

Die Histogenese des Knochens der Teleostier.

Von

Carl Schmid-Monnard in Gießen.

Mit Tafel VI—IX.

Die Frage nach der Histogenese des Knochens der Teleostier ist zu verschiedenen Zeiten von den einzelnen Autoren sehr verschieden beantwortet worden.

Ich will mit kurzen Worten hier klar zu legen versuchen, ob und bis zu welchem Punkte diese Frage richtig gelöst sei.

WILLIAMSON (investigations into the structure and development of the Scales and Bones of fishes. Philos. transact. 1854. T. II) ist meines Wissens der Erste, der die Knochenentwicklung bei verschiedenen Knochenfischen ausführlich klar zu stellen suchte. Allerdings begnügte er sich mit Deutung einzelner Bilder. Ich gehe hier nur auf seine Beschreibung eines Basale der Brustflosse vom Hecht (p. 684 »carpal«) ein, da ich über diesen Punkt allein unter seinen verschiedenen Beschreibungen mir ein sicheres Urtheil erlaube. WILLIAMSON kam zu dem Schluss, dass Knochen auf zweierlei Art sich bilde. Erstens ein chondriform bone, durch Verkalkung der Intercellularsubstanz des Knorpels; zweitens ein membraniform bone, durch Verkalkung des Perichondriums, resp. Periosts. Abgesehen von dem Mangel entwicklungsgeschichtlicher Darstellung, hat WILLIAMSON den Irrthum begangen, den verkalkten Knorpel im Basale als Knochen zu bezeichnen. Der verkalkende Knorpel wandelt sich hier nie in echten Knochen um, wie ich mich aufs bestimmteste überzeugt habe. Die Behauptung einer direkten Überführung des Periosts in Knochensubstanz gilt nur für einzelne Zuwachspunkte.

H. MÜLLER (Über die Entwicklung der Knochensubstanz. Diese Zeitschr. 1858. Bd. IX) unterscheidet in seiner trefflichen Arbeit

(p. 182) ganz allgemein bei Fischen bereits echtes Knochengewebe von verkalktem Knorpel. Dem dadurch angebahnten Fortschritte vermochte er indess Mangels weiterer eingehender Darlegungen keinen Nachdruck zu verleihen. Eine direkte Überführung von Knorpel in Knochengewebe kennt MÜLLER hier nicht.

C. BRUCH (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Knochensystems, 1852, p. 121; Vergl. Osteologie des Rheinlaches, 1861¹⁾) sprach zwar noch in gleicher Weise, wie WILLIAMSON, von »verknöchertem« Knorpel (»Knorpelknochen«) im Hecht- und Lachsschädel; er stellte indess zuerst mit klaren Worten den richtigen Satz auf, dass beim Lachs niemals echtes Knochengewebe durch Verknöcherung von Knorpel sich bilde. Der »verknöcherte Knorpel« sei ein Gewebe *sui generis* mit beschränkter Lebensdauer. Alle echte Knochensubstanz betrachtete BRUCH als Neubildung durch das Periost. Auf eine, dem Zweck seiner citirten zweiten Arbeit fern liegende nähere Darstellung dieser Verhältnisse ließ er sich nicht ein.

Einen wesentlichen Fortschritt erfuhr die Frage durch GEGENBAUR. Derselbe gab (Über primäre und sekundäre Knochenbildung etc. Jen. Zeitschr., Bd. III, 1867) zuerst an, dass bei Teleostiern an knorpelig präformirten Knochen die Knochensubstanz zuerst stets außerhalb des Knorpels entstehe (p. 63) im Perichondrium. GEGENBAUR ging in dieser Abhandlung noch einen Schritt weiter und stellte den Satz auf, dass der Anstoß auch zu allen weiteren mit der Knochenentstehung verbundenen Umwandlungs- und Neubildungsprocessen vom Perichondrium aus gegeben werde. Damit wurde die Matrix des Knochengewebes scharf bezeichnet.

Dieser GEGENBAUR'sche Satz, dass alle Knochenbildung ausgehe vom Perichondrium, und die in diesem Satze implicite enthaltene Ansicht, dass nie Knorpel direkt ossificire, muss in so fern eine Einschränkung erfahren, als zwar im Anfange die Knochenbildung ausschließlich vom Perichondrium ausgeht, wie sie auch später fast ausschließlich von der Thätigkeit dieses Gewebes abhängt, dass aber daneben doch, im Verlaufe des Knochenwachstums, in beschränktem Umfange Knorpelgewebe direkt übergeführt wird in persistirendes Knochengewebe, wie ich weiter unten glaube nachweisen zu können.

Von dieser direkten Ossifikation des Knorpels hat GEGENBAUR nichts erwähnt.

Eben so wenig giebt er eine eingehendere Schilderung der vom Perichondrium ausgehenden Knochenbildungsprocesse. Er beschränkt sich vielmehr auf eine Angabe der, abgesehen von der oben erwähnten

¹ Die neuere Ausgabe konnte ich nicht erhalten.

Einschränkung, in ihren Hauptzügen unanfechtbaren Resultate seiner Untersuchungen, so weit er ihrer für seine vergleichend-anatomischen Erörterungen bedarf.

Weitere Untersuchungen über unsere Frage sind seitdem meines Wissens nicht erschienen.

Somit liegt bis jetzt keine eingehende Darstellung der Bildungsweise der Knochensubstanz vor, welche sich auf consequent durchgeführte, entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen stützen könnte.

Es ist also auch kein sicheres Ergebnis hinsichtlich dieser Frage gewonnen; es wäre recht gut denkbar, dass die in anderen Wirbelthierklassen (so durch KASTSCHENKO bei den Anuren) nachgewiesene direkte Überführung in toto von Knorpel in Knochengewebe sich auch bei Fischen, speciell bei den Teleostiern, an irgend einem Punkte nachweisen ließe. In der That nun gedenke ich, wie bereits erwähnt, für einen Punkt die direkte Knorpelverknöcherung nachzuweisen, gestützt auf sorgfältige Vergleichung lückenloser Schnittserien von den verschiedensten Stadien des betreffenden Objectes.

Diese Frage speciell in dieser Hinsicht zu lösen ist von um so größerem Interesse, als an sie die zweite Frage nach der Homologie der Knochen sich anknüpft.

Nach KÖLLIKER (Bericht von der kgl. zoot. Anstalt zu Würzburg, 1849, p. 54; Entwicklungsgeschichte des Menschen, 1879, p. 463) bietet die Histogenese ein Kriterium für die Homologie der Knochen; Knochen, welche im engen Anschlusse an eine knorpelige Grundlage entstehen — (nach der neueren Fassung) —, können nur unter einander, nicht aber mit solchen verglichen werden, denen eine knorpelige Grundlage mangelt.

Nach GEGENBAUR (l. c. Jen. Zeitschr. 1867) kann nur die anatomische Vergleichung zur Feststellung homologer Knochen führen. Hinsichtlich einer Kritik der diesbezüglichen Litteratur verweise ich auf VROLIK (Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier, in: Niederl. Archiv für Zool. Bd. I. 1871—1873. p. 249 ff.).

Ich werde nun im Folgenden versuchen, die erste Frage nach der Histogenese der Teleostierknochen durch die Untersuchung und Darstellung der Entwicklung verschiedener Skeletttheile bei einer Anzahl von Arten zu beantworten. Es wird sich bei der Darlegung meiner diesbezüglichen Ergebnisse dann von selbst zeigen, in wie weit dieselben zur Beantwortung der zweiten Frage nach der Homologie der Knochen beitragen.

Ich habe noch Einiges über die Art und Weise meiner Untersuchung den einleitenden Worten hinzuzufügen.

Zur Untersuchung kamen folgende Teleostier:

Von den Acanthopteri: *Perca fluviatilis* Lin., *Lucioperca sandra* Cuv., *Acerina vulgaris* Heckel und Kner, *Cottus Gobio* Lin.; *Gasterosteus aculeatus* Lin.

Von den Anacanthini: *Lota vulgaris* Cuv., *Rhombus maximus* Cuv.

Von den Physostomi: *Silurus Glanis* Lin., *Cyprinus Carpio* Lin., *Carasius vulgaris* Cuv., *Barbus fluviatilis* Agass., *Gobio fluviatilis* Cuv., *Rhodeus amarus* Bl., *Abramis Brama* Lin., *Alburnus lucidus* Heck., *Idus melanotus* Heck., *Squalius Cephalus* Lin., *Squalius Leuciscus* Lin., *Phoxinus laevis* Agass., *Chondrostoma Nasus* Lin.; *Thymallus vexillifer* Heck. und Kn., *Salmo salar* Heck. und Kn. (vom Rhein und aus Kalifornien), *Trutta fario* Lin.; *Esox lucius* Lin.; *Alosa vulgaris* Cuv.; *Cobitis fossilis* Lin., *Cobitis barbatula* Lin.; *Anguilla fluviatilis* Heck. und Kn.

Nur von den wenigsten konnte ich eine hinreichende Anzahl verschiedenster Stadien mir verschaffen, um an diesen die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Skeletttheile in allen ihren Phasen zu verfolgen.

Ich beschränke mich daher auf die Vorlegung einer beschränkten Anzahl von entwicklungsgeschichtlichen Darstellungen. Immerhin aber ist deren Zahl hinreichend zur Gewinnung gewisser allgemeiner Resultate am Schlusse meiner Abhandlung.

Behufs Untersuchung der einzelnen Objekte fertigte ich vollständige Schnittserien in verschiedenen Richtungen an. Die Schnitte wurden bei starker Vergrößerung mit der Camera gezeichnet; aus der Vergleichung der verschiedenen Stadien die Entwicklungsreihe konstruirt. Zur Gewinnung fester Punkte berücksichtigte ich vor Allem die Nervendurchtrittsstellen im Schädel.

Mein Augenmerk richtete ich vor Allem auf die knorpelig präformirten Skeletttheile des Schädels und Schultergürtels; Untersuchungen, welche ich an der Wirbelsäule anstellte, ergaben keine abweichenden Resultate. Doch verzichte ich auf eine specielle Vergleichung und Darlegung dieser Verhältnisse, welche durch B. GRASSI in einer besonderen Abhandlung beurtheilt werden und bereits im Auszug (Morphol. Jahrbuch 1882, p. 457) mitgetheilt worden sind.

Die sämmtlichen Bilder, welche ich gebe, sind mit der Camera gezeichnet. Hinsichtlich der in meinen Darstellungen gebrauchten Ausdrücke bemerke ich, dass die Ortsbezeichnungen der natürlichen Stellung des Fisches entsprechen. »Oben« entspricht dem Schädeldach, »unten« der Schädelbasis; mit »vorn« wird die Richtung nach der Schnauzengegend zu bezeichnet. Eben so verstehen sich die Ausdrücke

Innen- und Außenfläche des Schädels leicht. Alle Figuren sind so gestellt, wie das Objekt im lebenden Thiere gestellt war.

Die Größenangabe in Centimetern der verschiedenen Stadien beziehen sich auf die Länge des ganzen Thieres von der Schnauze bis zum Ende der Schwanzflosse.

4) Knochenentwicklung am primären Schultergürtel vom kalifornischen Lachs (*Salmo salar*).

(Hierzu Fig. 4—8, Taf. VI.)

Der primäre Schultergürtel des kalifornischen Lachses besteht aus einer sich an die Clavicula anlehnenen Knorpelplatte und einem spangenartigen Knorpelbogen, welcher an seinen beiden Enden mit der Knorpelplatte in unmittelbarer Verbindung steht (»Spangenstück« GEGENBAUR). Die Knochenbildung an der Knorpelplatte führt in deren oberem Theile zur Entstehung des Os scapulare, im unteren zur Entstehung des Os procoracoideum (GEGENBAUR). Das Spangenstück verknöchert unabhängig von jenen beiden Ossificationen.

Ich werde im Folgenden die Knochenbildung an derjenigen Stelle des primären Schultergürtels schildern, wo das Spangenstück in den unteren, procoracoidalen Theil der Knorpelplatte übergeht. Ich gebe meine Darstellungen an der Hand lückenloser Serien, welche quer zur Clavicula durch den Schultergürtel gelegt wurden.

Die erste Knochensubstanz zeigt sich hier bei einem Exemplar von 5,5 cm (Fig. 4) in Gestalt einer äußerst feinen, homogenen, glänzenden Lamelle (*K*). Dieselbe setzt sich (Fig. 2 *K*) gegen den Knorpel (*C*) deutlich durch einen scharfen Kontur ab, liegt dem Knorpel aber unmittelbar, ohne trennende Gewebsschicht, an. Ihre Außenfläche ist rau, etwas granulirt; sie ist bedeckt von einem einschichtigen Epithel äußerst kleiner, spindelförmiger Zellen (*obl*), welche durch ihren stark lichtbrechenden, körnigen Inhalt auffallen. Da die Knochenlamelle gegen den Knorpel scharf sich abgrenzt, so scheint sie nicht aus diesem hervorgegangen zu sein; dagegen lässt ihr eben geschildertes Verhalten auf eine Entstehung von dem Epithel (*obl*) aus schließen. Ich bezeichne daher die Zellen dieses letzteren als knochenbildende Zellen, Osteoblasten.

In einem darauf folgenden Stadium von 6,4 cm, Fig. 3, hat die Knochenlamelle *K* sich über den größten Theil der Oberfläche des wachsenden Spangenknorpels (*Sp*) ausgebreitet; an der Stelle, wo die erste Knochenlamelle im vorhergehenden Stadium sich zeigte, findet sich statt des früher angrenzenden Knorpels ein Resorptionsraum (*R*). Gegen den Resorptionsraum (Fig. 4 *R*) hin grenzt sich der Knorpel (*C*) nicht deut-

lich ab; während seine Grundsubstanz sich auflöst, scheinen die Knorpelzellen erhalten zu bleiben. Der Resorptionsraum selbst steht durch eine Lücke in der Knochenrinde mit der bindegewebigen Umhüllung der letzteren, dem Periost, in Kontakt. Durch die Lücke dringt ein Gefäß (*gef*) in den Resorptionsraum.

Im nächsten mir zur Verfügung stehenden Stadium (17 cm) hat sich (Fig. 5 *K*) die Knochenrinde verdickt und zugleich ausgedehnt über den ganzen, nach der Clavicula (Fig. 3 *cl*) zu gelegenen Abschnitt des ehemals knorpeligen Schultergürtels. Innerhalb dieser Knochenrinde ist der größte Theil des Knorpels resorbiert worden; den Resorptionsraum durchsetzen Knochenbalken, welche an die äußere Knochenrinde mit breiter, deutlich konturirter Basis sich ansetzen. Einzelne Knochenbalken erstrecken sich mit ihrem Ende auch bis zum Rande des Knorpels. Die äußere Knochenrinde wächst in deutlichster Weise durch Thätigkeit der Osteoblasten, welche hier und da in die Knochengrundsubstanz mit eingelagert werden.

Es fragt sich nun erstens: was wird aus dem Knorpel? und zweitens: wie entstehen die Knochenbalken im Resorptionsraum an Stelle des Knorpels? Beide Fragen werde ich gemeinschaftlich zu beantworten suchen.

Die Zellhöhlen des Knorpels zeigen ein verschiedenes Verhalten. Der eine Theil fließt unter Resorption der Knorpelgrundsubstanz zusammen und trägt so zur Erweiterung des Resorptionsraumes bei. Die früheren Knorpelzellen kommen, da sie erhalten bleiben, in den Markraum zu liegen (vgl. Fig. 6—8 aus der Schnittserie vom 17 cm großen Lachs). Ein anderer Theil der Knorpelhöhlen verkalkt in seinen Wandungen, zum Theil auch wird sein Lumen von Kalk erfüllt. Diese verkalkten Knorpelkapseln (Fig. 6—8 *c'*) scheinen eine Zeit lang von der Resorption verschont zu bleiben; auf ihnen wird echte Knochensubstanz (*K*) abgelagert. Weiter entfernt vom Knorpel sind die Knochenbalken wie angefressen; die Kalkkapseln sind verschwunden und an deren Stelle Haufen kleiner Zellen getreten (Fig. 6, 7, 8 *R*). Auch Gefäße (*gef*) sind nachweisbar. Noch weiter vom Knorpel ab nehmen die Knochenbalken an Dicke wieder zu; Osteoblasten (*obl*) zeigen (Fig. 8) alle Übergänge zu Knochenkörperchen (*k*). Vergleicht man so die einzelnen Schnitte (Fig. 6—8) der Serie unter Berücksichtigung der fraglichen Verhältnisse, so wird es höchst wahrscheinlich, dass die verkalkten Knorpelkapseln als Grundlage für das auf ihnen vom Markraum aus abgelagerte Knochengewebe eine Zeit lang erhalten bleiben, später resorbiert und durch neue Knochensubstanz ersetzt werden.

2) Die Entwicklung des Os occipitale basilare vom kalifornischen Lachs.

(Hierzu Fig. 9—17, Taf. VI.)

Das Os occipitale basilare entwickelt sich bekanntermaßen an der hinteren Partie der Basis des Primordialcraniums. Dieselbe ist dadurch charakterisirt, dass sie in ihrem hinteren Theile das vordere Ende der Chorda dorsalis (Fig. 10 *ch.d.*) beherbergt; daher sie passend daselbst als Parachordalknorpel bezeichnet wird; ferner durch eine Vertiefung beiderseits an der inneren, dem Cavum cranii zugewandten Oberfläche zur Aufnahme des Saccus vestibuli (*s.v.*). Unterhalb der knorpeligen Schädelbasis verläuft von hinten nach vorn der Augenmuskelkanal (*amk*).

Bei der Schilderung der Entwicklung des Os occipitale, habe ich vor Allem diejenige Stelle des Parachordalknorpels im Auge, wo sich die Vertiefung für den Saccus vestibuli befindet.

Die ersten Spuren des Os occipitale basilare finde ich bei einem 2,9 cm großen Exemplar (Fig. 9) beiderseits von der Chorda dorsalis (*ch.d.*) an der inneren und äußeren Oberfläche des Knorpels in Gestalt von vier dünnen Knochenlamellen (*K*). Die beiden Knochenlamellen an der Innenfläche des Knorpels sind von denen der Außenfläche in ihrer Anlage gänzlich getrennt. Sie sind dem Knorpel unmittelbar aufgelagert. Das histologische Bild ist ein gleiches wie bei der Knochenanlage am primären Schultergürtel (Fig. 2).

Bei einem 3,8 cm großen Exemplar zeigten sich auf dem Querschnitt (Fig. 10) keine merklichen Veränderungen außer einer unbedeutenden Dickenzunahme der vier Knochenlamellen und einer Vermehrung der Elemente des Periosts und Perichondriums. Schon der nächste Schnitt (Fig. 11) zeigt ein Übergreifen der oberen zwei Knochenlamellen (*K*) auf die dem Saccus vestibuli zugewandte Seite des Parachordalknorpels.

Weiterhin zeigt sich eine Wucherung der zelligen Elemente des Perichondriums gegen die freie Oberfläche des Knorpels und eine Resorption der Grundsubstanz des letzteren (Fig 11 R, Fig. 12).

Auf den weiteren Schnitten dieser Serie ist das Ausbreiten dieser Resorptionerscheinungen über den größten Theil der dem Saccus vestibuli zugewandten Knorpeloberfläche zu konstatiren. Gefäße konnte ich nirgends erkennen.

Die Prozesse der Knochenneubildung und der Knorpelresorption haben bei einem 5 cm großen Exemplar (Fig. 13—15) größeren Umfang gewonnen. Anlangend die Knochenneubildung, bemerke ich, dass die dem Augenmuskelkanal zu gelegenen unteren Knochenlamellen sich bedeutend verdickt haben. Die neu aufgelagerten Knochenschichten

(Fig. 14 *K'*) sind deutlich konturirt gegen die erstentstandene Knochenlamelle *pK*; an ihrer Oberfläche geht die Knochengrundsubstanz ohne scharfe Grenze in kompaktes Bindegewebe (*Bg*) über. Dieses letztere scheint somit theilweise direkt zu verknöchern; Zellen wurden in ihm höchst selten deutlich. Auf der anderen Seite des Parachordalknorpels, gegen den Saccus vestibuli zu, hat sich beiderseits eine Knochenlamelle (Fig. 13, 15 *K*) ausgebreitet, deren obere Anfänge bereits im vorhergehenden Stadium (Fig. 11 *K*) angedeutet waren. Die Knochenlamelle liegt dem Knorpel (Fig. 13, 15 *C*) nur stellenweise an; zwischen diesen Berührungspunkten von Knochen und Knorpel finden sich Resorptionsräume des Knorpels (*R*). Beim Zerfall der Knorpelgrundsubstanz (Fig. 14) kommen die Knorpelzellen (*c*) allmählich in den Resorptionsraum (*R*) zu liegen. Die Resorptionsräume öffnen sich nach außen durch verschiedene Lücken der oberflächlichen Knochenrinde; durch diese Öffnungen hindurch vermitteln Züge von Bindegewebe die Verbindung des Periosts mit dem Inhalt der Resorptionsräume.

Im nächsten Stadium, das ich schnitt, bei einem 6,4 cm großen Exemplar, hat die Resorption an manchen Stellen den gesamten Knorpel innerhalb der Knochenrinde verzehrt; an anderen Stellen (Fig. 16) sind noch geringe Reste des Knorpels (*C*) erhalten, jedoch mit allen Spuren des Zerfalls.

Den Inhalt des Resorptionsraumes (Markraumes) bilden dünne Knochenbalken, dicht von Osteoblasten (Fig. 17 *obl*) besetzt; ferner frühere Knorpelzellen (*c*) von blass körnigem Aussehen, und stark lichtbrechende Zellen, welche vielleicht den hier und da auftretenden Gefäßen entstammen.

Es bleibt die Frage noch zu beantworten: Woher stammen die Osteoblasten, denen die im Markraum neugebildeten Knochenbälkchen ihre Entstehung verdanken? — Es wurde bereits oben hervorgehoben, dass Züge des Periosts in die Markräume hineinziehen. Sie reichen bis nahe an die jungen Knochenbalken heran. Es liegt somit sehr nahe, die Osteoblasten als Eindringlinge vom äußeren Periost her zu betrachten. Andererseits aber legen die Bilder in sehr vielen Fällen dem Beobachter die Meinung nahe, als seien diese Osteoblasten theilweise auch Abkömmlinge der Knorpelzellen. Besonders ist dies der Fall, wo der junge Knochenbalken dicht am Resorptionsrande des Knorpels gelegen ist (Fig. 17). Eine definitive Entscheidung ist indess an diesem Objekt nicht möglich; es ist hier der individuellen Anschauung Freiheit gegeben.

Auf die eben beschriebene Weise schwindet allmählich der gesamte Parachordalknorpel. An seiner Stelle findet sich endlich, beim

44,5 cm großen Lachs, ein einheitlich zusammenhängendes, knöchernes Skelettstück, welches die noch sichtbare Chorda allseitig dicht umschließt.

3) Die Entwicklung des Os occipitale externum (epioticum) beim kalifornischen Lachs.

(Hierzu Fig. 18—24, Taf. VI und Fig. 22—27, Taf. VII.)

Das Os occipitale externum entwickelt sich am oberen, hinteren Abschnitt der knorpeligen Ohrkapsel.

Auf Querschnitten erscheint die äußere Wandung der Ohrkapsel in Gestalt eines Henkels, welcher der übrigen, das Cavum cranii (Fig. 18 *cav.cr.*) unmittelbar begrenzenden breiten Knorpelmasse ansitzt. Ich werde der Kürze halber jene Außenwand der Ohrkapsel als »henkelförmige« Wandung bezeichnen (Fig. 18 *hW*). Sie begrenzt von oben, seitlich-außen, und von unten her ein Lumen, in welchem die hintere Partie des Canalis semicircularis posterior liegt (Fig. 18, 19; Fig. 24, 23 *c.s.p.*).

Die Anlage des Occipitale ext. finde ich zuerst bei einem 5 cm großen Exemplar in Gestalt zweier, der Außen- und Innenfläche des henkelförmigen Knorpels unmittelbar aufgelagerter homogener Knochenlamellen (Fig. 18 *K*). Beide Knochenlamellen sind auf etwa 5 Schnitten zu verfolgen; überall sind sie getrennt von einander durch den Knorpel, dem sie auflagern. Ihr feineres histologisches Verhalten ist das gleiche wie das der ersten Knochenlamelle im Occ. bas. (vgl. auch Fig. 2 *K*). Ich werde diese erstentstandenen Lamellen aus einem später zu erwähnenden Grunde mit einem besonderen Namen als »primäre« bezeichnen.

In einem weiteren Stadium (6,4 cm großes Exemplar) (Fig. 19) ist der Knorpel etwas stärker geworden. Die an seiner Außenseite gelegene Knochenlamelle zeigt keine wesentlichen Veränderungen gegen früher; dagegen ist die innere nach dem Can. sem. post. (*) zu gelegene Knochenlamelle durch Knochenvorsprünge bedeutend verdickt. Bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 20) zeigt sich die Oberfläche dieser neu aufgelagerten Knochensubstanz mit zahlreichen, elliptischen, kleinen Zellen besetzt, Osteoblasten (*obl*). Besonders hervorzuheben aber ist die Erscheinung, dass die neu hinzugekommene Knochensubstanz sich deutlich durch einen Kontur abhebt von der unverändert gebliebenen primären Lamelle (*pK*), ein Verhalten, wie ich es am Occ. bas. (Fig. 14 *pK*) bereits andeutete. Diese deutliche Grenze zwischen primärer Knochenlamelle und später aufgelagerter Knochensubstanz erhält sich, wie sich deutlich zeigen lässt (Fig. 26), das ganze Leben hindurch (sofern nicht Resorption der gesamten Knochensubstanz eintritt). Dies ist der

Grund, aus welchem zunächst ich der primären Knochenlamelle ihren besonderen Namen gab. Es wird am Ende der Abhandlung noch zu untersuchen sein, ob dieser Besonderheit nicht noch eine tiefere Bedeutung zu Grunde liege.

Ich gehe gleich über zur Schilderung der Verhältnisse, wie sie sich bei einem 14,5 cm großen Exemplar gestaltet haben. Dieselben sind in der ganzen Schnittserie im Verlaufe des *Canalis semicirc. posterior (c.s.p.)*, welchen die henkelförmige Wandung umschließt, einander gleich. Ich begnüge mich daher zur Erläuterung meiner Worte mit der Abbildung eines einzigen Schnittes (Fig. 24).

Die primären Knochenlamellen haben sich an der Oberfläche des Knorpels etwas verlängert; die ihnen aufgelagerte Knochensubstanz hat an Dicke etwas zugenommen. Neu aufgetreten finden wir einen Resorptionsraum (*R*) an Stelle des Knorpels, da, wo die erste Knochenbildung stattfand. Seinen Inhalt bilden Bindegewebs- und fettig degenerierte Zellen; an einer Stelle ist er von zwei Knochenbalken durchzogen.

In seinem oberen Theile grenzt der Resorptionsraum an unverkalkten Knorpel; am unteren Rande des Resorptionsraumes ist der Knorpel oberflächlich verkalkt, wie ich durch dunkle Linien anzudeuten versuchte. Auf eine bei stärkerer Vergrößerung gezeichnete bildliche Darstellung dieses Punktes verzichte ich, da die gleichen Erscheinungen im folgenden Stadium sich genau so wiederholen, von dem ich hinreichende Abbildungen gebe.

Die Serie des nächsten Stadiums (17 cm) zeigt bei schwacher Vergrößerung (Fig. 22—24) Ausdehnung der Knorpelresorption (*R*) fast über das ganze frühere Gebiet des henkelförmigen Knorpels; stellenweise sehr weitgehende Verkalkung des Knorpels (*C'*) in der Nähe des Resorptionsrandes und Bildung von Knochenbalken (Fig. 23, 24 *K*) im Resorptionsraum (Markraum). Außerdem zeigt sich (Fig. 23) das Verschwinden eines Theiles der inneren, gegen den *Can. sem. post. (c.s.p.)* zu liegenden Knochenlamellen, die noch im vorhergehenden Stadium vorhanden waren. Die der Serie entnommenen Abbildungen Fig. 22—24, aus denen die rasche Breitenabnahme des ehemaligen Knorpelbezirks der henkelförmigen Wandung in der Serie ersichtlich ist, stellen diese Verhältnisse im Groben dar.

Ich habe jetzt zu erläutern:

Erstens, das Verhalten des Knorpels bei der Erweiterung des Resorptionsraumes;

zweitens, die Entstehung von Knochenbalken im Resorptionsraum.

Im Anschlusse hieran werde ich mit einigen Worten besprechen

als dritten Punkt das Verschwinden eines Theiles der Knochenlamelle, welche das den häutigen Can. semicirc. post. enthaltende Lumen begrenzt.

Die beiden ersten Punkte werde ich gemeinschaftlich klar stellen, durch Schilderung einer Stelle, an welcher successive an Stelle des hyalinen Knorpels verkalkter Knorpel, und an dessen Stelle Knochen-substanz in näher zu beschreibender Weise auftritt.

Nachdem in der betreffenden Region in einem Schnitte, den ich als ersten bezeichnen will (Fig. 22), der Knorpel (C) in großem Umfange noch intakt sich gezeigt hatte, wenn auch ein Theil seiner Inter-cellular-substanz netzförmig verkalkt war (Fig. 22 C'; vgl. auch Fig. 25), trat (Fig. 25) im zweiten Schnitte an der Stelle zwischen verkalktem (C') und hyalinem (C) Knorpel ein Resorptionsraum (R) auf. Dieser Resorptionsraum grenzt an den verkalkten wie an den unverkalkten Knorpel; die ihm anliegenden Knorpelhöhlen ragen aufgebrochen in ihn hinein, und die unversehrt bleibenden Knorpelzellen (c) stehen in unmittelbarer Verbindung mit dem zelligen Gewebe des Resorptionsraumes.

Auf den nächsten Schnitten hat der Resorptionsraum an Umfang zugenommen; die histologischen Bilder sind die gleichen wie in Fig. 25. Verkalkter und hyaliner Knorpel werden in gleicher Weise eingeschmolzen; die frei werdenden Knorpelzellen kommen in den Resorptionsraum zu liegen.

In den nächstfolgenden Schnitten (Fig. 26) zeigen sich die ersten Spuren neugebildeter Knochensubstanz (K) im Resorptionsraum. Diese erscheinen in Gestalt unregelmäßig ausgebuchteter Knochenlamellen (K), welche stellenweise der Oberfläche der Reste verkalkten (C') oder unverkalkten (C) Knorpels unmittelbar auflagern. Woher entstehen diese Knochenlamellen? — Gegen ihre Entstehung aus den Resten des Knorpels im Resorptionsraum liegen gewichtige Gründe vor. Einmal grenzen sich die Knochenlamellen in allen Fällen scharf ab gegen den unterliegenden Knorpel. Zum andern zeigt dieser Knorpel da, wo er noch nicht von Knochensubstanz oberflächlich überzogen ist und mit seiner Oberfläche noch direkt den Resorptionsraum begrenzt, alle Zeichen der Resorption, wie ich sie oben (Fig. 25) beschrieben habe (vgl. Fig. 26 C' und c'). Der Knorpel wird also hier zerstört und wird nicht in Knochen umgewandelt.

Die Knochenlamellen müssen somit einem anderen Gewebe ihre Entstehung verdanken. Als solches ist die peripherische Zellschicht des den Resorptionsraum (Markraum) füllenden »Markgewebes« anzu-sehen. Zellen dieser Schicht (Fig. 26 obl) liegen dem Knochen dicht an, wenn auch nicht in ununterbrochener Reihe. Einzelne dieser als Osteoblasten zu bezeichnenden Zellen sind bereits halb oder fast ganz von

Knochengrunds substanz umschlossen und stellen so Übergangsformen dar zwischen den peripherisch gelegenen Osteoblasten und den mitten in der Knochengrunds substanz liegenden Knochenkörperchen *k*.

Diese Osteoblasten mit ihren Übergängen zu Knochenkörperchen, finden sich an den Wachstumsflächen aller den Markraum durchziehenden Knochenbalken (Fig. 27). Nirgends dagegen finden sich in diesen letzteren, wenn sie etwas weiter vom Knorpel abliegen, Reste von Knorpel, welche sich doch durch Färbung oder das Vorhandensein der charakteristisch gestalteten und angeordneten Knorpelzellen nachweisen lassen müssten. Da außerdem sich oben gezeigt hatte, dass sämtliche Knorpelreste im Resorptionsraume Resorptionserscheinungen zeigten, so ist es als sicher gestellt zu betrachten, dass hier verkalkte Knorpelgrunds substanz nie in echtes Knochengewebe übergeführt wird. Alle Knochenbildung geht von den Osteoblasten aus.

Über den Ursprung dieser Osteoblasten lassen sich nur Vermuthungen äußern. Die Osteoblasten sind membranlose Zellen mit rundem Kern, der in einem unregelmäßig gestalteten Protoplasma-klumpen eingebettet ist. Sie ähneln am meisten denjenigen Zellen, welche im Markraum in dichten, regellosen Komplexen gelegen sind, Auch beobachtete ich mehrfach einfache oder doppelte Zellstränge, welche, von diesen Komplexen aus, an die mit Osteoblasten besetzten Knochenbalken sich hinziehen. Diese Zellkomplexe dringen vom Periost aus in Zügen in den Markraum, so weit man aus Bildern schließen darf. Man hat im Resorptionsraum des Knorpels und an Bildungsstellen von Knochenbalken vielfach Gefäße nachgewiesen; auch hier sind solche vorhanden. Man hat für andere Wirbelthierabtheilungen die Osteoblasten als durch diese Gefäße herbeigeschafftes Bildungsmaterial angesehen. An diesem Objekt aber enthielten die Gefäße stets nur mit deutlicher Membran versehene, ungemein kenntliche rothe Blutkörperchen, welche deutlich von den membranlosen Osteoblasten zu unterscheiden waren.

Es mag genügen, auf den Zusammenhang der Osteoblasten durch Zellenzüge mit dem Periost hingewiesen zu haben.

Ich wende mich zum dritten Punkte, dem Verschwinden eines Theiles der Knochenlamellen, welche, ursprünglich der Innenseite des henkelförmigen Knorpels auflagernd, das Lumen begrenzten, welches den häutigen Can. semicirc. post. enthält (vgl. Fig. 18, 19, 21 mit Fig. 23).

Ein künstliches Ausfallen der Knochenrinde an dieser Stelle ist nicht anzunehmen. Erstens ist es sehr erschwert durch die angewandte Methode, das Objekt vor dem Schneiden mit Kollodium zu bestreichen; dann aber deutet das Fehlen der Knochenrinde in immer größerer Ausdehnung

successive in der Serie auf ein natürliches Verhalten hin, und endlich finden sich an der Stelle, wo die Knochenlamelle in früheren Stadien lag, Züge von Bindegewebe und Blutgefäßen, und keine künstliche Lücke. Die Resorption der betreffenden Knochenlamelle ist also sicher erwiesen. Durch dieselbe wird eine Erweiterung des den häutigen Can. sem. post. enthaltenden Lumens bewirkt; Anzeichen einer Knorpelresorption an der entgegengesetzten Seite dieses Lumens, durch welche ein gleiches Ziel erreicht wird, finden sich gleichfalls im eben beschriebenen Stadium (Fig. 23). Der Zweck dieser Erscheinungen an diesem Punkte wird darin zu suchen sein, dem allmählich an Masse bedeutend zunehmenden häutigen halbcirkelförmigen Kanal Raum zu schaffen.

4) Die Entwicklung des Os squamosum beim kalifornischen Lachs.

(Hierzu Fig. 28—32, Taf. VII.)

Das Os squamosum (GEGENBAUR) ist bekanntlich derjenige Knochen, welcher beim Lachs, und noch mehr beim Hecht, neben dem Postfrontale den Hauptantheil hat an der Bildung der Gelenkfläche für das Hyomandibulare. Außer dieser Lagebeziehung ist das Squamosum eben so bekanntermaßen charakterisirt durch den Schleimkanal, welcher das Squamosum der Länge nach durchzieht und die Fortsetzung der Rumpfsseitenlinie am Kopfe des Lachses darstellt. Ich gehe des Näheren auf die Bildung dieses Knochens ein.

Bei den mir zu Gebote stehenden Lachsexemplaren zeigte sich mir die erste Anlage des Knochens bei einem 2,9 cm großen Individuum. Dieselbe erscheint (Fig. 28 *sq*) auf Querschnitten in Gestalt einer geraden Knochenlamelle, welche die Basis des Schleimkanales (*sk*) bildet, und zwei kurzen Armen, welche senkrecht oder im Bogen von der Basis sich erheben, zur seitlichen Umschließung des Schleimkanales. Außer dieser Anlage des Squamosum sind an der äußeren wie der inneren Oberfläche des den Canalis semicircularis externus (*c.s.e.*) umschließenden Knorpels einige äußerst dünne Knochenlamellen (*K*, *K'*) zu bemerken. Zwischen der Anlage des Squamosum und diesen dünnen Knochenlamellen besteht aber ein Unterschied. Während diese der Oberfläche des Knorpels unmittelbar aufgelagert sind und nur durch einen Kontur von ihr sich abheben, ist jene vom Knorpel durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt.

Bei starker Vergrößerung und bei genauer Einstellung bemerkt man selbst an den Stellen (Fig. 29), wo das Squamosum der Knorpeloberfläche dicht sich anschmiegt, dunkle, spindelförmige, sehr kleine Körper, die als Bindegewebszellen aufzufassen sind. Schnitte, unmittel-

bar vor wie nach dem Schnitt Fig. 29 gelegen, in denen künstlich ein Theil der Basis des Squamosum von der Knorpeloberfläche sich abgehoben hat (Fig. 30), stellen die Richtigkeit dieser Beobachtung außer alle Frage. An solchen künstlichen Trennungsstellen ist dann die dünne Bindegewebslage (z) zwischen Knorpel und Knochen deutlich zu sehen. Diese einfache Lage nun von Bindegewebszellen ist auf allen Schnitten der Querschnittserie, in denen das Squamosum dem Schädelknorpel dicht anliegt, mit Sicherheit nachzuweisen. Schmale, spindelförmige Bindegewebszellen bedecken auch die übrige gesammte Oberfläche der Knochenanlage. In ihrem hinteren Theile hebt sich die letztere mit dem Schleimkanal endlich ganz von der Knorpeloberfläche ab und wird dann allseitig durch stärkere Lagen trennenden Gewebes umgrenzt. Es entsteht also das Squamosum, histologisch gesprochen, gänzlich unabhängig vom Knorpel in bindegewebiger Grundlage.

Bei einem 5 cm großen Exemplar fällt zunächst ein allmähliches Schwinden des Knorpels im Bereiche der an seiner Außenfläche aufgelagerten, ansehnlich verdickten Knochenlamelle auf (Fig. 34 K). Die Knochenlamelle K' , welche (Fig. 28) die innere Wand des Knorpels bedeckte, ist mit dem Knorpel verschwunden; ihre Enden (bei Fig. 34 K') ragen etwas über den Resorptionsrand (R) des Knorpels (C) hervor. Die Auflösung des Knorpels gewinnt rasch an Umfang in den weiteren Schnitten. Einzelne Stellen des Resorptionsrandes sind verkalkt; und während hier der Knorpel vorläufig intakt bleibt, schreitet die Resorption durch die Lücken unverkalkter Knorpelsubstanz ins Innere vor.

Das Squamosum hat im Allgemeinen eine gleiche Lagebeziehung zum Knorpel in diesem Stadium wie im vorhergehenden. Auf den meisten Schnitten ist zwischen ihm und dem Knorpel eine Schicht etwas größerer Bindegewebszellen deutlich (Fig. 34 z); an anderen Schnitten hingegen lässt sich eine solche nicht überall auch nur in Andeutungen nachweisen.

Im nächsten Stadium (6,4 cm) ist die trennende Gewebsschicht zwischen Squamosum und Knorpel nicht an allen Punkten mehr nachweisbar. Eben so erscheint das Squamosum mit der von ihm theilweise bedeckten Knochenwand, welche (vgl. Fig. 34 K des vorigen Stadiums) die äußere, seitliche Wandung des den Can. sem. ext. enthaltenden Lumens bildet, an einzelnen Stellen enge verbunden. Die Gestalt des Squamosum ist im Allgemeinen noch dieselbe wie früher; Entstehung von Vorsprüngen und Verlängerung der basalen Lamelle machen den Knochen zu einem ansehnlicheren.

Im nächsten, mir zur Verfügung stehenden Stadium von 14,5 cm (Fig. 32) ist der Knorpel, welcher das den Can. sem. ext. enthaltende

Lumen früher umschloss, weithin verschwunden. An seine Stelle ist ein spongiöses Gerüst von Knochenbalken getreten, welche zum großen Theile Verlängerungen des Squamosum sind. Das Wichtigste im Verhalten dieser Knochenbalken des Squamosum ist, dass sie theilweise der intakten Oberfläche des Knorpels unmittelbar auflagern, ohne trennende Gewebsschicht. Mit dem Fortschreiten der Resorption des theilweise netzförmig verkalkten, theilweise hyalinen Knorpels wachsen auch diese Knochenbalken unmittelbar an der intakten Oberfläche des Knorpels, durch Thätigkeit des Perichondriums; andere setzen sich in der, in der vorhergehenden Darstellung beschriebenen Weise an Stelle des schwindenden Knorpels im Resorptionsraum, wie ich mich durch genaue Vergleichung dieser Serie mit der von einem 47 cm großen Exemplar aufs bestimmteste überzeugt habe.

Es bietet also das Squamosum des kalifornischen Lachses das Beispiel eines Knochens dar, welcher in bindegewebiger Grundlage entstanden, eng sich dem Schädelknorpel anlagert, an dessen Oberfläche im Verlaufe seines Wachstums auf Kosten des Perichondriums weiter wächst, endlich den unter ihm liegenden Knorpel zum Schwinden bringt und so im weiteren Verlaufe seiner Bildung alle Erscheinungen zeigt, durch welche das Wachsthum der unmittelbar auf der Oberfläche des Knorpels angelegten Knochen (Epioticum etc.) charakterisirt wird.

Was dieser Vorgang für oder gegen gewisse Theorien beweist, werde ich weiter unten darzulegen Gelegenheit finden.

Auf die histologischen Einzelheiten der Knochenwachstumserscheinungen bin ich in dieser Darstellung nicht eingegangen, da dieselben sich eben so vollziehen, wie ich sie in den vorhergehenden Abschnitten für den Lachs ausführlich dargestellt habe.

5) Die Entwicklung des Os occipitale basilare vom Hecht (*Esox lucius* Lin.).

(Hierzu Fig. 33—40, Taf. VII.)

Für die Darstellung von der Bildung der Knochensubstanz des Occipitale basilare wähle ich die vordere Region des Basioccipitalknorpels, wo derselbe den Augenmuskelkanal von oben her und beiderseits begrenzt, da hier eine Reihe von Erscheinungen zu beobachten ist, welche charakteristisch sind für den Verknöcherungsmodus fast aller Hecht-knochen.

In jener erwähnten Region ist bei einem 20 cm großen Exemplar (Fig. 33) die gesammte untere Fläche des Basioccipitalknorpels von einer überall gleich dicken, homogenen Knochenlamelle (*pK*) überzogen, welche dem Knorpel (*C*) unmittelbar auflagert, jedoch durch einen deut-

lichen Kontur sich gegen ihn abgrenzt. Diese homogene Knochenlamelle ist, außer im Augenmuskelkanal (Fig. 33 *amk*), überlagert an ihrer Außenfläche von radiär gegen den Augenmuskelkanal konvergierenden zinkenartigen, dünnen, spitzen Knochenbalken, welche durch schmale Querbrücken unter einander verbunden, jenen Kanal von unten her begrenzen. Es sind dies die jungen Knochenbalken des Occipitale basillare (*o.b.*), welche durch eine Zackennaht mit dem Parasphenoid (*ps*) verbunden sind.

Die jungen Knochenbalken sind in ziemlich gleichen Abständen durchsetzt von anscheinend unverkalkten Bindegewebsfasern (Fig. 34 *Sh*). Diese verlaufen einerseits bis an die dem Knorpel aufliegende homogene Knochenlamelle (*pK*), andererseits ragen sie über den Rand der Knochenbalken hinaus.

Bei einem 43 cm großen Exemplar (Fig. 35) ist die gesamte Außenfläche der homogenen Lamelle, auch in dem vorher von Muskeln durchsetzten Kanal, von Knochenbalken überlagert. Die zinkenförmig in das Parasphenoid eingreifenden Knochenbalken haben, verglichen mit dem vorigen Stadium, sich bedeutend vergrößert. Es sind zwei Hauptwachstumsrichtungen zu konstatieren, welche bedingt sind durch Ansatz von Knochensubstanz an gewisse Stellen der Oberfläche der Knochenbalken. Das Wachstum in der Richtung gegen das Parasphenoid und die bereits erwähnte Zackennaht hin bezeichne ich als Längenwachstum der Knochenbalken; als Dickenwachstum bezeichne ich den Knochenauflagerungsprocess, welcher senkrecht zur Längenwachstumsrichtung fortschreitet, in der Richtung gegen das Lumen der zwischen den Knochenbalken befindlichen Hohlräume zu.

Ich schildere zunächst den Längenwachstumsprocess. Derselbe wird bewirkt hauptsächlich durch Auflagerung von Knochensubstanz an den in die Zackennaht gegen das Parasphenoid hin eingreifenden Enden der Knochenbalken. Ich bilde in Fig. 36 eine solche Zuwachsstelle ab. Das Gewebe der Zackennaht besteht vorwiegend aus stark glänzenden homogenen Bindegewebsbündeln (Fig. 36 *Bg'*), mit Übergängen in lockeres, fein fibrilläres Bindegewebe (*Bg*). Von diesen Bindegewebsbündeln (*Bg'*) gehen in gleichen Abständen Faserzüge (*Sh*) in den Knochen (*K*) hinein, senkrecht zum Verknöcherungsrand. Es sind Fortsetzungen derselben Fasern, welche ich bereits aus dem vorher geschilderten Stadium Fig. 34 erwähnt hatte. In Fig. 36 ragen sie über den künstlich erzeugten Schnittrand hervor.

Das zweite Element, welches im Zackennahtgewebe sich findet, sind Bindegewebszellen. Unter diesen verdienen die am Verknöcherungsrande des Knochens gelegenen unsere besondere Aufmerksamkeit. Sie

zeichnen sich (Fig. 36 *obl*) aus durch Größe, stark lichtbrechenden, körneligen Inhalt, besonders gegen den Knochen zu, und ihre zuweilen polyedrische Form. Sie liegen zwischen den Eintrittsstellen der Fasern in den Knochen.

Der Verknöcherungsrand selbst erscheint bei schwacher Vergrößerung als ein schmaler glänzender Saum an der Peripherie des Knochens. Bei starker Vergrößerung zeigt sich dieser Saum zusammengesetzt aus stark lichtbrechenden Kalkkörnchen, die gegen den bereits fertigen Knochen hin allmählich mit einander zu homogener Knochengrundsubstanz verschmelzen. Ich sehe nach diesen Befunden die Zellen am Verknöcherungsrande als Osteoblasten an; die Faserzüge als ein den SHARPEY'schen oder durchbohrenden Fasern im Säugethierknochen entsprechendes Stützgerüst für die abzulagernde Knochensubstanz. Dass diese Fasern in ganz besonders ergiebiger Anzahl in die Knochengrundsubstanz mit eingeschlossen werden an Punkten, an denen starke Zugkräfte arbeiten, ist für ihre Auffassung hier zunächst gleichgültig.

Ich will nicht unterlassen noch zu bemerken, dass eine Einlagerung von Osteoblasten in die von ihnen ausgeschiedene Knochensubstanz zuweilen vorkommt, aber unregelmäßig und verhältnismäßig selten. Ich komme auf diesen Punkt am Schlusse der Abhandlung zurück.

Durch den soeben im Einzelnen geschilderten Längenwachsthumprocess wachsen die Knochenbalken des Occipitale basilare, wie bereits oben erwähnt, vornehmlich gegen das Parasphenoid hin; theilweise auch verbinden sie sich seitlich unter einander durch schmale, knöcherne Querbrücken.

Bei diesen Wachsthumsvorgängen werden Hohlräume von den Knochenbalken umschlossen. Diese Hohlräume enthalten meistens zelliges Bindegewebe und Gefäße; sie sind ihrer Funktion nach als HAYERS'sche Räume oder HAYERS'sche Kanäle (Fig. 35 *HC*) aufzufassen und den eben so benannten Gebilden im Vogel- und Säugethierknochen als gleichwerthig zu betrachten.

Ich gehe zur Darstellung des Dickenwachsthums der betreffenden Knochenbalken über. Die Dickenzunahme scheint vor Allem zu erfolgen durch Auflagerung neuer Knochensubstanz auf die bereits vorhandenen Knochenbalken von den zwischen den Knochenbalken hinziehenden Ernährungskanälen (HAYERS'schen Kanälen Fig. 35, 37 *HC*) aus. Man kann diese Neuauflagerungen füglich als HAYERS'sche Lamellen bezeichnen (Fig. 35, 37 *HL*)¹. Von dem früher gebildeten und durch die SHARPEY'schen Fasern charakterisirten Knochen (Fig. 35, 37 *K*) heben sie sich

¹ In Fig. 37 sind die HAYERS'schen Lamellen hell, in Fig. 35 dunkel gehalten, was ich zu entschuldigen bitte.

stets deutlich durch einen Kontur ab; beim Schneiden trennen sie sich sogar zuweilen von ihrer Unterlage. Sie finden sich von besonderer Dicke in der Nähe des Basioccipitalknorpels (vgl. Fig. 35 *HL*), wo die Knochenbildung begann; gegen die Zackennaht hin fehlen sie ganz. Ihre Substanz (vgl. Fig. 37 *HL*) ist durchaus homogen, enthält fast nie faserige Elemente, welche ja auch in den HAVERS'schen Kanälen (*HC*) meist fehlen, und nur selten Knochenkörperchen. Die Außenschicht der HAVERS'schen Lamellen ist vielfach senkrecht zur Oberfläche gestreift (vgl. Fig. 37 bei *obl*).

Die Oberfläche ist bedeckt von ununterbrochenen Reihen meist cylindrischer Zellen mit deutlichem runden Kern (*obl*). Diese Zellen sind anscheinend membranlos; von der Knochengrundsubstanz meist deutlich abgesetzt. Ich betrachte diese Zellen als Osteoblasten. Jeder derselben scheidet im Bezirk seiner Berührungsfläche mit dem Knochen neue Knochengrundsubstanz aus, ein Process, mit dem das Auftreten der erwähnten senkrecht zum Knochenrande verlaufenden Streifen zusammenhängen mag.

Ich habe im Vorstehenden die Knochenbildung an der Unterseite des Basioccipitalknorpels, so weit mein Material es erlaubte, darzustellen versucht. Ich muss nun erwähnen, dass völlig getrennt von dem Knochen an der Unterseite, auch über dem Basioccipitalknorpel, an dessen nach dem Cavum cranii zugewandter Fläche, ein Netz von Knochenbalken entsteht und wächst. Ich erläutere kurz das etwas eigenartige Verhalten dieser letzterwähnten Knochenbalken.

Bei einem 7 cm großen Exemplar fehlt hier noch jedes Knochengebilde. Bei dem nächstgrößten mir zur Verfügung stehenden Exemplar (20 cm) sitzen einer schmalen, homogenen, dem Knorpel unmittelbar aufgelagerten Knochenlamelle zarte, vielfach ausgezackte Knochenbälkchen auf (Fig. 33 *o.b'*). Bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 38) zeigen die Knochenbalken (*K*) eine fein gefaserte Grundsubstanz, der die SHARPEY'schen Fasern in ihrer typischen Anordnung fehlen. Dagegen sind zahlreich in ihr Knochenkörperchen (*k*) vorhanden. Die feine Faserung der Grundsubstanz rührt wahrscheinlich von verkalkten Fortsätzen der umgebenden Bindegewebsfibrillen her. Die Knochenkörperchen entstehen durch Einlagerung der besonders an den Enden der Knochenbalken zahlreichen Osteoblasten (*obl*) in die Knochengrundsubstanz; zwischen beiden sind alle Übergänge vorhanden.

Bei einem 43 cm großen Exemplar sind die Knochenbalken bedeutend stärker geworden (Fig. 35 *o.b'*, Fig. 39); in ihrem Inneren zeigen sie noch die frühere Struktur, Knochenkörperchen (Fig. 39 *k*) in gefasert erscheinender Grundsubstanz; derselben aber außerdem aufgelagert dicke

Außenschichten homogener Knochensubstanz (*HL*), von gleichem Aussehen wie die oben beschriebenen *Havers'schen* Lamellen. Bemerkenswerth ist noch der Umstand, dass an verschiedenen Stellen die Struktur der Knochenbalken ganz willkürlich unterbrochen scheint, und die Balken plötzlich abbrechend an solchen Stellen von einem körnigen Detritus begrenzt werden (*R*). Ich betrachte diese Stellen als Resorptionsflächen.

Die Knochenbildung am Basioccipitalknorpel findet jederzeit außerhalb desselben statt. Der Knorpel selbst wird nur wenig in Mitleidenchaft gezogen, indem er unter der oberflächlichen Knochenschicht verkalkt (Fig. 34 *c'*, Fig. 40 *C'*, *c'*). Obwohl die verkalkende Zone allmählich Zellen in homogener Grundsubstanz (Fig. 40) bei älteren Thieren zeigt, so lässt diese Schicht sich doch nicht so ohne Weiteres als fertige Knochen substanz, wie sie durch Osteoblasten gebildet wird, bezeichnen. Neben anderen Bedenken veranlasst mich vor Allem die an verschiedenen Punkten im Hechtschädel (mit Ausnahme einer hierauf nicht zu beziehenden Stelle) gemachte Beobachtung, dass der homogen verkalkte Knorpel nach einer gewissen Zeit für sich wieder resorbirt wird, diese Schicht nicht als echten Knochen zu bezeichnen.

Ich will noch erwähnen, dass bei älteren Thieren Kanäle im Basioccipitalknorpel (Fig. 40 *R*) auftreten, an deren Wänden Knochengrundsubstanz (*K'*) abgelagert wird.

Um den Gang der Darstellung nicht zu stören, habe ich einen Punkt nicht erörtert, welcher bei der Vergleichung der verschiedenen Stadien auffällt. Ich hole dies jetzt nach.

Dieser Punkt betrifft das Auftreten von Knochenbalken im Augenmuskelkanal bei einem 43 cm großen Exemplar an einer Stelle, wo der Kanal bei einem 23 cm großen Exemplar zwar von einer dünnen Knochenlamelle ausgekleidet, in seinem Lumen aber noch von Muskelzügen erfüllt war (vgl. Fig. 35 mit Fig. 33 *amk*). Die Vergleichung der drei mir zu Gebote stehenden Querschnittserien durch den Augenmuskelkanal giebt genügenden Aufschluss. Bei einem 7 cm großen Exemplar war die Knochenbildung am Basioccipitalknorpel nicht viel über die Gegend des Chordaendes vorgedrungen; nur im hintersten Theile des Augenmuskelkanales zeigten sich die ersten Knochenbalken. An dem faserreichen Periost dieser Balken inserirten sich die Muskeln des Kanales derart, dass die Fasern des Periosts straff angezogen erschienen. Diese Fasern gingen an der betreffenden Stelle ohne scharfe Grenze über in die Grundsubstanz der Knochenbalken, so dass hier eine Knochenbildung durch direkte Verknöcherung von Bindegewebsfasern vorzuliegen scheint. Bei einem 20 cm großen Hecht erscheint der Kanal bereits in seinem hinteren Ende vollständig von Knochenbalken erfüllt; zwei Schnitte weiter nach vorn sind

die Knochenbalken außer der die Kanalwand auskleidenden homogenen Knochenlamelle verschwunden und es zeigen sich bereits die Anfänge der im Periost inserirten quergeschnittenen Muskelzüge. Noch weiter nach vorn herrscht das bereits oben (Fig. 33) geschilderte Verhalten. Bei einem 43 cm großen Exemplar (Fig. 35) ist nun die ganze Strecke vom hinteren Ende des Kanales bis zu diesem Punkte mit Knochenbalken erfüllt. Ich komme nun zum Versuch einer mechanischen Erklärung dieser Erscheinung. Mit dem Längenwachsthum des Kopfes vergrößern sich auch die Entfernungen zwischen den zwei ursprünglichen Insertionsstellen der Muskelzüge. Wenn nun nicht in gleichem Maße eine Vermehrung der Elemente der Muskeln an irgend einem Punkte stattfindet, als die Vergrößerung dieser Entfernung durch das Wachsthum des Schädels bewirkt wird, so muss nothwendigerweise an den Insertionsstellen ein gewisser konstanter Zug von Seiten der gedehnten Muskeln ausgeübt werden. Man weiß nun in der That aus der Stellung der an die Augen vom Augenmuskelkanal aus sich abzweigenden Muskelzüge zu einander, dass hier ein gewisser konstanter Zug wirkt. Aus meinen oben angeführten Beobachtungen lässt sich ebenfalls eine konstante Zugwirkung auf die angestraften Periostfasern an der hinteren Insertionsstelle der Muskeln entnehmen. Bringt man hiermit die Erfahrung in Zusammenhang, dass an der Angriffsstelle von Muskeln auch die Widerstandsfähigkeit der betreffenden Skeletttheile gegen den Zug sich erhöht durch Ausbildung von Höckern und Vorsprüngen (VROLIK), so mag hier eine mechanische Erklärung für die allmähliche Ausfüllung des hinteren Theiles des Augenmuskelkanales mit Knochenbalken gegeben sein.

6) Die Entwicklung des Os squamosum vom Hecht.

(Hierzu Fig. 44—50, Taf. VIII.)

Im folgenden Abschnitt gebe ich eine Schilderung von der Entwicklung des Squamosum, so weit es die Querschnittserien durch die wenigen, mir zur Verfügung stehenden Stadien gestatten. Besonders muss ich bedauern, dass es mir trotz vielfacher Bemühungen nicht gelang, ganz junge Hechte von wenigen Centimetern Länge zu erhalten.

Das jüngste Stadium, das zu schneiden ich Gelegenheit bekam (Hecht 7 cm, Fig. 44), zeigte das Squamosum (*sq*) besonders entwickelt in der Gegend der Gelenkfläche für das Hyomandibulare (*hm*). Überall saßen die den Schleimkanal (*sk*) umfassenden knöchernen Bogen des Squamosum unmittelbar einer homogenen Lamelle auf (*pK*), welche der Oberfläche des Knorpels (*C*) innig anlag ohne trennende Gewebsschicht. Es war also hier nicht dasselbe Verhältniß des Squamosum zum unterliegenden Knorpel vorhanden, wie Anfangs beim kalifornischen Lachs.

Untersuchungen an kleineren Exemplaren werden zu zeigen haben, ob eine indifferente Gewebsschicht jemals das Squamosum vom Schädelknorpel überall getrennt hat oder nicht. Die homogene Lamelle (Fig. 44 und 42 *pK*), welche dem Knorpel (*C*) unmittelbar auflag, grenzt sich gegen diesen wie gegen die knöchernen Bogen des Squamosum (*sq*) deutlich durch einen Kontur ab. Die homogene Lamelle mit ihren deutlichen Konturen ist während des ganzen Lebens des Thieres nachweisbar (wo nicht Resorption des Knochens eintritt). Sie kann daher hierin der primären Knochenlamelle am Epioticum vom Lachs verglichen und mit dem gleichen Namen belegt werden.

Außer dieser äußeren Knochenlamelle ist der Knorpel (*C*) überzogen von einer zweiten Lamelle (Fig. 44 *K*) von ähnlichem Aussehen, und zwar an seiner Innenfläche, welche das den Can. sem. ext. (*c.s.e.*) enthaltende Lumen begrenzt.

Die knöchernen Bogen des Squamosum selbst haben gefaserte Grundsubstanz (vgl. Fig. 42 *sq*); reichliche Bindegewebsfasern (*Bg*), welche an Vorsprüngen des Knochens senkrecht zu der Oberfläche desselben in ihn eindringen, verursachen dies Aussehen. Es scheint hier ein direktes Einbetten größerer Massen von Bindegewebsfibrillen in die Knochengrundsubstanz stattzufinden.

Besonderes Interesse aber erfordert, wegen ihrer späteren eigenthümlichen Umwandlung, die Gewebslage, welche die gegen das Hyomandibulare schauende Unterseite des Squamosum überzieht und somit die Gelenkhöhle für das Hyomandibulare auskleidet. Dieses Gewebe (Fig. 42 *art. C.*) zeigt beim jungen Hecht ein ziemlich indifferentes Verhalten; es ist einem zwischensubstanzarmen Knorpel noch am ähnlichsten. Die Zellen liegen in deutlich konturirten Hohlräumen, die den Knorpelhöhlen durchaus entsprechen; die Zwischensubstanz, wo sie nachzuweisen ist, erscheint etwas fibrillär, aber kompakt wie Knorpelgrundsubstanz. Auf die Umwandlung, welche dieses Gewebe erleidet, gehe ich weiter unten ein.

An anderen Stellen, besonders gegen den Schleimkanal (Fig. 42 *sk*) zu, wo weder der Gelenkknorpel, noch Bindegewebsfaserzüge sich finden, ist die Oberfläche des Squamosum von einem zelligen Epithel (*obl*) überkleidet. Auch an diesen Stellen wächst der Knochen, wohl durch Thätigkeit der Zellen des Epithels, die ich als Osteoblasten betrachte.

Sehen wir, wie die Entwicklung des Squamosum in der Gegend des Can. sem. ext. in den folgenden Stadien sich gestaltet.

Ich gehe zunächst auf die Bildung und das Wachsthum der vom Periost überzogenen Knochenvorsprünge ein, dann auf das Schicksal des den Can. sem. ext. umschließenden Knorpels.

Bei einem 20 cm großen Hecht hat derjenige Knochenvorsprung des Squamosum, welcher wesentlich zur Vergrößerung der Hyomandibulargelenkfläche beiträgt, an Masse nach verschiedenen Seiten hin bedeutend zugenommen. Bei einem 27 cm großen Exemplar noch mehr.

Das Wachstum in der Richtung des Pfeils (in Fig. 42) kommt auch bei älteren Thieren auf Rechnung einer direkten Verknöcherung bindegewebiger Theile in toto; die einzelnen Fasern vereinigen sich gegen den Knochen hin zu dicken, glänzenden, homogen aussehenden Faserbündeln, welche senkrecht zum Verknöcherungsrand in den Knochen eintreten und demselben hier und da ein streifiges Aussehen verleihen. Zellen waren nur schwer sichtbar.

Die Massenzunahme gegen die Gelenkfläche hin kommt auf Rechnung der direkten Verknöcherung des die Gelenkfläche auskleidenden Gewebes. Ich hatte dasselbe beim 7 cm großen Hecht als zwischensubstanzarmen Knorpel charakterisirt. Bei den größeren Exemplaren (vgl. Fig. 43 *art. C.*) hat dieses Gewebe eine etwas größere Menge von Zwischensubstanz gewonnen; immerhin ist dieselbe noch verhältnismäßig spärlich. Sie erscheint gefasert; die Fasern lassen sich indess nicht von einander isoliren. Diese Zwischensubstanz zeigt Übergänge in hyaline Knorpelgrundsubstanz. Während die Zwischensubstanz also von dem Verhalten der hyalin erscheinenden Knorpelgrundsubstanz in der beschriebenen Weise etwas abweicht, so haben doch die in ihr eingebetteten Zellen nach Form und Vermehrungserscheinungen alle Charaktere echter Knorpelzellen. Die Zellen bestehen aus meist rundlichem Kern in einem Protoplasmaklumpen; sie erscheinen eingebettet in deutlich konturirte, den Knorpelzellhöhlen durchaus entsprechende Hohlräume. Fäden des Protoplasmas gehen an die Knorpelzellhöhlenwand heran und hängen zusammen mit einer vielfach nachweisbaren Protoplasmaschicht, welche das Innere der Zellhöhlenwand auskleidet. An der freien Gelenkfläche zeigt sich (Fig. 43 *Pch*) eine Zone größter, in lebhafter Theilung begriffener Zellen; diese Theilungserscheinungen sind die gleichen, wie man sie bei der Theilung von Knorpel- »Mutterzellen« in »Tochterzellen« an anderen Knorpeln in typischer Weise trifft. Dies ist die Proliferationsschicht, von deren Thätigkeit die deutlich in den auf einander folgenden Stadien ersichtliche Dickenzunahme des betreffenden Gewebes abhängt. Nach alle dem, was ich zur Charakterisirung dieses Gewebes angeführt habe, ist es, trotz seiner an vielen Stellen fibrillär erscheinenden Grundsubstanz als echtes Knorpelgewebe anzusehen.

Dieser Gelenkknorpel, wie ich das betreffende Gewebe fortan zu bezeichnen berechtigt bin, geht an seiner von der erwähnten Proliferationsschicht abgewandten Seite durch Sklerosirung seiner Interellular-

substanz in toto in Knochen über. Die in der unverkalkten Knorpelgrundsubstanz liegenden, elliptischen oder rundlichen Zellen (Fig. 43 c) zeigen alle Übergänge zu solchen, welche (c') von den in der Knorpelgrundsubstanz auftretenden meist drusenförmigen Kalkniederschlägen bereits halb oder zu dreiviertel ihres Umkreises umschlossen sind und in eingebuchteten Höhlungen liegen. Diese Einbuchtungen sind als Folgen jener Kalkniederschläge zu betrachten. Von diesen Zellen in eingebuchteten Höhlungen bis zu den weiterhin in homogener Knochengrundsubstanz liegenden echten Knochenkörperchen (k) sind alle Übergänge vorhanden. Die Knochenkörperchen erscheinen mitsammt den sie einschließenden Höhlen im Allgemeinen kleiner als die Knorpelzellen mit ihren Höhlen; die Knochenhöhlen sind gezacktrandig, aber keine Ausläufer dringen von ihnen aus in die Knochengrundsubstanz.

Diese soeben geschilderten Verhältnisse, welche ich als Zeichen einer direkten Verknöcherung des Gelenkknorpels auffasse, finden sich in stets gleichem Verhalten auf einer größeren Reihe von Schnitten, so dass von einer Täuschung durch Flächenbilder nicht die Rede sein kann.

Man könnte hier verschiedene Einwände machen gegen meine Ansicht. Man könnte sagen, dass das aus dem Gelenkknorpel entstandene resistente, von mir als Knochen bezeichnete Gewebe nur verkalkter Knorpel sei. Wenn ich nun zu zeigen vermag, dass das durch direkte Verknöcherung des Gelenkknorpels entstandene Knochengewebe von dem auf andere Weise entstandenen Knochen sich in keinem wesentlichen Punkte unterscheidet, so beweist dies, dass Knochengewebe bei den Teleostiern auf die verschiedenste Weise entstehen kann und an gewissen Punkten, eben so durch direkte Knorpelverknöcherung, wie die erste Anlage der knöchernen Clavicula des Menschen und die Furcula der Vögel nach GEGENBAUR, und wie ein Theil der Knochensubstanz in den Röhrenknochen und Wirbeln der Anuren nach KASTSCHENKO.

Bei sorgfältiger Untersuchung und Durchmusterung sämtlicher hier in Frage kommender Schnitte vom Squamosum des Hechts, zeigt sich nun in der That das durch direkte Verknöcherung des Gelenkknorpels entstandene Knochengewebe in keinem wesentlichen Punkte verschieden von dem sog. »echten«, durch Osteoblasten oder direkte Bindegewebsverknöcherung entstandenen Knochen. Es lässt sich sogar, entsprechend der Übereinstimmung im Aussehen, überhaupt keine Grenze konstatiren zwischen den auf so verschiedene Weise entstandenen Knochenpartien; die gesammte Knochensubstanz bildet (abgesehen von der stets sich deutlich abgrenzenden primären Knochenlamelle) ein kontinuierliches Ganze, ohne dass die auf verschiedene Weise entstandenen Partien im fertigen Zustande sich scharf gegen einander absetzten.

Man könnte vielleicht, im Anschluss an ältere Autoren, welche Ausläufer der Knochenzellhöhlen als ein wesentliches Charakteristikum der »echten« Knochenkörperchen ansahen, behaupten, dass der durch Verknöcherung des Gelenkknorpels entstandene Knochen kein echter Knochen sei, weil seine Knochenzellhöhlen der Ausläufer ermangeln. Hierzu lässt sich indess bemerken, dass sich am Occipitale basilare vom Hecht, im Petrosium von *Alburnus lucidus*, ferner am Frontale posterius von *Cobitis barbatula* (Fig. 54 *h*) und in verschiedenen Skeletttheilen einiger anderer von mir untersuchter Teleostier, in der Knochensubstanz, welche zweifellos durch Osteoblasten entstand, also sog. »echte« Knochensubstanz ist, strahlenlose Knochenkörperchen finden. Auf den Mangel der Ausläufer ist also hier, am Squamosum vom Hecht, kein Gewicht zu legen.

Es wird somit der Theil des Squamosum vom Hecht, welcher vorzüglich zur Vergrößerung der Gelenkfläche für das Hyomandibulare beiträgt, gebildet theils durch direkte Bindegewebsverknöcherung, theils durch Osteoblasten, theils durch direkte Knorpelverknöcherung. Es sind dies sämmtliche bei den Wirbelthieren bekannten Verknöcherungsarten. Hinsichtlich der Schlussfolgerungen, die sich aus der Kombination aller dieser verschiedenen Entwicklungsmodi an einem Skeletttheile ziehen lassen, verweise ich auf das Ende der Abhandlung.

Ich wende mich nun zur Schilderung des Schicksals der unteren Knorpelpartie, welche das den häutigen Can. sem. ext. enthaltende Lumen von unten her begrenzt, und zur Erläuterung der Knochenbildung in dieser Gegend.

Die erwähnte untere Knorpelpartie ist beim 7 cm großen Hecht (Fig. 44) auf ihren beiden Seiten von den homogenen Knochenlamellen (*pK* und *K*) bekleidet. An der inneren Lamelle (*K*), welche das den Can. sem. ext. enthaltende Lumen begrenzt, finden sich nur vereinzelte spindelförmige Bindegewebszellen; an der äußeren, primären Knochenlamelle (*pK*) dagegen eine breite Lage zellenreichen Bindegewebes. Dieses Verhältnis findet sich in diesem Stadium in seinen Hauptpunkten fast in der ganzen Ausdehnung des Can. sem. ext., so dass eine Abbildung sämmtlicher Schnitte unnöthig ist. Anders liegen die Verhältnisse bei einem 20 cm großen Hecht. Ich schildere die Querschnittserie vom vorderen Theile des Kanals nach hinten zu. Die ersten Schnitte (Fig. 44) lassen eine Volumzunahme des Knorpels (*C*) gegen früher (Fig. 44) erkennen. Oberflächlich lagern dem Knorpel nach innen zu spärliche Knochenbalken an; an seiner Außenfläche dagegen, wo früher die reichliche Bindegewebslage sich befand, haben sich aus dieser letzteren mächtige Knochenbalken (*K'*) entwickelt.

Der Knorpel selbst zeigt beim 20 cm großen Hecht gewisse Ver-

änderungen. Einmal ist er eine gewisse Strecke weit unter der oberflächlichen Knochenrinde seinem ganzen Durchmesser nach verkalkt (Fig. 44 C'); dann zeigt sich auf den ersten Schnitten der betr. Serie der Beginn einer Resorption, welcher in gleicher Weise Knochen und (zunächst der unverkalkte) Knorpel eine Strecke weit erliegen. Ich gehe zunächst auf die Verkalkungserscheinungen, dann auf die Resorption ein.

Die theilweise Verkalkung des Knorpels, welche in ihren Anfängen (Fig. 44 C') konstatirt wurde, tritt auf in der Knorpelgrundsubstanz unter der Form von Kalkdrusen (Fig. 45 C'), welche sich von der mit Knochen überzogenen Oberfläche des Knorpels in das Innere des letzteren allmählich ausbreiten. Bei dieser Grundsubstanzverkalkung werden die Knorpelzellhöhlen eingeengt; sie erscheinen eingebuchtet, zackig; und auf diese Art gewinnen einzelne Knorpelzellen ein Knochenkörperchenartiges Aussehen (Fig. 44 c'), welches in weiteren Stadien noch täuschender hervortritt.

Die Resorption ist zunächst ersichtlich an einer Unterbrechung der vorher kontinuierlichen inneren Knochenlamelle (Fig. 44 R) so wie an dem Aussehen des Knorpels, welcher an der betreffenden Stelle etwas angefrassen ist. Bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 45 R) erkennt man körnigen Zerfall der Knorpelgrundsubstanz; die Knorpelzellen selbst zeigen keine Zerfallserscheinungen. Dicht hinter dem Resorptionsbezirk, der sich auf den folgenden Schnitten in einer gewissen Richtung allmählich ausbreitet, findet eine Knochenneubildung statt; die oberflächliche Knochenrinde (K) ist dicht mit Osteoblasten (*obl*) besetzt. Der Resorptionsraum nimmt, wie bereits erwähnt, auf den folgenden Schnitten an Umfang zu. Er durchsetzt allmählich die ganze untere Knorpelpartie und da, wo er in diesem Stadium seine größte Ausdehnung erreicht (Fig. 46 R), ist sogar ein Theil der früher völlig ununterbrochenen primären Knochenlamelle (*pK*) der Resorption anheimgefallen. Nach einigen weiteren Schnitten indess hat in diesem Stadium der Resorptionsbezirk sein Ende erreicht; der Knorpel erscheint wieder (Fig. 47 C) kontinuierlich. Diese Resorption findet in der eben beschriebenen Weise statt nach unten hin und seitwärts, gegen das Innere des Schädelknorpels zu (in der Richtung des Pfeils Fig. 46).

Ich erwähnte bereits oben (vgl. Fig. 45 K und *obl*), dass dicht hinter dem Resorptionsbezirke, wo die Resorptionserscheinungen deutlich zu konstatiren sind, eine Neubildung von Knochensubstanz an der Oberfläche des Knorpels durch Osteoblasten stattfindet. Auf diese Weise findet eine stetig an Umfang gewinnende Neubildung von Knochenbalken (vgl. Fig. 46 K) statt an der dem Resorptionsbezirk gegenüberliegenden Seite des Lumens, welches den häutigen Can. sem. ext.

beherbergt. Während somit dieses Lumen auf der einen Seite, in der Richtung gegen den inneren Schädelknorpel zu (in der Richtung des Pfeils in Fig. 46), durch Resorption erweitert wird, wird es auf der entgegengesetzten Seite durch eine der Resorption in gleicher Richtung nachrückende Neubildung von Knochenbalken mit diesen letzteren theilweise erfüllt.

Ehe ich im nächsten Stadium den Fortgang dieses so eigenthümlichen Verlagerungsprocesses des Lumens, in dem der Can. sem. ext. liegt, nach unten und innen, weiter verfolge, will ich das Schicksal des verkalkten, noch nicht resorbirten Knorpels feststellen.

Der drusenförmig verkalkte Knorpel beim 20 cm großen Hecht (Fig. 44, 45 c') hat sich beim 27 cm großen Exemplar in ein Gewebe verwandelt, welches manchem Knochengewebe recht ähnlich sieht (Fig. 49, 48 C'). In einer homogen verkalkten Grundsubstanz liegen die Knorpelzellen (c') eingeschlossen in ausgezackte Höhlen. Gleich neben und an dieser Zone aber zeigen sich mit voller Deutlichkeit die Zeichen der Resorption (Fig. 48). Der verkalkte Knorpel ist wie ausgenagt an seinem Rande; einzelne verkalkte Knorpelkapseln (c'R) ragen frei in den Resorptionsraum (R) hinein, welcher von Gefäßen (gef) durchzogen wird. Es wird hier zur Gewissheit, dass der verkalkte Knorpel nicht persistirt, sondern eingeschmolzen wird.

Somit ist an dem den Canalis semicirc. ext. umschließenden Knorpel eine Überführung von Knorpel in toto in Knochengewebe nicht nachzuweisen; alle Knochenbildung entsteht hier aus dem Perichondrium resp. Periost.

Ich komme mit wenigen Worten noch auf die Verlagerung des den häutigen Can. sem. ext. enthaltenden Lumens, wie ich sie bereits oben andeutete, zurück. Bei dem Hecht von 27 cm ist durch weitergehende Resorption von Knorpel und Knochengewebe das erwähnte Lumen in der oben angedeuteten Richtung (Fig. 46, 50 →) verlagert worden, indess an Stelle des früheren Lumens (vgl. Fig. 44 mit Fig. 46 und mit Fig. 49, 50) ein Netz von Knochenbalken (K) getreten ist. Ich mache hier nur auf die Thatsache aufmerksam, ohne mich in, meiner Arbeit fernliegende, Spekulationen zu verlieren.

Einen ähnlichen Entwicklungsgang wie den eben geschilderten durchläuft das Os occipitale externum vom Hecht, wenn man abseht von dem direkt verknöchern den Gelenkknorpel des Squamosum. Als erste Knochenanlage finde ich hier eine primäre homogene Knochenlamelle, welche dem Knorpel unmittelbar aufgelagert ist an seiner Außenfläche, und eine gleiche an seiner inneren Oberfläche. Nach außen setzt sich vom Periost her Knochensubstanz an, wobei vielfach das Periost in

toto in den Knochen übergeführt wird. Der Knorpel verkalkt unter der oberflächlich ihm aufgelagerten Knochenrinde, wird aber wieder resorbiert und geht nicht in echtes Knochengewebe über.

7) Die Entwicklung des Os petrosum von *Alburnus lucidus*.

Die beiden Ossa petrosa, vor den Occipitalia lateralia gelegen, stoßen in der Mittellinie der Schädelbasis an einander; von da erstrecken sie sich an den Seiten des Schädels aufwärts bis zum Hyomandibulargelenk.

Die Anlage des Os petrosum fand ich bei einem 4,6 cm großen Exemplar in Gestalt zweier äußerst dünner Knochenlamellen, welche der Außen- und Innenfläche des Schädelknorpels unmittelbar aufliegen, aber durch einen deutlichen Kontur von ihm sich absetzen. Ein dünnes Periost bedeckt ihre Oberfläche. An der Durchtrittsstelle des zum Hyomandibulare verlaufenden Trigeminasastes stehen beide Knochenlamellen mit einander in Verbindung. Ich schildere im Folgenden die weitere Entwicklung des Petrosum an diesem Punkte, von dem aus die einzelnen histologischen mit der Knochenbildung verbundenen Prozesse centrifugal fortschreiten.

Der bei dem 4,6 cm großen Exemplar noch intakt erscheinende Knorpel zeigt bei einem 2 cm großen Exemplar bereits Resorptionsercheinungen. Die Resorption besteht in einer Auflösung der Knorpelgrundsubstanz, während die Knorpelzellen erhalten bleiben. Sie erscheint zunächst an der Trigeminiisdurchtrittsstelle an der Oberfläche des Knorpels, da, wo Lücken in der den Knorpel überziehenden Knochenschicht vorhanden sind. Durch diese Lücken hindurch vermitteln Zellenzüge die Verbindung des Periosts mit dem im Resorptionsraum befindlichen Gewebe.

Durch das weitere Umsichgreifen der Knorpelresorption wird endlich bei einem 2,6 cm großen Exemplar eine Strecke weit in der Nähe des Trigeminiisloches aller Knorpel zerstört innerhalb der ihn umschließenden Knochenlamellen, so dass diese letzteren nun unmittelbar an den Resorptionsraum (Markraum) stoßen.

Bei einem 3,4 cm und in noch höherem Grade bei einem 4,6 cm großen Exemplar sind diese Knochenlamellen durch Auflagerung neuer Knochensubstanz an ihrer Außen- und Innenfläche ansehnlich verstärkt worden.

Die Bildung von Knochensubstanz an der Außenfläche geschieht durch Ablagerung kompakter Lamellen durch die Vermittlung von Osteoblasten, deren Übergänge zu spindelförmigen Knochenkörperchen mehrfach zu bemerken sind. Die Knochenhöhlen ermangeln der Ausläufer. Auch Bindegewebsfibrillen des Periosts werden in die Knochengrundsubstanz mit eingelagert.

An der Innenfläche der erstentstandenen Knochenlamellen entsteht neue Knochensubstanz in Form dicker Balken. Dieselben sind überzogen an ihrer Oberfläche von zahlreichen Zellen des Markraumgewebes, welche hier und da in die Knochengrunds substanz mit eingelagert werden. Einen Zusammenhang dieser Knochenbalken mit den noch nicht resorbierten Resten des Knorpels konnte ich nirgends nachweisen; überall da, wo die Enden der Knochenbalken dem Rande der Knorpelreste nahe lagen, schien mir, auch bei dem 4,6 cm großen Exemplar, eine trennende zellige Gewebsschicht zwischen Knochen und Knorpel sich einzuschieben. Ich äußere mich über diesen Punkt deshalb so vorsichtig, weil die zelligen Elemente bei *Alburnus* außerordentlich klein sind und man leicht etwas Wichtigeres übersehen könnte. Keinesfalls aber war der geringe Rest des Knorpels verkalkt.

Es geht aus diesen Befunden mit ziemlicher Sicherheit hervor, dass von einer direkten Verknöcherung des Knorpels im *Os petrosum* nicht die Rede sein kann und alle Knochenbildung von den zelligen Elementen des Markraumgewebes, resp. des Periosts ausgeht.

An anderen Skeletttheilen von *Alburnus lucidus* (z. B. *Occipitale basilare*), deren knorpelige Grundlage wenigstens zum Theil eine Zeit lang erhalten bleibt und nicht frühzeitig resorbiert wird, finde ich die Knorpelreste bei einem 14 cm großen Exemplar meist verkalkt. Die verkalkten Knorpelreste erscheinen auf manchen Schnitten von der deutlich gegen sie abgegrenzten, ziemlich regelmäßig geschichteten Knochengrunds substanz allseitig umschlossen. Verfolgt man indess eine derartige verkalkte Knorpelpartie in der Schnittserie, so zeigt sie sich an irgend einer Stelle durch eine Lücke des umgebenden Knochengewebes hindurch mit dem Markraumgewebe in Berührung. Die stets deutliche Abgrenzung des Knochengewebes gegen den verkalkten Knorpel spricht gegen einen Übergang des letzteren in echtes Knochengewebe; die stets nachweisbaren Berührungsstellen des Markraumgewebes mit dem verkalkten Knorpel und die histologischen Bilder an diesen Stellen machen eine endliche Auflösung des verkalkten Knorpels nicht unwahrscheinlich.

Der Mangel von Zwischenstadien indess zwischen dem 4,6 cm und dem 14 cm großen *Alburnus* verhindert mich, ein endgültiges Urtheil über diesen Punkt zu geben.

8) Die Entwicklung des *Os frontale posterius* bei *Cobitis barbatula*.

(Hierzu Fig. 51—57, Taf. VIII.)

Um die Histogenese eines Knochens von *Cobitis barbatula* mit möglicher Vollständigkeit zu schildern, wählte ich als Gegenstand der Dar-

stellung das Os frontale posterius aus zwei Gründen. Einmal erhielt ich von diesem Skeletttheil die besten Querschnittserien, was bei diesem Objekt nicht immer der Fall ist; andererseits fand ich das Frontale posterius noch am weitesten zurück in seiner Entwicklung, was mir bei dem Mangel kleinster Thiere sehr zu Statten kam.

Das Os frontale posterius nimmt bei *Cobitis barbatula* einen verhältnismäßig großen Raum ein an der seitlichen Schädelwand (vgl. Fig. 51). Seine oberste Partie ist oberflächlich überlagert von einem Deckknochen; seine untere Partie stößt an das Petrosum (*pe*); an ihr lenkt sich das Hyomandibulare (*hm*) ein. Im Folgenden werde ich die Entwicklung des hinteren Theiles des Frontale posterius schildern, bis zu dem Punkte, wo auf ganzen Kopfquerschnitten die Austrittsöffnung der Haupttrigeminusäste im Petrosum erscheint.

Bei einem 2,5 cm großen Exemplar (Fig. 51) fand ich das Frontale posterius in Gestalt zweier noch ziemlich dünner Knochenlamellen (*K*), von denen die eine der Außenfläche, die andere kürzere der Innenfläche der knorpeligen Seitenwand (*C*) des Primordialeraniums unmittelbar aufgelagert war. Die innere Knorpeloberfläche, so weit sie nicht von der ihr aufgelagerten Knochenlamelle bedeckt war, zeigte sich auf dem Schnitt Fig. 51 noch intakt; auf den beiden nächsten Schnitten dagegen zeigte der freie Innenrand der oberen Knorpelpartie Resorptionserscheinungen an seiner Oberfläche. Im vierten Schnitt endlich (Fig. 52 *R*) war der obere Theil des Knorpels völlig verschwunden, und die äußere Knochenlamelle (*K*) begrenzte hier unmittelbar das Cavum cranii.

Im nächsten von mir geschnittenen Stadium von 3,5 cm (Fig. 53, 54) zeigten sich Längen- und Dickenzunahme der oberflächlichen Knochenlamellen (*K*), partielle Verkalkung des Knorpels (*c'*) unter der äußeren Knochenrinde, und weitere Auflösung der unverkalkten Knorpelpartien (Fig. 53 *R*).

Auf die angedeuteten Verhältnisse des Näheren eingehend bemerke ich Folgendes:

Die Knochenlamellen (Fig. 54 *K*) sind parallel ihrer Oberfläche geschichtet. Die letztere ist von einem zellenreichen Periost überzogen (*P*); einzelne Bindegewebsfibrillen dringen vom Periost in die Knochensubstanz hinein als SHARPEY'sche Fasern. Hier und da werden Osteoblasten durch Umschließung mit Knochengrundsubstanz zu Knochenkörperchen (*k*) in elliptischen, meist strahlenlosen Höhlen.

Die Verkalkung des Knorpels tritt auf meist an dessen Rande, dicht unter der oberflächlichen Knochenrinde, seltener mitten im Knorpel. Sie besteht in einer Ablagerung konzentrischer Kalkschichten in den Knorpelkapseln (Fig. 54 *c'*). Dadurch entstehen eigenthümliche kugelförmige

Gebilde, welche eine oder mehrere Knorpelzellen umschließen. An anderen Schnitten, als dem hier abgebildeten, zeigten sich Ablagerungen von diskreten Kalkkrümeln an den Rändern der Verkalkungszone, welche gegen den unverkalkten Knorpel hin in dessen Zwischensubstanz auftraten. Hierdurch mag die Bildung derartiger Kalkkapseln, wie ich sie oben schilderte, eingeleitet werden.

Die Resorption des Knorpels hat in diesem Stadium (Fig. 53 R) zugenommen an Ausdehnung im Vergleich mit dem vorhergehenden (vgl. Fig. 52). Bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 54) erweist sich hier die unverkalkte Knorpelgrundsubstanz von zahlreichen, mit kleinen Zellzügen erfüllten Resorptionsräumen durchzogen, welche augenscheinlich sich vergrößern durch Eröffnung der Knorpelhöhlen (c). Die verkalkten Knorpelkapseln (c') scheinen vorläufig von Resorption verschont zu bleiben. Gefäße konnte ich im Resorptionsraum nicht nachweisen.

Die Ausdehnung der oben beschriebenen Resorptionsräume im Knorpel schwankt auf den verschiedenen Schnitten dieser Serie. An anderen Schnitten, als dem in Fig. 53 dargestellten, zeigte sich da, wo noch ein Theil der Knorpeloberfläche intakt und noch nicht angefressen erschien, eine außerordentliche Anhäufung der zelligen Elemente des Perichondriums. Diese Zellwucherungen scheinen wohl dazu bestimmt, die Resorption des Knorpels an den betreffenden Stellen einzuleiten und Füllungsmaterial für die Resorptionsräume zu liefern.

In den folgenden Stadien (Fig. 55, 56) finden wir Dicken- und Längenzunahme der bereits vorhandenen Knochenbalken; Größenzunahme des ganzen Skeletttheils durch Wachsthum des Knorpels am unteren Ende, fast völliges Schwinden des Knorpels unter der außen ihm aufgelagerten Knochenrinde, und Entstehung von Knochenbalken an dessen Stelle.

Auf die Erscheinung der Größenzunahme des ganzen Skeletttheils gehe ich nicht näher ein, da sie für die Frage nach der Art und Weise der Entstehung der Knochensubstanz selbst von keinem Belang ist.

Beim Wachsthum der schon vorhandenen Knochenbalken zeigen sich die bereits oben besprochenen Vorgänge.

Es bleiben also nur noch die beiden Fragen zu beantworten: Was wird aus dem verkalkten Knorpel? wie bilden sich im Resorptionsraum die jungen Knochenbalken? Beide Fragen müssen zusammen beantwortet werden.

Bei einem 6 cm großen Exemplar findet sich (Fig. 55) in den bedeutend erweiterten, stets gegen das Periost resp. Perichondrium hin sich öffnenden Resorptionsräumen (R) noch jene Zone verkalkter Knorpelkapseln, welche (Fig. 53, 54 c'), meist im engen Anschluss an die

oberflächliche Knochenrinde, sich bildete. Einzelne dieser Knorpelkapseln zeigen indess bereits Zerfallerscheinungen: sie sind aufgebrochen, oft von mehreren Zellchen erfüllt, und liegen zuweilen, wenn auch selten, isolirt im Resorptionsraum. Hier gehen also die verkalkten Knorpelkapseln zu Grunde.

An anderen Stellen hingegen finden sich Balken auf ähnliche Weise verkalkten Knorpels, welche an ihrer Oberfläche von echter, lamellöser Knochensubstanz überlagert sind. Es hat daher vielfach den Anschein, als ob hier Knorpel in toto in echte Knochensubstanz überginge. Durchmustert man indess bei einem 9,2 cm großen Exemplar (Fig. 56, 57) die Serie auf diese Verhältnisse hin, so ergibt sich, dass die verkalkte Knorpelgrundlage der Balken (Fig. 57 *C'*, *c'*) stets an mehreren Stellen durch Lücken (*R*) der aufgelagerten, echten Knochensubstanz (*K*) hindurch mit dem Gewebe des Resorptionsraumes in direkter Berührung steht. An diesen Berührungsstellen wird eine Zerstörung der verkalkten Knorpelgrundsubstanz mehr oder minder deutlich. Dazu spricht gegen einen Übergang des verkalkten Knorpels in persistirendes Knochengewebe die stets deutliche Abgrenzung beider gegen einander.

Fasse ich die Ergebnisse der letzten Untersuchungsreihe zusammen, so finde ich:

Das Os frontale posterius zeigt sich in seiner Anlage in Gestalt zweier der Außen- resp. Innenfläche des Primordialcraniums aufgelagerter Knochenlamellen. Beim weiteren Wachsthum dieses Skeletttheiles erliegt der Anfangs unverkalkte Knorpel vom Perichondrium resp. Periost her einer theilweisen Resorption. Die verkalkenden Reste des Knorpels im Resorptionsraum dienen als Grundlage für die Ablagerung echten Knochengewebes und werden später ebenfalls zerstört. Alle Knochenbildung erscheint hier als Neubildung von Seiten der Elemente des Periosts resp. Perichondriums.

9) Die Knochenentwicklung an der den häutigen Canalis semicircularis externus umschließenden Knorpelwand beim Stichling (*Gasterosteus aculeatus*) (?).

(Hierzu Fig. 58—65, Taf. IX.)

An Stelle der bei jungen Thieren ganz knorpeligen Wandung, welche das den Canalis sem. ext. enthaltende Lumen begrenzt, findet sich bei älteren Thieren zum größten Theile eine durchaus knöcherne Wandung. Im Folgenden beabsichtige ich darzustellen, wie diese letztere entsteht.

Bei einem 4 cm (Fig. 58) großen Exemplar finde ich das Lumen, welches den häutigen Can. sem. ext. (*c.s.e.*) enthält, auf allen Schnitten

der Serie von Knorpel (*C*) umschlossen. Der Knorpel ist intakt; auf wenigen Schnitten zeigt er an der äußeren Oberfläche seiner seitlichen, senkrecht aufsteigenden Wandung (*vertW*) eine dünne, ihm unmittelbar auflagernde homogene Knochenlamelle (*pK*). Diese letztere ist von der Epidermis (*Epd*) nur durch eine dünne Reihe vereinzelter Bindegewebszellen getrennt.

Der Kürze halber werde ich im Folgenden den Namen »senkrecht aufsteigende« Wandung (*vertW*) beibehalten für die in ihrer Anlage aus einer einfachen Reihe von Knorpelzellen bestehende seitliche Wand des den Can. sem. ext. (*c.s.e.*) enthaltenden Lumens. Für die Wandung, welche dieses Lumen von unten her, in horizontalem Verlaufe, begrenzt, wähle ich den Namen »untere horizontale« Wandung (*horW*). Das von diesen Wandungen seitlich und von unten her begrenzte Lumen selbst, welches den häutigen Can. sem. ext. enthält, werde ich, für diesen Abschnitt, in Ermangelung eines besseren Namens kurz als »Kanal-lumen« zu bezeichnen mir gestatten.

Die Beschreibung des nächsten Stadiums gebe ich an der Hand einer Querschnittsserie von einem 1,3 cm großen Exemplar (Fig. 59, 60). Fig. 59 stellt die aufsteigende Wandung (*vertW*) dar. An dieser zeigt sich zu zwei Drittel ihrer Länge eine Verkalkung der Intercellularsubstanz des Knorpels (*C'*). Die Knorpelzellen sind in der knochenähnlich aussehenden Grundsubstanz deutlich erhalten. So weit diese Verkalkungszone reicht und noch etwas darüber, ist der Knorpel an seiner äußeren wie inneren Oberfläche von je einer homogenen Knochenlamelle (*pK* u. *K'*) bedeckt. Die innere Knochenlamelle *K'* erstreckt sich in den nach Schnitt Fig. 59 folgenden Schnitten auch eine Strecke weit auf die Oberfläche der horizontalen Wandung (*horW*). Der äußeren Knochenlamelle (*pK*) lagert eine stärkere Schicht streifiger Knochensubstanz (*K*) an, deutlich durch einen Kontur abgesetzt. Es zeigt hierin die erstentstandene Knochenlamelle also ein gleiches Verhalten, wie die primäre Knochenlamelle am Occipitale externum vom Lachs und an der knorpeligen Ohrkapsel in der Gegend des Can. sem. ext. vom Hecht; wie bei jenen bleibt sie auch hier lebenslänglich nachweisbar und nimmt später sogar an Umfang zu nach Resorption des von ihr überlagerten Knorpels. Alle Knochenbildung ist hier vom Periost abhängig.

Ich will noch nachträglich hervorheben, dass ich die Knorpelpartie, deren Grundsubstanz ein knochenähnliches Aussehen gewonnen hat, als verkalkten Knorpel, nicht als Knochen auffasse, aus mehreren Gründen. Erstens ist diese Partie verkalkten Knorpels, so lange sie besteht, scharf gegen die ihr aufgelagerten Knochenlamellen abgesetzt. Zweitens ist der verkalkten Knorpelpartie nur eine kurze Lebensdauer verliehen; wie ich

nachweisen werde, unterliegt sie, nach Ausbildung stärkerer Knochenbalken an ihrer Außenfläche vom Periost her einer Resorption, ein Vorgang, der, wie sich aus den vorhergehenden Untersuchungsreihen ergab, bei fast allen verkalkten Knorpelmassen früher oder später eintritt, während er das anliegende, vom Periost gebildete Knochengewebe fast stets intakt lässt.

Ich wende mich jetzt zur Darstellung des Verhaltens der das Kanallumen seitlich und von unten her begrenzenden Wandungen in den weiteren Schnitten der Serie vom 1,3 cm großen Exemplar.

Während am Schnitt Fig. 59 der hyaline Knorpel der unteren horizontalen Wandung intakt war, zeigt sich da, wo horizontale und senkrechte Wandung in stumpfem Winkel zusammenstoßen, zwei Schnitte weiter der Beginn einer Resorption des Knorpels. Die Resorption geht von der das Kanallumen begrenzenden Oberfläche des Knorpels aus. Auf den nächsten Schnitten nimmt der Resorptionsraum allmählich an Umfang zu; bei diesem Vorgange wird (Fig. 60) eine Strecke weit aller Knorpel sammt der seine gegen das Kanallumen gewandten Oberfläche überziehenden dünnen Knochenlamelle (K') resorbirt. Die Reste dieser inneren Knochenlamelle (K') ragen noch eine Strecke weit über den Resorptionsrand (R) hervor. Die Knorpelzellen scheinen von der Resorption verschont zu bleiben.

Durch diesen Vorgang kommt die äußere Knochenrinde ($pK + K$) in die Lage, eine Strecke weit an dieser Stelle unmittelbar das Kanallumen zu begrenzen.

Bei einem 1,8 cm großen Exemplar (Fig. 61) sehen wir auf allen Schnitten eine Ausdehnung des Resorptionsraumes am Knorpel. Nach oben hin, an der senkrechten Wandung (*vert*W), hat der Resorptionsraum sich zum mindesten bis an die Partie verkalkten Knorpels (C') ausgedehnt, die sich auf einigen Schnitten vielleicht gegen ihn abgeschlossen hat durch Auflagerung einer dünnen Knochenlamelle. Der Knorpel in der unteren horizontalen Wandung (*hor*W) zeigt Zerfallerscheinungen (R) seiner Grundsubstanz an einem Theile seiner Oberfläche; theils auch ist diese Oberfläche eine Strecke weit von einer dünnen homogenen Knochenlamelle (K') überlagert.

Die äußere, primäre Knochenlamelle (pK) und die ihr aufgelagerten weiteren Knochenschichten (K), welche unmittelbar eine Strecke weit das Kanallumen begrenzen, sind anscheinend intakt. Hier und da erscheint die primäre Knochenlamelle etwas verdickt; es mag diese Verdickung der Thätigkeit eines an solchen Stellen nachweisbaren Epithels (Fig. 61 *obl*) zuzuschreiben sein.

Im nächstfolgenden Stadium (2,6 cm großes Exemplar) wird das

endliche Schicksal der verkalkten Knorpelpartie in der senkrecht aufsteigenden Wandung auf Querschnitten klar.

An Stelle des früher hier vorhandenen, verkalkten Knorpels zeigt sich auf drei, auf einander folgenden Schnitten, von denen ich den dritten (von hinten nach vorn gerechnet) abbilde (Fig. 62), in successive größerer Ausdehnung ein Resorptionsraum (R). Derselbe öffnet sich auf dem nächsten (vierten) Schnitt (Fig. 63) nach außen. An Stelle des Resorptionsraumes findet sich bei größeren Exemplaren kompakte Knochen-substanz. Es geht also der verkalkte Knorpel hier nicht in Knochensubstanz über; die an seiner Stelle später sich findende Knochenmasse ist Neubildung.

Ich habe nunmehr noch zu untersuchen: Wie entstehen in der unteren horizontalen Wandung die Knochenbalken, die sich bei größeren Thieren (vgl. Fig. 64 K') finden an Stelle des früher daselbst vorhandenen hyalinen Knorpels? und ferner, wie kommt die ansehnliche Verdickung der primären Knochenlamelle (Fig. 65 pK), so weit sie an das Kanallumen stößt, und die Verdickung und Höckerbildung an den ihr aufgelagerten Knochenschichten (Fig. 65 K) zu Stande?

Ich beantworte zunächst die erste Frage. Die noch nicht resorbierte Masse des hyalinen Knorpels an der unteren horizontalen Wand (Fig. 62 *hor W, C*) hat bei einem 2,6 cm großen Exemplar gegen früher (Fig. 61) bedeutend zugenommen, ein Process, mit dem zugleich eine Erweiterung des Kanallumens nach der Seite seiner noch knorpeligen Wandungen hin verbunden ist. Auf dem verdickten Knorpel liegt (Fig. 62) eine ziemlich starke Knochenlamelle (K'); im Knorpel selbst (C) zeigt sich unter dieser Knochenlamelle ein Resorptionsraum (R_1), welcher im nächsten Schnitt durch eine Öffnung in der Knochenlamelle hindurch mit deren Periost in Verbindung steht.

Eine Querschnittsserie durch die betreffende Stelle bei einem 3,5 cm großen Exemplar zeigt hier einen Schwund des unverkalkt bleibenden Knorpels in noch größerem Maßstabe.

Der Resorptionsrand des Knorpels (Fig. 64 C) bildet eine nahezu gerade Linie; an ihm zerfällt die Knorpelgrundsubstanz krümelig, die Knorpelzellen dagegen bleiben erhalten, wie es schon in früheren Stadien wahrscheinlich erschien. Indem nun, in Verbindung mit den schon vorhandenen Knochenbalken, neue Knochensubstanz (K') abgelagert wird von rundlichen Osteoblasten, tritt an Stelle des schwindenden Knorpels Knochengrundsubstanz.

Über den Ursprung der Osteoblasten konnte ich zu keinem sicheren Resultat gelangen. Die Bilder ließen sich so deuten, als ob jene Anfangs aus den bei der Resorption frei werdenden Knorpelzellen sich rekrui-

tirten. Bei dem gleichen Aussehen der Zellen im Markraume war indess hierfür kein Beweis zu liefern.

Eine Querschnittsserie durch den Kopf eines 5 cm großen Stichlings, also eines ziemlich ausgewachsenen Exemplars, ließ ein Fortschreiten der gleichen Fortgänge erkennen.

Ich will nicht unterlassen zu erwähnen, dass hie und da bis dicht an den Resorptionsrand des Knorpels Gefäße herantreten.

Ich gehe mit wenigen Worten noch auf die zweite Frage nach dem Dickenwachsthum der Knochenschichten ein, welche bei größeren Thieren (vgl. Fig. 64) ausschließlich die Wand des Kanallumens bilden.

Die äußere, primäre Knochenlamelle blieb, wie oben erwähnt, von der Resorption verschont (Fig. 60, 64), welcher die innere Knochenlamelle (K') sammt dem Knorpel (C) theilweise anheimfiel; die primäre Knochenlamelle bildet somit nach Verschwinden des Knorpels eine Strecke weit die innere Auskleidung des Kanallumens. Allmählich verdickt sie sich durch die Thätigkeit ihres spärlichen Periosts (Fig. 65 *obl*), wie man annehmen darf, da in ihr, wenn auch sehr selten, Knochenkörperchen nachweisbar sind. Bei einem 5 cm großen Exemplar erscheint sie als ansehnlich dicke Schicht (Fig. 65 *pK*), immer noch gegen die ihr außen auflagernden Knochenlagen (K) deutlich abgegrenzt.

Die eben erwähnten äußeren Knochenlagen (K) verdicken sich hauptsächlich unter Bildung von Vorsprüngen und Ausbuchtungen durch die Thätigkeit von Osteoblasten (s. Fig. 62). Indem die Enden dieser Knochenvorsprünge mit einander sich verbinden, zwischen den Vorsprüngen aber in den Buchten keine Knochensubstanz abgelagert wird, entstehen (Fig. 65 *HC*) Havers'sche Kanäle. An Punkten großer Zugwirkung scheinen sich Höcker beim jungen Thier durch direkte Verkalkung der umgebenden Bindegewebsfibrillen zu bilden (Fig. 59, 60 *hoe*); später (Fig. 62, 65) zeigt sich der Verknöcherungsrand solcher Stellen dicht mit Osteoblasten besetzt, zwischen welchen anscheinend unverkalkt bleibende Periostfasern senkrecht zum Knochenrand in den Knochen eingeschlossen werden.

Es hat diese Untersuchungsreihe ergeben, dass alle Knochenbildung in der knorpelig angelegten Wandung des den Can. sem. ext. enthaltenen Lumens abhängt vom Perichondrium resp. Periost, und dass der Knorpel keinen Theil an ihr hat.

Das Supraclaviculare vom Hecht.

(Mit Fig. 66, 67, Taf. VIII.)

Ich habe es bislang absichtlich unterlassen, die Histogenese derjenigen Knochen in einem besonderen Abschnitte zu behandeln, welche ausschließlich im Bindegewebe, ohne engen Anschluss an eine knorpelige

Grundlage, entstehen. Der Bildungsprocess jener Knochen ist der gleiche, wie er sich beim Wachsthum der vom Periost überlagerten, an der Oberfläche des Knorpelcraniums entstehenden Knochenschichten zeigt. Nur auf ein besonderes Verhältniß will ich aufmerksam machen. Es betrifft dies das Verhalten der SHARPEY'schen Fasern in den mitten im Bindegewebe sich bildenden Knochen. Ich will dasselbe an dem Supraclaviculare vom Hecht erläutern. Auf Querschnitten sieht man die SHARPEY'schen Fasern (Fig. 66 *Sh*) senkrecht zum Verknöcherungsrand vom Periost her in den Knochen hineindringen. In der Mitte desselben vereinigen sie sich zu einem anastomosirenden Geflecht. Dieses Geflecht oder Fasernetz zieht bandartig zwischen den HAVERS'schen Kanälen hin, denselben ausweichend. Auf Querschnitten (Fig. 66) zeigen sich eben sowohl wie auf Längsschnitten (Fig. 67) zwischen den anastomosirenden Fasern Bindegewebszellen (*z*), runde Kerne mit einem Protoplasma-klümpchen. Dies Verhalten traf ich auf verschiedensten Stadien. Ich will dieses Fasernetz mit demselben Ausdrucke, mit welchem GEGENBAUR (Über die Bildung des Knochengewebes, Jen. Zschr. 1867, Bd. III, p. 234) das entsprechende Gebilde im Metatarsus vom Rinde und an anderen Knochen anderer Thiere kennzeichnete, als »Wurzelstock« bezeichnen. Dieses flächenhaft in allen Stadien im Centrum des Knochens ausgebreitete Gebilde mag die Stelle sein, an der von Seiten der Osteoblasten die erste Knochenablagerung stattfand. Die radiär von ihm ausgehenden SHARPEY'schen Fasern geben eine Andeutung, in welcher Richtung hauptsächlich der Knochen gewachsen ist. Ich habe eine Verkalkung des Wurzelstockgeflechtes nicht bemerkt; dasselbe erscheint hier als die bindegewebige Grundlage des Knochens.

Das gleiche Gebilde ist nachweisbar in vielen andern Hechtknochen, wenn auch nicht in dieser exquisiten Form; auch an gewissen Knochen anderer Fische konnte ich sein Vorhandensein konstatiren.

Ergebnisse und Schlussfolgerungen.

Im Eingange meiner Abhandlung erörterte ich, was von Seiten verschiedener Autoren zur Lösung der Frage nach der Histogenese der Teleostierknochen beigetragen worden sei. Ich kam zu dem Schluss, dass eine eingehende Beantwortung dieser Frage noch nicht gegeben sei. Es galt also zu zeigen, auf welche Weise die Knochensubstanz der Teleostier gebildet werde, und welche Gewebe an dieser Bildung direkt sich theilnahmen. In den vorliegenden entwicklungsgeschichtlichen Darstellungen über verschiedene Skeletttheile habe ich versucht, die fragliche Theilnahme der verschiedenen skelettbildenden Gewebe am Aufbaue der Knochensubstanz klar zu stellen.

Ich finde hinsichtlich der Histogenese:

1) Die erste Knochensubstanz entsteht stets außerhalb des Knorpels, ein Verhältnis, wie es von GEGENBAUR bereits angegeben worden ist.

2) Im weiteren Verlaufe der Knochenentwicklung an gewissen, knorpelig präformirten Skeletttheilen können alle skelettbildenden Gewebe entweder direkt (direkt verknöchernder Knorpel, direkt verknöcherndes Bindegewebe) oder indirekt (durch Vermittlung und Thätigkeit von Osteoblasten) an der Knochenbildung theilhaftig sein. Diese Thatsache der Entstehung eines und desselben Skeletttheiles aus allen skelettbildenden Geweben zugleich verliert nicht ihre Bedeutung durch den Umstand, dass an den meisten Skeletttheilen die Knochensubstanz ausschließlich vom Perichondrium aus gebildet wird.

3) Die erstentstandene Knochensubstanz ist stets eine homogene Masse, in welcher weder Knochenzellen noch Bindegewebsfasern vorkommen (primäre Knochenlamellen). In diesem Verhalten ist dieselbe dem Dentin vergleichbar. Wie ich aus GRASSI's Auszug aus seiner Arbeit über Entwicklung der Teleostierwirbelsäule (l. c.) entnehme, hat ein gleiches Verhalten an der Wirbelsäule statt.

Dagegen lässt sich, abgesehen von den primären Knochenlamellen, die übrige Knochensubstanz in den von mir untersuchten Skeletttheilen derjenigen Teleostier, deren Knochen aus Zahnbein bestehen sollen, durchaus nicht so direkt dem Dentin gleichsetzen im Gegensatz zu »echter« Knochensubstanz. So finde ich im gesammten Skelette des Hechtes, ferner bei *Perca fluviatilis*, *Lucioperca sandra*, *Acerina vulgaris*, *Cottus Gobio*, *Gadus aeglefinus* und *Lota vulgaris*, deren Knochengewebe nach KÖLLIKER keine Knochenkörperchen, mehrfach dagegen Zahnröhrchen enthält (Würzb. Verh. 1859, Bd. IX, p. 258 f.), und von KÖLLIKER als osteoides Gewebe oder Dentin dem »echten« Knochengewebe (z. B. des Lachses) gegenüber gestellt wird, Knochenkörperchen hie und da, wenn auch in unregelmäßiger Lagerung, eingestreut in die Knochensubstanz. Dagegen habe ich mich bei keiner der von mir untersuchten Arten von der Anwesenheit dentinartiger Röhren überzeugen können. Ich schließe, dass die Ansicht von deren Vorhandensein entstand in Folge einer Verwechselung mit SHARPEY'schen Fasern, deren Anordnung, so beim Hecht, bei *Lota vulgaris* (in quergeschnittenen Flossenstrahlen) etc. der Anordnung von Zahnröhrchen außerordentlich gleicht. Diese Verwechslung wird durch die Unvollkommenheit der früheren Methoden leicht erklärlich.

4) Die Mannigfaltigkeit in der Kombination der verschiedenen histologischen Erscheinungen, welche mit der Knochenbildung in Zusammenhang stehen, entspricht dem primitiven Verhalten des Teleostier-

skeletts, indem in dieser Mannigfaltigkeit die Möglichkeit einer extremen Ausbildung des einen oder anderen Entwicklungsmodus, wie sie sich bei den verschiedenen höheren Wirbelthierklassen in der That zeigt, gegeben ist.

Für die Frage nach der Homologie der Knochen ergeben sich aus meinen Beobachtungen zwei Antworten, welche, auf verschiedenem Wege gewonnen, jene Frage in gleichem Sinne lösen.

Ich hatte im Eingange meiner Abhandlung angeführt, wie nach KÖLLIKER die Histogenese das ausschließliche Kriterium sei für die Feststellung von Homologien, wie dagegen GEGENBAUR den vergleichend anatomischen Weg zu ihrer Auffindung betrete. In der That nun findet die GEGENBAUR'sche These, dass ein allmählicher Übergang stattfinde von einem mitten im Bindegewebe entstehenden (Deck-)Knochen zu einem solchen, der im engen Anschlusse an eine knorpelige Grundlage sich bilde, ihre volle Bestätigung durch den von mir ontogenetisch geführten Nachweis, dass das Squamosum vom kalifornischen Lachs als ein derartiger Deck-Knochen entstanden, im Laufe seiner Entwicklung dem Schädelknorpel sich anlegt und von da ab alle Wachsthumerscheinungen zeigt, wie sie einen von Anfang an »im engen Anschluss an eine knorpelige Grundlage« gebildeten Knochen charakterisiren.

Eine eben so bestimmte Antwort ergibt aber auch meine Beobachtung über die Knochenbildung am Squamosum vom Hecht. Bei Darstellung dieses Processes zeigte ich, wie das Squamosum entstehe aus allen skelettbildenden Geweben überhaupt; theils durch direkte Bindegewebsverknöcherung, theils durch Thätigkeit von Osteoblasten, theils endlich durch Überführung von Knorpelgewebe in toto in persistirendes Knochengewebe. Wenn nun ein Knochen — und sei der Verknöcherungsmodus am Squamosum auch nur für diesen einzigen Knochen als Regel zu konstatiren (obwohl ich glaube, dass bei hinreichendem Material der gleiche Vorgang auch für andere Skeletttheile, z. B. den primären Schultergürtel von *Silurus Glanis*, sich wird nachweisen lassen) — wenn nun ein Knochen, sage ich, entsteht aus allen den Geweben, aus denen Knochengewebe überhaupt entstehen kann, so ist klar, dass man keinen Unterschied machen kann zwischen den verschiedenen Knochen ihrer Entstehungsweise nach. Kurz ausgedrückt: die Histogenese der Knochen kann kein Kriterium sein für die Frage nach der Homologie der Knochen, und der vergleichend anatomischen Untersuchung bleibt es überlassen, die Antwort auf diese Frage zu finden.

Würzburg, im März 1883.

Erklärung der in Text und Tafeln gebrauchten Abkürzungen.

<i>amk</i> , Augenmuskelkanal;	<i>c'R</i> , siehe bei <i>c'</i> ;
<i>art.C</i> , Gelenkknorpel am Hyomandibulare vom Hecht;	<i>c.s.e.</i> , häutiger Canalis semicircularis externus;
<i>Bg, Bg'</i> , Bindegewebe;	<i>c.s.p.</i> , häutiger Can. semicircularis posterior;
<i>C</i> , hyaliner, unverkalkter Knorpel;	<i>Epd</i> , Epidermis;
<i>c</i> , Zelle des unverkalkten Knorpels;	<i>gef</i> , Gefäß;
<i>C'</i> , verkalkter Knorpel;	<i>HC</i> , Havers'scher Kanal;
<i>c', c'R</i> , verkalkte Knorpelkapsel;	<i>HL</i> , Havers'sche Lamelle;
<i>cav.cr.</i> , Cavum cranii;	<i>hm</i> , Hyomandibulare;
<i>ch.d.</i> , Chorda dorsalis;	<i>hoe</i> , Höcker und Knochenvorsprünge;
<i>cl</i> , Clavicula;	
<i>hor W</i> , untere, horizontale Wandung;	} Theile der Ohrkapsel, welche das den häutigen Can. sem. ext. enthaltende Lumen von unten her, resp. von der Seite begrenzen;
<i>vert W</i> , senkrecht aufsteigende »	
<i>h W</i> , henkelförmige Wandung;	<i>Sp</i> , Spangenknorpel;
<i>K, K'</i> , Knochen;	<i>sq</i> , Squamosum;
<i>k</i> , Knochenkörperchen;	<i>s.v.</i> , Saccus vestibuli;
<i>o.b., o.b'</i> , Occipitale basilare;	<i>vert W</i> , siehe bei <i>hor W</i> ;
<i>obl</i> , Osteoblasten; <i>P</i> , Periost;	<i>W</i> , Wurzelstock;
<i>Pch</i> , Perichondrium;	<i>z</i> , Bindegewebszelle;
<i>pe</i> , Petrosium;	<i>*</i> , Lage des häutigen Can. sem. post. im hinteren Theile der Ohrkapsel vom kalifornischen Lachs;
<i>pK</i> , primäre Knochenlamelle;	—> Pfeil, in dessen Richtung irgend welche im Text geschilderten Entwicklungsprocesse fortschreiten.
<i>ps</i> , Parasphenoid;	
<i>R, R₁</i> , Resorptionsraum;	
<i>Sh</i> , SHARPEY'sche Faser;	
<i>sk</i> , Schleimkanal im Squamosum;	

Erklärung der Abbildungen.

(Die Längenangaben in Centimetern beziehen sich auf die Länge des ganzen Thieres von der Schnauze bis zur Spitze der Schwanzflosse.)

Alle Figuren sind mit der Camera gezeichnet.

Tafel VI.

Fig. 1—8. Primärer Schultergürtel vom kalifornischen Lachs.

Fig. 1. Exemplar 5,5 cm. Vergr. 40mal.

Fig. 2. Derselbe Schnitt wie Fig. 1. Vergr. 200mal.

Fig. 3. Exemplar 6,4 cm. Vergr. 40mal.

Fig. 4. Derselbe Schnitt wie Fig. 3. Vergr. 200mal.

Fig. 5. Exemplar 17 cm. Vergr. 40mal.

Fig. 6—8. Exemplar 17 cm. Vergr. 200mal.

Fig. 9—17. Occipitale basilare vom kalifornischen Lachs.

Fig. 9. Exemplar 2,9 cm. Vergr. 40mal.

Fig. 10. Exemplar 3,8 cm. Vergr. 40mal.

Fig. 11. Exemplar 3,8 cm. Vergr. 40mal.

Fig. 12. Exemplar 3,8 cm. Vergr. 160mal.

Fig. 13. Exemplar 5 cm. Vergr. 40mal.

Fig. 14. Exemplar 5 cm. Vergr. 160mal.

Fig. 15. Exemplar 5 cm. Vergr. 40mal.

Fig. 16. Exemplar 6,4 cm. Vergr. 40mal.

Fig. 17. Exemplar 6,4 cm. Vergr. 160mal.

Fig. 18—27. Epitoticum vom kalifornischen Lachs.

Fig. 18. Exemplar 5 cm. Vergr. 20mal.

Fig. 19. Exemplar 6,4 cm. Vergr. 20mal.

Fig. 20. Exemplar 6,4 cm. Vergr. 160mal.

Fig. 21. Exemplar 14,5 cm. Vergr. 20mal.

Tafel VII.

- Fig. 22. Exemplar 17 cm. Vergr. 20mal.
 Fig. 23. Exemplar 17 cm. Vergr. 20mal.
 Fig. 24. Exemplar 17 cm. Vergr. 20mal.
 Fig. 25. Exemplar 17 cm. Vergr. 160mal.
 Fig. 26. Exemplar 17 cm. Vergr. 160mal.
 Fig. 27. Exemplar 17 cm. Vergr. 160mal.

Fig. 28—32. Squamosum vom kalifornischen Lachs.

- Fig. 28. Exemplar 2,9 cm. Vergr. 80mal.
 Fig. 29. Exemplar 2,9 cm. Vergr. 230mal.
 Fig. 30. Exemplar 2,9 cm. Vergr. 230mal.
 Fig. 31. Exemplar 5 cm. Vergr. 80mal.
 Fig. 32. Exemplar 14,5 cm. Vergr. 26mal.

Fig. 33—40. Occipitale basilare vom Hecht.

- Fig. 33. Exemplar 20 cm. Vergr. 23mal.
 Fig. 34. Exemplar 20 cm. Vergr. 230mal.
 Fig. 35. Exemplar 43 cm. Vergr. 23mal.
 Fig. 36. Exemplar 43 cm. Vergr. 230mal.
 Fig. 37. Exemplar 43 cm. Vergr. 230mal.
 Fig. 38. Exemplar 20 cm. Vergr. 200mal.
 Fig. 39. Exemplar 43 cm. Vergr. 200mal.
 Fig. 40. Exemplar 43 cm. Vergr. 230mal.

Tafel VIII.**Fig. 41—50. Squamosum vom Hecht.**

- Fig. 41. Exemplar 7 cm. Vergr. 50mal.
 Fig. 42. Exemplar 7 cm. Vergr. 160mal.
 Fig. 43. Exemplar 27 cm. Vergr. 230mal.
 Fig. 44. Exemplar 20 cm. Vergr. 50mal.
 Fig. 45. Exemplar 20 cm. Vergr. 160mal.
 Fig. 46. Exemplar 20 cm. Vergr. 50mal.
 Fig. 47. Exemplar 20 cm. Vergr. 50mal.
 Fig. 48. Exemplar 27 cm. Vergr. 160mal.
 Fig. 49. Exemplar 27 cm. Vergr. 25mal.
 Fig. 50. Exemplar 27 cm. Vergr. 25mal.

Fig. 51—57. Frontale posterius von Cobitis barbatula.

- Fig. 51. Exemplar 2,5 cm. Vergr. 40mal.
 Fig. 52. Exemplar 2,5 cm. Vergr. 40mal.
 Fig. 53. Exemplar 3,5 cm. Vergr. 40mal.
 Fig. 54. Exemplar 3,5 cm. Vergr. 230mal.
 Fig. 55. Exemplar 6 cm. Vergr. 40mal.
 Fig. 56. Exemplar 9 cm. Vergr. 20mal.
 Fig. 57. Exemplar 9 cm. Vergr. 230mal.

Tafel IX.**Fig. 58—65. Ohrkapsel vom Stichling.**

- Fig. 58. Exemplar 1 cm. Vergr. 160mal.
 Fig. 59. Exemplar 1,3 cm. Vergr. 160mal.
 Fig. 60. Exemplar 1,3 cm. Vergr. 160mal.
 Fig. 61. Exemplar 1,8 cm. Vergr. 160mal.
 Fig. 62. Exemplar 2,6 cm. Vergr. 160mal.
 Fig. 63. Exemplar 2,6 cm. Vergr. 160mal.
 Fig. 64. Exemplar 3,5 cm. Vergr. 40mal.
 Fig. 65. Exemplar 5 cm. Vergr. 160mal.

Fig. 66, 67 (auf Taf. VIII). Supraclaviculare vom Hecht.

- Fig. 66. Exemplar 56 cm. Vergr. circa 230mal. Querschnitt.
 Fig. 67. Exemplar 34,5 cm. Vergr. circa 230mal. Längsschnitt.

Fig. 1.

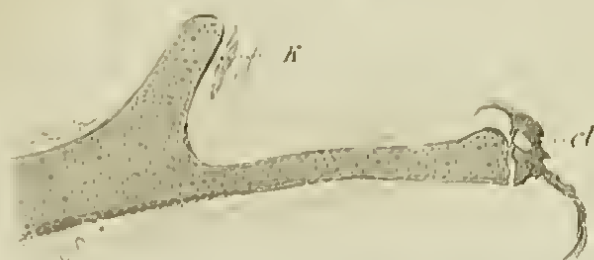


Fig. 2.



sp

n

K

Fig. 3.

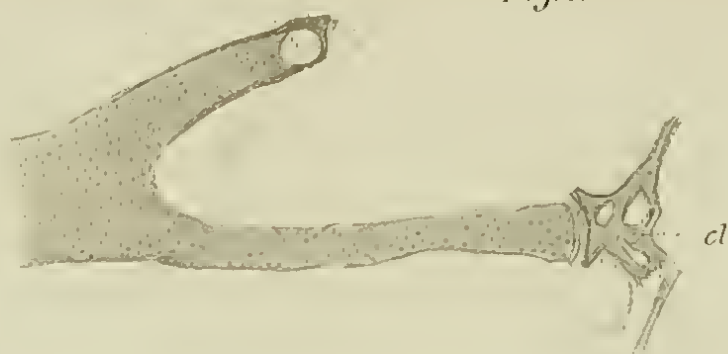


Fig. 4.

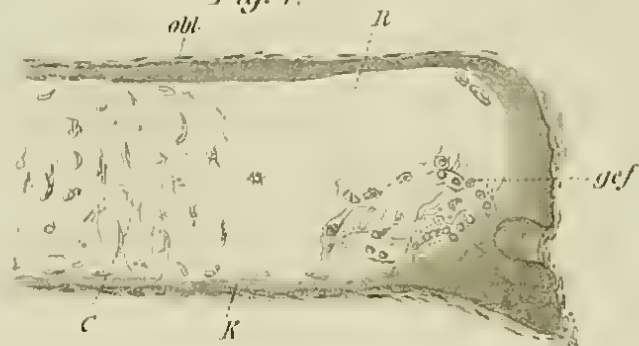


Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.

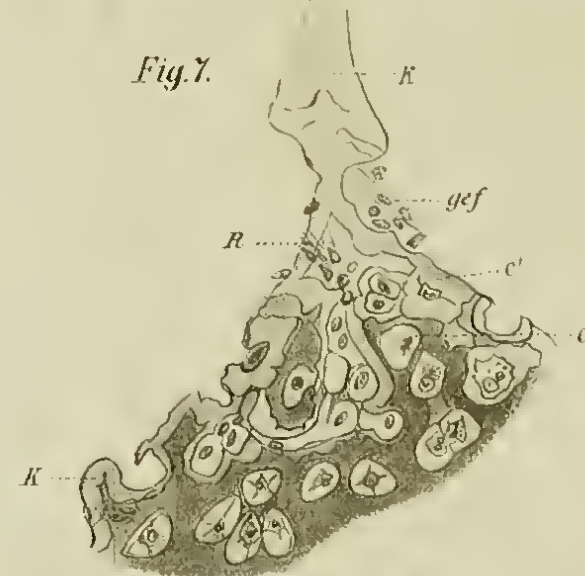


Fig. 8.

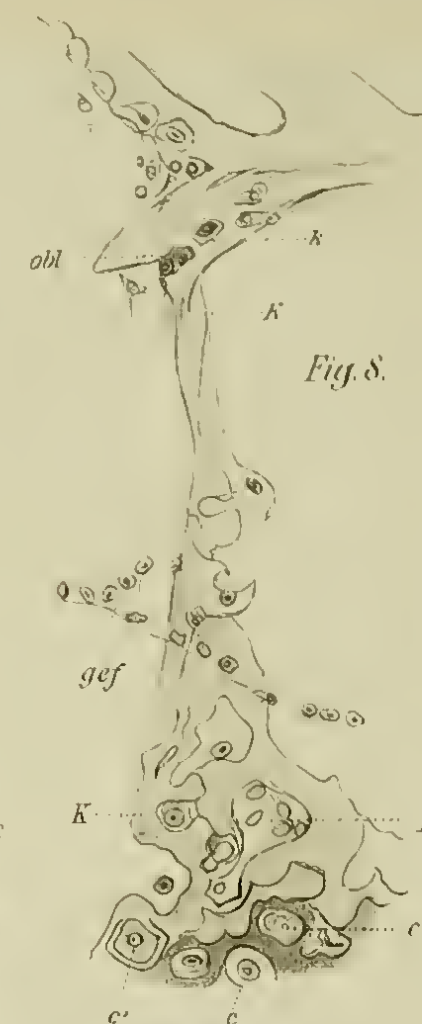


Fig. 9.

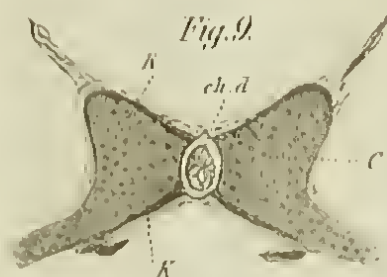


Fig. 10.

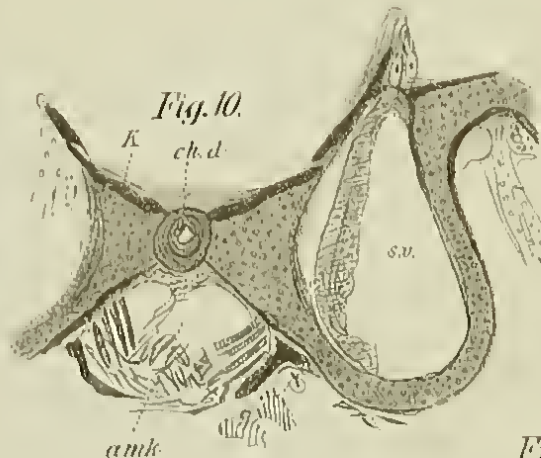


Fig. 11.

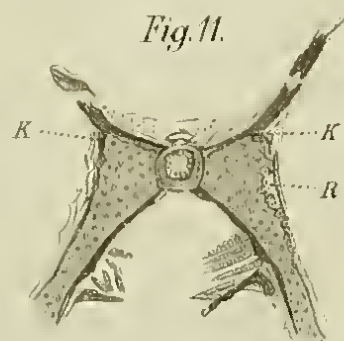


Fig. 13.

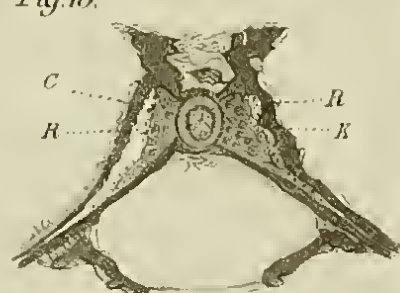


Fig. 15.

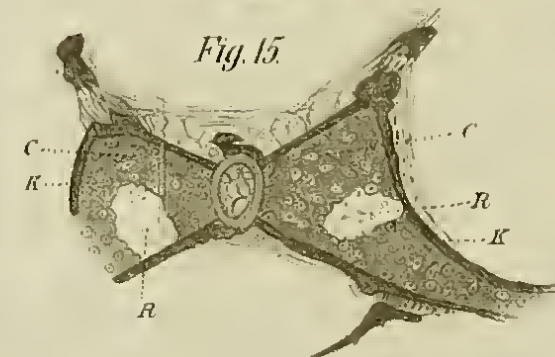


Fig. 16.

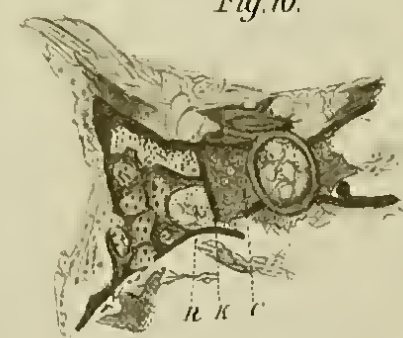


Fig. 12.



Fig. 17.



Fig. 14.



Fig. 18.

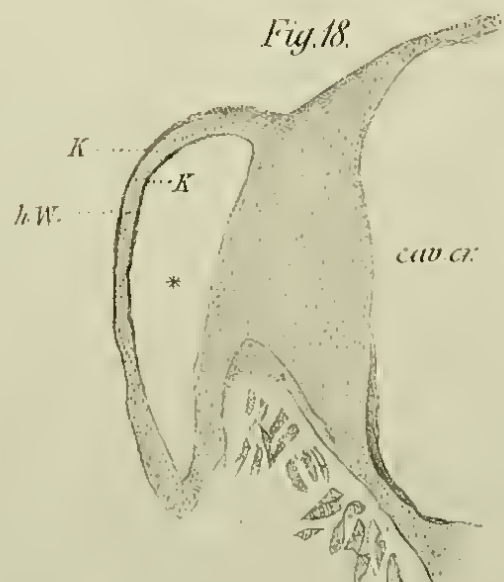


Fig. 19.

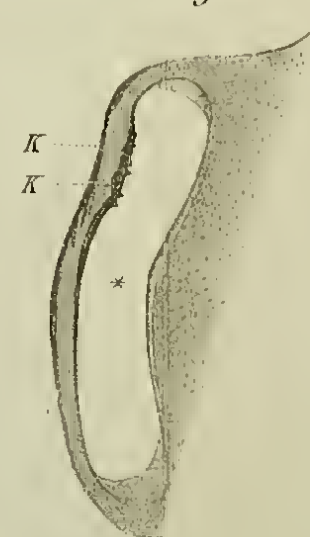


Fig. 20.

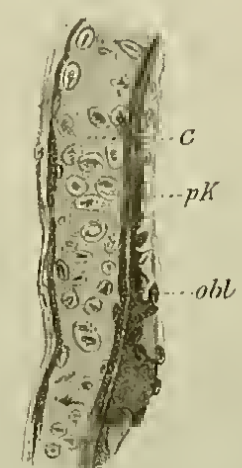
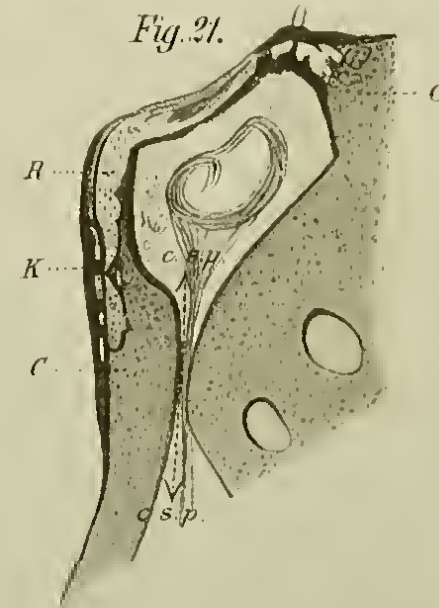


Fig. 21.



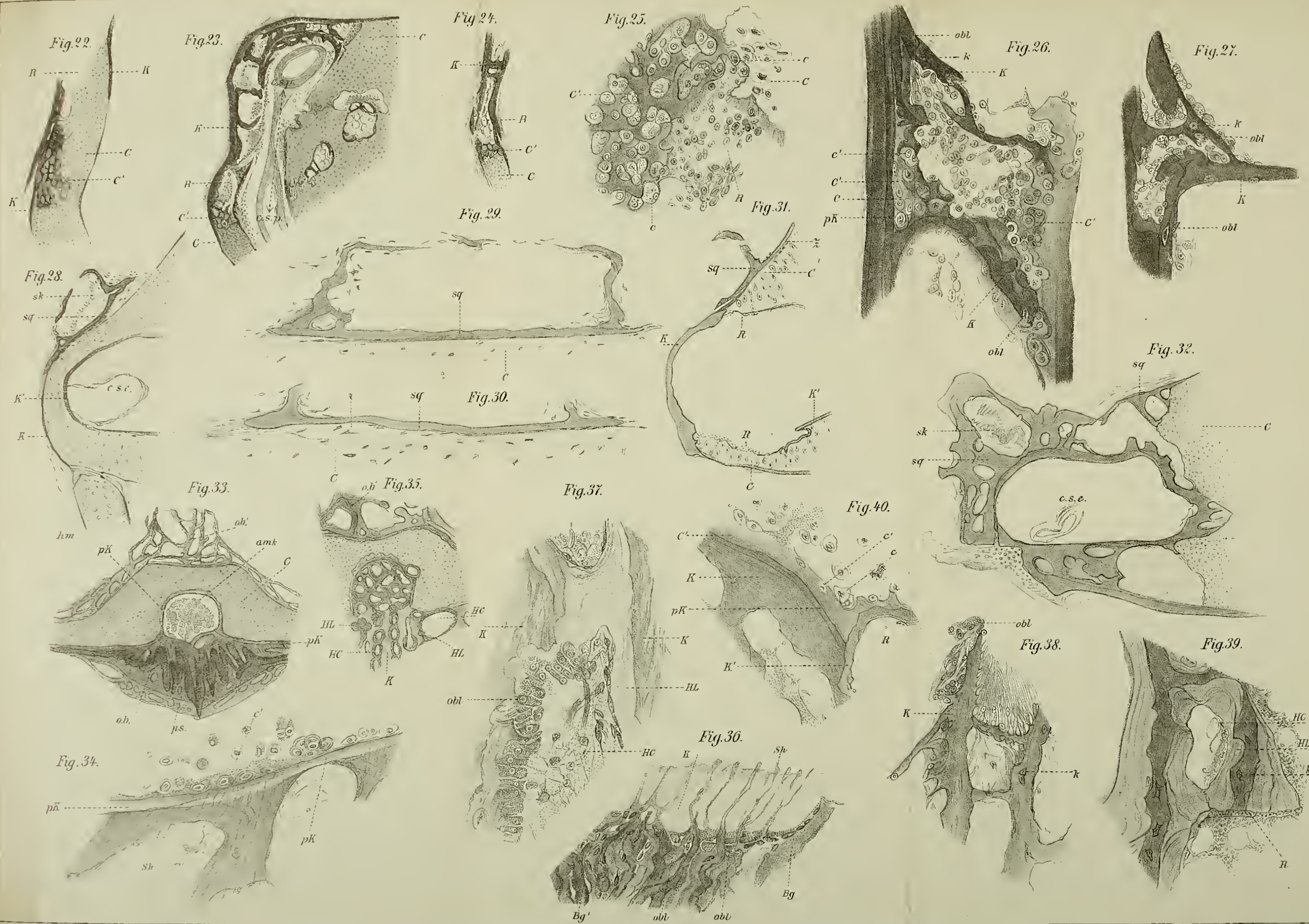


Fig. 41.

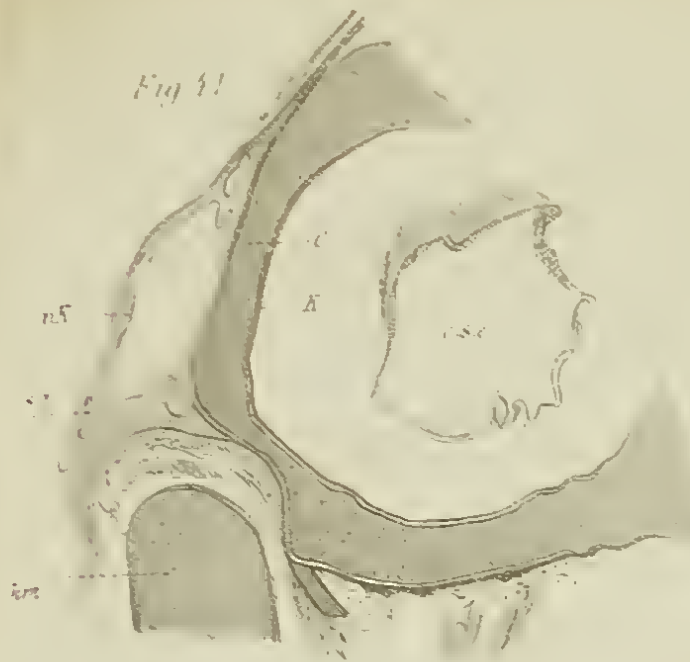


Fig. 42.



Fig. 43.

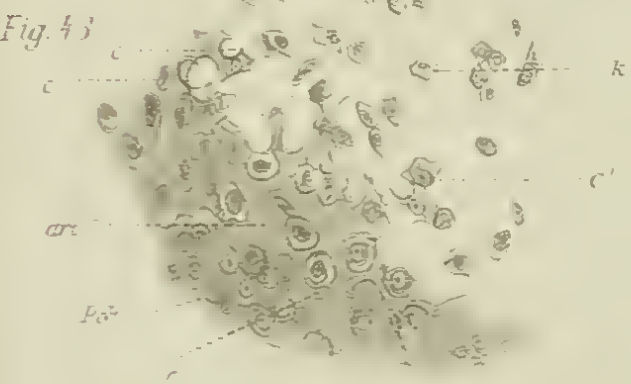


Fig. 44.



Fig. 44.



Fig. 45.

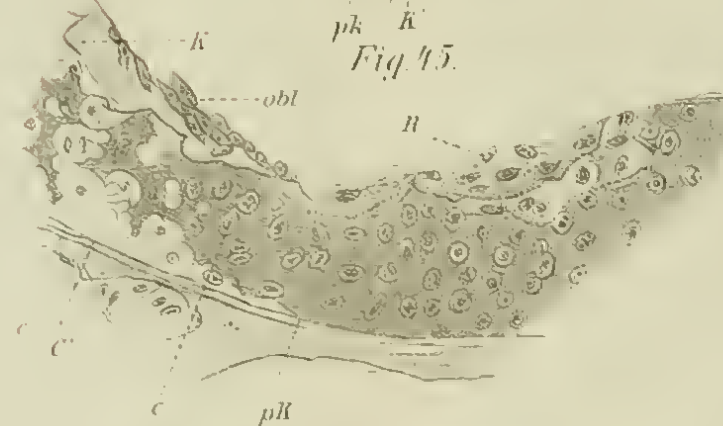


Fig. 46.



Fig. 47.

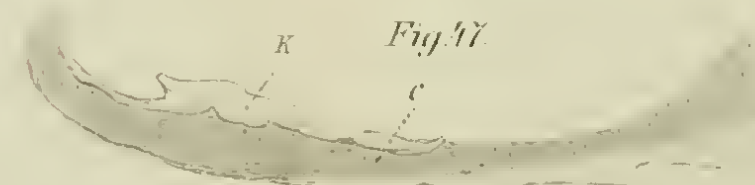


Fig. 49.



Fig. 50.

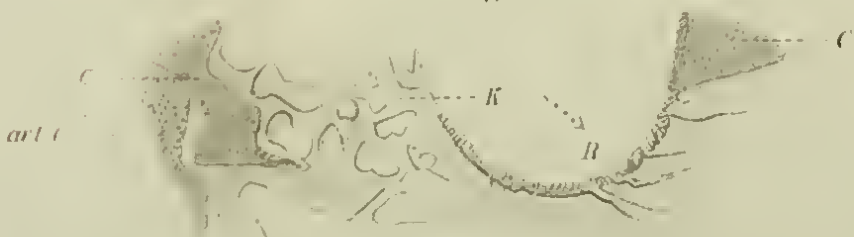


Fig. 51.

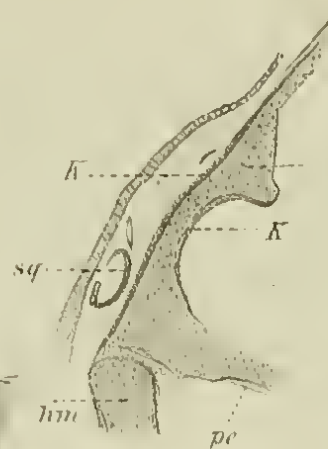


Fig. 52.



Fig. 53.



Fig. 55.



Fig. 56.

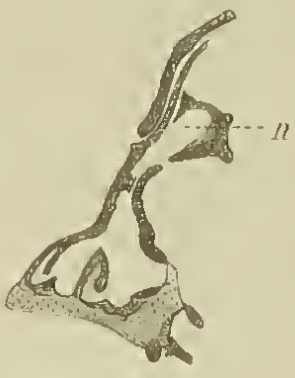


Fig. 57.



Fig. 54.

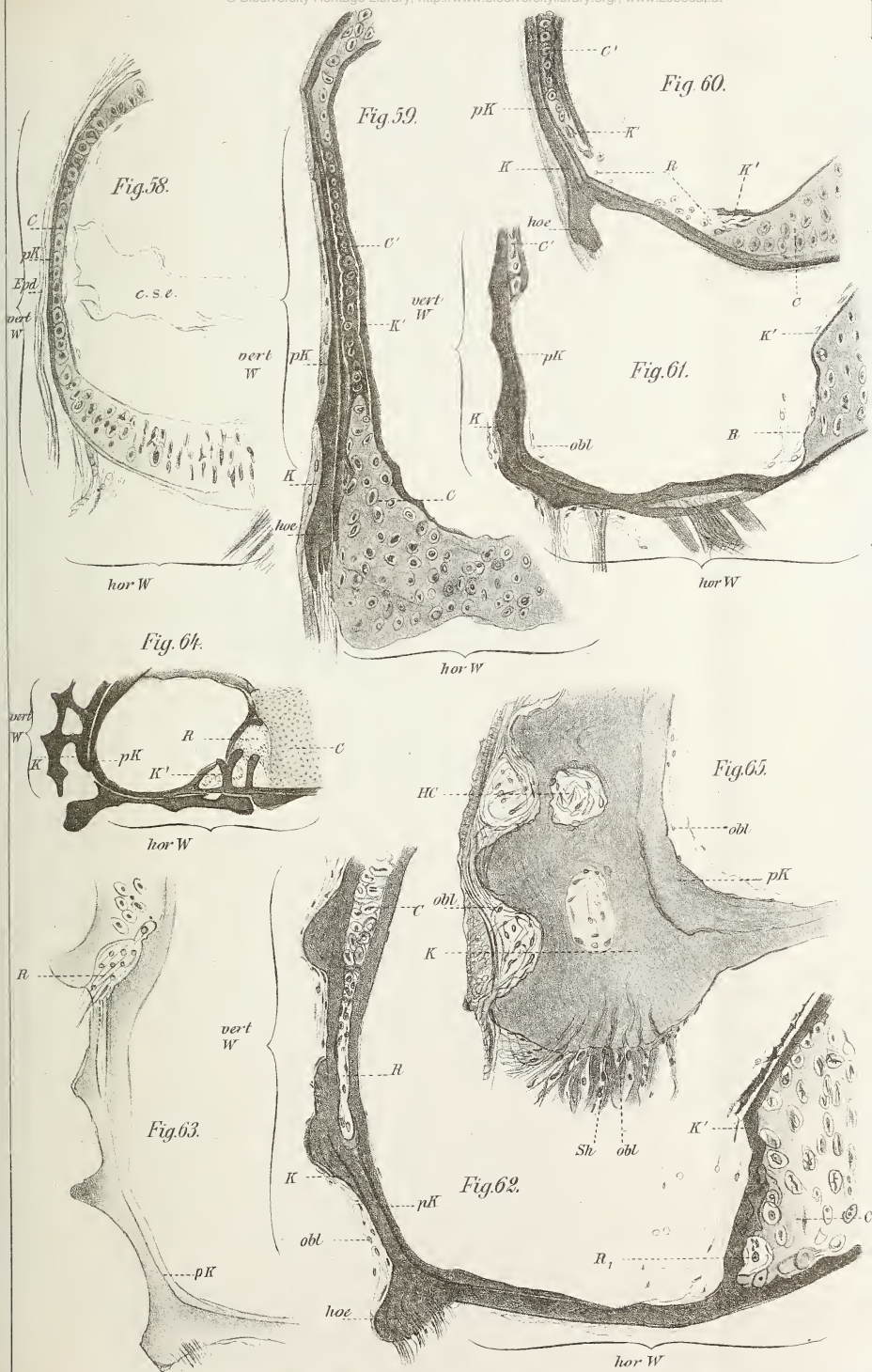


Fig. 67.



Fig. 66.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [39](#)

Autor(en)/Author(s): Schmid-Monnard Carl

Artikel/Article: [Die Histogenese des Knochens der Teleostier. 97-136](#)