwei Ausbildungsformen erkennen:

1. Dichtes Knochengewebe (*Substantia compacta*), sie besteht im einfachsten Fall aus den genannten Elementen in mehr oder weniger ungeordneter Anhäufung (viele Amphibien; Patzelt), doch meist erscheinen sie zu Bauelementen höherer Ordnung zusammengefaßt. Dünne Knochenlamellen bilden hierbei eine äußere Rinde gegen das Periost und meist auch nach innen gegen den Markraum

download unter www.biologiezentrum.at

(Grund- oder Generallamellen). Andere umhüllen die Blutgefäße und bilden mit diesen zusammen je ein Osteon oder Haver'sches System (Haver'sche Lamellen). Zwischen den einzelnen Osteonen bleiben Reste resorbierter Systeme stehen, sie heißen Schaltlamellen; die so entstandenen Grenzlinien Kitt- respektive Resorptionslinien. Dieser Bautypus wird der lamelläre genannt und bildet bei höheren Wirbeltieren fast die gesamte Knochenmasse.

2. Schwammiges Knochengewebe (*Substantia spongiosa*). Sie besteht aus dünnen Knochenbalken und -platten und findet sich im Inneren der Knochen, soweit diese nicht von Mark- oder Lufträumen erfüllt sind. Die Knochenspongiosa besteht aus stehengebliebenen Resten von Osteonen, stellt also eigentlich eine Breccie dar (Murray 1936).

Ergänzend wären noch die Volkmann'schen Kanäle und die Sharpey'schen Fasern zu erwähnen. Erstere dringen als „durchbohrende" blutgefäßführende Kanäle ohne eigene Lamellensysteme in die Knochen ein; unter letzteren versteht man Bündel von Fasern welche von den Ansatzstellen, von Muskeln und Bändern ausgehend, die angrenzenden Knochenpartien durchsetzen.

Weiters unterscheidet man bei den „langen Knochen" den Schaft (die *Diaphyse*) und die gelenksnahen Abschnitte (*Epiphysen*). Die Diaphyse ist — besonders bei stärkeren Knochen — in der Regel hohl und enthält gewöhnlich Markgewebe, die Epyphysen dagegen werden von Spongiosasystemen erfüllt, in welche häufig das „rote Knochenmark" eingelagert ist. Die „platten Knochen" sind in ihrem Inneren meist spongiös ohne größere Hohlräume.

Physiologisch haben die Knochen eine Reihe von Aufgaben zu bewältigen. Sie stützen und tragen den Gesamtkörper, bieten den Muskeln und Sehnen Ansatzflächen und stehen als Hebelsysteme im Dienste der meisten Bewegungsvorgänge. Ihr Calzium steht dem Körper in beträchtlichem Ausmaße für Stoffwechselvorgänge — u. a. als Puffer zur Absättigung von Säuren — zur Verfügung. Weiters enthalten sie das blutbildende „rote" und das als Speicher aufzufassende „weiße" (Fett-)Mark und schützen schließlich im Organverband Zentralnervensystem, Hauptsinnes- und innere Organe. Aus der Vielfalt von Funktionen und Beanspruchungen ergibt sich die Mannigfaltigkeit der Formen und Strukturen. Von den Knochenstrukturen wurden besonders die Spongiosasysteme durch eine Anzahl Autoren untersucht und verschiedentlich gedeu-

download unter www.biologiezentrum.at

tet. Dabei liegt allen Arbeiten die Ansicht zugrunde, daß Form und Funktion aufeinander abgestimmt seien und eines aus dem anderen zu erkennen wäre.

Von dieser Voraussetzung ausgehend, wurden die Knochenbälkchen zunächst als Verkörperung der Zug- und Drucklinien (Trajektorien) im Knochen aufgefaßt (Meyer 1867). Diese Trajektorien kreuzen sich in rechtem Winkel und überschneiden die „neutrale Faser" unter 45°. Je dichter die Balkensysteme sind, desto größer wäre an der entsprechenden Stelle die Belastung. Der Knochen wird hier als zumindest statistisch (durch Summierung der Einzelelemente) homogene Masse aufgefaßt. Murray (1936) bespricht diese Theorie ausführlich, findet aber, zum Teil gestützt auf Triepel (siehe Literaturverzeichnis in Murray 1936) eine Anzahl berechtigter Einwände: Die Spongiosabalken kreuzen sich nämlich nicht unter rechtem Winkel. Sie sind auch keine regelmäßigen Bögen und die Kreuzungspunkte bilden keine scharfen Winkel, sondern sind abgerundet. Die „Trajektorien" umschließen daher keine Rechtecke, sondern Kreise oder Ellipsen. Weiters hätten Knochen nach Triepel bei gleicher Form trotz verschiedenartiger Beanspruchung gleiche Struktur. Das würde andeuten, daß die innere Struktur eher von der äußeren Form abhängt als von der direkten mechanischen Beanspruchung (Murray 1936, S. 111). Triepel selbst nimmt nach Murray an, daß die Architektur der Knochen in erster Linie von ihrer Form abhänge und nur sekundär in Übereinstimmung mit funktionellen Ansprüchen geändert würde. Die Spongiosastruktur sei in die äußere Form und Funktion der Knochen „harmonisch eingefügt" (Kriterium: Wenn der Anblick ästhetische Befriedigung gewährt). Die „geometrisch ideale" Struktur sei ein System von Kuppeln und Kelchen. Sie ist aber laut Murray (1936, S. 117—123) nie nachzuweisen.

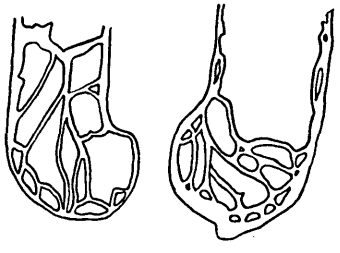
Murray (1936, S. 175 ff.) selbst hält Form und Struktur der Knochen für ein Kompromiß zwischen verschiedenen Faktoren. Dazu gehören Abhängigkeit von der Bildungsform (Knorpelmodell der Primordialknochen, mechanische Bedingungen bei der Entstehung von Membranknochen), weiters die durch funktionelle Aktivität bewirkten post-fötalen Änderungen von äußerer Form und Struktur, die Notwendigkeit eines Kompromisses mit benachbarten Organen (Muskelzug und Gewebsdruck) und einige weniger bedeutungsvolle Faktoren mehr. Auf jeden Fall ist die Übereinstim-

download unter www.biologiezentrum.at

mung zwischen Form und Funktion gegeben. „The bony skeletton of the adult shows, both in its normal strukture and after modifications so close a relation to mecanical needs and so great a power of apparently adaptive change, that its mechanically suitable power cannot be doubted" (Murray 1936, S. 176).

Beobachtete Spongiosastrukturen.

Bei der Betrachtung der für die vorliegende Arbeit angefertigten Knochenschliffe fällt weniger die bei Vögeln geringe Anzahl

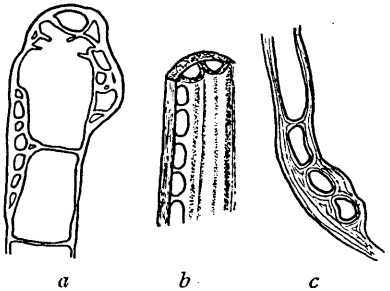


a b

Abb. 4.

a) *Spheniscus humboldti* Meyen, rechtes Femur distal, Längsschnitt.

b) *Gallus domesticus* L., rechter Radius distal, Längsschnitt.



a b c

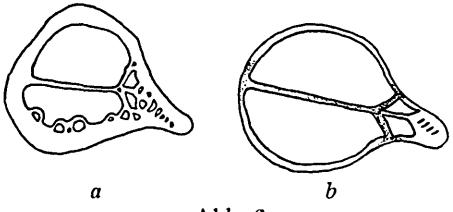
Abb. 5.

a) *Corvus cornix* L., proximaler Längsschnitt durch das Coracoid.

b) Schema nach 7 *a* und anschließendem Querschnitt.

c) *Falco tinuculus* L., distaler Längsschnitt durch das Femur.

der Spongiosabalken als vielmehr ihre Anordnung auf. Am Längsschliff findet man nur wenige schräglaufende Bälkchen (Abb. 4 a, b), welche praktisch nur den epiphysalen Abschnitt einnehmen und oft durch Querverstrebungen gegeneinander abgestützt sind. Längsverstärkung der Knochen kann noch durch gewölbeartige Bogenplatten erreicht werden, welche z. B. bei *Corvus cornix* die Innenwand des Coracoids verkleiden (Abb. 5 a); ein übereinstimmendes Bild bietet das Femur von *Falco tinunculus* (Abb. 5 *b*).



a b

Abb. 6.

a) *Gallus domesticus* L., Querschnitt, median durch das Metacarpale II.

b) Dasselbe schematisch.

download unter www.biologiezentrum.at

Viel häufiger treten Querverstrebungen im Knochenlumen auf. Sie sind in ihrer überwiegenden Mehrzahl von zwei auch in

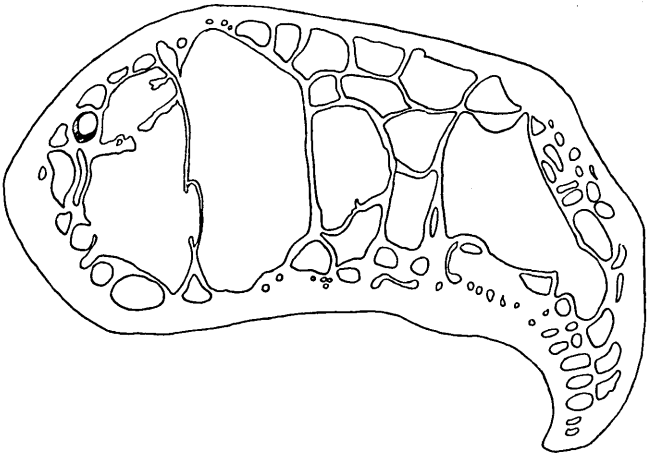


Abb. 7 a. *Gallus domesticus* L.; proximaler Querschnitt durch den Humerus.

der Technik bekannten Konstruktionsformen ableitbar, nämlich der Y- und der V-Strebe. Für erstere könnte z. B. ein Querschnitt durch das Metacarpale II des Haushuhnes (Abb. 6 a, b) als Beispiel dienen. *Weit öfter* tritt die V-Strebe in ihren verschiedenen Abwandlungen auf (Abb. 7 a, b, c). Die Strebengruppen erschenen in der Längsrichtung der Knochen gegeneinander versetzt. Die einzelnen Balken zerlegen durch ihre Anordnung die Querschnitte häufig in nahezu flächengleiche Segmente. Wo das nicht der Fall ist, können vor allem starke Muskelansätze zur Erklärung der Abweichung herangezogen werden.

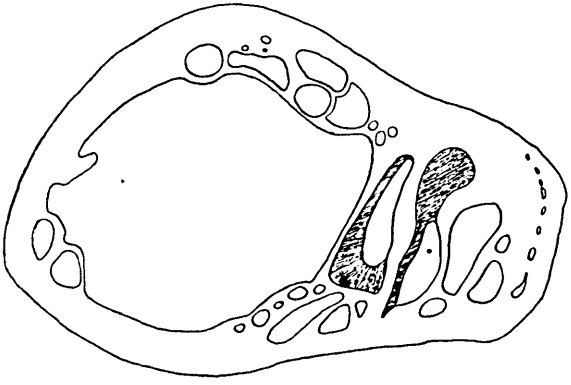


Abb. 7 b. *Plectropterus gambensis* L.; proximaler Querschnitt durch das Femur.

download unter www.biologiezentrum.at

Die Knochenbalken selbst treten nur in seltenen Fällen direkt aus der Kompakta aus. Meist scheinen sie durch eine „Lagerung" mit ihr verbunden (Abb. 6, 7). Als „Widerlager" tritt entweder eine Y-förmige Aufspaltung der Balken in Erscheinung oder aber gewölbeartige Bogenplatten, welche nicht nur für eine ausgezeichnete Druckverteilung sorgen, sondern außerdem noch als Verstärkung des Knochenschaftes wirken. Ihr Bau ist meistens deutlich lamellär (Abb. 8).

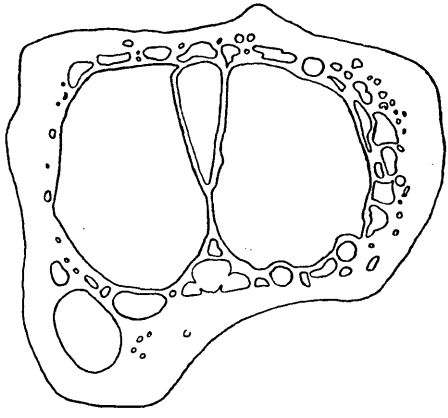


Abb. 7c. *Plectropterus gambensis* L.; proximaler Querschnitt durch den Tibiotarsus.

Die beschriebenen Spongiosasysteme verleihen den Knochen eine außerordentliche Widerstandskraft. Sie bestehen zum Teil aus Balken-, zum Teil aus Plattenspongiosa. Dabei scheinen die Platten mehr an die Epiphysen, die Balken an die Diaphysen gebunden zu sein, doch lassen sich keine festen Regeln angeben. Auch die Erscheinung, daß spongiosareiche Knochen bei Vögeln vor allem in tiefer Muskulatur eingebettet liegen, spongiosaarme hingegen vorwiegend außerhalb derselben zu finden sind, darf nicht als allgemeine Regel gewertet werden, weil hier noch andere Faktoren (besonders Torsions- und Beugungsbelastungen) eine beträchtliche Rolle spielen dürften.

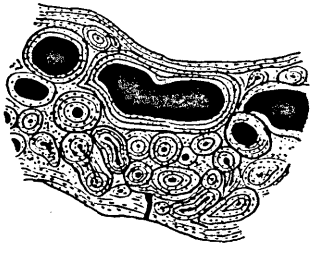
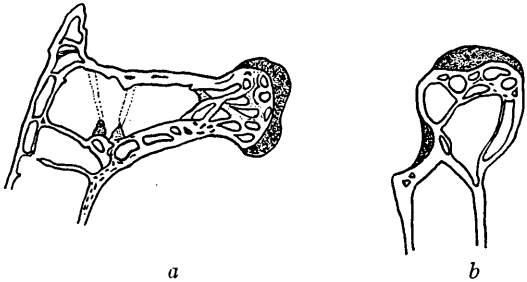


Abb. 8. *Plectropterus gambensis* L.; Querschnitt des Tibiotarsus. 120 ×.

Die Spongiosasysteme liegen oft schräg zur Längsachse im Knochen. Auch das möchte ich auf mechanische Ursachen zurückführen. Die Knochen werden ja viel mehr durch Druck und Zug der Muskel als durch das Körpergewicht belastet (Murray 1936, S. 113) und dabei müssen notwendigerweise auch diagonal wirkende

download unter www.biologiezentrum.at

Kräfte auftreten. Daß nun Form und Beanspruchung auch mit der Architektur der Knochen weitgehend übereinstimmen, zeigt ein Vergleich der proximalen Femoraköpfe einer Maus und einer Fledermaus in einer einfachen Abbildung besser als es viele Worte verdeutlichen könnten (Abb. 9 a, b).



a *b*

Abb. 9.
a) *Mus musculus* L. Längsschnitt durch das *Caput femoris.*
b) *Phylostoma* sp. Längsschnitt durch das *Caput femoris.*

Mikroskopische Untersuchungen.

Die mikroskopische Untersuchung der angefertigten Knochenschliffe ergab zum Teil sehr aufschlußreiche Ergänzungen zum bisher ausgeführten. Schwächere Vergrößerungen (60—400 ×) zeigen vor allem die technische Übereinstimmung zwischen Substantia spongiosa und Substantia compacta. Knochenzellen, Lamellen und Faserbündel bleiben gleich. An Stelle der Hohlräume in den Spongiosa treten in der Kompakta die Haver'schen Kanäle. Sie sind viel deutlicher in die Längsachse eingeordnet als die Spongiosaspalten, stehen aber auch durch zahlreiche, meist schräg liegende Osteonstücke miteinander in Verbindung und stellen so eigentlich ein Raumgitter dar, welches von der übrigen Knochensubstanz umhüllt wird. Die Haver'schen Systeme können die einzelnen Knochen fast zur Gänze aufbauen, oder aber je nach Ausbildungsart derselben in verschieden starkem Ausmaße gegenüber den Grundlamellen zurücktreten. In letzterem Falle können ihre Anordnung und Querschnitte leicht als Hinweise auf die Art und Richtung der mechanischen Belastung aufgefaßt werden. Nedbal (1932) führte einen sehr sorgfältigen Vergleich der Diaphysenquerschnitte eines fliegenden Hundes (*Pteropus neohibernicus* Pet.) und eines Fischreihers (*Ardea cinerea* L.) durch. Zusammenfassend läßt sich über diese Arbeit festhalten, daß zwar verschiedene Einzelabschnitte eines Skelettes verschiedene histologische Struktur aufweisen, aber „... identische Funktionen mikroskopisch identische Struktur zur

download unter www.biologiezentrum.at

Folge haben ..." (S. 227). Weiters hätten Knochen, die veränderlichen, aktiven, mechanischen Beanspruchungen ausgesetzt sind, immer eine größere Zahl von Osteonen als solche mit gleichmäßiger, passiver Belastung. Dabei zeigen stärker belastete Knochen größeren, schwächer belastete kleineren Osteondurchmesser. Eine Anhäufung großer Osteone an einer Stelle im Querschnitt müßte daher als Anzeichen für betont einseitige und eventuell exzentrische Beanspruchung angesehen werden.

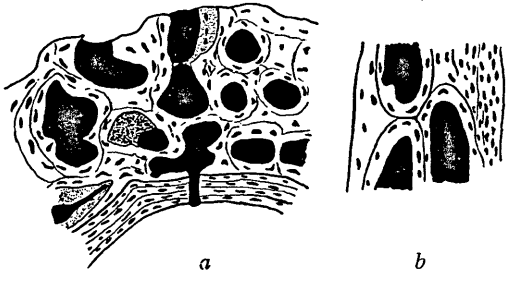


Abb. 10.
a) *Parus maior* L. Querschnitt durch den Tibiotarsus.
b) *Parus maior* L. Längsschnitt durch den Tibiotarsus.

Diese Ansicht Nedbal's hat einen beträchtlichen Grad der Wahrscheinlichkeit, doch wird die Analyse mit steigender Osteonzahl im Querschnitt immer schwieriger. Daneben bleibt noch die Frage zu lösen, ob die genannten großen Osteone direkt der mechanischen Verstärkung der entsprechenden Gewebspartie dienen oder aber Anzeichen einer höheren physiologischen Aktivität im Knochen darstellen. Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten Schliffbilder lassen sich jedenfalls zumindest teilweise im Sinne von Nedbal auffassen. So etwa der Querschnitt durch das Metacarpale II vom Haushuhn (Abb. 6 a). Noch auffälliger verhält sich der Tibiotarsus von *Parus maior* L. Hier wird der gesamte Querschnitt der Diaphyse zwischen den äußeren und inneren Generallamellen von ein bis zwei Reihen weitlumiger Osteone ausgefüllt, welche untereinander in Verbindung stehen (Abb. 10 a, b). Dieser

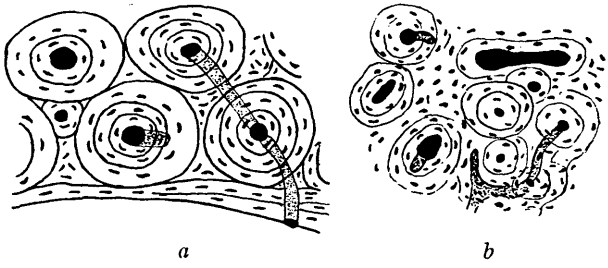


Abb. 11.
a) *Turdus merula* L. Querschnitt durch den Tibiotarsus.
b) *Turdus merula* L., wie 11 *a*, etwas vereinfacht.

download unter www.biologiezentrum.at

Zustand würde einer gleichmäßigen Beugungsbeanspruchung im Winkel zur Längsachse entsprechen. Bedenkt man nun, daß der Tibiotarsus bei der Meise nur relativ selten und dann nur für kurze Zeit senkrecht unter den Schwerpunkt des Tieres gebracht, meist aber gewinkelt zu den proximaleren Abschnitten der Extremität gehalten wird, so gewinnt die Deutung an Wahrscheinlichkeit.

Ein Vergleich mit dem Tibiotarsus der Amsel (*Turdus merula*) (Abb. 11 a, b) zeigt weitgehende Übereinstimmung mit der Meise. Nur erhöht sich hier die Zahl der Osteone in radiärer Anordnung und außerdem sind bei größerer Lamellenzahl im Einzelosteon die Lumina der Havers'schen Kanäle etwas kleiner. Querverbindungen der Havers'schen Kanäle untereinander sowie mit Periost und Markraum andererseits sind in beiden Fällen relativ häufig zu beobachten.

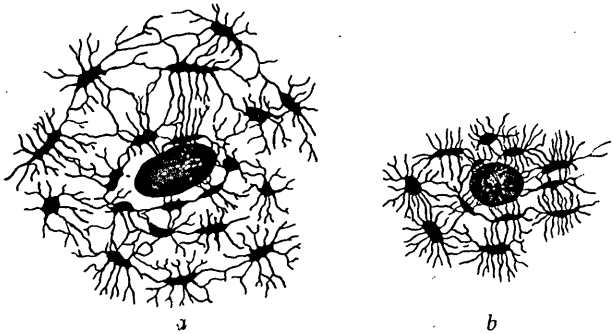
Bei stärkerer Vergrößerung (400—650×) werden die mechanisch deutbaren Bilder optisch aufgelöst und die Einzelbausteine treten stärker hervor. Das „Leitelement" der Knochensubstanz bilden hier die Havers'schen Kanälchen. Sie durchziehen mehr oder minder gerade gestreckt die Substantia compacta und dringen auch in die stärkeren Spongiosabalken ein. Charakteristisch sind ihre Lage; meist parallel oder nur mäßig schräg zur Längsachse des Knochenstückes; sowie ihre typisch dichotome Verzweigung unter spitzem Winkel (Abb. 12). Die Kanälchen werden von Knochenlamellen umhüllt und in diese sind die kollagenen Fasern und die Knochenzellen eingelagert. Letztere sind in der Regel spindelförmig bis annähernd kubisch und zeigen dabei ihren größten Durchmesser in der Ebene waagrecht zur Längsachse der Lamellen, ihren geringsten aber quer dazu. So verdeutlichen sie die Lage der Knochenlamellen. Die einzelnen Zellen stehen untereinander und mit den Blutgefäßen in den Havers'schen Kanälen durch zahlreiche feine, verzweigte Plasmabrücken, den Anastomosen in Verbindung (Abb. 13 a). Dabei sind die Knochenzellen bei allen untersuchten Arten fast gleich groß und zwar ungefähr ¼ kleiner als durchschnittliche Knochenzellen von Säugetieren (Abb. 13 b).

Abschließend möchte ich noch eine Arbeit von Matyas und Szabo (1932) erwähnen, in welcher darauf hingewiesen wird, daß die Knochenstrukturen bei Säugern von Art zu Art schwach variieren, aber Gattungen, Familien usw. gemeinsame Züge aufwiesen, welche zwar weniger zur Artbestimmung als zu abstammungstheo-

download unter www.biologiezentrum.at

retischen Untersuchungen herangezogen werden könnten (S. 207 ff.). Nachdem der Feinbau der Skelettelemente von Knochenfischen direkte systematische Bedeutung hat (Kölliker 1859, Bernhauser 1954 u. a.), war es naheliegend, auch die vorliegenden Knochenschliffe in dieser Hinsicht zu untersuchen. Dabei ergab sich folgendes: Die Lumina der Osteone sind in ein und demselben Knochen oft sehr verschieden, die Knochenzellen aber bei allen untersuchten Arten in Form und Größe praktisch gleich. Beide

Abb. 12. *Gallus domesticus* L. Längsschnitt durch das Femur. 460 ×.



a b

Abb. 13.
a) *Gallus domesticus* L. Querschnitt aus dem Femur.
b) *Bos taurus* L. Querschnitt aus dem Jugale.

scheiden also als Unterscheidungskriterien aus. Die Zahl der Havers'schen Lamellen schwankt wohl von Art zu Art, aber nicht in zufriedenstellendem Ausmaße. Sie beträgt bei: *Falco tinunculus* 2—4 (meist 3), *Corvus cornix* 1—3, *Parus maior* 1—2, *Turdus merula* 1—3 (2), *Carduelis carduelis* 1 (selten 2), *Gallus domesticus* 1—4 (3), *Plectropterus gambensis* 2—5 (2—3) und bei *Spheniscus humboldti* meist 6—8 Lamellenringe je Osteon.

Somit erscheint die Möglichkeit, Vogelknochen nach dem Feinbau ihrer Kompakta zu bestimmen, nicht gegeben.

Ergebnisse.

Die durchgeführte Arbeit hat gezeigt, daß der feinere Bau von Vogelknochen nach einfachen mechanischen Prinzipien zwanglos erklärt werden kann. Die Substantia spongiosa wird von relativ wenigen Balken- und Plattensystemen gebildet, welche den in der Konstruktionstechnik üblichen Strebenanordnungen grundsätzlich entsprechen. Wie schon Murray (1936) betont, folgen die Balken

download unter www.biologiezentrum.at

nicht den (mathematischen) Trajektoren. Sie sind vielmehr in Übereinstimmung mit Beanspruchung und Form der Knochen ausgebildet. Letztere ist nun wieder als Ergebnis (Kompromiß, Murray) einer Reihe von Faktoren anzusehen. Von diesen wären in Übereinstimmung mit Murray (1936) und Weidenreich (1926) als wesentlich hervorzuheben:

1. Die Form der Anlage (Knorpelmodell; bindegewebige Vorbildung),
2. Umgebende Organe (Muskel, Bänder),
3. Mechanische Beanspruchung,
4. Physiologische Funktion.

Zu 1. Die Modellanlage eines Skelettelementes liefert wohl nur die Rohform des späteren Stückes, diese kann im Laufe des Lebens noch sehr stark verändert werden. Neben den normalen Wachstumsvorgängen bieten Ersatz funktionsunfähiger Elemente durch benachbarte Knochen (z. B. Tibia durch Fibula, Radius durch Ulna usw.), pathologische Veränderungen (Pes equinus, Ancylosen, Hydrocephalus etc.), chirurgische Eingriffe und Transplantationen reiches Material über die hier herrschende Variabilität (siehe Beispiele in Murray, Weidenreich u. a.).

Zu 2. Umgebende Organe haben einen beträchtlichen formbildenden Einfluß. Zwar verhält sich der Knochen praktisch passiv, wobei dauernder Gewebsdruck häufig Resorptionen hervorzurufen scheint (Muskelgruben, memranverschlossene Fenster im Sternum der Vögel und im Ilium vieler Säuger usw.), Gewebszug hingegen führt zur Ausbildung von Leisten und Kämmen. In diesem Falle soll es nach Weidenreich durch Herabsetzung der Stoffwechselvorgänge zu Kalkausscheidungen kommen; der so gebildete Faserknochen würde dann in lamellären (Schalenknochen Weidenreich) umgewandelt werden, die Hauptrolle hierbei spielten die Blutgefäße.

Zu 3. Mechanische Belastung. Hier wäre zu unterscheiden:

a) statische Beanspruchung. Sie fällt in der Regel nicht mit der Hauptachse der Skelettelemente zusammen, sondern entspricht dem Vektor zwischen dieser und der Lage des Körperschwerpunktes zum Erdmittelpunkt. Gemildert wird diese Belastung durch den Muskeltonus.

download unter www.biologiezentrum.at

b) Muskelzug: dieser verläuft von der Ansatzstelle des Muskels entsprechend seiner Lage im Winkel zur Hauptachse des Knochens.

c) Muskeldruck: Bei jeder Muskelkontraktion wird ein Druck auf die beanspruchten Skelettpartien ausgeübt, der geometrisch in der Richtung des halben Winkels zwischen Muskel und Längsachse des Knochens liegt.

d) dynamische Belastung durch Schrittstoß. Sie folgt der Hauptachse der Knochen und wird impulsartig von Knochen zu Knochen weitergegeben, aber dabei in jedem Gelenk etwas abgefedert.

e) Beugungsbelastungen im Winkel zur Hauptachse. Sie treten in den Extremitätenknochen vor allem durch den Widerstand des jeweiligen Mediums beim Fliegen, Schwimmen und Graben auf.

Zugbelastungen aus der Umwelt des Tieres unterliegen die Knochen in der Regel nicht direkt, da diese von Muskeln und Bändern übernommen und durch Tonusänderungen ausgeglichen werden können.

Zu 4. Die physiologischen Funktionen der Knochen wurden schon oben (S. 4) durchbesprochen. Hervorgehoben soll hier noch einmal die große Rolle der Knochen im Kalkhaushalt des Körpers werden. Kalkmangel in der Nahrung führt zu Osteoporose, Überschuß kann Exzessivbildungen hervorrufen. — Auf keinen Fall darf angenommen werden, daß einmal eingelagertes Kalzium endgültig aus dem Stoffwechselverband gelöst wäre. Im Gegenteil, man kann die Knochen bis zu einem gewissen Grad sogar als Speicherorgane für Kalziumsalze auffassen (Abderhalden 1943, S. 279 ff.).

Auf histologischer Ebene lassen Zahl, Lumen und Anordnung der Osteone vorsichtige Schlüsse auf die mechanische Beanspruchung eines Diaphysenquerschnittes zu. Man kann die Blutgefäße im Knochengewebe in Anlehnung an Weidenreich als eines der wichtigsten Bauelemente ansehen. Gegen das heute noch vielfach gebräuchliche Knochenmodell, nämlich Gruppen parallel liegender Osteone (Abb. 14 a), möchte ich deshalb ein zweites zur Diskussion stellen, welches meiner Ansicht nach den dynamischen und physiologisch aktiven Charakter des Knochengewebes stärker betont als die übliche statische Darstellung. Hier wäre als Gerüst das bereits

download unter www.biologiezentrum.at

erwähnte Raumgitter der Blutgefäße zu wählen (Abb. 14 b). Um diese werden im Lauf des Wachstums die Lamellen angeordnet und zwar bekanntlich von außen nach innen (Patzelt 1948). Nach welchen Ursachen wieder die Knochenzellen eingeregelt werden, muß vorläufig noch offen bleiben. Die Spongiosastrukturen entstehen durch „unvollständige" Resorption. Sie können im Verlauf des Wachstumes und auch noch beim adulten Amnioten in sehr weitem Maße geändert werden. Es wäre bestimmt sehr aufschlußreich, diese Vorstellungen durch geeignete Untersuchungen (eventuell röntgenographisch) zu überprüfen.

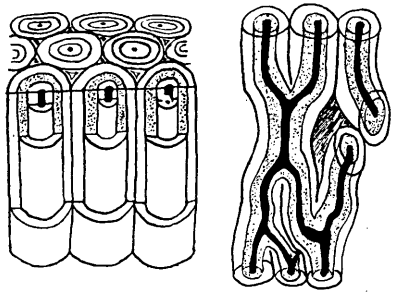


Abb. 14 a. Abb. 14 b.

Abb. 14 a, b. Modellschemata des Baues von Lamellenknochen.

Zusammenfassung.

Die vorliegende Arbeit bringt in gedrängter Form einen Überblick über die histologische Struktur von Vogelknochen. Besprochen wurden nur Extremitätenknochen, doch wurde ein weit umfangreicheres Material bei der Auswertung der Schliffe berücksichtigt. Die wesentlichsten Theorien über die Übereinstimmung zwischen Form und Funktion der Knochenstrukturen wurden besprochen. Es kann heute als erwiesen gelten, daß die klassische Trajektorientheorie (Meyer 1867) nicht zutrifft. Knochen werden fast ausschließlich durch Druck belastet und das meist im Winkel zu ihrer Hauptachse. Deshalb können die beobachteten Strukturen weitgehend als Verstrebungen gegen Beugung gedeutet werden. Im allgemeinen wurde versucht, den tatsächlichen Zustand der Knochen als physiologisch sehr aktives Gewebe hervorzuheben. So läßt sich ihre hohe Reaktionsfähigkeit, welche ja den dauernden Zustand der Anpassung und Einordnung bedingt, leicht erklären. Form und Funktion von Skelettelementen sind also morphologisch und histologisch als organische Einheit anzusehen, genau so wie die Einordnung von Organen in den Körper oder von Lebewesen in ihren Lebensraum.

download unter www.biologiezentrum.at

Literatur.

Abderhalden, E. Lehrbuch der physiologischen Chemie. Berlin u. Wien. 1943. — Abel, O. Lehrbuch der Palaeozoologie. II. Aufl. Jena: 1924. — Abel, O. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. II. Auflage. Jena: 1927. — Bernhauser, A. Über die adaptive Bedeutung der Knochenstruktur der Teleostei (Österr. Zool. Z. 5/1), 1954. — Böker, H. Einführung in die biologische Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 1. Jena: 1935. — Hartmann, M. Allgemeine Biologie. IV. Auflage. Jena: 1953. — Holst & Küchemann. Biologische und aerodynamische Probleme des Tierfluges. Die Naturwissenschaften, **29**, S. 348—362. 1941. — Kölliker, A. Über die feinere Struktur des Skelettes von Knochenfischen. Verh. Würzburger phys. med. Ges. 9. 1859. — Matyas, J. & Szabo, M. Das nähere Verwandtschaftsverhältnis zwischen dem Menschen und den Anthropoiden auch mit Rücksicht auf die feinere Knochenstruktur der Carnivoren und Ungulaten. Zeitschr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, 97. Bd. Berlin: 1932. — Meyer, J. Die Architektur der Spongiosa. Arch. Anat. Physiol. 1867. — Murray, P. D. F. Bones. London: 1936. — Nedbal, M. E. Strukturverschiedenheiten in den Diaphysen der karpalen und tarsalen Knochen zweier Flugtiere. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 97. Berlin: 1932. — Patzelt, V. Histologie. III. Aufl. Wien: 1948. — Romer, A. S. Vertebratae Palaeontology. Chicago: 1947. — Romer, A. S. The Vertebrate Body. Philadelphia: 1949. — Versluys, u. a. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Berlin: 1927. — Weidenreich, F. Wie kommen funktionelle Anpassungen der Außenform des Knochensklettes zustande? Pal. Zeitschr. Bd. VII, S. 34—43. 1926.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Zoologische Zeitschrift

Jahr/Year: 1955

Band/Volume: 05

Autor(en)/Author(s): Bernhauser A.

Artikel/Article: Über die Knochenstruktur einiger Vögel. 252-272