

# Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz.

I. Theil.

Von

Josef Schaffer (Wien).

---

Mit Tafel VII und VIII.

---

Die Lehre vom Aufbau und besonders von der Bildung des Knorpelgewebes ist reich an widersprechenden Anschauungen. Der Widerstreit, den wir in den Darstellungen von SCHWANN bis auf heute begegnen, ist nicht zum geringsten auf den Umstand zurückzuführen, dass man sich gerade in der Lehre vom Knorpelgewebe länger, als auf anderen Gebieten von der ursprünglichen Zellenlehre von SCHWANN beherrschen ließ, deren Einfluss uns auch in der Terminologie noch heute entgegentritt. Unterscheidet doch KÖLLIKER noch in der neuesten Auflage seines Handbuches der Gewebelehre bei Besprechung des Knorpelgewebes (p. 113) zwischen Protoblasten und »wirklichen Zellen«, worunter er den kernhaltigen Protoplasma-körper mehr der Kapsel verstanden haben will.

Dies ist in so fern nicht zu verwundern, als ja gerade das Knorpelgewebe Formen bietet, welche die größte Übereinstimmung mit Pflanzengewebe zu zeigen scheinen und als es gerade dieses einem Pflanzenparenchym ähnliche Knorpelgewebe war, welches den Hauptausgangspunkt der klassischen Untersuchungen von SCHWANN gebildet hat.

Die Ähnlichkeit mit einem Pflanzenparenchym, die dem Beobachter im Knorpel der Gehörkapsel und Schädelbalken von *Ammonoetes* und *Petromyzon* so ausgesprochen entgegentritt, soll noch eine Anzahl anderer Knorpel zeigen, die insgesamt als »Knorpel ohne Grundsubstanz« (Knorpelzellenparenchym, KÖLLIKER) oder »Zellen-

knorpel« (LEYDIG) zusammengefasst und den Knorpeln mit Grundsubstanz gegenübergestellt werden.

Dabei wird als Grundsubstanz oder Intercellularsubstanz nur die Masse zwischen den Zellkapseln bezeichnet, während letztere selbst als integrierender Bestandtheil der Zellen aufgefasst werden, obwohl andererseits schon von LEYDIG<sup>1</sup> und FREUND<sup>2</sup> die Kapsel zur Grundsubstanz gerechnet wurde.

Aus der Beobachtung von Knorpelgewebe nun, in dem erstens die Zwischensubstanz ausschließlich aus den Kapseln gebildet zu sein schien, sowie zweitens aus der experimentellen Erfahrung, dass auch in Knorpeln mit reichlicher Zwischensubstanz letztere sich durch verschiedene chemische oder physikalische Einflüsse in sog. Zellterritorien, die man für mächtige Kapselsysteme hielt, zerlegen ließ, kam man zu der Anschauung, dass die Knorpelgrundsubstanz überhaupt aus unter einander verschmolzenen Kapselsystemen aufgebaut wird (REMAK, FÜRSTENBERG, HEIDENHAIN, FREY, LANDOIS u. A.), eine Anschauung, die auch heute noch in den meisten Lehrbüchern vertreten erscheint (SCHIEFFERDECKER, RAWITZ, BANNWARTH, BÖHM-DAVIDOFF, SZYMONOWICZ, zum Theil BERGH u. A.). Prüft man jedoch die Stichhaltigkeit der zwei oben angeführten Beobachtungen, auf welche dieser Schluss aufgebaut erscheint, so lassen sich schwerwiegende Einwände gegen dieselben geltend machen.

KÖLLIKER, welcher die einzelnen Anschauungen über den Aufbau des Knorpelgewebes zuletzt kritisch beleuchtet hat<sup>3</sup>, tritt einerseits ebenfalls für die Behauptung ein, dass in gewissen Fällen die Zwischensubstanz nur aus Kapseln besteht und führt als Beispiele hierfür gerade die Knorpel von *Petromyzon* und die gelben Knorpel von *Myxine* an, während er andererseits mit Recht betont, dass eine Zerlegung in Zellterritorien, die als die Grenzen der ersten Mutterzellen anzusehen wären, durchaus nicht in allen Fällen möglich ist, dass vielmehr bei diesen Versuchen in vielen Fällen zwischen den einzelnen Zellgebieten eine Zwischensubstanz zurückbleibt, die, wie ich hinzusetze, ein zusammenhängendes Alveolenwerk darstellt, in dessen Maschenräumen die Zellterritorien (sekundär) eingelagert erscheinen. Für diese Zwischensubstanz kann man also ein Entstehen aus unter einander verschmelzenden Kapselsystemen nicht annehmen

<sup>1</sup> Lehrbuch der Histologie etc. Frankfurt 1857.

<sup>2</sup> Beiträge zur Histologie der Rippenknorpel etc. Breslau 1858.

<sup>3</sup> Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. 1889. Bd. I. p. 113.

und so würde man folgerichtig zu der Annahme gedrängt, dass die Knorpelgrundsubstanz einen zweifachen Bildungsmodus besitze.

Einmal sollte der Knorpel aus indifferenten Zellen dadurch entstehen, dass sich dieselben vergrößern und deutliche Membranen erhalten; »entwickeln sich die Zellen in dieser Art weiter, so entsteht der Zellenknorpel; in den meisten Fällen jedoch tritt zwischen denselben (den Membranen) eine Zwischensubstanz auf, die in entfernter Linie von der alle embryonalen Gewebe tränkenden Ernährungsflüssigkeit herzuleiten ist, aber unzweifelhaft auch unter einer gewissen Mitwirkung der Knorpelzellen sich bildet« (KÖLLIKER, l. c. p. 110). Diese beiden Bildungsarten werden als direkte einer dritten gegenübergestellt, wobei der Knorpel aus der Umwandlung eines bereits fertigen Gewebes entstehen soll und welche KÖLLIKER als die indirekte bezeichnet.

Diese Darstellung, welche deutlich noch den Einfluss der alten Blastemlehre einerseits, der metaplastischen Anschauungen älterer Zeit andererseits erkennen lässt, vermag heute nicht mehr zu befriedigen. Selbst die Gegenüberstellung einer direkten und indirekten Knorpelbildung in dieser Weise hat etwas Gezwungenes, das selbst von Anhängern derselben, wie z. B. TOLDT<sup>1</sup>, empfunden wird. Der Kern der Sache liegt, ähnlich wie für die sog. direkte und indirekte Verknöcherung, darin, ob es in der That zwei oder mehrere principiell verschiedene Arten der Knorpelbildung giebt oder ob auch dort, wo Knorpel anscheinend aus einem anderen, fertigen Gewebe hervorgeht, die wesentlichen Vorgänge dieselben sind, wie dort, wo er sich aus embryonalen Zellmassen bildet. Wir wissen heute, dass die Entstehung des Knochengewebes, möge sie nun als jüngste auf Kosten embryonaler Zellmassen, oder in fertigen Geweben (Bindegewebe, Knorpel) vor sich gehen, stets principiell in derselben Weise verläuft, dass indifferente Zellen zu Osteoblasten werden und eine Grundsubstanz erzeugen, welche eine fibrilläre Beschaffenheit annimmt und in welche ein Theil der Bildungszellen als Knochenzellen eingeschlossen werden, aber auch geformte Elemente des Substrates (collagene, elastische Fasern) aufgenommen werden können.

Die Schwierigkeit, für das Knorpelgewebe zu der gleichen Erkenntnis durchzudringen, liegt einmal in der ungleich größeren Formenmannigfaltigkeit dieses Gewebes, und dann in der historisch gewordenen Trennung desselben in zwei vollkommen verschiedene

<sup>1</sup> Lehrbuch der Gewebelehre. 3. Aufl. 1888. p. 137 ff.

Gruppen, in solches mit Grundsubstanz und solches ohne Grundsubstanz.

Wenn ich nun im Folgenden den Versuch unternehme, der Lösung dieser verwickelten Frage näher zu kommen, so bin ich mir wohl bewusst, dass dies bei der gegenwärtigen Richtung der histologischen Forschung eine wenig dankbare Aufgabe ist; das schmälert jedoch in meinen Augen nicht ihr Interesse. Die Frage der Knorpelgrundsubstanzbildung ist, wie Jeder zugeben wird, der sich näher mit ihr befasst, ungemein schwer in eine einfache Formel zu bringen, da die vorliegenden Darstellungen in ungezählten Variationen an sich richtige oder anscheinend richtige Beobachtungen anführen, keine dieser Darstellungen jedoch auf Grund der Beobachtungen einen befriedigenden Überblick, eine einheitliche Auffassung über das Wesen des Knorpelgewebes zu geben im Stande ist. Jede Behauptung wird durch einige Ausnahmen eingeschränkt, jede Untersuchung einer neuen Knorpelart erregt neue Schwierigkeiten, die gemachten Beobachtungen mit den alten in Einklang zu bringen.

Der Hauptgrund für die mangelnde Klarheit in der Auffassung einer so weit verbreiteten und wichtigen Gewebegruppe scheint mir aber darin zu liegen, dass man von jeher versucht hat aus Beobachtungen an einzelnen Typen dieser typenreichsten Stützsubstanzgruppe verallgemeinernde Schlüsse auf die letztere selbst zu ziehen. Nun ist aber gerade wegen des ungemeinen Formenreichthums des Knorpelgewebes eine deduktive Erkenntnis desselben unmöglich, und nur die genaue Kenntnis möglichst vieler Formen wird uns gemeinsame Gesetze finden lassen. Und auch da dürfen wir nicht von dem voll entwickelten Gewebe ausgehen, sondern müssen unsere Untersuchungen dort beginnen, wo die Fäden zusammenlaufen, in der Entwicklung einerseits, im Studium der niedersten und einfachsten Formen des Gewebes andererseits. Die Histogenese und die vergleichende Histologie sind es, von welchen wir eine Klärung dieser Frage zu suchen haben, welche uns ein Verständnis für die mannigfachen Formen der Endglieder des Knorpelgewebes finden lassen.

Formbestimmend ist jedoch beim Knorpelgewebe in erster Linie die Leistung, die mechanische Funktion, und wir müssen daher den Einfluss der letzteren auf die Struktur und Architektonik des Gewebes stets im Auge behalten.

Auf diesem Wege wird man bald zur Erkenntnis kommen, dass das Knorpelgewebe durch eine Reihe unmerklich in einander über-

gehender Zwischenformen mit anderen Formen der Stütz- und Binde-substanzen, so verbunden ist, dass es unmöglich wird eine scharfe Grenze zu ziehen und zu sagen, hier endet das Bindegewebe im engeren Sinne des Wortes, und hier beginnt das Knorpelgewebe. Desshalb ist aber auch eine genauere Kenntnis dieser Übergangsformen nöthig und von Interesse; durch sie wird es uns erst möglich einen Einblick in die formgestaltende Thätigkeit mechanischer Bedingungen und funktioneller Inanspruchnahme zu gewinnen.

Von diesen hier entwickelten Gesichtspunkten aus scheint mir nun gerade die genaue Kenntnis jener Formen des Knorpelgewebes, welche man bisher als »Knorpel ohne Grundsubstanz« zusammengefasst hat, von besonderer Wichtigkeit zu sein.

Genauere Untersuchungen des Schädel- und Kiemenknorpels der Cyclostomen mit undurchbohrtem Gaumen<sup>1</sup> hatten mich bereits eine Reihe von Thatsachen kennen gelehrt, aus denen vor Allem hervorging, dass die Sonderstellung, welche diesem Knorpelgewebe bisher zugewiesen wurde, in so fern nicht berechtigt erscheint, als auch im Knorpelgewebe von *Ammocoetes* und *Petromyzon*, das stets als ein typischer Vertreter der »Knorpel ohne Grundsubstanz« angeführt wurde, sich eine Intercellular- oder Grundsubstanz im Sinne der älteren Autoren nachweisen ließ.

Dieselbe lässt im Kiemenknorpel von *Ammocoetes* morphologisch keine weitere Zusammensetzung erkennen und stellt so ein zelltrennendes, dünnwandiges Fachwerk dar, welches das färberische Verhalten des Chondromucoids zeigt, d. h. sich stark mit Hämalan, Methylviolett etc. färbt. Diese Substanz bedingt die Weichheit und Biegsamkeit, die architektonische Anordnung derselben die Biegeelasticität der Kiemenknorpel, deren sie bedürfen, um die rhythmischen Bewegungen bei der Respiration mitzumachen. Vollkommen verschieden davon ist das Knorpelgewebe, welches die Schädelknorpel — Parachordalia, Trabekel und Ohrkapseln — zusammensetzt. Dasselbe besitzt einen hohen Grad von Festigkeit, wie er der Funktion dieser Knorpel, Stütze und Umhüllung wichtiger Weichtheile zu sein, entspricht. Die geänderte physikalische Beschaffenheit findet auch im Chemosmus und Bau dieses Knorpels ihren Ausdruck. Die Grundsubstanz desselben entbehrt des Chondromucoids und verhält sich

<sup>1</sup> Zur Kenntnis des histologischen und anatomischen Baues von *Ammocoetes*. Vorl. Mittheilung. Anat. Anz. Bd. X. 1895. p. 704. — Über das knorpelige Skelett von *Ammocoetes branchialis* nebst Bemerkungen über das Knorpelgewebe im Allgemeinen. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. p. 606—659. 3 Taf.

daher färberisch gerade entgegengesetzt, wie der Kiemenknorpel. Eosin, Tropäolin etc. färben dieselbe lebhaft, wenn auch nicht einheitlich. Aber auch morphologisch lässt die Grundsubstanz eine Zusammensetzung erkennen, welche ihr eine erhöhte Festigkeit zu verleihen geeignet ist. Sie besteht nämlich aus im Allgemeinen polyedrischen, dickwandigen sog. Zellkapseln, welche durch eine, der Grundsubstanz im weichen Kiemenknorpel homologe, ebenfalls ein einheitliches Fachwerk bildende Kittsubstanz von anderer physikalischer Beschaffenheit verbunden werden.

Durch gewisse Färbungen lässt sich die Kapselsubstanz aber weiter in eine eigentliche Kapsel, das heißt einen durch besondere physikalische und mikrochemische Eigenschaften abgrenzbaren Theil der Grundsubstanz, welcher die Knorpelzelle zunächst umschließt und wie eine ringsum gleichartige Hülle die Form der Zelle wiedergibt und eine nach außen von derselben gelegene Schicht, den Zellhof zerlegen, welcher genetisch, wie die Kapsel ein unmittelbares, aber älteres und mikrochemisch verändertes Produkt der Zelle ist. Durch Theilung der Zellen innerhalb ihrer Kapseln werden die Zellhöfe zu Zellbezirken (Zellterritorien). Somit zeigt das harte Knorpelgewebe der Petromyzonten bereits jene territoriale Zusammensetzung, welche durch die neueren Untersuchungen im fertigen, typischen Hyalinknorpel der Säugethiere nachgewiesen worden ist.

Wie die Entwicklung lehrt, erzeugen die Zellen auch im harten Knorpel zunächst ein zusammenhängendes Fachwerk von Grundsubstanz um oder zwischen sich, welches jedoch nicht, wie im Kiemenknorpel, gleichmäßig weiter wächst und einzig und allein die Grundsubstanz bildet, sondern durch die sekundäre Entwicklung der Zellhöfe und Ausbildung der Zellbezirke bis auf Spuren einer die letzteren verbindenden Kittsubstanz verdrängt wird.

Bildet so der Kiemenknorpel eine der einfachsten Formen des hyalinen Knorpels, welche einerseits zu höher stehenden Knorpelformen der Wirbelthiere, andererseits zu tiefer stehenden Stützsubstanzen hinüberleitet, so findet sich bei *Ammocoetes* noch eine dritte Art von Knorpelgewebe, welches — phylogenetisch betrachtet — als Bindeglied zwischen einer Reihe der einfachsten Stützsubstanzen bei Wirbellosen und Knorpelbildungen bei Wirbelthieren aufgefasst werden kann, für welche bisher eine einheitliche Auffassung gefehlt hat. Es ist dies der sog. Schleimknorpel, welcher ausgezeichnet ist durch verästelte Zellen ohne Kapseln und eine formlose chondromucoiden Grundsubstanz, die aber reichlich faserige und blätterige Bildungen

einschließt. Ein faseriges Perichondrium begrenzt diesen eigenthümlichen Knorpel, so dass er präparatorisch isolirt werden kann. Betreffs feinerer Einzelheiten verweise ich auf meine citirte Abhandlung; eben so betreffs seiner Verbreitung als Skelettgewebe, worüber auch SCHNEIDER<sup>1</sup> und die neuesten Darstellungen von GASKELL<sup>2</sup> einzusehen sind, welcher aus der Rekonstruktion des Schleimknorpelskelettes sehr weitgehende Schlüsse auf die Abstammung von *Ammocoetes* gezogen hat.

Dieser Schleimknorpel kann sich unter Abrundung seiner Zellen und Verdichtung seiner Grundsubstanz zu einer homogenen Masse in einen hyalinen Knorpel umwandeln; damit ist auch die Verbindung zwischen zwei anscheinend verschiedenen Typen von Knorpelgewebe, des mit verästelten und jenes mit abgerundeten Zellen gegeben.

Durch die folgende Untersuchung einiger anderer »Knorpel ohne Grundsubstanz« sollen einerseits die Beobachtungen, welche am Knorpel von *Ammocoetes* gemacht wurden, erweitert, andererseits die Anchlüsse dieser einfachen Knorpelformen in der Reihe nach oben und unten gesucht werden. Dabei wird sich ergeben, dass die verwickelten Formen des Knorpelgewebes der höheren Thiere auf das einfache Schema des Cyclostomenknorpels zurückgeführt werden können, andererseits wird durch diese Betrachtungsweise auch manche bis heute noch unentschiedene Frage in der Histologie und Histogenese des Knorpelgewebes ihre Lösung finden.

Bevor ich diese Mittheilungen der Öffentlichkeit übergeben konnte, erschienen die Untersuchungen von STUDNÍČKA: »Über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen«<sup>3</sup>, in welchen dieser Autor unabhängig von mir zu vielfach übereinstimmenden Ergebnissen gekommen ist. Als eines der wesentlichsten erscheint mir, dass auch STUDNÍČKA in diesen Knorpeln das Vorhandensein einer Grund- oder Zwischensubstanz nachweisen konnte; die Bezeichnung derselben als »Knorpel ohne Grundsubstanz« muss daher in Zukunft entfallen.

In mehreren Punkten jedoch kam STUDNÍČKA zu anderen Ergebnissen, und ich bin auf die wesentlichen Unterschiede unserer beiderseitigen Darstellungen bereits in einer kurzen Mittheilung<sup>4</sup> eingegangen. Sie betrafen hauptsächlich folgende Punkte: 1) Die morphologische Werthigkeit der Intercellularsubstanz

<sup>1</sup> Beiträge zur vergleichenden Anatomie etc. Berlin 1879.

<sup>2</sup> On the origin of vertebrates deduced from the study of *Ammocoetes*. P. V—VIII. — Journ. of Anat. and Physiol. Vol. XXXIV. 1900.

<sup>3</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. p. 606—643.

<sup>4</sup> Bemerkungen über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. 1897. p. 170—187.

im weichen Knorpel. 2) Die Auffassung der Knorpelkapsel. 3) Das angebliche Fehlen der Knorpelkapsel im gelben Knorpel von *Myxine*. 4) Die genetischen Beziehungen des Knorpels zu den einzelnen Binde- und Stützsubstanzen, insbesondere die Auffassung des vesikulösen Stützgewebes als »Vorknorpel« und die Entwicklung des Knorpels aus Fettgewebe. Durch einige weitere Mittheilungen STUDNIČKA's<sup>1</sup> erscheint ein Theil dieser Divergenzpunkte erledigt, indem STUDNIČKA nunmehr auch anerkennt, dass die Grundsubstanz im Kiemenknorpel von *Ammocoetes* ein einfaches, zelltrennendes Wabenwerk oder Alveolensystem darstellt, und dass das axiale Fettgewebe bei der Knorpelbildung nur eine passive Rolle spielt.

Das wichtigste Ergebnis unserer Untersuchungen scheint mir jedoch, dass STUDNIČKA nun ebenfalls im Cyclostomenknorpel den Schlüssel für das Verständnis der mannigfachen Formen des Knorpelgewebes bei höheren Thieren sieht<sup>2</sup>, welcher Gedanke im Folgenden noch weiter ausgeführt werden soll. Daher scheint es mir auch unverständlich, wie STUDNIČKA an anderer Stelle<sup>3</sup> entgegen meinen Ausführungen<sup>4</sup> nochmals den Versuch macht für den Cyclostomenknorpel als »eigenthümlichen Typus« die Bezeichnung Parenchymknorpel aufrecht zu erhalten, indem er meint, es handle sich da um bloße Namen. Ich wiederhole nochmals, dass unter Parenchymknorpel ein »Knorpel ohne Grundsubstanz« verstanden wurde, eine Vorstellung, die ja durch STUDNIČKA's eigene Untersuchungen sich als unzulässig erwiesen hat.

Der eigenthümliche Typus, den ja der Cyclostomenknorpel, wenigstens der weiche, in der That darstellt, beruht auf anderen Verhältnissen, vor Allem der Form und dem feineren Bau seiner Zellen und dem Chemismus der Grundsubstanz.

Auf einige andere strittige Punkte in unseren gegenseitigen Darstellungen muss ich hier nochmals eingehen; da STUDNIČKA seine Behauptungen vielfach auf das Studium des Schwanzflossenknorpels von *Petromyzon* stützt, so habe ich nunmehr auch die Entwicklung und den feineren Bau dieses Knorpels genauer untersucht.

## 1. Über die Entwicklung und den Bau des Schwanzknorpels der Petromyzontidae.

### A. Der Schwanzknorpel von *Ammocoetes*.

Wie ich gezeigt habe, tritt beim Cyclostomenknorpel ein deutlicher Zusammenhang zwischen Struktur und Chemismus einerseits und Funktion andererseits zu Tage und bauen sich die rhythmisch beweglichen Kiemenstäbe aus einem weichen, chondromucoiden Knor-

<sup>1</sup> Die Knorpelkapseln in den Knorpeln von *Petromyzon*. — Anat. Anzeiger. Bd. XIV. 1898. p. 283—288. — Weitere Bemerkungen über das Knorpelgewebe der Cyclostomen und seine Histogenese. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. LI. 1898. p. 452—460.

<sup>2</sup> Anat. Anz. Bd. XIV. 1898. p. 288.

<sup>3</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. LI. 1898. p. 454 ff.

<sup>4</sup> Ibidem. Bd. L. 1897. p. 171 ff.



pel auf, dessen Intercellularsubstanz keine Versteifung durch eingelagerte Kapseln zeigt.

Einen weiteren Beleg für diesen Satz bildet das Vorkommen eines ähnlich gebauten Knorpels in der beweglichen Schwanzflosse dieser Thiere.

Über die Entwicklung dieses Schwanzknorpels ist bisher wenig bekannt. Erst SCHNEIDER<sup>1</sup> hat auf das Vorhandensein desselben bei *Ammocoetes* überhaupt aufmerksam gemacht. VOGT<sup>2</sup> giebt eine oberflächliche und wenig zutreffende Schilderung von seiner Entwicklung. Er sah schon bei den zur Verwandlung sich anschickenden Querdern, sowie bei jungen Neunaugen kleine Knorpelinseln auftreten, welche in dem Bindegewebe der Flossen zwischen den beiden Hautlamellen zerstreut liegen. Diese Inseln wachsen schnell in die Länge und bilden Knorpelstrahlen, die sich gegen den Rand der Flosse hin gabeln und schließlich mit ihren proximalen, dem Körper zugewendeten Enden zu einem einzigen horizontalen Knorpelstabe zusammenwachsen. Die Strahlen entwickeln sich in der ganzen Erstreckung der Flossen, oben wie unten, und die beiden Knorpelstäbe, von welchen der eine auf dem Rückenkanal, der untere auf dem Kanal der Hohlvene aufruhrt, verschmelzen an dem Körperende. Das Knorpelgewebe, welches diese Flossenstrahlen bildet, ist identisch mit demjenigen der übrigen Knorpelbildungen. Bei wachsenden Neunaugen sieht man oft zwischen schon ausgebildeten Strahlen noch solche Knorpelinseln, welche später zu Strahlen auswachsen.

BUJOR<sup>3</sup>, ein Schüler VOGT's, begnügt sich, das Vorhandensein von Flossenstrahlen bei *Ammocoetes* von 10—18 cm Länge zu erwähnen und giebt eine sehr schematische Abbildung derselben in der Rückenflosse von einem in Verwandlung begriffenen Querder.

STUDNICKA<sup>4</sup>, welcher den Schwanzknorpel von *Petromyzon* genauer untersucht hat, sagt: »Das Skelett der Schwanzflosse beginnt sich zwar auch schon in älteren *Ammocoetes* zu bilden...«; im geschlechtsreifen Thiere soll der Knorpel desselben einige Struktureigenthümlichkeiten zeigen, die ihn vom Kiemenknorpel unterscheiden. Es soll nämlich jede Zelle eine deutliche, mit Hämatoxilin blau sich färbende Kapsel, außerhalb dieser aber noch eine ungefärbt bleibende (gelbe) besitzen. Zwischen den Zellen soll endlich überall eine wirkliche Grundsubstanz sich finden, die sich z. B. mit Methylenblau stark färben lässt<sup>5</sup>. Aus diesen Gründen ist STUDNICKA der Ansicht<sup>6</sup>, dass man den Knorpel der Schwanzflosse für einen höher organisirten halten müsse als den des Kiemenkorbes und der Riechkapsel.

<sup>1</sup> Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879. p. 53.

<sup>2</sup> VOGT u. YUNG, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Braunschweig 1889—1894. Bd. II. p. 396 ff.

<sup>3</sup> Contribution à l'étude de la métamorphose de l'*Ammocoetes* branchialis en *Petromyzon* Planeri. — Revue biol. du Nord de la France. T. III. 1891 et Thèse de Genève.

<sup>4</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. p. 613.

<sup>5</sup> Anat. Anz. Bd. XIV. 1898. p. 285.

<sup>6</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. LI. 1898. p. 454.

Diese Angaben forderten zur Nachuntersuchung auf, um so mehr, als sie in einer gewissen Gegensätzlichkeit zu meinen Ausführungen über das weiche Knorpelgewebe von *Ammocoetes* gemacht scheinen.

Ich suchte als Grund für den primitiven Bau des weichen Kiemenknorpels seine nothwendige Biegsamkeit hinzustellen und glaubte, dass dieser mechanischen Anforderung am besten das einfache, zeltrennende oder verbindende chondromucoide Wabenwerk entspreche; sekundär in dasselbe eingelagerte Zellhöfe, die des Chondromucoids entbehren, und Kapseln müssten diese Biegsamkeit heruntersetzen oder aufheben, wie dies z. B. im harten Knorpelgewebe des Schädels der Fall ist.

Die Schwanzflosse des *Ammocoetes* ist nun ebenfalls ein biegsames, leicht bewegliches Organ und musste ich a priori erwarten, dass ein in derselben vorhandener Knorpel ebenfalls die feineren Bauverhältnisse des weichen Kiemenknorpels aufweisen würde. Dies ist nun auch, wie ich vorweg bemerke, in der That der Fall.

Die Möglichkeit einer Kapselbildung im Knorpel der Schwanzflosse von *Petromyzon* habe ich ausdrücklich zugegeben und auch erwähnt, dass ich Andeutungen einer solchen im Kiemenknorpel von *Petromyzon marinus* zu sehen glaube. Nun ist im erwachsenen Thiere die mechanische Leistung des ganzen Skelettes einmal eine wesentlich gesteigerte, die der Schwanzflosse, welche hauptsächlich der Steuerung des schwimmenden Thieres dient, insbesondere aber überhaupt eine andere als bei der meist ruhig im Sande eingegrabenen Larve<sup>1</sup>.

Findet sich somit im geschlechtsreifen Thiere an dieser Stelle ein Knorpel von höherer, auf größere Festigkeit desselben abzielender Organisation, so hat dies nichts Überraschendes, sondern ist ein neuer Beweis der von mir betonten causalen Abhängigkeit des Chemismus und der Struktur des Knorpelgewebes von seiner mechanischen Beanspruchung.

Damit sind auch die Angaben STUDNICKA's über den Bau des weichen, blau sich färbenden Knorpels ihrer scheinbaren Gegensätzlichkeit gegenüber meinen Schilderungen entkleidet; sie bilden vielmehr eine Erweiterung derselben, welche für das Verständnis des Knorpelgewebes im Allgemeinen von großem Interesse ist.

Die Entwicklung der knorpeligen Flossenstrahlen beginnt viel früher, als man dies bisher geglaubt hat, und dürften schon bei Ammocoeten von 2 cm Länge Andeutungen derselben zu sehen sein. Das jüngste Stadium, welches ich an einer Sagittalschnittserie zu untersuchen Gelegenheit hatte, besaß eine Länge von 3 cm und war bei demselben die Bildung des Flossenskelettes schon im vollen Gange. Bei der Flächenbetrachtung des unversehrten, fixirten (Pikrinsublimat) Schwanzes ist auch bei 4 cm langen Larven in der Regel noch nichts vom Flossenskelett zu sehen, dagegen ist es bei 5 cm langen bereits mit der Lupe in der durchsichtigen Schwanzflosse deutlich erkenntlich und bietet einige bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten.

<sup>1</sup> Vgl. SCHNEIDER, l. c. p. 37: »Er (*Ammocoetes*) liegt, wie es scheint, fast immer still...« Dasselbe konnte ich an Ammocoeten beobachten, die viele Monate lang in Gefangenschaft gehalten wurden.

In einer gewissen Entfernung vom freien Flossensaume sieht man mit diesem parallel einen dunkleren Streifen verlaufen, in welchem alle Flossenstrahlen wie abgeschnitten endigen, beziehungsweise durch welchen ihre distalen Enden verbunden werden (Fig. 1 *ms*). Dabei sind an den distalen Strahlen die Gabelungen bereits deutlich zu sehen, während die weiter kopfwärts gelegenen einfach sind. An manchen Stellen kann man in der unversehrten Schwanzflosse sehen, dass von diesem marginalen, dunklen Streifen, den ich kurz als Chondrodermis bezeichnen will, kurze Knorpelstückchen in schräger Richtung gegen einen fertigen Flossenstrahl ziehen, ohne sich mit demselben jedoch zu vereinigen, so dass man schließen muss, dass die Spitzen der Strahlen von dem gemeinsamen marginalen Saum axipetal auswachsen und erst sekundär mit einem längeren Strahle in Verbindung treten, wodurch dann ein gegabelter Strahl entsteht. Wie die histologische Untersuchung jüngerer Stadien lehrt, geht aber die erste Entwicklung der Strahlen überhaupt in derselben Weise axipetal vor sich und treten dieselben, wie ich beim 3 cm langen *Ammocoetes* finde, zunächst nur dorsal im Bereiche der ganzen Rücken- und Schwanzflosse, gegen die Spitze der letzteren vorrückend, auf.

Allerdings lehrt die vergleichende Untersuchung einer größeren Anzahl jüngerer Larvenstadien, dass bei der ersten Anlage des Flossenskelettes nicht unbeträchtliche individuelle Verschiedenheiten vorkommen und die Größe des Thieres nicht immer maßgebend für den Entwicklungszustand des Skelettes ist.

So fand ich z. B. bei einem 4 cm langen *Ammocoetes* allerdings schon ventral und dorsal Flossenstrahlen entwickelt, dorsal jedoch viel weniger als bei dem 3 cm langen. Andererseits konnte ich in einem Falle bei einem ebenfalls 4 cm langen Exemplar in der unversehrten Schwanzflosse ventral bereits einige Strahlen deutlich angelegt sehen, während dorsal nichts von solchen Anlagen wahrzunehmen war.

Ich gebe nun die Schilderung der Verhältnisse, wie ich sie an der Sagittalschnittserie des jüngsten, 3 cm langen *Ammocoetes* finde.

Am Medianschnitt findet man im Bereiche der Rückenflosse, beiläufig 6 mm weit von der Afteröffnung kopfwärts reichend, wenige Zelllagen unter der Epidermis einen dicht zelligen Streifen (Fig. 2 *ms*) parallel mit dem Flossensaum sich hinziehen, der durch seine stärkere Färbbarkeit mit Hämalaun auffällt, gegen die Epidermis zu unter allmählicher Auflockerung seiner Elemente in das Gallertgewebe

des Flossensaumes übergeht, während er nach unten zu in Abständen von 13—38  $\mu$  eben so dichtzellige Fortsätze (*fs*) von stäbchenförmiger Gestalt, 38—48  $\mu$  Länge und 15—17  $\mu$  Breite gegen den Achsenstrang hin abgehen lässt, die sich hier wieder in ziemlich gleicher Höhe im Gallertgewebe der Haut verlieren (Fig. 2). Die ganze Anlage kann einem Kämme verglichen werden, dessen Zähne gegen den Achsenstrang gerichtet sind. Die Stäbchen schließen mit ihren etwas verbreiterten, in einander übergehenden Basen Arkaden ein, welche von locker gefügten, sternförmigen, anastomosirenden Zellen ausgefüllt werden, während sich zwischen die freien, proximalen Enden der Stäbchen und das epaxiale Fettgewebe (*ea*) ein Streifen dichteren Zellgewebes mit faseriger Zwischensubstanz (*f*) einschiebt.

Die Stäbchen oder Zähne des Kammes sind die Anlagen der knorpeligen Flossenstrahlen — sie sollen als Vorknorpelstrahlen bezeichnet werden — und fließen ihre distalen Enden alle in der Chondrodermis zusammen. Während in dieser die Zellen trotz der dichten Anordnung deutlich einen protoplasmatischen Körper und meist ovale Kerne mit parallel zum Flossensaume gestellter Längsachse erkennen lassen, bestehen die Vorknorpelstrahlen aus geldrollenartigen Säulen im dorsoventralen Durchmesser abgeplatteter und so dicht auf einander gepresster Zellen, dass von Zellgrenzen keine Spur zu sehen ist und die Kerne sich oft mit ihren Membranen unmittelbar berühren (Fig. 3 *a*). Das spärliche verbindende Protoplasma erscheint hauptsächlich an die Oberfläche der Strahlen gedrängt.

An den Kernen treten meist nur die Kernmembranen stark gefärbt hervor, nur einzelne lassen ein deutliches Kerngerüst erkennen. Diese sind dann oft keilförmig zwischen die anderen eingepresst, wodurch leichte Krümmungen oder buckelförmige Vorwölbungen an der Oberfläche der Strahlen entstehen. Hier und da gabelt sich ein Strahl gleich nach seinem Ursprunge aus dem gemeinsamen Vorknorpelsaum unter spitzem Winkel in zwei Äste (Fig. 2 *fs'*), ein Verhalten, welches das Vorkommen doppelter Knorpelstrahlen mit gemeinsamer Spitze oder in ihrer Mitte gedoppelter Strahlen mit einfachem proximalen und distalen Ende bei älteren Ammonoeten verständlich macht.

Die Oberflächenbegrenzung der Vorknorpelstäbchen bilden Zellen des umgebenden Gallertgewebes, welche sich in einfacher Lage und ziemlich lockerer Fügung mit der Längsachse ihrer ovalen Kerne parallel zu der des Stäbchens als erste Spur eines Perichondrium

anordnen (Fig. 3 *p*). Viele derselben stehen an ihrer von der Knorpelanlage abgewendeten Fläche durch protoplasmatische Fortsätze in Verbindung mit Zellen des umgebenden Gallertgewebes. Das epaxiale Fettgewebe (Fig. 2 *ea*) grenzt sich durch eine einfache Lage platter Zellen (Fig. 2 *g*), deren Kerne durch stärkere Färbung deutlich hervortreten, gegen den oben erwähnten Streifen dichteren Fasergewebes (Fig. 2 *f*) ab und besteht ausschließlich aus großen, blasenförmigen Zellen mit deutlichen Membranen. Diese berühren sich oft unmittelbar und erhalten dann die Zellen durch gegenseitige Pressung polyedrische Formen; theils ziehen zwischen den Zellen, dieselben trennend, Blutgefäße hindurch (Fig. 2 *b*). Die Kerne der Fettzellen sind groß, blasenförmig, wenig färbbar und mit deutlichen Kernkörperchen versehen. Im Bereiche der Rückenflosse zähle ich in diesem Stadium beiläufig 60 Vorknorpelstrahlen. In der eigentlichen Schwanzflosse nehmen die Strahlen, deren Zahl hier 40—50 beträgt, fast um das Doppelte an Höhe zu (76—95  $\mu$ ), während ihre Dicke dieselbe bleibt. Dagegen zeigt ihr feinerer Bau in ihren proximalen Enden, gegen den Achsenstrang zu, ein wesentlich anderes Aussehen, welches kurz als ein weiteres Stadium ihrer Entwicklung bezeichnet werden kann.

Die Zellen haben an Größe, d. h. hauptsächlich an Höhe in dorsoventraler Richtung zugenommen, erscheinen theils wie aufgequollen, so dass der Kern derselben rings von einem deutlichen, wenn auch schwach färbbaren Protoplasmakörper umgeben wird (Fig. 4 *Z*) und werden durch scharfe Grenzen von einander getrennt. Einzelne Zellen, die ich als Intercalarzellen bezeichne, besitzen aber noch immer eine stark abgeplattete Form, so dass ihr am Durchschnit stäbchenförmiger Kern (Fig. 4 *Z'*) wie in die Zellgrenzen mit einbezogen erscheint.

Diese Grenzen (*pchl*) werden durch eine verdichtete und stärker lichtbrechende Rindenzone des Protoplasmas, die sich mit Eosin stärker roth färbt, gebildet und sind stets zwei benachbarten Zellen gemeinsam, so dass sie wie ein Fachwerk oder Alveolensystem die Zellkörper umschließen.

Die ältere Darstellung hat diese scharf hervortretenden Zellgrenzen als Membranen oder Kapseln gedeutet, so dass z. B. M. SCHULTZE<sup>1</sup> bei der Entwicklung der Kiemenknorpel die scharfrandigen Zellen sich ohne Spur von Intercellularsubstanz an einander legen lässt.

<sup>1</sup> Die Entwicklungsgeschichte von *Petromyzon Planeri*. Haarlemer Preisschrift 1856.

Und doch ist gerade dieses Fachwerk die erste Grund- oder Intercellularsubstanz; dieselbe muss nach ihrem ganzen Auftreten als ein gemeinsames Produkt der Zellkörper selbst aufgefasst werden, welches an den Stoffwechselforgängen und Wachsthumerscheinungen derselben auch fernerhin noch Theil nimmt und so die Zellkörper wie ein lebendiger Kitt verbindet.

Die Frage, ob diese erste Grundsubstanz durch Umwandlung fertigen Zellprotoplasmas oder durch eine Art Ausscheidung von Seite der Bildungszellen entsteht, eine Frage, in welcher WALDEYER<sup>1</sup> erst kürzlich wieder für die erste Auffassung eingetreten ist, lässt sich an solchen Stellen, wo die Grundsubstanz in innigstem Kontakte mit und rings um die Zellen entsteht, nicht entscheiden. Dagegen sprechen eine Reihe anderer Beobachtungen, welche ich in einem kurzen Aufsatz<sup>2</sup> gegen WALDEYER hervorgehoben habe, und besonders auch das Verhalten dieser kittartigen Grundsubstanz an den Oberflächen der Schwanzknorpelanlagen eher für eine Ausscheidung der Grundsubstanz in flüssigem, plastischem Zustande.

An den Oberflächen der Vorknorpelstrahlen tritt dieser Kitt nämlich als ein kontinuierlicher, festonirter Saum hervor, der oft die Zwickel zwischen zwei Zellenden gleichmäßig, wie ein Erguss ausfüllt (Fig. 4 *pch'*). Hier scheint dann das Protoplasma der perichondralen Zellen unmittelbar in denselben überzugehen, während ihre abgewandte Seite noch nackt, oft mit benachbarten Zellen des umgebenden Gallertgewebes durch Fortsätze verbunden erscheint.

Die Zellkörper im Inneren des Vorknorpelstrahls hängen auch kontinuierlich mit diesem Kitt zusammen, nirgends sieht man eine Ablösung von demselben, wie dies später bei den Knorpelzellen die Regel ist. Färberisch zeigt diese prochondrale Kitt- oder Grundsubstanz, wie ich sie nennen will, noch nicht das Verhalten des Chondromucoids; bei Stückfärbung (Paraffineinbettung) färbt es sich wie das Zellprotoplasma stark mit Eosin, nicht mit Hämalaun. Ebenso, aber weniger stark bei Schnittfärbung (Celloidineinbettung). Ungefärbt bleibt diese prochondrale Substanz auch bei den zum Nachweise von Chondromucoid empfindlichsten Färbungen mit Thionin und Safranin, sowie auch mit saurem Orcein.

<sup>1</sup> Kittsubstanz und Grundsubstanz, Epithel und Endothel. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVII. 1900. p. 1—8.

<sup>2</sup> Grundsubstanz. Intercellularsubstanz und Kittsubstanz. — Anat. Anzeiger. Bd. XIX. 1901.

Zum Studium der weiteren Entwicklung der Flossenstrahlen diene mir ein reiches Material sowohl von frischen, als mannigfach fixirten und konservirten Querdern (»Uhl«) aus der Donau. Die frisch abgesechnittenen Schwänze wurden theils zur Isolirung der Flossenstrahlen durch Abziehen der Haut und Untersuchung des Knorpelgewebes im frischen Zustande benutzt, theils wurden sie in Platinchlorid-Sublimat ( $\frac{1}{3}$  0/0ige Lösung von ersterem mit der gleichen Menge gesättigter wässriger Sublimatlösung gemischt), Pikrinsublimat, HERMANN's Gemisch,  $\frac{1}{2}$  0/0ige Osmiumsäure, Alkohol, MÜLLER'sche Flüssigkeit eingelegt; gute Dienste that mir — auch für andere Zwecke — ein Gemisch von Kaliumbichromat 2,5, Kupfersulfat 1, 1 0/0ige Essigsäure 100.

Schnittserien, und zwar sowohl Quer- als hauptsächlich sagittale Längsschnittserien (Paraffin und Celloidineinbettung) wurden angefertigt von Larven von 4, 4,3, 4,5, 4,9, 5, 6, 7,3, 9,5, 10,5, 16, 16,5, 17 und 18 cm Länge.

An diesem Materiale untersucht, gestaltet sich die weitere histologische Entwicklung der Flossenstrahlen im Wesentlichen wie folgt:

Die Strahlen wachsen zunächst rasch in die Länge, ohne an Dicke zuzunehmen, indem sie einfache Zellsäulen bleiben. So stoßen ihre proximalen Enden bald auf den Achsenstrang<sup>1</sup> und findet ihr weiteres Längenwachsthum theils durch Intussusception, Theilung der Zellen in Ebenen senkrecht zur Längsachse des Flossenstrahles, theils durch Apposition an den freien, distalen Enden — ein förmliches Spitzenwachsthum — statt, wo sie lange Zeit — noch bei den ältesten Ammocoeten, ja selbst bei *Petromyzon Planeri* konnte ich das beobachten — den syncytialen Charakter der ersten Anlage bewahren, d. h. nur aus dicht gedrängten Zellkernen mit spärlichem, verbindendem Protoplasma bestehen, das keine Zellgrenzen erkennen lässt (Figg. 5 und 9 *vs*).

Diese distalen Enden sind auch noch längere Zeit etwas verbreitert, wie kegelförmig angeschwollen und bleiben durch dichtere Züge in dorsoventraler Richtung abgeplatteter Zellen verbunden (Fig. 5 *ms*). Die Gesamtheit dieser Zellen ist in der unversehrten Schwanzflosse als jener dunklere Streif (Chondrodermis, marginaler Vorknorpelsaum), der parallel zum freien Flossensaum verläuft, noch bei 10 $\frac{1}{2}$  cm langen Larven, allerdings nur mehr ventral, sichtbar. Derselbe löst sich schließlich — und zwar früher dorsal, wo er

<sup>1</sup> Mit diesem Ausdrucke sei kurz die Chorda dorsalis sammt dem Rückenmarke mit seinen Hüllen bezeichnet.

auch zuerst entstanden ist -- von vorn nach hinten zu auf, indem die Zellen zwischen den Enden zweier benachbarter Flossenstrahlen in das appositionelle Wachsthum der letzteren einbezogen werden, wodurch diese Enden schließlich auch frei und unabhängig von einander werden.

Die Zellen, welche den übrigen Theil der Strahlen zusammensetzen, zeigen schon beim 4 cm langen *Ammocoetes* recht auffällige Unterschiede. Blasenförmige Zellen, wie ich sie am proximalen Ende der Vorknorpelstrahlen bei 3 cm langen Larven beschrieben habe, wechseln in ziemlich regelmäßiger Weise mit stark abgeplatteten, zwischen die ersteren eingezwängten Zellen ab, deren Kerne homogen, stark färbbar, am Durchschnitte stäbchenförmig erscheinen und nur an ihren Enden ein ebenfalls stärker färbbares Protoplasma besitzen. Am Längsschnitte zeigt ein solcher Flossenstrahl einigermaßen ein leiterähnliches Aussehen, indem die dunklen, schmalen Zellen wie Sprossen die ganze Breite des Strahles durchsetzen (Fig. 5 *Z'*). Stoßen mehrere solcher dunkler Zellen an einander, so sind zwischen ihnen deutliche Grenzen nicht wahrnehmbar.

Oft erscheinen, wie ich dies bei einer Larve von 4,3 cm Länge deutlich sehe, in einzelnen Flossenstrahlen die dunklen Zellen sammt ihren Kernen zu ganz dünnen, mit Hämalau stark färbbaren Scheidewänden zusammengepresst, in denen Kern und Zellkörper nicht mehr aus einander zu halten sind (Fig. 5 *i*). Dabei erscheint gelegentlich ein Kernrest oder Kerntheil als intensiv mit Hämalau färbbares Korn ganz an die Peripherie, in die Zwickel zwischen die abgerundeten Enden der hellen Zellen verdrängt (Fig. 5 *d*), was wohl nur so gedeutet werden kann, dass diese dunklen Zellelemente unter einem bedeutenden Drucke in der Wachstumsrichtung des Flossenstrahles, das ist in der Längsrichtung desselben stehen. Auch die Oberfläche des Strahles zeigt eine schärfere, linienartige Begrenzung, einen stärker lichtbrechenden, mit Eosin roth gefärbten Saum gegen die anliegenden Zellen, welche sich mit der Längsachse ihrer Kerne parallel zu der des Strahles anordnen (Fig. 5 *ph*). Dieser oberflächliche Grenzsaum wird gegen die wachsende Spitze des Flossenstrahles immer schwächer, weniger deutlich und verliert sich mit dem Aufhören deutlicher Zellgrenzen ganz (Fig. 5 *vs*).

Beim 5 cm langen *Ammocoetes* sind die proximalen Schwanzflossenstrahlen ebenfalls noch dünn, meist aus einer einzigen Zellreihe bestehend, doch sind ihre distalen Enden durch Auflösung der Chondrodermis frei geworden.



Weiter in die hohe Schwanzflosse hinein nehmen die Strahlen beträchtlich an Dicke zu (20—30  $\mu$ ), um in der Schwanzspitze selbst wieder dünner zu werden. Hier neigen sich die Strahlen stark gegen den Achsenstrang, so dass die letzten fast parallel mit demselben verlaufen. Auch reichen die ventralen hier bis auf die Chordascheide, die dorsalen bis an die Bindegewebshülle des arachnoidalen Füllgewebes und verschmelzen ihre kopfwärts gebogenen, leicht kolbig verdickten Enden hier durch verbindende Zellmassen, die ebenfalls das Aussehen von Vorknorpel zeigen, zu einer vorknorpeligen, zusammenhängenden Umhüllung des Achsenstranges, welche nur die Seitenflächen desselben frei lässt. Die Dickenzunahme der Flossenstrahlen geht in dreifacher Weise vor sich. Einmal durch einfaches Wachstum der Zellen und Verdickung der Scheidewände; dann durch Theilung der Zellen in Ebenen parallel zur Längsachse des Strahles, wobei sich zwischen den getheilten Zellen in Verbindung mit der scheidewandartigen Kittsubstanz zwischen den Nachbarzellen gleiche, zunächst dünne, dann dicker werdende Scheidewände ausbilden. So bestehen die Strahlen am Längsschnitt jetzt aus einer doppelten Zellreihe (Fig. 6), doch findet man von Stelle zu Stelle noch einfache, die ganze Breite des Strahles durchsetzende Zellen, welche dann zwei, in entgegengesetzter Richtung an die Peripherie gerichtete Kerne besitzen, ohne dass zwischen ihnen noch eine Scheidewand gebildet wäre (Fig. 6 *uZ*).

Drittens erfolgt aber auch bereits eine Dickenzunahme durch Apposition. Die bisher in lockerem Verbande gestandenen Zellen, welche die Oberfläche der Strahlen bedecken, schließen sich zu einem dichter gefügten und wohl begrenzten Perichondrium zusammen (Fig. 6, 7 *p*), indem sie zwischen sich eine Substanz ausscheiden, die eine längsfaserige Struktur annimmt. Ein Theil der Zellen, welche an ihrer, dem Flossenstrahl zugekehrten Fläche bereits eine Kittsubstanz ausgeschieden haben, umgeben sich nun auch an ihrer freien Fläche mit derselben (Fig. 7 *pch*<sup>2</sup>) und erscheinen somit in die Anlage des Strahles einbezogen. Nur sieht man oft noch die Grenze des ursprünglich aus einer Zellreihe bestehenden Strahles deutlich erhalten und erkennt so die Verdickung leicht als echte Anlagerung vom Perichondrium aus (Fig. 7 *GS*).

Zwischen die blasigen Zellen des Strahles (Fig. 6, 7 *Z*) erscheinen wieder von Stelle zu Stelle dunkle, zusammengepresste Zellen mit homogenen Kernen eingeschlossen (Fig. 6, 7 *Z'*), die sichtlich unter dem Wachstumsdrucke der hellen, blasenförmigen Zellen

stehen. Oft scheinen diese dunklen Elemente einen integrierenden Bestandtheil der Scheidewand zwischen zwei hellen Zellen zu bilden. Ihre Zahl nimmt gegen die Basis des Strahles zu ab; hier ist das Fachwerk zwischen den großen Vorknorpelzellen bereits sehr gleichmäßig entwickelt, so dass das Gewebe morphologisch schon ganz wie der fertige Kiemenknorpel aussieht; nur färbt er sich noch stark mit Eosin. Erwähnen muss ich noch, dass in diesem Stadium zwischen den Flossenstrahlen in dem Gallertgewebe, welches nun durch das faserige Perichondrium scharf von ersteren getrennt ist, kleine rundliche Gruppen von Zellen zur Beobachtung kommen (Fig. 16 *KI*), die ebenfalls zwischen sich und an ihrer freien Oberfläche eine Kittsubstanz absondern und so wie winzige Inselchen von Vorknorpelgewebe erscheinen. Manchmal sind sie zwischen vier bis fünf auf einander folgenden Strahlen mit einer auffallenden Regelmäßigkeit in annähernd gleicher Entfernung vom freien Flossensaum vorhanden. Dies lässt vermuthen, dass es sich um losgelöste und versprengte Elemente der Chondrodermis handelt, welche ihre spezifische Fähigkeit Knorpelgrundsubstanz zu bilden nun auch im umgebenden Gallertgewebe entwickeln. Diese Knorpelinseln wachsen niemals zu Strahlen aus, wie VOGT gemeint hat. Entweder lösen sie sich auf, oder, in anderen Fällen, legen sie sich auch an die Oberfläche eines Flossenstrahles an und verschmelzen mit derselben. Sie bilden dann halbkugelig vorspringende Buckel, deren Entstehung durch perichondrale Auflagerung zweifellos ist (Fig. 7 *H*). Man findet solche Knorpelinseln auch noch bei alten *Ammocoetes*, ja selbst beim Bachneunauge zwischen den Flossenstrahlen, wo sie VOGT (l. c.) gesehen hat.

Beim 6 cm langen *Ammocoetes*, dem nächsten von mir untersuchten Stadium, haben die Flossenstrahlen an Länge und Dicke etwas zugenommen und sind besonders an den dorsalen, nahe der Schwanzspitze schon tiefe Gabelungen ausgebildet. Manche Strahlen gabeln sich auch umgekehrt, gegen den Achsenstrang hin, wo sie getrennt oder wieder zu einem vereint mit leicht verdicktem Ende in das großblasige Zellgewebe, welches Chorda und arachnoidales Füllgewebe umgibt, sich einsenken.

Verfolgt man einen Flossenstrahl von seiner freien Spitze bis zur Basis, so ergibt sich wieder das Bild einer in der genannten Richtung fortschreitenden Entwicklung. Die Spitze erscheint noch leicht verdickt und nur aus dicht gedrängten, in der Richtung der Längsachse des Strahles abgeplatteten Kernen mit spärlichem, verbindendem Protoplasma gebildet. Bei einigen distalen Strahlen ist die

Verbreiterung, mit welcher sie in der Chondrodermis endigen, besonders auffallend und lässt in der Mitte eine leichte Furche als Andeutung der späteren Gabelung erkennen. Es ist dies die zweite, und zwar gewöhnliche Art der Gabelbildung an den Strahlenenden. Der mittlere Theil des Strahles zeigt im Wesentlichen das Aussehen, wie beim 5 cm langen Thier: den charakteristischen Wechsel der hellen, blasigen und zwischen dieselben eingeklemmten dunklen Zellen. Gegen die Basis des Strahles werden die hellen Zellen etwas größer, lassen häufig zwei Kerne erkennen und nehmen ausgesprochen polyedrische Formen an, indem sie nur mehr durch gleichmäßig dünne Septen von Kittsubstanz verbunden werden. Dieses auffallende, gleichmäßige Aussehen der Alveolenwände beruht darauf, dass hier die eingesprengten, dunklen Intercalarzellen fehlen.

Was aber im Vergleiche mit dem früheren Stadium an den Flossenstrahlen am meisten auffällt, das ist eine wesentliche Änderung im mikrochemischen Verhalten der prochondralen Intercellularsubstanz: sie hat ihre Färbbarkeit mit Eosin verloren und färbt sich nun intensiv mit Hämalan und Hämatoxylin nach DELAFIELD, zeigt also diesen Farbstoffen gegenüber das Verhalten von Chondromucoid. Dagegen giebt sie noch nicht die feineren, metachromatischen Farbreaktionen mit Safranin und Thionin. Da diese aber bei älteren Stadien ebenfalls eintreten, so kann man nunmehr die Intercellularsubstanz als echte, chondromucoide Knorpelgrundsubstanz auffassen, die durch eine allmähliche chemische Umwandlung unmittelbar aus der prochondralen Kittsubstanz hervorgeht. Zum Unterschiede von letzterer sei sie als protochondrale Grundsubstanz bezeichnet.

Gleichzeitig mit dieser auffallenden Änderung des mikrochemischen Charakters machen sich andere, nicht minder wichtige Erscheinungen im Gewebe der Flossenstrahlen bemerkbar: einmal verschwinden allmählich die dunklen Intercalarzellen, welche bisher dem junglarvalen Flossenknorpel ein so eigenthümliches Gepräge verliehen haben, und zweitens gewinnen die Knorpelzellen ein deutlich geändertes Aussehen.

Während ihr Protoplasma bisher zart, wenig färbbar war, und mit der Intercellularsubstanz auch nach der Fixirung in Pikrinsublimat in mehr oder minder vollkommenem Kontakte stand, nimmt es jetzt ein dichteres Gefüge, stärkere Färbbarkeit mit Eosin an und zieht sich bei der Fixirung der Larven in toto in der bekannten Art typischer Knorpelzellen von der umschließenden Alveolenwand zurück.

So liegen nunmehr die Zellen — mit einer gleich zu erwähnenden Ausnahme — an den in gleicher Weise, wie bisher angefertigten Schnittpräparaten als sternförmig verschrunppte Protoplasmaklümpchen frei in den Höhlen, mit den Wandungen derselben nur durch fadenförmig ausgezogene Fortsätze verbunden (Fig. 11 *Z*). Am besten werden die eingreifenden Veränderungen, welche das Gewebe der Flossenstrahlen nunmehr erfahren hat, ersichtlich, wenn ich den bisherigen Beschreibungen die Schilderung des Schwanzknorpels einer älteren Larve entgegenstelle.

Ich wähle dazu die Flossenstrahlen eines  $9\frac{1}{2}$  cm langen *Ammo-coetes*. Die Dicke der Knorpelstäbe beträgt an korrespondirenden Stellen gemessen 45—60  $\mu$ , hat also beträchtlich zugenommen, wie auch aus dem unmittelbaren Vergleich der bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Figg. 6, 7 und 10, 11 hervorgeht. Diese Dickenzunahme ist wieder zurückzuführen einmal auf eine Größenzunahme aller Theile des Flossenstrahles, zweitens auf eine Vermehrung der Zellen, und drittens auf Apposition vom Perichondrium aus, jedoch treten diese verschiedenen Komponenten des Wachsthumns nicht an allen Abschnitten des Knorpelstrahles gleichmäßig hervor.

Die freien Enden der Flossenstrahlen zeigen noch den syncytialen Charakter, ziemlich dicht gedrängte, in der Längsrichtung des Strahles abgeplattete Kerne in einer gemeinsamen Protoplasmamasse (Fig. 9 *vs*).

Daran reihen sich in allmählichem Übergange kleine, stark abgeflachte Zellen (*Z*), zwischen denen am Durchschnitte feinste, trennende Kittlinien zu sehen sind, welche sich bereits intensiv mit Hämalaun färben und durch ihre zierliche Gleichmäßigkeit auffallen (*i*).

In den proximalen Theilen der Flossenstrahlen hat die Inter-cellularsubstanz (protochondrale Grundsubstanz) an Masse beträchtlich zugenommen und bildet am Durchschnitte ein intensiv mit Hämalaun färbbares Balkenwerk, welches schon deutlich ein seiner mechanischen Leistung entsprechendes architektonisches Gefüge erkennen lässt. An medianen Längsschnitten durchzieht die Mitte des Knorpelstrahles entsprechend den Theilungsebenen der Zellen in der ursprünglich einfachen Zellsäule (Fig. 6 *t*) ein stärkerer Grundsubstanzbalken (Fig. 10 *ML*); senkrecht darauf stehen annähernd unter einander parallele Bälkchen (*q*), deren Außenenden an den Oberflächen des Knorpelstrahles durch je einen 2—3  $\mu$  dicken Saum von Grundsubstanz verbunden werden (Fig. 10 *GS*), wie ich dies auch für den

Kiemenknorpel beschrieben habe<sup>1</sup>. Dieser Grenzsaum überzieht die ganze Oberfläche gleichmäßig, auch die Zwickel zwischen den konvexen Zellenden wie ein Erguss ausfüllend und muss als ein gemeinsames Produkt dieser Zellenden und der Zellen des Perichondriums aufgefasst werden. Doch sieht man hier auch bereits faserige Elemente des Perichondriums in diese oberflächliche Grundsubstanzlage aufgenommen, eingeschmolzen werden, welcher Vorgang noch näher zu besprechen ist. So zeigt ein solcher Strahl am Durchschnitte das Bild einer Doppelleiter; als Körper stellt er einen Cylinder mit verdickter Wand dar, von der ein Fachwerk radiär auf die Mittelpunkte der über einander liegenden Querschnittebenen des Cylinders zuläuft und sich hier in einen Grundsubstanzbalken vereinigt, der die Längsachse des Cylinders bildet. Diese Architektur verleiht dem Flossenstrahl seine Biegefestigkeit.

Die Vermehrung der Zellen geht in der Weise vor sich, dass sich dieselben in Ebenen parallel zur Mantelfläche des Cylinders theilen (Fig. 10 S, S'). Als sehr auffallend muss ich erwähnen, dass es mir trotz achtamen Suchens — es wurden Serien verschiedener Stadien von 4,5—17 cm Länge aus FLEMMING'scher Lösung, Platinchlorid-Sublimat, Pikrinsublimat Strahl für Strahl mit der Immersion durchsucht — an diesen Objekten niemals gelungen ist in den Knorpelzellen eine Mitose zu entdecken. Eine einzige fand ich im Perichondrium. Dagegen stößt man auf Kernformen, welche zur Annahme einer direkten Kerntheilung zwingen. Die Kerne sind meist regelmäßig kugelig; hier und da findet man einen länglichen, der dann in der Mitte von einer Seite her eine Einziehung zeigt; endlich sind zweikernige Zellen mit dicht an einander liegenden bis zu weit getrennten Kernen sehr häufig<sup>2</sup>. Auch Hantelformen sind sehr selten. Zwischen

<sup>1</sup> Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. p. 628.

<sup>2</sup> Wenn man bedenkt, wie reichlich man Mitosen in den Wachstumszonen der Knorpel höherer Thiere findet, so ist der Mangel oder die außerordentliche Seltenheit derselben bei den Neunaugen entschieden sehr eigenthümlich. Dazu kommt noch die polyedrische Gestalt mit oft scharf ausgeprägten Kanten, sowie das auch an fixirten Objekten wenig dichte, durchsichtige Protoplasma dieser Zellen, an denen ich auch die charakteristische Braunfärbung mit Jod vermisste. Die eigenthümliche Form der Zellen bedingt auch das scharfe Hervortreten der Architektur der Grundsubstanz, da die balkenartige Anordnung derselben am optischen Durchschnitte fast nie durch zwickelartige Verbreiterungen in den Durchschneidungspunkten der Alveolenwände verwischt wird, wie dies bei Knorpeln mit abgerundeten Zellen der Fall ist. Nimmt man noch dazu, dass diese spärliche Grundsubstanz erst verhältnismäßig spät die für echte Knorpelsubstanz charakteristischen Farbreaktionen mit Safranin und Thionin aufweist, so erscheint

den Theilprodukten treten in Zusammenhang mit den stärkeren Querbalken einfache Scheidewände ganz in der Weise, wie die erste Interzellulärsubstanz auf (Fig. 11 *S*, *S*<sup>1</sup>, *S*<sup>2</sup>). Sie sind zuerst sehr dünn, nur im reinen optischen Querschnitt als feine, mit Eosin roth färbbare Linien sichtbar, die aber, wie zahlreiche Zwischenstadien beweisen, bald an Dicke zunehmen und auch die charakteristische Färbbarkeit mit Hämalan annehmen.

Besonders hervorgehoben verdient zu werden, dass das Protoplasma der Knorpelzellen an den Schnitten fast allenthalben die typische Loslösung von den stärkeren Grundsubstanzbalken in Folge der Fixirung zeigt, hingegen an diesen dünnen, erst in Bildung begriffenen Scheidewänden so fest haftet, dass die Continuität mit denselben meistens erhalten bleibt (Fig. 11 *S*<sup>1</sup>). Bemerkenswerth ist auch, gegenüber früheren Entwicklungsstadien, das deutliche Hervortreten des membranartigen Charakters der Zellscheidewände, in Folge der Größenzunahme der Zelloberflächen und der starken Färbbarkeit der Zwischensubstanz mit Hämalan. An etwas dickeren Schnitten sieht man die Membranen vielfach von der Fläche, durch den Schnitt theilweise entfernt und nicht selten verbogen (Fig. 11 *M*), ganz, wie ich dies auch vom Kiemenknorpel beschrieben habe.

Ein geändertes Aussehen verleiht der Grund- oder Interzellulärsubstanz endlich auch der Umstand, dass die dunklen Interzellulärzellen aus derselben verschwunden sind. Dagegen finden sich an einzelnen Stellen des sonst ziemlich gleichmäßig dünnen Wabenwerkes der Grundsubstanz eigenthümliche Verdickungen, die stets dort gelegen sind, wo drei oder mehr Zellscheidewände zusammenstoßen und unregelmäßig gestaltete, größere oder kleinere Zwickel von Grundsubstanz bilden, welche mit den Wänden des Wabenwerkes einheitlich zusammenhängen (Fig. 11 *ZII*). Dieselben Zwickel findet man auch im weichen Kiemenknorpel, wo ich sie, ohne weitere Erklärung, auch schon abgebildet habe<sup>1</sup>.

Durch das zeitliche Zusammentreffen des Verschwindens der dunklen Interzellulärzellen mit dem Auftreten jener Färbbarkeit der Grundsubstanz, welche als typisch für den Gehalt an Chondromucoid angesehen werden muss, gewinnen jene Elemente ein erhöhtes Interesse und drängen sich von selbst die Fragen auf, wie die dunklen

der weiche Cyclostomenknorpel auch noch als Grundsubstanzknorpel wie ein eigenthümlicher Typus, so recht eine Übergangsform zwischen vesiculösem Stützgewebe und dem Knorpel höherer Thiere.

<sup>1</sup> Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. Taf. XXVII, Fig. 14.

Intercalarzellen verschwinden, und ob dieses Verschwinden in einem ursächlichen Zusammenhange mit dem Auftreten der chondromucoiden Färbung der Grundsubstanz steht.

Was die erste Frage betrifft, so kann kein Zweifel darüber sein, dass ein Theil der eingeklemmten Zellen sich schließlich in typische Knorpelzellen umwandelt. So sehe ich bei einem *Ammocoetes* von 7,3 cm Länge, bei dem noch reichliche Intercalarzellen vorhanden sind, der aber auch bereits die charakteristische Färbbarkeit des Schwanzflossenknorpels mit Hämalan etc. zeigt, an vielen Stellen die tief gefärbten homogenen Kerne der Intercalarzellen sich von den Wänden des chondromucoiden Wabenwerkes gleichsam loslösen und allseitig mit Protoplasma umgeben. Kern und Zellkörper erholen sich scheinbar von dem erlittenen Drucke und nehmen allmählich Umfang und Form der übrigen Knorpelzellen an (Fig. 8 *iZ*).

Andererseits sprechen einige Beobachtungen dafür, dass eine geringere Anzahl von Intercalarzellen vollkommen in der Bildung von Grundsubstanz aufgeht und glaube ich die oben geschilderten, zwickelförmigen, reichlicheren Grundsubstanzmassen als aus solchen in toto zu Grundsubstanz umgewandelten Zellen hervorgegangen auffassen zu müssen. Dafür sprechen Lage und Anordnung der Zwickel, sowie mannigfache Zwischenstadien, von denen ich in Fig. 8 einige mit *iZ'* bezeichnet habe.

Dass ganze Knorpelzellen sich in Grundsubstanz umzuwandeln vermögen, ist eine bekannte Thatsache, und sollen hierfür in einem folgenden Kapitel neue Beweise beigebracht werden. Aber auch in dem ersten Falle kann man annehmen, wenn auch kaum beweisen, dass unter dem starken Wachstumsdrucke der umgebenden Zellen, welchem die Kerne der Intercalarzellen ausgesetzt sind und unter dem sie ihre kugelige Gestalt, ihr deutliches Kerngerüst verlieren und zu homogen färbbaren Gebilden zusammengepresst werden, flüssige und lösliche Bestandtheile dieser Kerne ausgepresst und der ersten Grundsubstanz beigemischt werden.

Jedenfalls zwingen die geschilderten Bilder zu der Annahme, dass auch Kernsubstanzen einen Antheil an der Zusammensetzung der protochondralen Grundsubstanz nehmen und ist es recht leicht denkbar, dass diese Beimischung von Einfluss auf die schließliche Umwandlung der ursprünglichen Kittsubstanz in die chondromucoiden Grundsubstanz ist. Beiläufig sei hier auf die chemische Verwandtschaft zwischen Chondromucoid und Nucleoalbumin hingewiesen und

bemerkt, dass N. CZERMAK<sup>1</sup> auf Grund verschiedener Reaktionen den Gedanken ausgesprochen hat, dass die Kittsubstanz des Knorpels außer Mucin (Hyalogen) auch aufgequollenes Nucleoelastin enthält; »dieser Stoff durchtränkt vielleicht sogar die Fibrillen«.

Änderungen des mikrochemischen Verhaltens der Knorpelgrundsubstanz, wie die oben geschilderte, sind mehrfach zu beobachten und kann gerade an den Schwanzflossenknorpeln von *Petromyzon* gezeigt werden, dass der chondromucoide Charakter der protochondralen Grundsubstanz nicht der bleibende ist, sondern unter geänderten mechanischen Bedingungen abermals ein anderer werden kann.

Gegen den Achsenstrang zu nimmt das Gewebe der Flossenstrahlen ein größer-blasiges Aussehen an, indem hier die Alveolenwände jener Mutterzellen, welche in früheren Stadien (Fig. 6) in doppelter Reihe den Strahl zusammensetzten, stärker hervortreten, als die innerhalb derselben entstandenen dünneren Scheidewände der Theilungsprodukte (Fig. 12 *pE*). Hier, wo schon in den vorhergehenden Stadien die dunklen Intercalarzellen fehlten (vgl. p. 127), vermisst man auch die zwickelförmigen Verdickungen der Alveolenwände, welcher Umstand ebenfalls für den genetischen Zusammenhang zwischen Intercalarzellen und Grundsubstanzzwickeln zu sprechen scheint.

Diese proximalen Enden der Flossenstrahlen sind wieder kopfwärts umgebogen und legen sich gegen das Schwanzende zu dicht an die faserige Umhüllung des Rückenmarkskanals (Fig. 12 *a*) an, ja verschmelzen mit derselben, indem faserige Elemente derselben theilweise in den Grenzsäum von Grundsubstanz (Fig. 12 *GS*) eingeschmolzen werden. Die epaxialen Zellmassen zwischen den Enden der Flossenstrahlen erscheinen in Knorpelzellen umgewandelt und verbinden diese Enden, deren Grenzen durch die stärkeren Oberflächensäume deutlich sind, zu einem einheitlichen Knorpelbelag (Fig. 12), welcher den Rückenmarkskanal dorsal bedeckt. Ein ähnliches Verhalten zeigen die proximalen, ebenfalls kopfwärts umgebogenen Enden der ventralen Flossenstrahlen (Fig. 13), nur mit dem Unterschiede, dass hier noch ziemlich nahe der Schwanzspitze der Knorpelstreifen (*pE*) durch die charakteristischen blasigen Zellen des periaxialen Bindegewebes (*ha*) von der Chordascheide (*E*) getrennt wird. Mit anderen Worten, die Substitution des periaxialen Bindegewebes durch Knorpel — ob dies durch Umwandlung der blasigen Zellen in Knorpelzellen, oder durch Verdrängung der ersteren

<sup>1</sup> Vergleichende Studien über die Entwicklung des Knochen- und Knorpelgewebes. Anat. Anz. Bd. III. 1888. p. 474.



durch letztere geschieht, soll gleich besprochen werden — findet dorsal, wo übrigens die Lage der blasigen Zellen stets schwächer entwickelt ist, viel früher in cranio-caudaler Richtung statt, als ventral. Erst gegen die Rückenflosse hin heben sich auch die knorpelig verbundenen proximalen Enden der dorsalen Flossenstrahlen vom Achsenstrang ab und schiebt sich zwischen beide eine in caudo-cranialer Richtung an Mächtigkeit zunehmende Lage blasiger Zellen ein, wie dies schon aus Fig. 2 ersichtlich war.

Um die gröberen morphologischen Verhältnisse des Schwanzskelettes von *Ammocoetes* hier gleich zu Ende zu besprechen, sei ferner erwähnt, dass schon in diesem Stadium außer den geschilderten ep- und hypaxialen Knorpelstreifen ein paariger, wenn auch nicht durchaus kontinuierlicher Knorpelstreifen in den Zwischenräumen zwischen Rückenmark und Chorda — in den epichordalen Seitenräumen von GOETTE<sup>1</sup> — verläuft, welcher sich von Stelle zu Stelle durch dünne, bogenförmige Knorpelstreifen in der derben Faserhaut, welche Rückenmark und arachnoidales Füllgewebe umschließt, mit dem epaxialen Knorpelstreifen verbindet. Es sind dies die Anlagen der dorsalen Bogen.

In der Schwanzspitze nimmt die Dicke der Chorda, ähnlich, wie dies RETZIUS<sup>2</sup> bei *Petromyzon* und v. EBNER<sup>3</sup> am cranialen Chordatheil beschrieben haben, ziemlich plötzlich ab und vereinigen sich hier die lateralen und der ventrale Knorpelstreif zu einer knorpeligen Umhüllung, welche mit der *Elastica chordae* verbunden erscheint. Das Rückenmark ist an den Seiten noch frei von Knorpel, dagegen sitzt der faserigen Hülle desselben dorsal der Knorpel dicht an.

Die Endigung von Chorda und Rückenmark zeigt individuelle Schwankungen. In den meisten Fällen endigt die Chorda früher als das Rückenmark, und zwar in den jüngeren Stadien frei, später von Knorpel bedeckt. In zwei Fällen jedoch sah ich umgekehrt das Rückenmarksende noch von der äußersten Spitze der Chorda überragt werden.

Das Rückenmark tritt stets aus der knorpeligen Umhüllung frei heraus (RETZIUS<sup>2</sup>), wobei es nicht selten aus seiner typischen Lage an die Seite der Chorda gerückt erscheint, und besitzt vor seinem eng cylindrischem oder solidem Ende eine ampullenförmige Erweiterung, in welcher sich der Centralkanal zum *Ventriculus terminalis* erweitert. In demselben sieht man den REISSNER'schen Faden, der ein sehr merkwürdiges, unlängst erst von STUDNICKA<sup>4</sup> beschriebenes Verhalten zeigt. Fast in der Regel erscheint nämlich die dorsale Decke des Ventrikels in größerer oder geringerer Ausdehnung so verdünnt, dass eine Be-

<sup>1</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878. p. 320.

<sup>2</sup> Das hintere Ende des Rückenmarkes und der Chorda dorsalis bei *Petromyzon fluviatilis*. Verh. Biolog. Ver. Stockholm. Bd. IV. 1891/1892. p. 36 und Über das hintere Ende des Rückenmarkes bei *Amphioxus*, *Myxine* und *Petromyzon*. Biolog. Untersuch. N. F. VII. 1895. Nr. 6.

<sup>3</sup> Die Chorda dorsalis der niederen Fische etc. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896. p. 491.

<sup>4</sup> Der REISSNER'sche Faden aus dem Centralkanal des Rückenmarkes und sein Verhalten im *Ventriculus terminalis*. Sitzungsber. kgl. böhm. Ges. Wiss. Math.-naturw. Kl. 1899. p. 36.

grenzung nur vom unliegenden Mesoderm gebildet zu werden scheint. An dieser Stelle tritt der REISSNER'sche Faden aus dem Rückenmark aus, manchmal nur durch eine enge Öffnung, manchmal durch eine scheinbar weite Deliscenz und verliert sich im umgebenden Gewebe. Einmal sah ich denselben in Kontinuität mit einer fadenartig geronnenen Masse in einem der ebenfalls von STUDNICKA erwähnten Lymphräume.

Bei *Ammocoetes* bildet der Ventriculus terminalis nicht das eigentliche Ende des Rückenmarkes, vielmehr setzt sich dieses nach Austritt des REISSNER'schen Fadens noch in Form eines engen Kanals oder einer soliden epithelialen Knospe bis zur Endigung knapp unter der Epidermis fort.

Einige Worte seien mir hier noch über den Vorgang der perichondralen Knorpelbildung gestattet.

So lange die perichondrale Begrenzung der Flossenstrahlen eine rein zellige, chondroblastische ist (Figg. 4, 5), findet von Seite dieser Chondroblasten die Bildung der Grundsubstanz in ganz derselben Weise statt, wie zwischen den axialen Zellen des Knorpelstrahles selbst; sie differenzieren zunächst einseitig, gegen die Knorpelanlage hin (Fig. 4 *pch'*, Fig. 5 *pch*) oder zwischen sich und an ihrer freien Oberfläche (Fig. 7 *pch*<sup>2</sup>, *pch*<sup>3</sup>) eine Grundsubstanz nach Art einer Cuticula in plastischem, halbfüssigem Zustande, welche mit dem gleichen Produkte einer oder mehrerer angrenzender Zellen stets zu einem untrennbaren Ganzen zusammenfließt, so dass man zu keiner Zeit die Spur einer Grenze zwischen zwei benachbarten Zellen sieht, welche jeder dieser Zellen einen Theil der Grundsubstanz als eigenen Antheil, als eine Art Kapsel zuweisen würde.

Sobald jedoch das Perichondrium eine dichtere und faserige Beschaffenheit angenommen hat, gestalten sich die Vorgänge anders und muss man, wie SPULER<sup>1</sup> richtig bemerkt, diese zwei Perioden der Knorpelgrundsubstanzbildung aus einander halten, ohne dass man jedoch in ihnen zwei principiell verschiedene Arten der Knorpelbildung zu sehen hat. Die Entwicklung der Fibrillen im Perichondrium geht in der Weise vor sich, dass die ursprünglich rundlichen oder eiförmigen Kerne der perichondralen Zellen (Fig. 5 *p*) langgestreckt, stabförmig werden (Fig. 8 *p*), die Zellkörper selbst am Durchschnitt das bekannte Aussehen geschwänzter, spindelförmiger Gebilde annehmen (Fig. 10 *p*) und zwischen ihnen eine immer mehr zunehmende Grundsubstanz von fibrillärer Beschaffenheit sichtbar wird. Da die Fibrillen parallel zur Längsachse des Knorpelstabes

<sup>1</sup> Beitrag zur Histogenese des Mesenchyms. Verh. Anat. Ges. 13. Vers. Tübingen 1899. p. 13.

verlaufen, hat es den Anschein, als ob sie ein Theil der — allerdings meist kaum sichtbaren — körnig-fädigen Zelleiber wären. An anderen Stellen jedoch sieht man das Perichondrium eine auf große Strecken hin zellfreie, ziemlich dicke, wie cuticulare Masse bilden, welche eine fibrilläre Streifung kaum erkennen lässt (Fig. 14 *P*) und der oberflächlich in größeren Distanzen platte Zellkörper aufliegen, die sich durch etwas andere Färbung von der darunter gelegenen Masse abheben (Fig. 14 *pZ*).

Das Ganze erinnert einigermaßen an einen senkrechten Durchschnitt durch ein zellenloses Knochenbälkchen mit den aufgelagerten Osteoblasten oder die Chordascheide in frühen Stadien, wo ihr noch ganz platte Bildungszellen aufsitzen, so dass ich mich des Eindruckes nicht ent schlagen kann, dass auch hier die Fibrillen nicht aus dem Zellprotoplasma herausgesponnen werden (FLEMMING, SPULER), sondern erst in einer von den Zellen ausgeschiedenen Masse unter dem expansiven Wachstumsdrucke, der an der Peripherie des durch Intussusception an Dicke zunehmenden Knorpelstabes herrschen muss, gleichsam ausgeprägt werden (v. EBNER). Die Zellen, welche in diese fibrilläre Grundmasse eingemauert sind, lassen für gewöhnlich keine deutlichen Grenzen erkennen; dieselben können aber hervortreten, die Zellen sich von ihrem Produkte gleichsam ablösen, wenn sie sich mitotisch theilen oder wenn sie sich — unter Abrundung und Volumszunahme ihres Kernes und Protoplasmakörpers — anschicken Knorpelgrundsubstanz um sich zu bilden.

Geschieht dies im Zusammenhange mit der alten Grundsubstanz, so entstehen Bilder, wie ich sie schon am Kiemenknorpel geschildert habe<sup>1</sup>, und die sich von der rein cellulären Apposition (Fig. 7 *pZ*) nur darin unterscheiden, dass die an der freien Fläche des Chondroblasten erzeugte Grundsubstanz, die naturgemäß, wie eine kapselartige Membran erscheinen muss, durch die Fibrillen der Grundsubstanz, also durch etwas Fremdartiges vom Protoplasma des nächsten Chondroblasten getrennt wird. Tritt nun dieser in das Stadium der Grundsubstanzbildung, so verhindert das umgebende Fremdgewebe (die Fibrillen) das sofortige Zusammenfließen der neuen, oberflächlich differenzirten Grundsubstanzlage mit der alten und erstere muss vollkommen den Eindruck einer »Kapsel« machen. So kann man in der That an Stellen lebhafteren perichondralen Wachsthums, wie z. B. an den basalen Theilen der Flossenstrahlen (Figg. 12 und 13 *pa*) mit

<sup>1</sup> Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. p. 628 ff.

dünnen »Kapseln« umgebene Zellen sehen, welche von den Nachbarzellen durch dünne Lagen einer anders färbbaren Substanz getrennt werden.

Dieser Zustand ist jedoch nur ein vorübergehender, indem alsbald auch die assimilatorische Fähigkeit der jungen Knorpelzellen sich geltend macht, welche die trennenden, fremdartigen Scheidewände der chondrogenen Metamorphose zuführt, wodurch der einheitliche Charakter der Intercellularsubstanz wieder hergestellt erscheint.

Wie ich an dünnen Durchschnitten der Knorpelstäbe von 9,5 cm langen *Ammocoetes* deutlich sehe, zeigt die erste kapselartige Grundsubstanz an der Oberfläche perichondraler Zellen nicht sofort den chondromucoiden Charakter, sondern erscheint, in Übereinstimmung mit der Entstehung der prochondralen Kitt- oder Grundsubstanz nur von anderem Lichtbrechungsvermögen und stärker mit Eosin färbbar, als das angrenzende Perichondrium (Fig. 14 A).

Sehr belehrend sind Tangential- oder wenig geneigte Schrägschnitte durch die oberflächliche Appositionslage der Flossenstrahlen, wie man sie an Sagittalschnitten durch den Schwanz reichlich zu sehen bekommt. Die oberflächliche Grundsubstanzlage ist wie eine stark mit Hämalaun etc. gefärbte Membran von der Fläche zu sehen (Fig. 14 GS'); beim Heben oder Senken der Mikrometerschraube, je nachdem der Schnitt gefallen ist, tritt das Perichondrium in die Erscheinung. In jenen frühen Stadien nun, in denen das Perichondrium keine deutlichen Fibrillen enthält, erscheint der Schnitttrand der Grundsubstanz vollkommen scharf und glatt und ist an derselben, von der Fläche gesehen, mit der stärksten Vergrößerung keine Struktur zu entdecken; sie erscheint homogen (Fig. 14 GS').

Anders in den späteren Stadien, wo deutliche Fibrillen und Fibrillenbündel im Perichondrium differenzirt sind. Stellt man da scharf auf den Schnitttrand der Knorpelgrundsubstanz ein, so erscheint derselbe wie ausgefranst; mit Hämalaun dunkel gefärbte Streifen setzen sich über denselben verschieden weit fort, und auch die Grundsubstanz selbst zeigt ein deutlich streifiges Aussehen. Noch klarer wird dieses Verhalten an den dicken Knorpelstrahlen von *Petromyzon fluviatilis* (dessen mächtiges Perichondrium STUDNICKA<sup>1</sup> sonderbarerweise als Fascie bezeichnet), besonders nach Färbung mit UNNATÄNZER's saurem Orcein (Fig. 15). Hier kann man den Schnitttrand der Knorpelsubstanz (GS) sich fortsetzen sehen in blasse Bündelchen

<sup>1</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. p. 614.

(F), welche hier leicht als leimgebende Fasern des Perichondriums erkannt werden, da sie eine Andeutung der an Bindegewebsbündeln gelegentlich zu beobachtenden Querstreifung, wahrscheinlich in Folge der Behandlung mit den salzsauren Flüssigkeiten, zeigen. Zwischen ihnen, sie verbindend, sieht man mit Orcein dunkel gefärbte Streifen (K<sub>i</sub>), welche manchmal leicht körnig erscheinen. Weiter in den Knorpel hinein verliert sich diese Unterscheidbarkeit der zwei Längsstreifen, die Grundsubstanz nimmt das bekannte homogene Aussehen an.

Diese Bilder lassen sich kaum anders deuten, als dass von den Zellen des Perichondriums zwischen die leimgebenden Fibrillenzüge hinein eine mit Orcein, Hämalaun etc. färbare Kittsubstanz abgeschieden wird, welche schließlich die collagenen Bündel so durchtränkt, dass sie unsichtbar werden und mit der Kittsubstanz eine homogene Masse bilden; es ist dies ein Assimilationsvorgang, dessen Vorkommen an den Rändern der weichen und harten Knorpel von Myxine ich bereits hervorgehoben habe<sup>1</sup> und noch näher zu besprechen gedenke. Macerationsversuche am frischen Knorpel der Cyclostomen müssten lehren, ob diese fibrilläre Struktur der Grundsubstanz sich durch Lösung der Kittsubstanz wieder sichtbar machen lässt.

Die Untersuchung in polarisirtem Lichte giebt an Schnitten wegen der großen Dünne der Grundsubstanzscheidewände keine entscheidenden Farbenbilder. Bringt man dagegen einen frischen, isolirten Knorpelstrahl von *Ammocoetes* zwischen gekreuzte Nicols über eine Gipsplatte Roth I. O., so erscheint das Perichondrium stark positiv doppelbrechend entsprechend der Längsachse des Strahles, während der Inhalt bei der Stellung, in welcher das Perichondrium in steigender Farbe, blau, erscheint, deutlich eine gelbe Farbe giebt. In der entgegengesetzten Stellung ist die Erscheinung nicht so deutlich. Dass die Fasern des Perichondriums parallel zur Längsachse der Knorpelstrahlen verlaufen, und in dieser Richtung in die oberflächliche Grundsubstanzlage eingeschlossen werden, ist leicht unmittelbar an Isolationspräparaten, wie an Schnitten nachzuweisen. Besäßen die Scheidewände der Grundsubstanz eine fibrilläre Struktur, so müssten diese Fibrillen nach dem Ergebnisse der Untersuchung mit

<sup>1</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. 1897. p. 187. Den neueren Untersuchern, wie SPULER und HANSEN, welche eine ähnliche Maskirung der collagenen Fibrillen durch die Kittsubstanz an anderen Objekten beschreiben, scheint die angeführte Beobachtung entgangen zu sein.

dem polarisirenden Mikroskope im Wesentlichen senkrecht, beziehungsweise radiär zur Längsachse der Strahlen verlaufen. Man müsste demnach eine Umordnung der Fibrillen bei dem Hineinrücken des Oberflächengrenzsaumes beim appositionellen Wachstum annehmen oder eine Auflösung derselben und Neuausprägung senkrecht zur Richtung des stärksten Druckes, der, wie die Form der Interearzellen gezeigt hat, in der Richtung der Längsachse der Knorpelstrahlen vorhanden ist.

Die fremdartigen Elemente, an welche die chondroblastische Oberfläche der Knorpelstrahlen stößt, können aber auch anderer Natur sein, und ist es da in erster Linie das blasige, periaxiale Gewebe, dessen Verhalten zum Knorpel uns interessirt.

In der vorderen Körperhälfte, sowie auch schon in den vorderen Theilen des Schwanz-Achsen skelettes ist dieses periaxiale Gewebe vorwiegend aus fetthaltigen Zellen gebildet und habe ich es daher in Übereinstimmung mit anderen Autoren als epaxiales Fettgewebe bezeichnet (Fig. 2 *ca*).

Das Verhalten des Knorpels zu diesem Gewebe bei der Neurapophysenbildung habe ich in meiner ersten Abhandlung<sup>1</sup> eingehend untersucht und war ich zu der Überzeugung gekommen, dass die großen Fettzellen sich nicht in Knorpelzellen umwandeln, sondern dass die Bildung des Knorpels von besonderen Zellen embryonalen Charakters (Chondroblasten), welche zwischen die Fettzellen einwandern, ausgeht; letztere werden als Fremdkörper eingeschlossen und größtentheils durch die assimilatorische Fähigkeit der Chondroblasten in Grundsubstanz umgewandelt.

STUDNICKA, welcher ursprünglich dieses periaxiale Gewebe mit dem typischen Fettgewebe des *Petromyzon* gleichstellte<sup>2</sup>, und »gerade diese großen hellen Zellen« sich in Knorpelzellen umwandeln ließ, hat später<sup>3</sup>, nachdem ich mein Bedenken gegen eine solche Auffassung geäußert hatte<sup>4</sup>, die Richtigkeit meiner Schilderung für die Neurapophysenentstehung zugegeben; für das caudale Bindegewebe jedoch hält er seine Ansicht aufrecht, dass es die blasigen Zellen sind, welche sich in Knorpelzellen umwandeln. Allerdings hat er unterdessen auch erkannt, dass dieses blasige, periaxiale Gewebe verschieden ist vom gemeinen Fettgewebe, und schildert er die Elemente desselben gebildet aus einem granulirten Protoplasma, das einen schönen Kern und oft auch Fett enthält (»das aber hier eine kleine Rolle spielt«), und von einer feinen Membran umschlossen wird. Mit Recht hält er dieses Gewebe jetzt sehr nahe seinem »Vorknorpel«<sup>5</sup> (meinem vesiculösen Stützgewebe) verwandt.

<sup>1</sup> Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. p. 650—654.

<sup>2</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. p. 629 ff.

<sup>3</sup> Ibidem. Bd. LI. 1898. p. 457 ff. <sup>4</sup> Ibidem. Bd. L. 1897. p. 180 ff.

<sup>5</sup> Was man rationellerweise als »Vorknorpel« zu bezeichnen hat, geht aus

Über die genetischen Beziehungen sagt nun STUDNICKA in seiner letzten Mittheilung: »Die allmählichen Übergänge der ziemlich großen Zellen dieses Gewebes zu den Knorpelzellen sieht man so deutlich, dass es überhaupt nicht möglich ist daran zu denken, dass sich hier der Knorpel auf eine andere Weise, nur aus besonderen, kleinen Bildungszellen (die man da nicht sieht) bilden sollte<sup>1</sup>.« Wohl aber giebt er zu, dass hier und da einzelne der größten Zellen, die wahrscheinlich in Fettzellen umgewandelt sind, sich an der Knorpelbildung nicht betheiligen.

Um die Beziehungen zwischen den Zellen des periaxialen Gewebes und dem Knorpel richtig zu deuten, genügt es nicht ihre räumlichen Übergänge beim erwachsenen Thiere zu untersuchen; man wird hier nur zu leicht verleitet, dieselben ohne Weiteres als genetische aufzufassen. Zieht man jedoch die Ontogenese beider Gewebe in Betracht, so gewinnt man eine Auffassung jener Beziehungen, welche uns nicht zwingt, den hoch differenzirten, fetthaltigen Zellen des periaxialen Gewebes noch die Fähigkeit Knorpelgrundsubstanz zu erzeugen zuzuschreiben.

Zum Verständnis des Folgenden ist es nöthig, sich die topographischen Beziehungen zwischen dem Schwanzknorpel und dem gedachten Gewebe in Erinnerung zu rufen, wie sie durch die Untersuchungen von GOETTE, STUDNICKA und meine oben gemachten Angaben bekannt geworden sind. Vor Allem muss man im Auge behalten, dass dieses ep- und hypaxiale Gewebe im Bereiche der Schwanzflosse durch fibröse Platten, die nichts Anderes sind als eine Fortsetzung des Perichondriums der dorsalen und ventralen Knorpelstrahlen, scharf von dem umgebenden Fett- und Bindegewebe getrennt wird und schon dadurch, ähnlich wie der Schleimknorpel von *Ammocoetes*, als ein skeletoblastisches (skeletogenes, GEGENBAUR) Gewebe sui generis aufgefasst werden muss.

Am Schwanzende sind bekanntlich die proximalen Enden der Flossenstrahlen zur Bildung eines zusammenhängenden Knorpelstreifens vereinigt, welcher ventral mit der *Elastica externa Chordae*, dorsal mit der Durascheide des Rückenmarkes (Fig. 12) innig verschmolzen ist. Dazu kommt noch ein nicht durchaus kontinuierlicher Knorpelstreif in den sog. epichordalen Seitenräumen, d. i. zwischen *Chorda*, Rückenmark und dem Perichondrium (vgl. p. 133 und Fig. 18).

STRASSER's und meinen Schilderungen deutlich hervor und wäre es, zur Vermeidung von Missverständnissen empfehlenswerth, diese Auffassung anzunehmen. Man vergleiche übrigens die nachfolgenden Bemerkungen über HASSE's »Vorknorpel«, sowie die Anmerkung 1, p. 632 meiner Abhandlung über das knorpelige Skelett von *Ammocoetes branchialis*.

<sup>1</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. LI. 1898. p. 457.

Das periaxiale Gewebe schiebt sich nun in caudocranialer Richtung allmählich, und zwar, wie erwähnt, ventral viel früher als dorsal, zwischen die Knorpelbelege und den Achsenstrang ein, hebt sie von der Chorda einerseits, der Rückenmarksumhüllung andererseits ab, so dass nunmehr die verschmolzenen proximalen Enden der Knorpelstrahlen unmittelbar an dieses Gewebe stoßen (Fig. 13). Kopfwärts verfolgt nimmt dasselbe immer mehr an Masse zu und drängt daher die Enden der Knorpelstrahlen immer weiter vom Achsenstrange ab. Die bisher verschmolzenen Knorpelstrahlen werden dabei allmählich frei, von einander unabhängig, so dass ihre verdickten, kopfwärts umgebogenen Basen wie eingetaucht in das ep- oder hypaxiale Gewebe erscheinen (vgl. den mit *o* bezeichneten Strahl in Fig. 13).

Mit der zunehmenden Entfernung von der Schwanzspitze nehmen auch die Fettzellen im periaxialen Gewebe immer mehr zu und hört auch die scharfe Abgrenzung desselben vom umgebenden Fett- und Bindegewebe allmählich auf.

Verfolgt man diese Verhältnisse an einem medianen Sagittalschnitt durch das Körperende eines älteren *Ammocoetes* oder von *Petromyzon*, so gewinnt man den Eindruck, als ob sich allmählich, gegen die Schwanzspitze fortschreitend, das fetthaltige, periaxiale Gewebe in Knorpel umwandeln würde. In der That gestalten sich jedoch die genetischen Beziehungen beider Gewebe anders, wie das Studium ihrer Entwicklung lehrt.

Beim 3 cm langen *Ammocoetes* wird das Ende des Achsenstranges von dicht gelagerten, protoplasmatischen Zellen wie von einer soliden Knospe umschlossen, beziehungsweise gehen die noch undifferenzierten Zellen der Chorda, des Rückenmarkes, sowie die der dorsalen und ventralen Chondrodermis in eine knospenartige Zellmasse über, welche unmittelbar vom Epithel der Epidermis überzogen wird.

An Schnitten, welche nicht genau senkrecht die Trennungsfläche der Epidermis und dieser Schwanzknospe treffen, scheinen die Elemente beider ohne Grenze in einander überzugehen, und könnte man da leicht verleitet werden genetische Beziehungen zwischen beiden, beziehungsweise auch zwischen der Epidermis und den aus der Chondrodermis aussprossenden Knorpelanlagen anzunehmen, wie sie v. KUPFFER<sup>1</sup> in der Kiemenregion zwischen Exoderm und Anlage der Kiemenknorpel nachzuweisen versucht hat. Dieser Nachweis

<sup>1</sup> Über die Entwicklung des Kiemenskelettes von *Ammocoetes* und die organogene Bestimmung des Exoderms. Verhandl. Anat. Ges. 9. Vers. Basel 1895. p. 105.



scheint mir, wie ich an anderer Stelle<sup>1</sup> hervorhob, nicht ganz einwandfrei erbracht, da mir bei der Schwierigkeit des Objektes die Möglichkeit durch die Schnittrichtung vorgetäuschte räumliche Übergänge für genetische zu nehmen, nicht ausgeschlossen erscheint.

Dasselbe Verhältnis finden wir noch bei 4 cm langen *Ammocoetes*, während bei wenig längeren Exemplaren (von 4,3 und 4,5 cm) das Zellgewebe, welches in der Schwanzspitze noch das ep- und hypaxiale Gewebe bildet, sich etwas zu lockern beginnt, so dass es mehr den Charakter der Chondrodermis annimmt.

Bei einem *Ammocoetes* von 4,5 cm Länge, dessen Schwanz in HERMANN'S Platinchlorid-Osmiumsäure-Eisessig fixirt worden war, bietet das hypochordale Gewebe von der Schwanzspitze bis auf eine Strecke von 2 mm kopfwärts ein Bild, wie es in Fig. 16 dargestellt ist: Die Basen der Vorknorpelstrahlen (*K*) stecken in einem noch verhältnismäßig dichten Zellgewebe, in dem die Vorknorpelzellen ganz allmählich (bei *Ü*) in die indifferenten Zellen übergehen, welche bis zur Oberfläche der Chorda (*E*) reichen. Dieselben erscheinen kurz spindelförmig und mit ihren Längsachsen leicht schräg gegen die Schwanzspitze geneigt, wie die Vorknorpelstrahlen selbst. Weiter kopfwärts, 2—2,7 mm von der Schwanzspitze entfernt, beginnen sich zunächst vereinzelt Zellen dieses Gewebes beträchtlich zu vergrößern, ein blasenförmiges Aussehen anzunehmen (Fig. 16 *VZ*) und treten Fetttröpfchen in denselben auf.

Je weiter kopfwärts, desto mehr Zellen erleiden die Umwandlung in blasige, fetthaltige, so dass diese oft ganze geschlossene Gruppen bilden (Fig. 17 *VZ*). Stets bleibt aber eine große Anzahl indifferenten Zellen, theils zwischen den blasigen (*PZ*), theils um die Vorknorpelenden (*HG'*) oder an der Oberfläche der Chorda (*HG*) erhalten.

Noch weiter kopfwärts verliert sich mit dem Aufhören der ventralen Flossenstrahlen das hypochordale Gewebe, während dorsal sämtliche Zellen in fetthaltige Blasen umgewandelt erscheinen, zwischen die nunmehr auch Blutgefäße eindringen, wie ich dies schon vom 3 cm langen *Ammocoetes* geschildert habe (Fig. 2 *ea*). Das ursprünglich indifferente, periaxiale skeletoblastische Zellgewebe erleidet also in den verschiedenen Abschnitten des Schwanzachsenskelettes mit der Entfernung von der Schwanzspitze verschiedene Differenzirungen.

<sup>1</sup> Über den feineren Bau und die Entwicklung des Schwanzflossenknorpels von *Petromyzon* und *Ammocoetes*. Anat. Anz. Bd. XIX. 1901. p. 20.

Wie die vergleichende Untersuchung weiterer Entwicklungsstadien lehrt, werden die fettfreien, indifferenten Zellen um das äußerste Ende des Achsenstranges unmittelbar zu Vorknorpel-, und weiterhin zu Knorpelzellen, indem sie, wie ich beim 5 cm langen *Ammocoetes* finde, zunächst größer werden, durch gegenseitige Pressung polyedrische Formen annehmen und zwischen sich eine deutliche, mit Eosin färbare Zwischensubstanz bilden. Weiter kopfwärts findet eine Umwandlung der indifferenten Zellen in Vorknorpelzellen nur in unmittelbarem Anschlusse an die proximalen Enden der Vorknorpelstäbe statt, wodurch diese theils länger, theils unter einander verbunden werden (Fig. 13 *VK*). Eine geringere Anzahl indifferenten Zellen wird zwischen den heranwachsenden blasigen Zellen immer mehr eingengt.

Mit der Umwandlung der prochondralen Substanz in die protochondrale — beim 6 cm langen Thier — tritt dann die Grenze zwischen dem Knorpelgewebe und dem vesiculösen Gewebe, wenn auch ihre Elemente in Größe und Form wenig verschieden sind, deutlich durch das verschiedene färberische Verhalten der Interzellulärschicht hervor. Im Knorpel färbt sie sich mit Hämalaun und erscheint ziemlich gleichmäßig in der Form des bekannten, einheitlichen Alveolenscheidewandsystems. Die blasigen, fetthaltigen Zellen hingegen werden bald nur durch so dünne, mit Eosin roth färbbare Scheidewände getrennt, dass man diese am Schnitt für Zellmembranen halten möchte und auch gehalten hat (STUDNICKA) (Figg. 18, 20 *VZ*, Fig. 21), bald schieben sich zwischen die fetthaltigen Zellen protoplasmatische ein, die immer mehr verdrückt werden und oft nur an ihren stark färbbaren Kernen zu erkennen sind (Fig. 20, Fig. 18 *IZ*), endlich findet man in späteren Stadien auch Bindegewebsfäserchen und -bündel — nie aber Blutgefäße — das fetthaltige periaxiale Stützgewebe in den verschiedensten Richtungen durchziehen, ähnlich wie in der schleimhaltigen Grundsubstanz des arachnoidalen Füllgewebes und des Schleimknorpels von *Ammocoetes*.

Damit hat das ursprünglich indifferente periaxiale Zellgewebe in den mehr kopfwärts gelegenen Theilen eine weitgehende Differenzierung zu einem ziemlich selbständigen Gewebetypus erreicht, wie er auch noch dem erwachsenen Thiere zukommt, während in dem distalsten Abschnitte dasselbe sich einfach in Knorpelgewebe umwandelt.

Das caudale, periaxiale, fetthaltige Gewebe bildet in der That eine eigenthümliche Form des vesiculösen Stützgewebes, wie das arachnoidale Füllgewebe der Petromyzonten, das

Gewebe des Zungenbeinkiels von *Myxine* u. A.; im Bereich des Schädels war es als solches nicht zu erkennen, wesshalb ich seiner Zusammenstellung mit dem arachnoidalen Füllgewebe durch STUDNICKA<sup>1</sup>, obwohl ich im Gegensatze zu diesem Autor auch die Zellen des letzteren Gewebes, allerdings nur wenig, fetthaltig fand, nicht zustimmen konnte<sup>2</sup>. Wenn auch das caudale epaxiale Gewebe eine Strecke weit noch deutlich vom echten Fettgewebe des Thieres zu unterscheiden ist, indem die Zellen des letzteren viel größer sind (Fig. 13 F), stets randständige Kerne besitzen und zwischen sich reichlich verästelte Pigmentzellen und Blutkapillaren enthalten, so schwinden in der vorderen Körperregion diese Unterschiede und ist im Bereich der vorderen Körperhälfte das epaxiale Gewebe als gewöhnliches Fettgewebe aufzufassen, wie dies von RENAUT<sup>3</sup> u. A. geschehen ist.

Immerhin bietet aber auch das caudale, periaxiale Stützgewebe der Petromyzonten eine Reihe von Eigenthümlichkeiten, welche es von den genannten ähnlichen Geweben unterscheiden. Ich habe mir viel Mühe gegeben, dasselbe außer an Schnitten auch an frischen oder verschieden vorbehandelten Isolationspräparaten zu untersuchen. Dies ist desshalb ziemlich schwierig, weil es bei der geringen Menge des periaxialen Gewebes und der unmittelbaren Nähe des Fettgewebes kaum möglich ist ersteres rein unter die Nadeln zu bekommen. Ich verfuhr zuletzt so, dass ich vom frischen Schwanz die Haut, und damit ein gutes Theil des Fettgewebes entfernte; das so freipräparirte Skelett brachte ich in  $\frac{1}{2}$  0/0ige Osmiumsäure und präparirte mir nach der Fixirung die Chorda mit den ihr aufsitzenden ventralen Strahlen frei. Durch vorsichtiges Zerren mit den Nadeln gelingt es, das hypaxiale Gewebe im Zusammenhange mit den Strahlen von der Chordascheide loszutrennen. An isolirten Strahlen bleibt dann das Gewebe als eine kolbenförmige Verdickung haften, wie man sich unter dem Mikroskope überzeugen kann. Solche Stücke wurden nun unter der Lupe aufs Neue möglichst sorgfältig zerzupft.

Es ist mir nun niemals gelungen aus diesem Gewebe, ähnlich wie aus dem arachnoidalen Füllgewebe, Zellen mit Membranen zu isoliren. Die Zellen sind vielmehr nackte, glasartig durchsichtige Gebilde (Fig. 19 VZ), enthalten meist einen größeren Fettropfen und einen oder zwei (Fig. 20 VZ) runde Kerne, welche

<sup>1</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. p. 629 Anm. 1.

<sup>2</sup> Ibid. Bd. L. 1897. p. 181.

<sup>3</sup> Arch. de physiol. 1881. p. 847.

gelegentlich in direkter Zerschnürung betroffen werden. Wo eine solche Zelle ausgefallen ist (Fig. 19 *A*), bleibt eine ihrer Form entsprechende Nische zurück, welche von einem glänzenden, kapselähnlichen Saum umrandet wird (Fig. 19 *M*), der aber mit dem faserigen Gewebe kontinuierlich zusammenhängt.

Liegen nun mehrere dieser vesiculösen Zellen dicht beisammen, so stellt ihre Zwischensubstanz wirklich einfache membranartige Scheidewände, wie im Knorpel der Schwanzflossenstrahlen dar. An anderen Stellen spalten sich die Membranen und schließen faseriges Bindegewebe mit indifferenten, protoplasmatischen Zellen (Fig. 18 *IZ*) ein, so dass im Ganzen eine ähnliche Grundsubstanz entsteht, wie im Schleimknorpel, nur dass dieselbe keine schleimartige Substanz enthält.

Der Eindruck, als besäßen die Zellen Membranen, den man an Schnitten bekommt, ist also trügerisch; die scheinbaren Membranen gehören dem Zwischengewebe an, sind dichtere Begrenzungen desselben gegen die Zellen, ganz so, wie ich dies auch beim vesiculösen Stützgewebe von *Myxine* beschrieben habe und noch eingehender erörtern werde.

An mit Alkoholäther extrahierten Schnitten zeigen die Zellen ein fast leeres Aussehen (Fig. 20 *VZ*, Fig. 22 *FZ*), und sieht man nur an den noch weniger fetthaltigen von ihrem runden, häufig in der Mitte gelegenen Kern weitmaschige Netzstränge einer kaum färbbaren, protoplasmatischen Substanz zur Peripherie ziehen.

Die proximalen Enden oder Basen der Knorpelstrahlen gehen nun räumlich in dieses weit differenzierte periaxiale Gewebe über. In manchen Fällen, d. h. wahrscheinlich zeitweilig, sind sie gegen dasselbe durch einen ähnlichen stärkeren Grenzsaum von Grundsubstanz (Fig. 13 *GS*) abgegrenzt, wie gegen das Perichondrium. An der Oberfläche desselben findet aber noch Anlagerung neuer Chondroblasten, die aus den überall im vesiculösen Stützgewebe verstreuten indifferenten Zellen hervorgehen, und Anbildung neuer Knorpelsubstanz statt (Fig. 13 *pa'*), wobei der Grenzsaum allmählich aufgelöst und zu gewöhnlichen Grundsubstanzscheidewänden umgeprägt wird, gerade so, wie bei der perichondralen Auflagerung an der Oberfläche der Strahlen.

Eine Umwandlung von indifferenten Zellen in Chondroblasten, und dieser in Knorpelzellen, findet aber auch mitten im vesiculösen Stützgewebe, außer Zusammenhang mit den geschlossenen Knorpelmassen statt. So sieht man in späteren Stadien zwischen den großblasigen, fetthaltigen Zellen einzelne, kleine Knorpelzellen oder Gruppen

von solchen (Fig. 20 *KZ*) eingeschlossen, die unmöglich aus den ersten hervorgegangen sein können, sondern eben nur aus den protoplasmatischen Reservezellen im Fasergewebe (*F*) zwischen den blasigen Zellen.

Besonders deutlich wird dies bei *Petromyzon fluviatilis*, von dem ich in Fig. 22 eine Partie des hypochondralen Fettgewebes abgebildet habe. Wenn man dieses Bild betrachtet und auf Grund der aus einander gesetzten histogenetischen Verhältnisse zu deuten sucht, so kann man der oben angeführten Schilderung und Auffassung STUDNICKA's unmöglich zustimmen. Indifferente Zellen, sowie junge Knorpelzellen (*KZ*) finden sich vereinzelt oder in kleinen Gruppen verstreut durch das ganze Gewebe zwischen den großen Fettzellen (*FZ*), besonders reichlich knapp am Perichondrium, aber sogar dicht an der *Elastica chordae*, also weit entfernt vom proximalen Ende der Knorpelstrahlen.

Ehe diese verstreuten Chondroblasten ihre charakteristische, mit Hämalaun färbare »Kapsel« erhalten, sind sie von den kleineren noch fettfreien vesiculösen Zellen nicht zu unterscheiden. Wenn die Kapseln nun um dieselben auftreten, so entsteht der Anschein, als hätte sich eine vesiculöse Zelle unmittelbar in eine Knorpelzelle umgewandelt. Es werden aber auch schon weit differenzierte fetthaltige Zellen des vesiculösen Stützgewebes in die Knorpelanlage aufgenommen; dies geschieht jedoch nicht dadurch, dass sie selbst Grundsubstanz um sich erzeugen, wie STUDNICKA meint, sondern auf passive Weise, indem sie gleichsam von Grundsubstanz umflossen werden.

Von den Basen der Knorpelstrahlen, sowie von den zwischen den blasigen Zellen verstreuten jungen Knorpelzellen geht wieder eine assimilatorische Wirkung auf die umgebenden fremdartigen Elemente aus und sind es zunächst die Bindegewebsfäserchen zwischen den blasigen Zellen, welche unter dem Einflusse dieser Wirkung Veränderungen erleiden, die nicht anders als Verknorpelung bezeichnet werden können.

Im Anschluss an bereits mit kapselartiger Grundsubstanz umgebene Knorpelzellen (Fig. 20 *KZ* und Fig. 21 *K*) nehmen die Fäserchen eine stärkere Färbbarkeit mit DELAFIELD's Hämatoxylin, Orcein etc. an und treten dadurch am Querschnitte als dunkle Punkte (Fig. 20 *KF*, Fig. 21) oder von der Fläche gesehen als feine Faseretze um die blasigen Zellen hervor (Fig. 21 *M*).

Dieselbe chondromucoide Umwandlung erleiden auch gröbere Bindegewebsbündel und finde ich z. B. bei *Petromyzon Planeri* (Fig. 21 *B*)

solche verknorpelte Bündel oft auf lange Strecken zwischen den blasigen Zellen gegen die Chorda hin ziehen. Auch die gröberen elastischen Körner, welche sich in der Nähe der *Elastica chordae* stets im vesiculösen Gewebe vorfinden, zerfallen zu kleineren Körnern (Fig. 22 *KR*) und werden ganz analog, wie beim perichondralen Wachsthum der Knorpel zu Grundsubstanz umgewandelt.

STUDNICKA<sup>1</sup> hat diese Verhältnisse kurz, aber zutreffend geschildert, nur ist er sich darüber nicht klar geworden, ob die Fasern später mit der Bildung der Knorpelkapsel etwas zu thun haben, oder in die Grundsubstanz aufgenommen werden. Die Entscheidung dieser Frage ergibt sich aus dem Folgenden.

Die Netze um die blasigen, fetthaltigen Zellen werden immer dichter und wandeln sich zunächst in eigenthümlich durchlöcherter (Fig. 23), endlich in solide Membranen um, die aber, wie im Knorpel, stets zwei benachbarten Zellen gemeinsam sind. In diese Scheidewände werden auch die gröberen Faserbündel eingeschmolzen, und so findet man z. B. bei *Petromyzon fluviatilis* 5—6 mm von der Schwanzspitze kopfwärts das Zwischengewebe zwischen den großblasigen Zellen in ein einfaches, intercelluläres Fachwerk umgewandelt, das sich mit Hämalaun etc. stark färbt und somit wie die Grundsubstanz im weichen, chondromucoiden Knorpelgewebe der Flossenstrahlen sich verhält.

Dennoch ist dieses Gewebe noch leicht vom angrenzenden, echten Knorpel zu unterscheiden, einmal dadurch, dass die membranösen Scheidewände zwischen den großblasigen Zellen vielfach verbogen erscheinen, weil sie viel dünner sind als die Grundsubstanzwände zwischen den Knorpelzellen, welche, wie wir noch hören werden, bei *Petromyzon fluviatilis* nicht einfach sind, sondern aus Kapselsubstanz und einer Zwischenlamelle bestehen. Besonders gut tritt der Unterschied bei Doppelfärbung mit DELAFIELD's Hämatoxylin und Congoroth hervor, wobei sich die unregelmäßigen Scheidewände zwischen den vesiculösen Zellen mehr braunroth, die zwischen echten Knorpelzellen blau färben; endlich sind die Zellen dieses verknorpelnden Gewebes durch ihre ungleiche Größe verschieden von den mehr gleichmäßigen Knorpelzellen. Alles in Allen können die Bilder bei *Petromyzon fluviatilis* für sich allein gesehen leicht den Eindruck hervorrufen, dass diese großblasigen Zellen, wie dies GEGENBAUR und

<sup>1</sup> Über verknorpelte Fasern im Bindegewebe einiger Thiere. Sitzungsber. kgl. böhm. Ges. Wissensch. 1897. Nr. 65.

STUDNICKA gedeutet haben, sich unmittelbar in Knorpelzellen umwandeln.

Die so von Knorpelgrundsubstanz umschlossenen Zellen zeigen jedoch alsbald, ganz ähnlich wie die bei der Neurapophysenbildung im epaxialen Fettgewebe eingeschlossenen Fettzellen regressive Erscheinungen. Zunächst ist an vielen eine Kernzerschnürung zu beobachten, so dass manche Zellen bis zu sechs und mehr Kerne enthalten. Dann erleiden sie aber in toto eine chondromucoide Umwandlung, zerfallen zu stark mit Hämalan, saurem Orcein etc. färbaren Körnchen, die dann zusammenfließen. So findet man besonders in den proximalen Theilen der Strahlen, welche zum Theil auf Kosten des vesiculösen Stützgewebes entstanden sind, reichliche solche degenerirende Zellen (Fig. 27 DZ) oder ganze Zellbezirke von oft sehr großer Ausdehnung (80  $\mu$  Breite, 100  $\mu$  Länge). Im weiteren Verlaufe werden dieselben durch den Wachstumsdruck der Nachbarschaft zu immer dünner werdenden Scheidewänden verdrückt und endlich in der typischen Architektur der Grundsubstanzwände unkenntlich.

So sehen wir also, dass auch das caudale, vesiculöse Gewebe nicht unmittelbar in Knorpelgewebe sich umwandelt; vielmehr geht die Bildung des Knorpels auch hier von indifferenten, zu Chondroblasten werdenden Elementen aus, unter gleichzeitiger Assimilation und Einschmelzung der bereits weit differenzirten Fasern und Zellen.

Bevor ich mich nun zur Besprechung der Schwanzflossenknorpel von *Petromyzon* wende, seien einige historische Bemerkungen eingefügt.

Die Darstellung, welche ich bisher von der Entwicklung des Knorpelgewebes in der Schwanzflosse des *Ammocoetes* gegeben habe, bestätigt zunächst meine durch frühere Untersuchungen am fertigen Gewebe gewonnene Überzeugung, dass in den weichen Knorpeln von *Ammocoetes* eine Intercellularsubstanz vorhanden ist, und dass dieselbe ein homogenes, einheitliches Alveolenwerk bildet, welches als vermehrte primäre Kittsubstanz von geändertem chemischem Charakter aufgefasst werden kann.

Damit muss man die Vorstellung, welche dieses Knorpelgewebe als typischen Vertreter eines »Knorpels ohne Grundsubstanz« hinstellen suchte, endgültig verlassen. Dies zwingt uns aber auch, die gang und gäbe Anschauung von der »kapsulären« Entstehung und Zusammensetzung der Knorpelgrundsubstanz überhaupt in Frage zu ziehen. Dies ist auf Grund sehr eingehender Beobachtungen über die erste Knorpelentwicklung bei den Urodelen von H. STRASSER<sup>1</sup> schon vor längerer Zeit geschehen, ohne dass jedoch seine Anschauungen bis heute durchzudringen und die ältere Lehre von der Entwicklung des Knorpelgewebes

<sup>1</sup> Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Eine morphologische Studie. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.

zu verdrängen vermochten. Eine Autorität, wie KÖLLIKER, konnte die Schilderungen STRASSER's nicht bestätigen<sup>1</sup>.

Desshalb erscheint es mir wichtig, hier die auffallende Übereinstimmung in STRASSER's und meinen Beobachtungen nachdrücklich zu betonen. Die Bedeutung dieser Übereinstimmung liegt hauptsächlich darin, dass STRASSER's Untersuchungen einen typischen Hyalinknorpel, die meinen einen bisher als »Knorpel ohne Grundsubstanz« oder echten »Zellknorpel« bezeichneten betreffen. STRASSER sieht, wie ich, im ursprünglichen Blastem dichtgedrängte Kerne, zwischen denen ein Protoplasma oft kaum nachzuweisen ist; da auch deutliche Zellgrenzen fehlen, nimmt er in diesem Blastem eine theilweise unvollkommene Trennung der sich theilenden Zellen an, bei welcher an Stelle eines trennenden Spaltes durch Umwandlung und Verdichtung des Protoplasmas ein zartes zellscheidendes und Zellen einschließendes Alveolenwerk auftritt, welches man auch als Kittsubstanz auffassen kann. Bei der weiteren Entwicklung dieses prochondralen Alveolenwerkes spielen gewisse zellige Elemente, welche durch den Wachstumsdruck komprimirt werden und so dichtere, dunkle prochondrale Elemente (meine Intercalarzellen) bilden, eine Rolle, indem Theile ihres Protoplasmas mit dem Alveolenwerk vollständig verschmelzen. Späterhin verschwinden diese dunklen, prochondralen Elemente, indem die kernhaltigen Reste zu echten Knorpelzellen heranwachsen, ihre Selbständigkeit wieder erlangen, aber nicht ohne von ihrer Substanz eingeübt zu haben. Die Knorpelgrundsubstanz entsteht durch eine Umwandlung dieses prochondralen Alveolenwerkes und vermehrt sich weiterhin in kontinuierlicher Bildung und nicht als Ablagerung im HEIDENHAIN'schen Sinne als Kapseln, die sich etwa ähnlich den Jahrringen zusammenfügen. Die Entstehung des ersten Knorpelgewebes aus einer syncytialen Protoplasmanasse, »einer kontinuierlichen protoplasmatischen Grundsubstanz mit rundlichen freien Kernen«, hat schon GOETTE<sup>2</sup> bei der Unke erkannt. Seine weiteren Schilderungen, wie in dieser Protoplasmanasse die erste Knorpelgrundsubstanz entsteht, sowie sein Versuch für andere Knorpeltheile einen Bildungsmodus nach der älteren Auffassung, bei welchem getrennte Zellen zuerst sich mit »Kapseln« umgeben, während dann zwischen denselben eine ziemlich feste Zwischensubstanz entsteht, festzuhalten, finden in STRASSER's und meinen Beobachtungen allerdings keine Bestätigung. Immerhin muss aber hervorgehoben werden, dass GOETTE wie LEYDIG, FREUND und GEGENBAUR<sup>3</sup> zwischen »Kapsel« und Intercapsularsubstanz keinen principiellen Unterschied sah, sondern beide zusammen als von den Zellen stammende, eigentliche Intercellularsubstanz auffasste. Die innigen, genetischen Beziehungen zwischen Knorpelzelle und Grundsubstanz sind in ausführlicher Weise von FLESCH<sup>4</sup> dargethan worden, doch soll auf seine Ausführungen, welche sich nicht mit der ersten Knorpelentwicklung befassen, erst bei einer späteren Gelegenheit eingegangen werden. Dasselbe gilt von den umfassenden Beobachtungen HASSE's<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. 1889. Bd. I. p. 317.

<sup>2</sup> Die Entwicklungsgeschichte der Unke etc. Leipzig 1875. p. 367 u. 437.

<sup>3</sup> Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Heft. Leipzig 1872.

<sup>4</sup> Untersuchungen über die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels. Würzburg 1880.

<sup>5</sup> Das natürliche System der Elasmobranchier etc. Besonderer Theil. 1. Lief. Jena 1882.



über das Knorpelgewebe der Elasmobranchier, aus denen er eine Stütze für die Anschauungen STRASSER's abzuleiten suchte. Die Darstellung HASSE's ist, wie er selbst zugiebt, nicht immer leicht verständlich; doch scheint er die Übereinstimmung mit STRASSER, da er die erste Entstehung von Knorpelsubstanz nicht untersucht hat, darin zu suchen, dass er die höheren, hyalinen Knorpelformen der Elasmobranchier aus einer niedrigeren Form, die er als Vorknorpel bezeichnet, abzuleiten versucht. Diesen Vorknorpel, den HASSE wiederholt auch als prochondrale Substanz bezeichnet, fasst er aber als eine selbständige Art von Knorpelgewebe auf und entspricht derselbe durchaus nicht dem, was STRASSER in der ontogenetischen Entwicklung als Vorknorpel, prochondrale Substanz, bezeichnet hat. Andererseits schildert HASSE in seinem sogenannten gemischten Knorpel das Alveolenwandssystem, welches die hyalinen Höfe einschließt, zutreffend als hervorgegangen aus der prochondralen Substanz; doch ist dies dann in der That die prochondrale Substanz STRASSER's, meine protochondrale Grundsubstanz und nicht das, was HASSE sonst als Vorknorpel bezeichnet. Dabei ist es HASSE auch unterlaufen (vgl. seine Figg. 4 und 30) offenbare Kunstprodukte, Schrumpfstreifen, die er selbst als wachsartig glänzende, allein gegen die Umgebung nicht scharf abgesetzte Fäden beschreibt, als Reste der prochondralen Grundsubstanz zu deuten.

Die dunklen, prochondralen Elemente STRASSER's konnte weder HASSE bei seinen Untersuchungen, noch STÖHR<sup>1</sup> bei der ersten Knorpelbildung der Anuren nachweisen. Dagegen hat dieser Autor die ursprünglich syncytiale Anlage der Knorpel im Schädel von Anuren wie Urodelen<sup>2</sup> übereinstimmend mit STRASSER gesehen. Von Interesse im Hinblick auf die ferneren Schicksale der protochondralen Grundsubstanz ist ferner die Beobachtung STÖHR's, dass in den Fortsätzen des Quadratum (mit Ausnahme des postorbitalen) bei Urodelen die Knorpelzellen sich so vermehren, dass die Grundsubstanz ganz verdrängt wird und nur in Form sehr schmaler Streifen zwischen den Zellen erhalten bleibt, so dass man — wie STÖHR sich in Anlehnung an die ältere Vorstellung ausdrückt — auf den ersten Blick wahren Zellknorpel vor sich zu haben glaubt.

Im Gegensatz zu diesen beiden Autoren hat BORN<sup>3</sup> bereits vor STRASSER, allerdings in der perichondralen Wachstumszone, die jedoch gewissermaßen dem Vorknorpel analog ist, bei der Eidechse zwischen den gewöhnlichen, dichtgedrängten Kernen eigenthümliche (nach Hämatoxylin) dunkelblaue, spindel- bis sternförmige Körperchen gesehen und dieselben mit der Entstehung des die Knorpelzellen umschließenden Maschenwerkes in Zusammenhang gebracht. Dieses Maschenwerk schildert er als »zusammenhängendes wabenartiges Gerüst«, das um jede einzelne Zelle, seltener um zwei zusammen, einen polygonalen »Hof«, die Kapsel der Zelle, abgrenzt.

Auf die mannigfachen Anknüpfungspunkte, welche sich zwischen meinen Beobachtungen über die Entwicklung des Knorpelgewebes bei den Cyclostomen und den neuesten Mittheilungen von HANSEN<sup>4</sup> und SPULER<sup>5</sup> über die Chondro-

<sup>1</sup> Zur Entwicklungsgesch. des Anurenschädels. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. 1882. p. 71.

<sup>2</sup> Zur Entwicklungsgesch. des Urodelenschädels. Ibid. Bd. XXXIII. 1879.

<sup>3</sup> Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876. p. 20.

<sup>4</sup> Über die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899. p. 417.

<sup>5</sup> Beitrag zur Histiogenese des Mesenchyms. Verhandl. Anat. Ges. 13. Vers. Tübingen 1899. p. 13.

genese ergeben, soll bei einer anderen Gelegenheit eingegangen werden. Hier sei nur betont, dass aus denselben mit Übereinstimmung hervorgeht, dass Theile des Zellprotoplasmas, nach HANSEN auch ganze Zellen in die Bildung der Grundsubstanz eingehen, und dass letztere eben so gut, wie die Zelle, als in gewissem Sinne »lebendig«, d. h. selbständig formativer Prozesse fähig zu denken ist.

Schließlich sei an die neueste, allerdings etwas schematische Darstellung über die erste Entwicklung des Knorpelgewebes von RETTERER<sup>1</sup> erinnert. Nach derselben besteht die erste Knorpelanlage der Extremitäten bei Säugethieren aus sehr chromatinreichen Kernen und einer dichten und körnigen Protoplasma-masse, die keine Zellgrenzen erkennen lässt (*tissu précurseur* aber auch *pré-cartilage*). In demselben entstehen die ersten Spuren der Grundsubstanz in Form von Linien, welche nach Art der Intercellularsubstanz in einem Epithel polyedrische Felder von Protoplasma um die Kerne begrenzen. Diese Balken färben sich mit Thionin-Anilin lila. RETTERER bezeichnet diesen jüngsten Knorpel nicht unpassend als Knorpel von epithelialeem Aussehen. Damit steht allerdings im Widerspruch, wenn RETTERER, nach der alten irrhümlichen Gepflogenheit, diese ersten Grundsubstanz-Scheidewände als Kapseln bezeichnet und die Grundsubstanz erst später entstehen lässt. Durch Verdickung der Balken und Bildung der »sekundären« Kapseln geht aus dem epitheloiden der hyaline Knorpel hervor.

Nach alledem ist die Auffassung, dass zuerst Kapseln um die Chondroblasten entstehen, und erst später und unabhängig von und zwischen denselben eine Zwischen- oder Grundsubstanz, unhaltbar, und erfordern die Bilder, welche dafür gedeutet worden sind, eine andere Erklärung. Jener älteren Auffassung ist auch STUDNÍČKA bei seinen Untersuchungen gefolgt, und dürften manche Widersprüche in seiner Darstellung über die Entwicklung des Cyclostomenknorpels — so z. B. wenn er einmal die Grundsubstanz durch die Kapsel hindurch ausgeschieden werden<sup>2</sup>, dann wieder aus einer Umwandlung oder einem Verschmelzen von Kapseln entstehen lässt — darauf zurückzuführen sein, dass er die thatsächlichen Verhältnisse, welche er wiederholt gut beobachtet hat, mit jener aprioristischen Anschauung in Einklang zu bringen suchte.

Während KÖLLIKER's Darstellung noch sichtlich unter dem mächtigen Einflusse der Lehre SCHWANN's steht, scheint mir der Grund, warum STUDNÍČKA an dieser Anschauung festzuhalten versuchte, nicht zum mindesten darin gelegen zu sein, dass er nur die postembryonale Entwicklung des Knorpelgewebes verfolgt hat, bei der man in der That nicht selten auf Bilder stößt, welche die Ansicht der genannten Autoren zu rechtfertigen scheinen: Zellen des Perichondriums (Chondroblasten), welche zuerst eine ganz dünne, mit Hämalaun blau sich färbende »Kapsel« bekommen, und diese »Kapseln« getrennt durch Theile der faserigen Grundsubstanz.

Ich habe diese Bilder bei Cyclostomen zuerst beschrieben<sup>3</sup> und an anderer Stelle<sup>4</sup> auch erklärt.

<sup>1</sup> Structure et évolution du cartilage transitoire. Compt. Rend. Paris 1899. S. XI. p. 472 und Évolution du cartilage transitoire. Journ. de l'anat. et de la phys. T. XXXVI. 1900. p. 467.

<sup>2</sup> Anat. Anz. Bd. XIV. 1898. p. 285.

<sup>3</sup> Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896. p. 628.

<sup>4</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. 1897. p. 174 ff.

Während der Schwanzknorpel von *Ammocoetes* vollkommen mit dem Kiemenknorpel übereinstimmt, und in dem einen eben so wenig wie im anderen von »Kapseln« um die Zellen gesprochen werden kann, kommen kapselartige Bildungen im Schwanzknorpel von *Petromyzon* thatsächlich vor und wende ich mich nunmehr zur Besprechung dieses Knorpels.

### B. Der Schwanzknorpel von *Petromyzon Planeri*, *fluvialis* und *marinus*.

Ich muss vorausschicken, dass dieses Skelettstück bei der Metamorphose keine so stürmischen Veränderungen erfährt, wie z. B. das Schädel skelett. Die Vorgänge, welche sich am Schwanzflossenskelette weiterhin abspielen, können vielmehr als ununterbrochen fortschreitendes Wachsthum aufgefasst werden, welches mit der Erstarkung des ganzen Organs und seiner ausgesprochenen Verwendung als Steueruder allerdings bemerkenswerthe Veränderungen im Gefolge hat; dieselben sind aber nicht anders aufzufassen als z. B. die Veränderungen, welche uns beim Vergleiche eines embryonalen Rippenknorpels und eines solchen des Erwachsenen entgegentreten.

Betrachtet man zunächst die Schwanzknorpel des kleinen Bachneunauges (*Petromyzon Planeri*), so lassen dieselben auf den ersten Blick keine wesentlichen Unterschiede gegenüber denen des *Ammocoetes* erkennen. Die Größe der Zellen, Masse der Intercellularsubstanz, sowie die Dimensionen der Knorpelstrahlen im Ganzen sind so ziemlich dieselben, wie bei alten *Ammocoetes* vor der Verwandlung.

Das Perichondrium bildet eine bis zu 15  $\mu$  dicke Schicht von deutlich faseriger Beschaffenheit und auffallend langgestreckten, stäbchenförmigen Kernen, die in mehreren Lagen über einander geschichtet sind. Der Oberflächengrenzsaum ist an den dünneren Strahlen noch erhalten, an anderen nahezu verschwunden, wie dies STUDNICKA<sup>1</sup> als Regel für das große Flussneunauge angiebt. Eben so sind die kopfwärts umgebogenen proximalen Enden der Flossenstrahlen in der ep- oder hypaxialen Knorpelleiste — an dem von mir untersuchten Exemplare — nicht mehr scharf von der verbindenden Zellmasse zu trennen, doch scheinen da individuelle Verschiedenheiten vorzukommen.

Die freien Enden der Flossenstrahlen zeigen noch an vielen Stellen syncytialen Charakter, ein Verhalten, das man als Beweis ihres noch fort dauernden Wachsthums ansehen muss. Daran schließt sich eine einfache Reihe abgeplatteter Zellen, zwischen denen man — ebenfalls

<sup>1</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. p. 611.

ein Zeichen des Wachstums nach embryonalem Typus — auf eine kurze Strecke noch dunkle Intercalarzellen eingeschlossen sieht. Die Intercellularsubstanz stellt, wie bei *Ammocoetes*, ein einfaches, stark mit Hämalan oder DELAFIELD'S Hämatoxylin-Thonerde färbbares Wabenwerk dar. Nur in den basalen Theilen der Flossenstrahlen glaube ich da und dort eine Andeutung von Kapselbildung um die Zellen zu sehen; doch ist dieselbe so wenig hervortretend, dass sie die sonstige Übereinstimmung im Aussehen der Flossenstrahlen von *Ammocoetes* und *Petromyzon Planeri* nicht zu stören vermag. Man ist daher nicht berechtigt ganz allgemein zu behaupten, dass der Schwanzknorpel von *Petromyzon* höher steht, als der von *Ammocoetes*, indem man dem ersteren neben einer »wirklichen Grundsubstanz« überall eine »deutliche, blau sich färbende« und »außerhalb dieser noch eine ungefärbt bleibende (gelbe) Kapsel« zuschreibt, wie dies STUDNICKA<sup>1</sup> gethan hat.

Aus dem Vergleich des feineren Baues der Schwanzflossenknorpel von *Ammocoetes* und *Petromyzon Planeri* geht deutlich hervor, dass nicht Unterschiede in der Thierart auch solche im Bau des Knorpels bedingen; es sind vielmehr ausschließlich die geänderten funktionellen Bedingungen, welche allmählich — bei *Petromyzon Planeri* noch kaum wahrnehmbar, deutlich hervortretend bei *Petromyzon fluviatilis* — aus dem weichen, einfachen Gewebe des *Ammocoetes* das widerstandsfähigere und höher entwickelte beim kräftigen, freischwimmenden Thiere gestalten.

Die Art und Weise, wie dies geschieht, ist an den Knorpelstrahlen von *Petromyzon fluviatilis* Schritt für Schritt zu verfolgen, und scheint mir auch für das Verständnis des grundsubstanzreichen Knorpels der höheren Thiere von größtem Interesse.

Verfolgt man einen Schwanzflossenstrahl von *Petromyzon fluviatilis* von der Spitze gegen die Basis, so findet man erstere, wie dies STUDNICKA<sup>2</sup> beschreibt und abbildet, von einer einzigen Reihe abgeplatteter Zellen gebildet, die im Durchschnitt  $8\ \mu$  lang und  $5\ \mu$  hoch sind; weiterhin verdoppelt sich diese Zellreihe, dann theilt sich jede wieder senkrecht zur Längsachse des Strahles, kurz ein solches Strahlenende bietet, gegen das Achsenskelet verfolgt, ein Bild, wie es die auf einander folgenden Stadien der ontogenetischen Entwicklung gezeigt haben.

<sup>1</sup> Anat. Anz. l. c. p. 285.

<sup>2</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. p. 614. Fig. 8, Taf. XXX.

Manchmal wird die Spitze des Strahles auch von einigen Reihen mehr isodiametrischer Zellen von 6–8  $\mu$  Durchmesser gebildet.

In weiterer Übereinstimmung mit der ontogenetischen Entwicklung stellt die spärliche Grundsubstanz zwischen den Zellen ein einfaches, mit Hämalaun etc. stark färbbares Wabenwerk dar, dessen Wände am Durchschnitt weniger als 1  $\mu$  bis etwas über 1  $\mu$  dick sind. Die erste Spur der Grundsubstanz, welche eine neu apponirte Zelle hier erzeugt, ist ebenfalls kittartig und färbt sich zunächst mit Eosin, wie im Vorknorpel.

Weiter gegen den Achsenstrang hin nimmt die Zwischensubstanz an Masse zu, behält aber zunächst noch ihr einheitliches Aussehen. Noch weiter proximad stößt man dann aber auf Partien, in welchen die Scheidewände zwischen den größer gewordenen Zellen im reinen optischen oder wirklichen Durchschnitt deutlich eine Mittellamelle erkennen lassen (Fig. 24 *IK*), welche die eine jede Zelle umgebende Kapselsubstanz (*K*) von der der Nachbarzelle trennt; mit anderen Worten: die Knorpelgrundsubstanz (Intercellularsubstanz) besteht hier aus »Kapseln« und einer dieselben trennenden oder verbindenden intercapsulären Substanz.

An Schnitten, die in der bisherigen Weise mit Hämalaun und Eosin doppelt gefärbt wurden, erscheint die intercapsuläre Substanz blau gefärbt; sie stimmt also mit der protochondralen Grundsubstanz des Strahlenendes oder des *Ammocoetes*-Knorpels überein und bildet wie diese ein zusammenhängendes, einheitliches Wabenwerk (Fig. 24 *IK*), während sich die Kapselsubstanz, welche dieses Wabenwerk auskleidet, mit Eosin roth färbt (*K*). So kann dies nur eine von den Zellen sekundär abgelagerte Schicht sein. Da sich dieselbe mit Eosin färbt, darf man annehmen, dass sie mit der prochondralen Grundsubstanz übereinstimmt und daher im weiteren Verlaufe der Entwicklung, wie jene, eine Umwandlung in chondromucoide Substanz erfahren wird. Wie wir hören werden, ist dies in der That der Fall und kann man daher diese Kapselsubstanz analog, wie die prochondrale Grundsubstanz, die dünnen, zwischen zwei eben durch Theilung entstandenen Knorpelzellen auftretenden Scheidewände (siehe p. 130) und die an der Oberfläche perichondraler Zellen beim appositionellen Wachsthum auftretende erste, kapselartige Grundsubstanz (siehe p. 136) auffassen. Alle diese genannten Bildungen erfahren später eine Umwandlung in chondromucoide Substanz. Nicht alle Scheidewände in der genannten Region der Flossenstrahlen von *Petromyzon fluviatilis* zeigen jedoch die Zusammensetzung aus protochondraler und Kapselsubstanz; wie

bei *Ammocoetes* findet man auch hier zwischen sich theilenden Zellen die erste trennende Schicht einfach mit Eosin färbbar (Fig. 24 *a'*). Davon zu unterscheiden sind ebenfalls nur mit Eosin gefärbte Scheidewände, welche durch den Schnitt abgetragene Kapselsubstanz darstellen (Fig. 24 *a*). Während im ersten Falle in der Wand der Mutterzelle die blau gefärbte protochondrale Substanz glatt über die darauf senkrechte primäre Scheidewand wegzieht (Fig. 24 *IK*), springt sie im zweiten zwickelartig in dieselbe ein (Fig. 24 *IK'*). Der Oberflächengrenzsaum ist theilweise auch hier noch erhalten und dort, wo keine Apposition stattfindet, intensiv mit Häkalaun gefärbt (Fig. 24 *GS*). Bei *pZ* sehen wir zwei Chondroblasten appositionell Grundsubstanz um sich erzeugen, welche wieder zunächst mit Eosin färbbar erscheint.

Rücken wir in der Betrachtung des Flossenstrahles nun noch weiter gegen die Körperachse vor, so stoßen wir beiläufig im unteren Drittel desselben auf Verhältnisse, welche geradezu eine Umkehrung der bisherigen bedeuten.

Die Zellen haben an Größe, die Grundsubstanz an Masse abermals zugenommen. Erstere zeigen mittlere Längsdurchmesser (in der Querschnittsebene des Strahles gelegen) von 28  $\mu$ , Höhendurchmesser von 13  $\mu$ . Die Grundsubstanzscheidewände messen am senkrechten Durchchnitt bis zu 4  $\mu$ , wovon etwas mehr als die Hälfte auf die Mittel lamelle, der Rest zu gleichen Theilen auf die angrenzenden Kapselwände entfällt.

Was nun jedoch das Überraschendste ist: diese Kapselsubstanz färbt sich mit Häkalaun (Fig. 25 *K*), während die intercapsuläre Substanz diese Farbe nicht mehr annimmt, dagegen sich mit Eosin gefärbt zeigt (Fig. 25 *IK*).

Die protochondrale Grundsubstanz hat demnach abermals eine mikrochemische Umwandlung erfahren und zwar — worauf besonderes Gewicht zu legen ist — nachdem sie bereits außer Berührung mit ihren Matrixzellen ist.

Diese nunmehr mit Eosin färbbare intercapsuläre Substanz kann nicht mehr der prochondralen gleichgestellt werden; vielmehr muss man sie für eine neuartige halten, welche vielleicht der Grundsubstanz in den harten Schädelknorpeln des Thieres an die Seite zu stellen ist. Die Farbreaktionen vermögen uns über die Natur dieser Substanz nichts auszusagen; um sie jedoch zu unterscheiden, bezeichne ich sie, bis uns die Chemie einen besseren Namen finden lässt, entsprechend ihrem Entwicklungsgange als meta chondrale Substanz.

Wiederholen wir hier kurz diesen Entwicklungsgang, wie er sich am Flossenstrahl von *Petromyzon fluviatilis* darstellt: Zuerst differenzieren die Zellen eine prochondrale Grundsubstanz; diese wandelt sich in die protochondrale um, auf welcher weiterhin prochondrale Kapselsubstanz abgelagert wird. Im weiteren Verlaufe wandelt sich diese in die protochondrale Kapselsubstanz um, während die protochondrale Grundsubstanz zur metachondralen wird.

Als weiteren Fall endlich könnte man sich denken, dass auch die protochondrale Kapselsubstanz zu einer metachondralen wird. Dann hätte man einen Knorpel mit Kapseln und intercapsulärer Substanz, der sich aber in toto mit Eosin roth färbt. Ein solcher kommt in der That vor und zwar in den Bogenstücken der Schwanzwirbelsäule und in Spuren — oft nur eine oder mehrere Zellen betreffend — in den ep- und hypaxialen Knorpelstreifen.

Der Grund und die Bedeutung dieser eigenthümlichen morphologischen und mikrochemischen Veränderungen, die wir am Schwanzflossenknorpel von *Petromyzon fluviatilis* beobachten können, scheint mir recht durchsichtig; sie liegen, eben so wie die analogen Unterschiede zwischen Schädel- und Kiemenknorpel von *Ammocoetes* in mechanisch-funktionellen Momenten.

Die Schwanzflosse des großen Flussneunauges ist eine kräftige Steuervorrichtung, welche von mächtigen Muskelmassen bewegt wird, die sämtlich zu beiden Seiten des Achsenskelettes lagern. Dem Angriffspunkte der Kraft entsprechend finden wir hier die verhältnismäßig starren Bogenstücke, welche in Bau und Chemismus mit dem harten Schädelknorpel übereinstimmen. Dieselben dienen einerseits dem Rückenmarke zum Schutze, andererseits den Flossenstrahlen selbst als Ursprung. Der proximale Abschnitt der letzteren wird auch noch von den Muskeln bedeckt und muss bei möglichster Festigkeit eine gewisse Elasticität besitzen, während die distalen Enden der Strahlen eigentlich nur die dünne Hautduplikatur des Flossensaumes zu stützen haben. Dazu genügt das weiche, aber hochgradig biegungselastische Material, wie es die distalen Strahlenabschnitte darstellen. Von dieser Elasticität kann man sich unmittelbar überzeugen, wenn man an einem frisch abgeschnittenen Schwanz die Haut (durch kräftigen Nadelzug) entfernt und so die Strahlen freilegt. Diese verbiegen und verschlingen sich, legen sich um die Nadel; bringt man sie jedoch in Wasser, so schnellen sie förmlich in ihre natürliche Lage zurück. Selbstverständlich ist auch

die Anordnung der Strahlen für die Kraft, welche bei der Seitwärtsbewegung zur Verdrängung des Wassers ausgeübt werden kann, von Bedeutung. Je näher dem freien Flossensaum, desto dichter an einander erscheinen die Strahlenden gelagert, was durch immer feinere Auftheilung derselben (dicho- und trichotomische) erreicht wird.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zur Betrachtung des feineren Baues der Knorpelstrahlen zurück, so muss ich betonen, dass die geschilderte färberische Trennung der einzelnen Komponenten der Intercellularsubstanz mittels Hämalaun-Eosinfärbung deutlich nur an möglichst dünnen Schnitten von in Alkohol, Sublimat oder Pikrinsäure fixirtem Knorpel hervortritt. An Knorpeln aus Chromsäuregemischen färbt sich in der Mehrzahl der Zellscheidewände im basalen Strahlentheil auch die Mittellamelle mit. Dann gelingt es aber in ausgezeichneter Weise mit saurem Orcein nach UNNA-TÄNZER die färberische Trennung hervorzurufen. Nach einem solchen Präparate ist die Fig. 26 gezeichnet; die intercapsuläre Substanz erscheint farblos (*mch*), die Kapselsubstanz (*K*) tief braun gefärbt. Beachtenswerth ist an diesem Präparat im Vergleich zu Fig. 25 auch der Einfluss des Härtungsmittels (wahrscheinlich auch der Einbettungsweise) auf die Dimensionen der Intercellularsubstanz. Von den bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Objekten stammt Fig. 25 von einem Alkoholpräparat nach Paraffineinbettung, Fig. 26 von einem Knorpel aus MÜLLER'scher Flüssigkeit nach Celloidineinbettung.

Ähnlich, wie mit saurem Orcein nach UNNA-TÄNZER, lässt sich Kapsel und intercapsuläre Substanz scharf trennen mit Methylenblau. Man bringt die in Alkohol gehärteten Celloidinschnitte auf einige Minuten in gesättigte, wässrige Lösung von rectificirtem Methylenblau, überträgt in 95%igen Alkohol, der jedoch bei längerer Einwirkung alle Farbe wieder auszieht. Man muss daher die Schnitte nach ein- bis zweimaligem Hin- und Herschwenken mit der Nadel sofort abtrocknen und aufhellen. Hat man so den richtigen Zeitpunkt erathen, so erhält man in den distalen Partien der Flossenstrahlen die protochondrale Substanz als zusammenhängendes Scheidewandsystem intensiv gefärbt, die Kapselsubstanz farblos. Nähert man sich der Basis des Strahles, so findet man nach einer unklaren Übergangszone umgekehrt die Kapselsubstanz stark gefärbt, die intercapsuläre (metachondrale) farblos.

Von großem Interesse für die Theorie der Färbung scheint mir das Ergebnis nach einer Färbung mit stark verdünntem saurem



Orcein, wie es L. MERK<sup>1</sup> empfohlen hat (24 Stunden färben in einem Orcein, das man sich herstellt, indem man 40 Tropfen der Stammlösung [UNNA-TÄNZER] mit 50 ccm 3%igem Salzsäure-Alkohol mischt; Entwässern, Aufhellen). Schon bei schwacher Vergrößerung fällt an solchen Präparaten auf, dass das Fachwerk der Grundsubstanz viel dünner, zierlicher erscheint, als nach Färbung mit Hämalaun, saurem Orcein nach UNNA-TÄNZER etc. Bei näherer Untersuchung findet man, dass auch in den basalen Abschnitten der Knorpelstäbe nur die intercapsuläre Substanz gefärbt ist, die Kapselsubstanz farblos bleibt.

Dasselbe Ergebnis hat Färbung mit Säurerubin; Pikrofuchsin färbt in den basalen Theilen die Kapseln roth, die intercapsuläre Substanz gelb. Safranin färbt in stark verdünnter Lösung die gesammte Intercellularsubstanz metachromatisch gelb; Thionin färbt die Kapselsubstanz in den basalen Theilen der Strahlen scharf metachromatisch, während die metachondrale Zwischensubstanz farblos bleibt. Die Thioninfärbung ist gegenwärtig vielleicht unser empfindlichstes Reagens auf chondromucoide Substanz; noch in Verdünnungen von 1 : 50 000 Wasser vermag Thionin letztere intensiv zu färben. Diese Färbung lässt uns auch an den Flossenstrahlen deutlich die mit der morphologischen Differenzirung axipetal fortschreitende chemische Umwandlung ihrer Grundsubstanz erkennen. Erst bei Ammo-coeten von 17 cm Länge an tritt eine schwache Färbbarkeit an den Flossenstrahlen auf, und auch diese nur in den basalen, ältesten Theilen.

Wie alle diese Färbungen zeigen, und aus der Fig. 26, sowie an den dünnen Zellscheidewänden in Fig. 25 ersichtlich ist, bildet die intercapsuläre Substanz ein einfaches, zusammenhängendes Alveolenwerk, das nur in den Zwickeln, wo mehrere Zellen an einander stoßen, etwas verbreitert erscheint. Dieselbe Schilderung hat in seiner ersten Mittheilung STUDNICKA<sup>2</sup> gegeben, indem er eine spärliche gelbe Grundsubstanz zwischen den blau sich färbenden Knorpelkapseln beschreibt. Später<sup>3</sup> hat er außer der »blau sich färbenden Kapsel« eine ungefärbt bleibende »gelbe« geschildert, und »zwischen den Zellen endlich überall eine wirkliche Grundsubstanz«.

Es ist nun leicht nachzuweisen, dass STUDNICKA mit dieser zweiten Annahme einem Irrthum anheimgefallen ist, indem er seine

<sup>1</sup> Experimentelles zur Biologie der menschlichen Haut. Sitzungsber. kais. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. CVIII. 1899. p. 341.

<sup>2</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897. p. 614.

<sup>3</sup> Anat. Anz. Bd. XIV. 1898. p. 285.

frühere »spärliche gelbe Grundsubstanz« nunmehr als äußere, ungefärbt bleibende Schicht der Kapsel beschreibt und durch das gelegentliche Vorkommen einer Substanz, die sich mit Methylenblau stark färbt und mittelständige Zwickel einnimmt, wo mehrere Zellen an einander stoßen, verleitet wurde eine »wirkliche« (basophile) Grundsubstanz anzunehmen.

Solche Zwickel kommen nun in der That vor, setzen sich aber fast nie in eine basophile Mittellamelle fort und erklären sich, wenn man die Form der Zellen, beziehungsweise Zellkapseln, besonders an den etwas geschrumpften Knorpeln aus Alkohol ins Auge fasst, einfach als durch den Schnitt abgekapselte Kapselränder (Fig. 25 *a*). Betrachtet man in Fig. 26 die mit X bezeichnete Kapsel, welche offenbar schon sehr peripher getroffen ist, und denkt man sich den Schnitt noch weiter gegen den Kapselrand, durch die Kapselsubstanz selbst gefallen, so müsste dieselbe als basophiler Zwickel in der farblosen metachondralen Grundsubstanz erscheinen; dasselbe wäre der Fall, wenn diese Kapsel in einer zur Bildfläche senkrechten Ebene *ab* geschnitten wäre.

STUDNICKA könnte aber auch durch die in dem distalen Abschnitte der Flossenstrahlen wirklich vorkommenden basophilen Mittellamellen der protochondralen Grundsubstanz (Fig. 24 *IK*), deren er keine Erwähnung thut, verleitet worden sein, auch in den proximalen Strahlenabschnitten solche anzunehmen. Dies wäre um so leichter denkbar, als ja der eigenthümliche Wechsel in der Färbbarkeit und morphologischen Zusammensetzung der Intercellularsubstanz, den ich bei Verfolgung eines Knorpelstrahles von der freien Spitze zur Basis beschrieben habe, auch an Querschnitten durch die basalen Abschnitte der Flossenstrahlen — allerdings in wesentlich verkürzter Weise — zu beobachten ist, wenn man sie von der Peripherie zur Mitte verfolgt.

Eine sehr eigenthümliche Art, wie stellenweise auch in den basalen Theilen der Flossenstrahlen in der acidophilen, metachondralen Grundsubstanz eine basophile Mittellamelle vorgetäuscht werden kann, habe ich bei X in Fig. 25 dargestellt: Eine Kapsel erscheint in dorsoventraler Richtung so komprimirt, dass ihre gegenüberliegenden Flächen am Durchschnitt eine einzige Linie bilden, durch die eine Strecke weit anscheinend eine zweischichtige Kapselsubstanz nach STUDNICKA's zweiter Schilderung entsteht. Endlich ist noch ein Vorkommen zu betonen, welches unter Umständen in den basalen Theilen der Flossenstrahlen, allerdings nur stellenweise, das Vorhandensein einer mit Methylenblau färbbaren, also basophilen »Grund-

substanz« vortäuschen kann. Es ist dies die — bereits kurz berührte — degenerative Umwandlung ganzer Zellen in Grundsubstanz. Betrachtet man einen mit Hämalaun-Eosin gefärbten Schnitt durch den proximalen Theil eines Flossenstrahles mit schwacher Vergrößerung, so fallen vereinzelt, mit Hämalaun dunkel gefärbte Knorpelzellen zwischen den gewöhnlichen auf. Bei näherer Untersuchung mit starker Vergrößerung stellen sie sich dar als Reste von Zellen, die weder Kern noch Zelleib erkennen lassen, sondern zu einem körnigen Detritus zerfallen erscheinen, welcher die Knorpelzellohle ausfüllt. Diese körnige Masse färbt sich nun nicht nur mit Hämalaun so auffallend stark, sondern mit allen Färbemitteln, welche Chondromucoid färben, also mit DELAFIELD's Hämatoxylin, Thionin, Safranin, Methylenblau, saurem Orcein u. A.

Ich will hier auf die weiteren Schicksale dieser degenerirenden Zellen nicht näher eingehen, da sich dazu bei der Besprechung des Knorpelgewebes von *Myxine*, wo die Verhältnisse noch augenfälliger sind, eine bessere Gelegenheit geben wird. Hier bemerke ich nur so viel, dass diese weichen, dem Chondromucoid ähnlichen Massen von Seite der umschließenden, expansiv wachsenden Zellen comprimirt werden, bis sie oft nur mehr dünne, scheidewandartige Massen von der angegebenen Färbbarkeit in der anders färbbaren, metachondralen Grundsubstanz darstellen. Endlich verschwinden sie durch Umwandlung, Assimilation zu metachondraler Substanz oder durch Resorption ganz, und der Grundsubstanzbalken, in welchem die mit Hämalaun, Methylenblau etc. färbbare Masse eine Zeit lang eine innere acidophile (d. i. die metachondrale) und äußere basophile Kapselschicht zu trennen schien, nimmt wieder sein normales Aussehen an.

Nicht nur typische Knorpelzellen erfahren auf diese Weise eine Umwandlung in Grundsubstanz, sondern, wie ich für die an das periaxiale Gewebe stoßenden Abschnitte beschrieben habe, auch die großen, fetthaltigen Zellen dieses Gewebes, ganz ähnlich, wie auch die typischen Fettzellen bei der Neurapophysenbildung im Bereiche des vorderen Körperendes<sup>1</sup>.

Diese allmähliche Umwandlung größerer chondromucoider Massen in die dünnen Scheidewände der Grundsubstanz ist auf eine Stufe zu stellen mit den regressiven Veränderungen, welche der oberflächliche Grenzsaum — ebenfalls eine reichlichere Ansammlung chondro-

<sup>1</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. L. 1897. p. 181.

mucoider Substanz — überall dort erfährt, wo er durch Apposition in die Tiefe rückt. Dies ist der Fall an der Oberfläche der Knorpelstrahlen, wo lineare Apposition stattfindet (z. B. Fig. 12 bei *pa*, Fig. 7 bei *GS*), in den Gabelungen (Fig. 8 *GS*) und an den Basen der Strahlen, wo sie an das periaxiale großzellige Bindegewebe angrenzen (Fig. 13 *pa'*).

An allen diesen Stellen erfährt die Grundsubstanz eine Rückbildung, eine Verminderung, bis sie in ihrer Stärke mit den angrenzenden Grundsubstanzscheidewänden übereinstimmt und sich in das einheitliche tektonische Bild des Grundsubstanzgerüsts einfügt. Während diese Rückbildung an der von Perichondrium bedeckten Oberfläche der Strahlen und in den Gabelungen ohne sichtbare morphologische Veränderung vor sich geht, sieht man den oberflächlichen Grenzsäum gegen das periaxiale Gewebe sich theilweise in körnchen- oder tröpfchenartige Bildungen auflösen, ähnlich, wie die degenerirenden Zellen.

Diese Tröpfchen färben sich stark mit allen Mitteln, welche Chondromucoid färben und fließen — offenbar unter dem herrschenden Wachstumsdrucke — zur Bildung neuer Grundsubstanzscheidewände zusammen. So geben diese Verhältnisse wieder ein gutes Beispiel für die schon öfter betonte Thatsache, dass die Grundsubstanz in ihrer Anordnung wesentlich von der mechanischen Beanspruchung des Knorpelstabes beeinflusst wird.

Diese Beanspruchung und damit die Leistung wächst mit der Größe des Thieres im Allgemeinen, und so musste ich nach den bisherigen Erfahrungen an den Schwanzflossenstrahlen von *Petromyzon marinus* weitere Änderungen im mikroskopischen Bilde der Knorpelsubstanz erwarten.

Von dieser Erwägung ausgehend habe ich noch den Schwanzknorpel möglichst großer Exemplare dieser Art untersucht und in der That bemerkenswerthe Unterschiede im feineren Baue gegenüber *Petromyzon fluviatilis* feststellen können. Dieselben sind deshalb von besonderem Interesse, weil sie uns wieder überzeugend beweisen, dass die gesteigerte mechanische Leistung allein, unabhängig von der Thierart, im Stande ist, neue Gewebsformationen zu erzeugen. Es tritt nämlich bei *Petromyzon marinus* ein von dem bisherigen ganz verschiedenes Knorpelgewebe auf; aber nicht als charakteristisch für die Art — denn es kann andeutungsweise, d. h. in Spuren schon bei großen Exemplaren von Flusspricken beobachtet werden, und nur eben so wenig bei kleineren Lampreten entwickelt sein —, sondern

nur als Ausdruck einer besonderen Größe und Stärke des Flossenstrahles, beziehungsweise des Thieres.

Die stärkste Entwicklung erreichen die Knorpelstrahlen nicht in der Schwanz-, sondern in der distalen Rückenflosse.

Die folgende Beschreibung bezieht sich auf Knorpelstrahlen der letzteren, welche an ihren proximalen Abschnitten (am gehärteten Objekt gemessen, wie bisher) 0,6 mm erreichen, während das entsprechende Maximum der Schwanzflossenstrahlen bei *Petromyzon fluviatilis* von 36 cm Länge 0,324 mm betrug.

Die Spitzen der stärksten Strahlen sind aus mehreren Reihen von Zellen gebildet und enden abgerundet dicht unter der derb fibrösen, fascienartigen Lederhaut. Ihre Oberfläche wird von einem schmalen Grenzsäum überzogen, der auch weiter axialwärts oft auf lange Strecken noch gut ausgebildet ist. Die Spitzen der dünneren Strahlen unterscheiden sich nicht von dem bei *Petromyzon fluviatilis* beschriebenen Aussehen und bestehen aus chondromucoidem Knorpel mit einfachen Alveolenwänden.

Verfolgt man die Strahlen gegen ihre Basis, so findet man die Übergangzone von Knorpelgewebe mit protochondraler Grund- und prochondraler Kapselsubstanz um so mehr verkürzt, je mächtiger der Knorpelstrahl entwickelt, beziehungsweise je größer und älter das Thier ist. Bei dem ältesten mir zu Gebote stehenden Exemplare von 62 cm Länge tritt schon bald nach den terminalen Gabelungen der Strahlen das bei *Petromyzon fluviatilis* für die proximalen Abschnitte derselben charakteristische härtere Knorpelgewebe mit meta-chondraler Grund- und protochondraler Kapselsubstanz auf.

Schon in den tieferen Gabelungsstellen jedoch stößt man auf ein Knorpelgewebe, welches morphologisch und mikrochemisch verschieden ist von dem bisher im Schwanzflossenskelette beschriebenen. Seine Zellen besitzen nicht mehr die für das weiche Knorpelgewebe der Petromyzonten charakteristische polyedrische Form mit einzelnen scharf ausgeprägten Kanten, sondern sind ovoid oder ellipsoidisch (Fig. 28 *HK*), jede von einer ziemlich dicken stark lichtbrechenden Kapsel (*k*) umschlossen, die sich auch stärker mit Eosin, Congo-roth etc. färbt und zwischen den Kapseln findet sich eine verhältnismäßig reiche Grundsubstanz, die weder mit Hämalaun noch Eosin eine ausgesprochene Färbbarkeit (an Freihandschnitten) zeigt. In derselben sind jedoch meist deutliche Trennungslinien sichtbar (*i*), welche etwas stärker färbbar sind und um jede Kapsel einen breiten Zellohof abgrenzen; kurz, dieses Knorpelgewebe stimmt morpho-

logisch vollkommen mit dem harten oder «gelben» Schädelknorpel des Thieres überein.

Besonders deutlich lässt es sich mit saurem Orcein als in toto dunkler gefärbte, appositionelle Lage hervorheben, vornehmlich, wenn man die von L. MERK<sup>1</sup> empfohlene, stark verdünnte Lösung anwendet, welche den übrigen Knorpel fast ungefärbt lässt. Das sonstige färberische Verhalten zeigt aber, dass dieses harte Knorpelgewebe noch nicht vollkommen die Eigenschaften des harten Schädelknorpels erreicht hat, sondern gleichsam noch im Übergange zu demselben begriffen ist. Färbt man nämlich statt mit Hämalaun mit der energischer wirkenden Hämatoxylin-Thonerde von DELAFIELD, so treten die Kapseln und auch die dünnen, interterritorialen Scheidewände, die nicht selten ein körniges Aussehen besitzen, deutlich gefärbt hervor; dies ist nach meinen und STUDNÍČKA's übereinstimmenden Erfahrungen beim harten Schädelknorpel nicht der Fall. Die für den harten Knorpel charakteristische Acidophilie der Kapseln ist also im Schwanzknorpel noch nicht vollkommen erreicht, würde aber gewiss bei noch größeren und älteren Exemplaren eintreten. Dieses geschilderte harte Knorpelgewebe füllt nun die tieferen (primären und sekundären) Gabelstellen der Flossenstrahlen in einer Ausdehnung aus, wie sie der bei Amocoetes an dieser Stelle beschriebenen perichondralen Apposition entspricht (vgl. Fig. 8 bei *pZ*).

Weiter tritt es gegen die Basis der Strahlen als dünne, rindenartige Lage an der Oberfläche derselben auf (Fig. 27 *HK*). Betrachtet man einen solchen Querschnitt, so wird man lebhaft an die bei Amphibien zu beobachtende perichondrale Knochenkruste an der Oberfläche unversehrter Hyalinknorpel erinnert, wie sie uns z. B. an Querschnitten durch die Enden langer Extremitätenknochen oder durch die Wirbelbogen bei älteren Larven entgegentreift.

Der mechanische Effekt, eine möglichst starke Versteifung eines Stützorgans zu erzielen, ist in beiden Fällen derselbe, nur tritt bei *Petromyzon mar.* an Stelle des Knochens ein — man kann sagen — funktionell knochenähnlicher Knorpel. In der That hat J. MÜLLER den ähnlichen Knorpel von *Myxine* geradezu als Knochen bezeichnet. Im Allgemeinen ist diese Rinde von hartem Knorpel nur 1—2 Zelllagen breit; an einzelnen Stellen jedoch bildet sie größere in den mit chondromucoiden Kapseln versehenen Knorpel einspringende Inseln und so sieht man, besonders an tangentialen Längsschnitten durch

<sup>1</sup> l. c.

die basalen Theile der Flossenstrahlen den weicheren, theilweise mit Hämalan blau färbbaren Knorpel übergehen in einen harten mit Eosin roth färbbaren. Es ist wichtig, die Art und Weise, wie solche Übergänge zu Stande kommen, festzuhalten, da wir denselben in reichlichem Maße beim Knorpelgewebe der *Myxine* begegnen werden. Ich verweise zur Illustration des Gesagten auch auf die Fig. 6, Taf. 31 von STUDNICKA<sup>1</sup>, welche einen solchen Übergang darstellt.

Diese Übergänge vom weichen in harten Knorpel sind als sekundär durch geänderte funktionelle Bedingungen entstandene wohl zu unterscheiden von jenem von mir beschriebenen räumlichen Übergang des harten Schädelknorpels in den weichen Knorpel des Kiemenskelettes bei *Ammocoetes*, welcher zwei primär verschiedene Knorpelarten betrifft.

Einen eigenthümlichen Anblick bieten bei schwacher Vergrößerung die basalen Abschnitte der Knorpelstrahlen an medianen Sagittalschnitten, welche mit Resorcin-Fuchsin (WEIGERT) oder Hämalan-Eosin gefärbt sind. Da erscheinen die Randpartien unter der hartknorpeligen Hülle leichter, im letzteren Falle beziehungsweise mehr roth gefärbt, als die Mitte der Strahlen; die Ursache hierfür liegt in dem bereits betonten Umstande, dass diese oberflächliche Partie der Strahlen (unmittelbar unter der dünnen Rinde harten Knorpels) als jüngere Knorpelzone sich färberisch ähnlich verhält, wie die distalen Strahlentheile: mit Resorcin-Fuchsin färben sich in ihr nur die intercapsulären Scheidewände, nicht die Kapseln, wie dies im Innern der basalen Abschnitte der Fall ist. Bei der zweiten Färbung färben sich in der Randpartie die Kapseln roth und nur die intercapsuläre Substanz blau, welche noch stellenweise als kontinuierlicher Saum die Oberfläche bedeckt und so wie eine Kittlage den alten Strahlenknorpel mit der dünnen Rinde harten Knorpels verbindet (vgl. Fig. 27).

An anderen Stellen kann aber der Binnenknorpel mit metachordaler Zwischensubstanz und protochordalen Kapseln bis an die harte Knorpelrinde verfolgt werden (Fig. 28).

Der Knorpel, welcher hypochordal und epimedullär an Stelle des blasigen Stützgewebes entstanden ist, bleibt als solcher auch bei *Petromyzon marinus* erkennbar, indem die Grundsubstanzscheidewände etwas dünner erscheinen und in denselben noch einzelne Inseln nicht assimilirten Fasergewebes, das sich stark mit Hämalan färbt, zu sehen sind. Besonders gut tritt der Unterschied vom echten Knorpelgewebe wieder bei Doppelfärbung mit Hämalan-Congoroth hervor,

<sup>1</sup> Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVIII. 1897.

wobei die Grundsubstanz des letzteren rein blau, die des verknorpelnden Stützgewebes mehr braunroth gefärbt erscheint. Der Umstand, dass die meisten Zellen des letzteren mehr als zwei Kerne, oft ganze Kernhaufen besitzen, sowie die große Zahl der in chondromucoider Metamorphose oder Degeneration befindlichen Zellen (Fig. 27 *DZ*) beweisen wieder, dass die Elemente des vesiculösen Stützgewebes keine aktive Rolle bei der Knorpelbildung spielen.

Was nun die Entwicklung des harten Knorpels bei *Petromyzon marinus* an den genannten Stellen anbetrifft, so entsteht derselbe nicht als eine weitere Modifikation eines schon vorher vorhandenen Knorpelgewebes, etwa wie der härtere Knorpel in den basalen Theilen der Flossenstrahlen unmittelbar aus dem einfachen weichen Knorpel der Strahlenden entsteht, vielmehr entwickelt er sich aus dem dicht faserigen Perichondrium sofort als ein Knorpel von besonderem Typus, analog wie der Schädelknorpel des Thieres.

Die Zellen des Perichondriums vergrößern sich und geht von ihnen bereits in diesem Stadium eine Einwirkung auf die faserigen Elemente, zwischen denen sie liegen, aus, unter welcher sie eine chondromucoider Umwandlung erfahren. Daher sieht man an Stellen, wo Apposition stattfindet, die Oberfläche des harten Knorpels unregelmäßig höckerig oder ausgefranst (Fig. 28 bei *R*), oft mit Tröpfchen oder Körnchen besetzt, die sich wie der ganze Rand intensiv mit saurem Orcein, DELAFIELD's Hämatoxylin u. A. färben und aus dem Zerfall elastischer Fasern hervorgehen oder von den Zellen abgesonderte Kittsubstanz darstellen. Oft sieht man auch die elastischen Fasern, die deutlich durch ihre charakteristischen Verästelungen von verknorpelnden collagenen Faserbündeln zu unterscheiden sind auf lange Strecken hin im Perichondrium schon stark mit DELAFIELD's Hämatoxylin gefärbt hervortreten und ohne zu zerfallen in die Grundsubstanz aufgenommen werden.

Diese protochondrale Grundsubstanz kommt hier jedoch nicht zu stärkerer Entfaltung, wie beim chondromucoiden Knorpel, sondern wird alsbald durch das expansive Wachstum um die Zellen entstehender Höfe einer metachondralen Substanz (Fig. 28 *g*) zu dünnen kittartigen Scheidewänden verdrückt, die ihren protochondralen Charakter bald verlieren und auch acidophil werden, aber eine andere physikalische Beschaffenheit beibehalten. Auch die innerste Schicht um die Zelle bleibt hier eine Zeit lang, wie die Färbung mit DELAFIELD's Hämatoxylin zeigt, protochondral.

Während also im Binnenknorpel des Flossenstrahles die inter-



capsuläre Substanz an Mächtigkeit die Kapselsubstanz übertrifft, spielt umgekehrt im harten Rindenknorpel die Kapselsubstanz die Hauptrolle und wird die intercapsuläre (protochondrale) Masse zur spärlichen Kittsubstanz.

Dort wo sich die basalen Theile der Strahlen so stark nähern, dass ihre Perichondrien, deren Dicke hier 26—34  $\mu$  beträgt, sich berühren, wird durch die assimilatorische Thätigkeit der Chondroblasten das ganze faserige Zwischengewebe in Knorpelgrundsubstanz umgewandelt und kann man besonders an solchen Stellen gut sehen, dass die Zellen zunächst eine kapselartige, chondromucoide Substanz an ihrer Oberfläche, aber auch über dieselbe hinaus, zwischen die Faserbündel hinein ausscheiden. So entsteht zunächst ein eigenthümlicher Faserknorpel, welcher eine Verbindung der Flossenstrahlen an beschränkten Stellen herstellt.

Denkt man sich, dass dieser Vorgang der Verschmelzung von basalen Abschnitten der Knorpelstrahlen eine größere Ausdehnung und Vollkommenheit gewinnen würde, so müsste eine senkrechte Knorpelplatte als Basis der Flossenstrahlen entstehen, wie sie in der That bei *Myxine* vorhanden ist (RETZIUS<sup>1</sup>).

Zusammenfassung. Als wesentlichste Ergebnisse dieser Untersuchungen möchte ich Folgendes hervorheben:

1) Die erste Anlage der morphologisch als Knorpel sich abgrenzenden Zellmassen ist eine syncytiale.

2) Die in diesem Syncytium deutlich werdenden Zellgrenzen stellen ein Fach- oder Wabenwerk dar, dessen Lücken von den kernhaltigen Zellkörpern ausgefüllt werden. Dasselbe geht theilweise aus einer unmittelbaren Umwandlung (Verdichtung) des Protoplasmas hervor, verhält sich färberisch zunächst wie dieses und nimmt auch fernerhin an den Wachstumserscheinungen und Stoffwechselvorgängen desselben Theil. Dieses Fachwerk, welches bereits eine dem Wachstumsdrucke entsprechende funktionelle Anordnung zeigt, bildet die prochondrale Grund- oder Kittsubstanz.

3) Die erste, wirkliche Knorpelgrundsubstanz — protochondrale Grundsubstanz — geht aus einer mikrochemischen Umwandlung der prochondralen hervor. Dieselbe zeigt, trotz einer fortschreitenden Größenzunahme der Zellen ebenfalls ein, wenn auch geringes intus-susceptionelles Wachstum.

<sup>1</sup> Das Caudalskelett der *Myxine glutinosa*. Verh. biol. Verein Stockholm. Bd. III. 1891. p. 10.

4) Im Laufe der Entwicklung wird die protochondrale Grundsubstanz durch neue Ablagerungen (Kapselbildung) um die Zellen von diesen abgedrängt. Obwohl sie nun nicht mehr in unmittelbarer Berührung mit den Zellen steht, fährt sie fort zu wachsen und kann sogar — sichtlich unter dem Einflusse geänderter funktioneller Bedingungen — ihren mikrochemischen und physikalischen Charakter ändern.

5) Bei der Entwicklung der Grundsubstanz gehen einzelne Zellindividuen zu Grunde, d. h. werden in toto zu Grundsubstanz umgewandelt.

6) Durch das expansive Wachstum der Knorpelstrahlen werden die angrenzenden Lagen indifferenten Zellen zum Perichondrium, indem sie zwischen sich eine zunächst formlose Masse ausscheiden, in der bald faserige Bildungen theils collagener, theils elastischer Natur entstehen. Nun tritt zum intussusceptionellen noch ein appositionelles Wachstum des Knorpels.

7) Bei demselben werden die angrenzenden fremdartigen Elemente oft auf größere Entfernung von den Zellen hin assimiliert und zwar scheiden die an Volumen zunehmenden und sich abrundenden Zellen des Perichondriums eine Kittsubstanz von chondromucoidem Charakter zwischen die leimgebenden Fibrillenzüge hinein ab, welche schließlich die collagenen Bündel so durchtränkt, dass sie unsichtbar werden und mit der Kittsubstanz eine homogene Masse bilden. Ob diese präformirten collagenen Fasern auch fernerhin als solche erhalten bleiben ist fraglich. Sicher werden die elastischen Fasern zu Kittsubstanz gelöst.

8) Das periaxiale Stützgewebe (skeletogenes Gewebe, GEGENBAUR; »blasiges, fetthaltiges Bindegewebe«, »axiales Bindegewebe«, STUDNICKA) stellt im Bereiche der Schwanzflosse eine eigenthümliche Form des vesiculösen Stützgewebes dar. Seine Zellen sind theils mit den Vorknorpelzellen identisch und wandeln sich dann (im distalsten Theile der Schwanzflosse) unmittelbar in Knorpelzellen um; theils differenziren sie sich zu membranlosen, hyalinen, fetthaltigen Zellen, zwischen denen ein membranös-faseriges Zwischengewebe auftritt, in dem indifferente Zellen erhalten bleiben.

9) Die proximalen Enden der Knorpelstrahlen wachsen auch auf Kosten dieses vesiculösen Stützgewebes; dabei wandelt sich jedoch dasselbe nicht unmittelbar in Knorpelgewebe um. Vielmehr geht die Bildung des letzteren auch hier von den nicht differenzirten, zu Chondroblasten heranwachsenden Elementen aus, unter gleichzeitiger Assimilation und Einschmelzung der bereits specialisirten Zellen und Zwischensubstanz.

10) Das, was man als Kapsel bezeichnet — eine besondere, die Knorpelzelle unmittelbar umgebende Zone der Grundsubstanz, welche von dieser durch ihr optisches, physikalisches und mikrochemisches Verhalten unterschieden ist — tritt erst bei *Petromyzon fluviatilis* auf und dient hier offenbar zur Versteifung der Grundsubstanzalveolen.

11) Die Kapsel ist eben so Produkt der Knorpelzelle, wie die übrige Grundsubstanz, aber der Zeit nach jünger, als die intercapsuläre Substanz. Wie diese kann die Kapsel zu verschiedenen Zeiten verschiedene physikalische und mikrochemische Umänderungen erleiden.

12) Eine Versteifung der Grundsubstanz kann aber auch erzielt werden durch Umwandlung der chondromucoiden protochondralen Grundsubstanz in die härtere metachondrale. So finden wir in den basalen Abschnitten der Flossenstrahlen von *Petromyzon fluviatilis* diese zwei mikrochemisch und physikalisch verschiedenen Substanzen, welche in der vorderen Körperhälfte von *Ammocoetes* zwei selbständige Knorpelarten (Kiemen- und Schädelknorpel) zusammensetzen, zur Bildung der Grundsubstanz verwendet.

13) Bei noch weiterem Wachstum und stärkerer mechanischer Beanspruchung der Knorpelstrahlen (*Petromyzon marinus*), kann ihre Widerstandsfähigkeit dadurch erhöht werden, dass perichondral in den ältesten Abschnitten eine Rinde aus hartem, metachondralem Knorpel entsteht.

14) Während der Schwanzknorpel der Neunaugen mit seiner leicht zu verfolgenden, gesetzmäßigen Entwicklung geradezu ein klassisches Beispiel für die Entstehung der territorialen Gliederung der hyalinen Knorpelgrundsubstanz bietet, besitzt er (eben so wie der Kiemenknorpel) eine Reihe von Eigentümlichkeiten, welche ihn als Übergangsform zu der vesiculösen Stützsubstanz erscheinen lässt.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VII.

Fig. 1. Schwanzende eines 5 cm langen *Ammocoetes*. Fixirung in Pikrin-sublimat. Einschluss in Glycerin-Wasser. *E*, Epidermis; *D*, Gallertgewebe der Flosse; *ms*, Chondrodermis; *ds*, dorsale Flossenstrahlen; *A*, Achsenstrang mit den aufliegenden Muskeln, welcher das Rückenmark mit seinem arachnoidalen Füllgewebe und die Chorda umfasst; *vs*, ventrale Flossenstrahlen; *en*, freies Ende der Chorda und des Rückenmarks; *g*, Blutgefäße. Vergr. 27.

Fig. 2. Medianer Längsschnitt durch die Rückenflosse eines 3 cm langen *Ammocoetes*. *f**s*, Anlage eines Knorpelstrahles; *f**s'*, eine solche nach unten ge-

gabelt; *f*, faserige Zelllage; *g*, Grenzschicht; *ea*, epaxiales Gewebe; *A*, arachnoidales Füllgewebe; *b*, Blutgefäße. Vergr. 104.

Fig. 3. Der mit \* bezeichnete Flossenstrahl der Fig. 2 bei 720facher Vergr. *a*, dunkler Querstreifen durch Berührung zweier Kernmembranen gebildet; *p*, Anlage des Perichondriums; *b*, Blutgefäß; *g*, Gallertgewebe zwischen den Vorknorpelstrahlen.

Fig. 4. Proximales Ende eines dorsalen Flossenstrahles aus der Schwanzflosse eines 3 cm langen *Ammocoetes*. *Z*, Vorknorpelzelle; *Z'*, eine zusammengepresste solche; *P*, Zellen des zukünftigen Perichondriums; *pch*, perichondrale Grundsubstanz zwischen zwei Vorknorpelzellen; *pch'*, dieselbe zwischen zwei Vorknorpelzellen und einer Zelle des Perichondriums. Vergr. 720.

Fig. 5. Dorsaler Vorknorpelstrahl aus der Schwanzflosse eines 4,3 cm langen *Ammocoetes*. *vs*, syncytiales Ende des Strahles; *Z*, blasige Vorknorpelzellen; *Z'*, dunkle Intercalarzellen; *i*, dunkle Scheidewand zwischen zwei Zellen: *d*, an die Peripherie gedrängter Theil einer dunklen Intercalarzelle. Vergr. 720.

Fig. 6. Proximaler Theil eines ventralen Flossenstrahles vom 5 cm langen *Ammocoetes*. *t*, nach der Quertheilung der Zellen des vorigen Stadiums entstandene Scheidewände (prochondrale Grundsubstanz); *uz*, zweikernige Zelle ohne Scheidewand. Die anderen Bezeichnungen wie bei Fig. 5. Vergr. 720.

Fig. 7. Mittlerer Theil eines ventralen Flossenstrahles vom 5 cm langen *Ammocoetes* mit perichondraler Auflagerung. *GS*, Grenzsaum von Grundsubstanz zwischen der eigentlichen Anlage des Flossenstrahles und der perichondralen Auflagerung; *pZ*, perichondrale Zellen, welche zu Vorknorpelzellen geworden sind und in Verbindung mit der alten Grundsubstanz an ihrer freien Oberfläche (*pch*<sup>2</sup>) neue erzeugt haben; *uZ*, zweikernige Vorknorpelzellen; *M*, Vorknorpelzelle herausgefallen; die prochondrale Grundsubstanz erscheint als Membran; *H*, halbkugelige, perichondrale Auflagerung, welche theils aus syncytial an einander gelagerten Zellen (*pS*), theils aus fertigen Vorknorpelzellen mit prochondraler Grundsubstanz (*pch*<sup>3</sup>) besteht. Vergr. 720.

Fig. 8. Gabelung eines dorsalen Flossenstrahles vom 7,3 cm langen *Ammocoetes*. *GS*, Grenzsaum, welcher die alte innere Grenze des gegabelten Strahles anzeigt; *pZ*, perichondrale, appositionelle Anfüllung der Gabelungsstelle; *p*, Perichondrium; *iZ*, Intercalarzellen, welche zu typischen Knorpelzellen werden; *iZ'*, Intercalarzellen, welche sich in Grundsubstanzwickel umwandeln; *g*, Gallertgewebe. Vergr. 720.

Fig. 9. Freies Ende eines ventralen Flossenstrahles vom 9,5 cm langen *Ammocoetes*. *vs*, syncytiales Ende des Strahles; *Z*, Knorpelzelle; *i*, chondromucoide (prochondrale) Intercellularsubstanz; *p*, perichondrale Zellen. Vergr. 720.

Fig. 10. Medialer Längsschnitt durch die mittlere Partie eines dorsalen Flossenstrahles nahe der Schwanzspitze vom 9,5 cm langen *Ammocoetes*. *GS*, Grenzsaum; *p*, Perichondrium; *ML*, axialer Grundsubstanzbalken; *q*, darauf senkrechte Balken; *s*, *s'*, neugebildete, dünnere Zellscheidewände. Vergr. 720.

Fig. 11. Paramedianer, leicht schräger Längsschnitt durch die basale Partie eines ventralen Flossenstrahles aus der höchsten Konvexität der Schwanzflosse. 9½ cm langer *Ammocoetes*. *Z*, retrahierte Knorpelzelle; *pZ*, perichondrale Knorpelzelle mit Grundsubstanz an der Oberfläche; *K*, flachgedrückte Zelle des Perichondriums; *Zw*, Grundsubstanzwickel; *S*, *S*<sup>1</sup>, *S*<sup>2</sup>, verschieden dicke Zellscheidewände im Querschnitt; *M*, dieselben von der Fläche. Vergr. 720.

Fig. 12. Aus einem sagittalen Längsschnitt durch die Schwanzflosse eines 9,5 cm langen *Ammocoetes*. Proximaler Abschnitt von vier dorsalen Flossen-

strahlen. *pE*, kopfwärts umgebogene Enden derselben; *GS*, oberflächlicher Grenzsaum; *ea*, verbindende Knorpelzellmassen; *a*, bindegewebige Umhüllung des arachnoidalen Füllgewebes; *pa*, perichondrale Auflagerung; *o*, tangential getroffenes Schnittende eines Knorpelstrahles. Vergr. 104.

Fig. 13. Der proximale Abschnitt von vier ventralen Flossenstrahlen von demselben Objekt, fünf bis sechs Strahlen weiter kopfwärts als die entsprechende Fig. 12. Sagittaler Längsschnitt. *E*, *Elastica chordae*; *ha*, fetthaltige Zellen des hypaxialen Gewebes; *ha'*, faserige Zwischensubstanz mit Reservezellen; *VK*, verbindende Knorpelzellmassen; *GS*, Grenzsaum der kopfwärts umgebogenen Enden der Knorpelstrahlen (*pE*) gegen das hypaxiale Gewebe; *pa'*, Anlage neuer Knorpelzellen an diesen Grenzsaum; *F*, Fettzellen des Bindegewebes. Sonstige Bezeichnungen und Vergr. wie bei Fig. 12.

#### Tafel VIII.

Fig. 14. Oberflächliche Partie eines Längsschnittes durch einen dorsalen Schwanzflossenstrahl vom 9,5 cm langen *Ammocoetes*. Pikrinsublimat, Eosin-Hämalaun. Nach oben (*GS'*) zu geht der Schnitt flach durch den Grenzsaum (*GS*); *A*, neu angelagerte Grundsubstanz; die dieselbe erzeugenden Zellen an dem dünnen Schnitt nicht getroffen; *P*, zellenloses Perichondrium; *pZ*, Bildungszellen desselben an der Oberfläche. Vergr. 720.

Fig. 15. Übergang der oberflächlichen Grundsubstanzlage (des Grenzsaumes) *GS* in das Perichondrium an einem sehr wenig geneigten Schrägschnitt. Distale Partie eines Flossenstrahles von *Petrymyzon fluviatilis*. Alkohol, saures Orceïn. *F*, Fibrillenbündel des Perichondriums; *Ki*, Kittsubstanzstreifen zwischen denselben; *K*, Kapselsubstanz; *iK*, intercapsuläre Substanz. Vergr. 500

Fig. 16. Medianer Sagittalschnitt durch das hypochordale Gewebe und die proximalen Enden der Schwanzknorpelstrahlen vom 4,5 cm langen *Ammocoetes*, 1,3 mm von der Schwanzspitze. HERMANN's Flüssigkeit. *E*, *Elastica chordae*; *HG*, hypochordales Gewebe aus indifferenten Zellen bestehend; *VZ*, zwei derselben in vesiculöse Zellen mit Fetttropfen umgewandelt; *Ü*, Übergang derselben in Vorknorpelzellen; *K*, Enden der Vorknorpelstäbe; *KI*, Vorknorpelinsel; *Pi*, Pigment. Vergr. 500.

Fig. 17. Dasselbe, ca. 1,4 mm weiter kopfwärts. *PZ*, protoplasmatische (indifferente) Zellen zwischen den vesiculösen. Sonstige Bezeichnungen und Vergrößerung wie bei Fig. 16.

Fig. 18. Gewebe im epichordalen Seitenraume eines 10,5 cm langen *Ammocoetes*. Pikrinsublimat. *FS*, Faserscheide; *E*, *Elastica* der Chorda; *R*, Rückenmark; *P*, fibröse (perichordale) Begrenzung des Seitenraumes; *VZ*, blasige Zellen, des Stützgewebes; *IZ*, protoplasmatische Zwischenzellen; *KZ*, Knorpelzellen. Vergr. 720.

Fig. 19. Eine kleine Partie des mit  $\frac{1}{2}\%$ iger Osmiumsäure behandelten und mit Nadeln zerzupften hypochordalen Stützgewebes eines *Ammocoetes* von 17 cm Länge. *A*, eine Nische, aus der die Zelle ausgefallen; *VZ*, vesiculöse Zelle mit Fetttropfen; *M*, das membranartige Zwischengewebe im optischen Durchschnitt; *IZ*, indifferente Zellen. Vergr. 500.

Fig. 20. Gewebe des epichordalen Seitenraumes von *Petrymyzon Planeri* am sagittalen Längsschnitt 6–7 mm von der Schwanzspitze. Alkohol, DELA-FIELD's Hämatoxylin-Eosin. *KZ*, Knorpelzellen im geschlossenen Verbände; *KZ'*, im interstitiellen Gewebe zwischen den blasigen Stützzellen, *VZ*, heranwachsende Knorpelzellen; *F*, interstitielles Fasergewebe mit Reservezellen; *KF*, verknorpelnde

## 170 Josef Schaffer, Über den feineren Bau u. die Entw. des Knorpelgew. etc. I.

Fasern am Durchschnitt; *PZ*, protoplasmatische Zellen an der Oberfläche der Chorda; *E*, *Elastica chordae*. Vergr. 500.

Fig. 21. Eine Gruppe von vesiculösen Zellen aus dem hypochordalen Gewebe desselben Thieres. DELAFIELD's Hämatoxylin-Eosin. Deutliches Hervortreten der membranösen Netze (*M*) zwischen den Zellen. Bei *a* freier Schnitttrand einer solchen Membran. *E*, *Elastica chordae*; *B*, ein verknorpelnder Bindegewebtsbalken; *K*, Knorpelzellen. Vergr. 720.

Fig. 22. Aus einem Querschnitt durch den Schwanz von *Petromyzon fluviatilis*. Stützgewebe im hypochordalen Raume. MÜLLER's Flüssigkeit. *K*, proximales Ende eines ventralen Flossenstrahles; *G*, ventrale Schwanzarterie; *FZ*, fetthaltige Zellen; *KZ*, Knorpelzellen; *P*, Perichondrium; *KR*, elastische Körnchen. Vergr. 150.

Fig. 23. Alveolenwand einer an das proximale Ende eines Flossenstrahles grenzenden vesiculösen Zelle von *Petromyzon fluviatilis*. MÜLLER's Flüssigkeit saures Orcein nach UNNA-TÄNZER. *K*, Kapselsubstanz; *ZL*, metachondrale Zwischenlamelle der angrenzenden Knorpelzelle; *M*, die Alveolenwand von der Fläche, *M'*, im Profil. Vergr. 720.

Fig. 24. Oberflächliche Partie von einem sagittalen Längsschnitte durch das distale Ende eines dorsalen Flossenstrahles von *Petromyzon fluviatilis*. Alkohol, Hämalun-Eosin. *P*, Perichondrium; *pZ*, perichondrale Zellen, welche Knorpelgrundsubstanz um sich erzeugen; *GS*, Grenzsäum, mit den intercapsulären Scheidewänden *IK* zusammenhängend; *K*, Kapselsubstanz, bei *a* durch Tangentialschnitt allein getroffen; *a'*, primäre (prochondrale) Scheidewand zwischen zwei eben getheilten Zellen. Vergr. 720.

Fig. 25. Partie aus der Mitte des basalen (proximalen) Abschnittes eines analogen Flossenstrahles von demselben Thier. Die Zellen nicht eingezeichnet. Bei *X* scheinbar eine basophile Mittellamelle, welche eine doppelte »Kapselsubstanz« trennt. *ZW*, basophile Zwickel; *a*, ausgezogene Kapselränder am Durchschnitt. Sonstige Bezeichnungen, Behandlung und Vergrößerung wie bei Fig. 24.

Fig. 26. Partie aus der Mitte des basalen Theiles eines ventralen Flossenstrahles von *Petromyzon fluviatilis*. MÜLLER's Flüssigkeit, saures Orcein nach UNNA-TÄNZER. *mch*, metachondrale Grundsubstanz; *K*, Kapselsubstanz im Profil, *K'*, von der Fläche; *S*, eine Scheidewand in schräger Ansicht; *Z*, retrahirte Knorpelzellen mit cilienartigen Fortsätzen. Vergr. 720.

Fig. 27. Querschnitt durch den proximalen Theil eines dorsalen Flossenstrahles von *Petromyzon marinus*. *WK*, weicher Knorpel; *HK*, harter Knorpel; *P*, Perichondrium; *RZ*, Riesenzelle; *DZ*, Zellen in chondromucoider Degeneration. Vergr. 75.

Fig. 28. Ein Stück der Oberfläche vom vorigen Querschnitt. *R*, ausgefaserter Rand des harten Knorpels; *k*, Kapsel; *g*, Zellhof; *i*, intercapsuläre Substanz. Sonst wie bei Fig. 27. Vergr. 500.

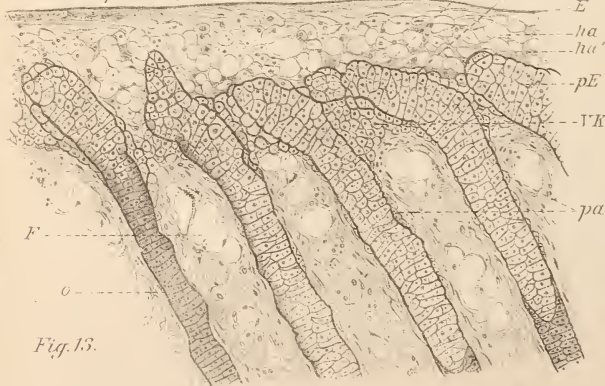
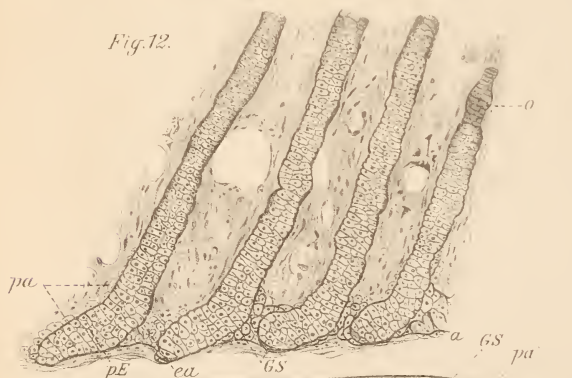
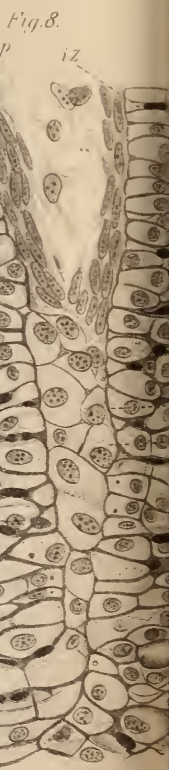
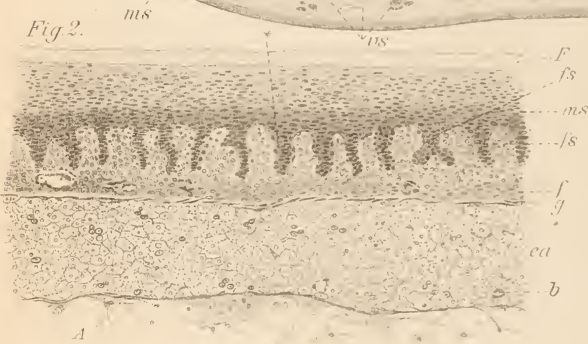
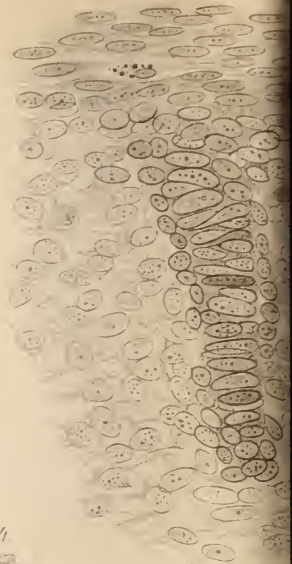


Fig. 6.

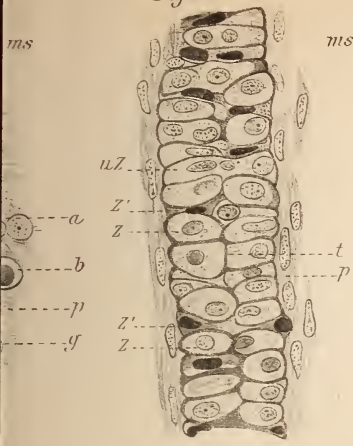


Fig. 5.

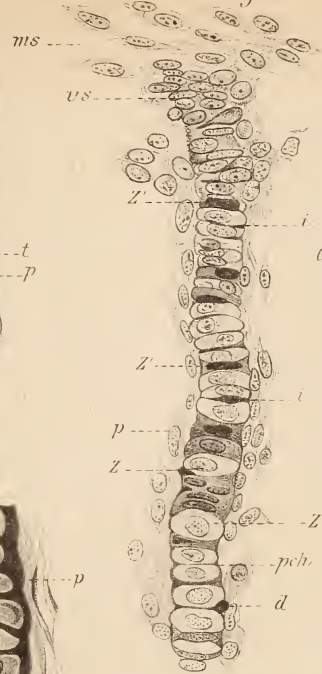


Fig. 7.

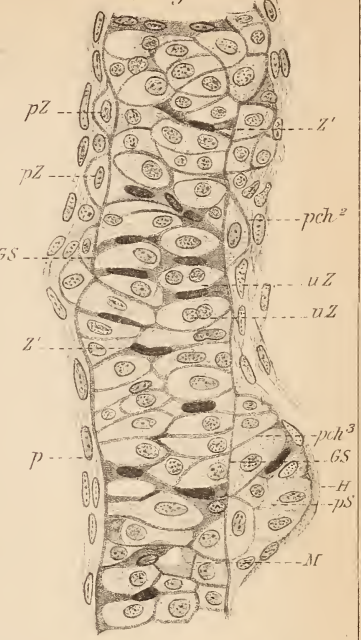


Fig. 10.

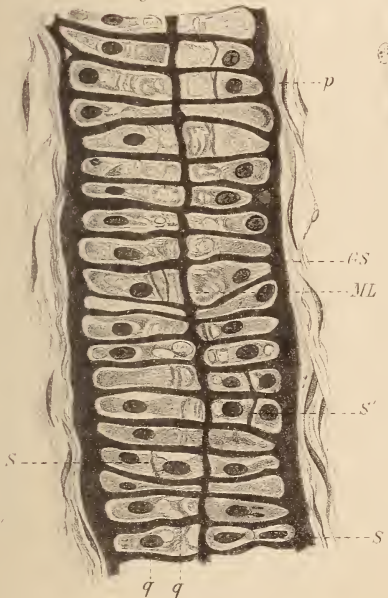


Fig. 11.

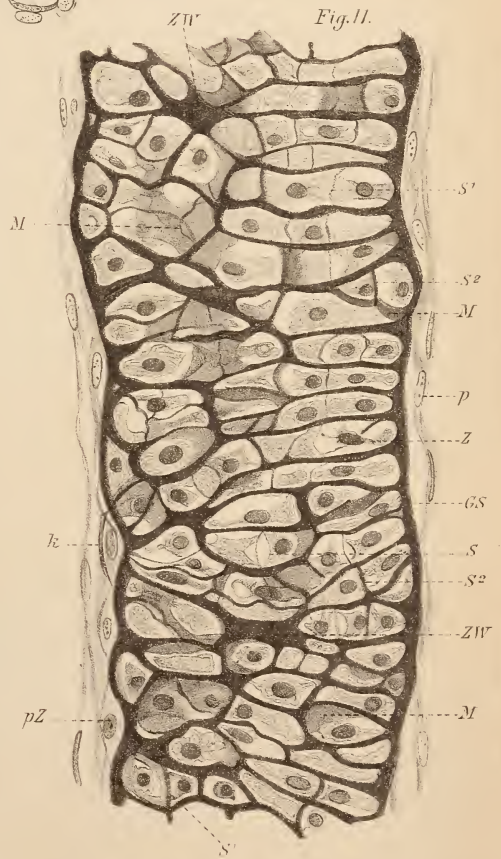
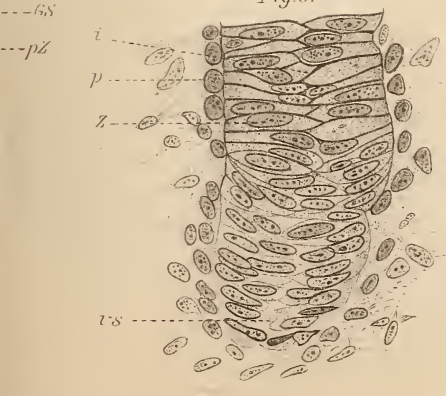


Fig. 9.







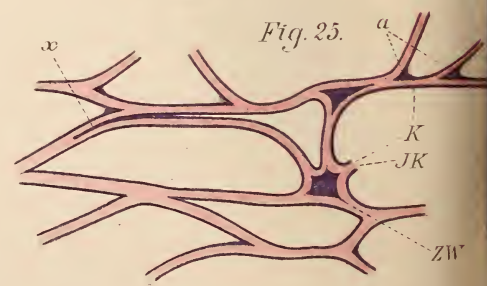
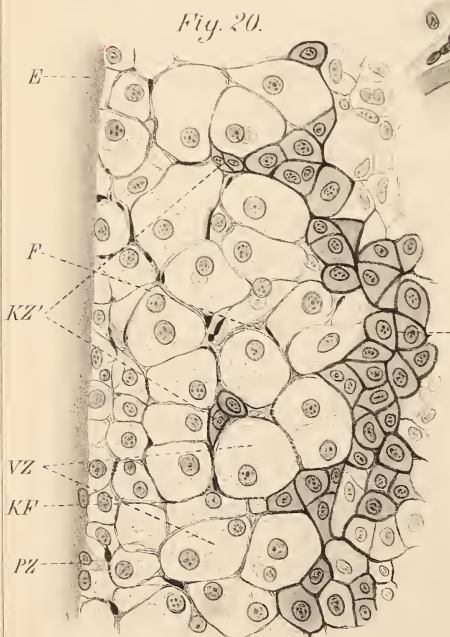
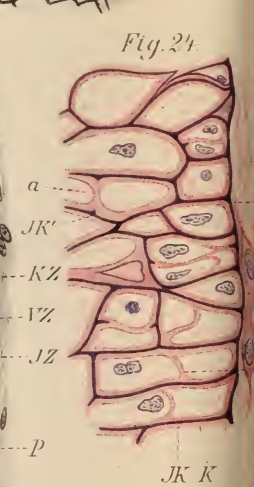
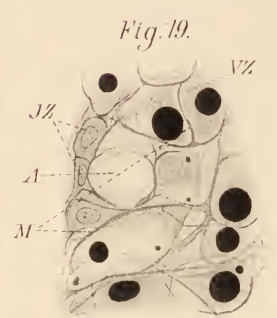
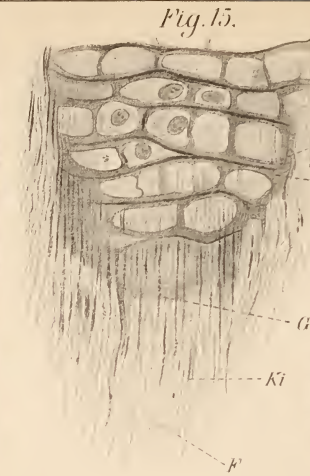


Fig. 17.

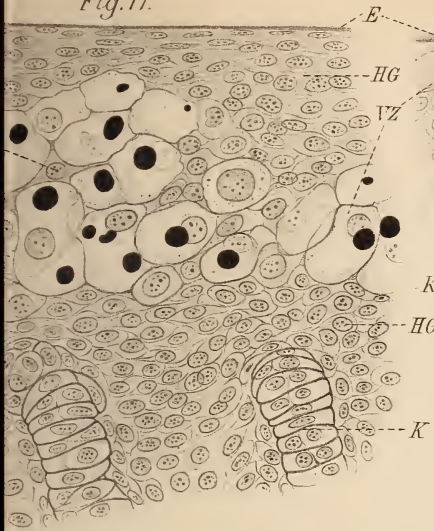


Fig. 16.



Fig. 28.

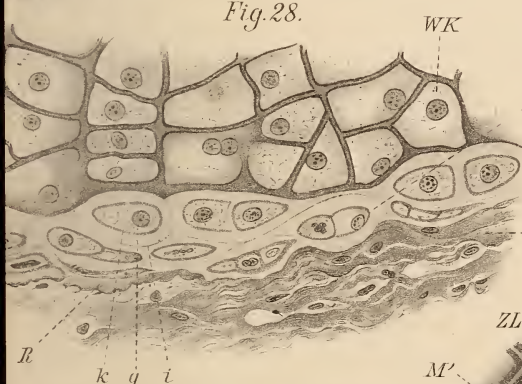


Fig. 27.

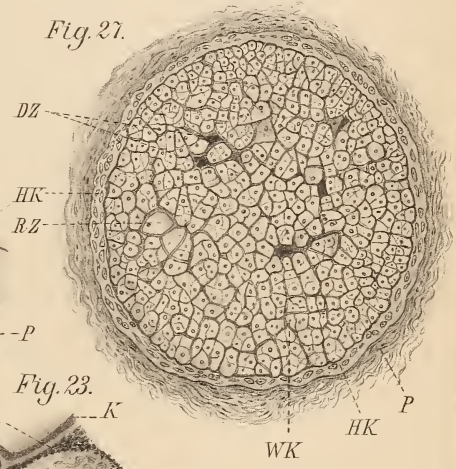


Fig. 23.

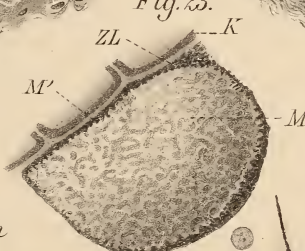


Fig. 21.

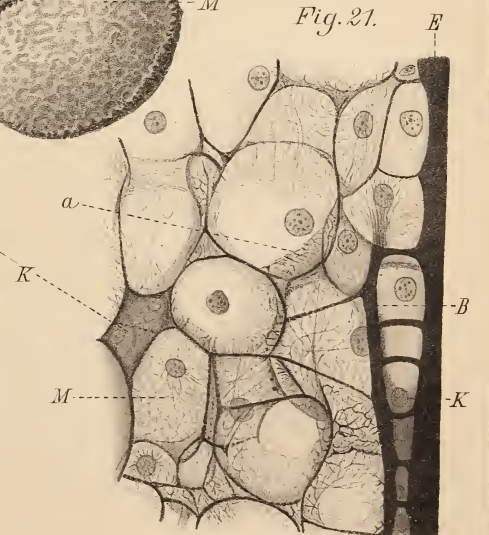
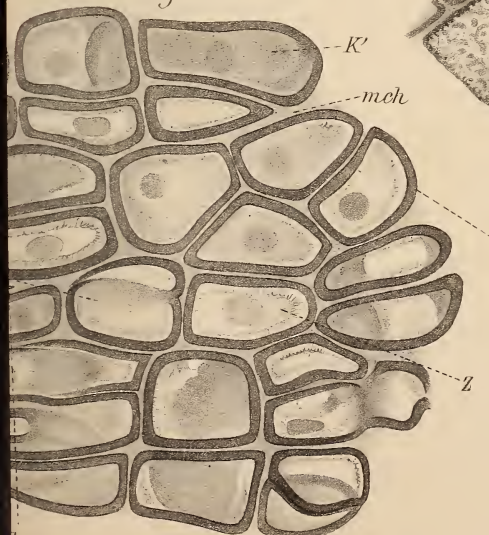
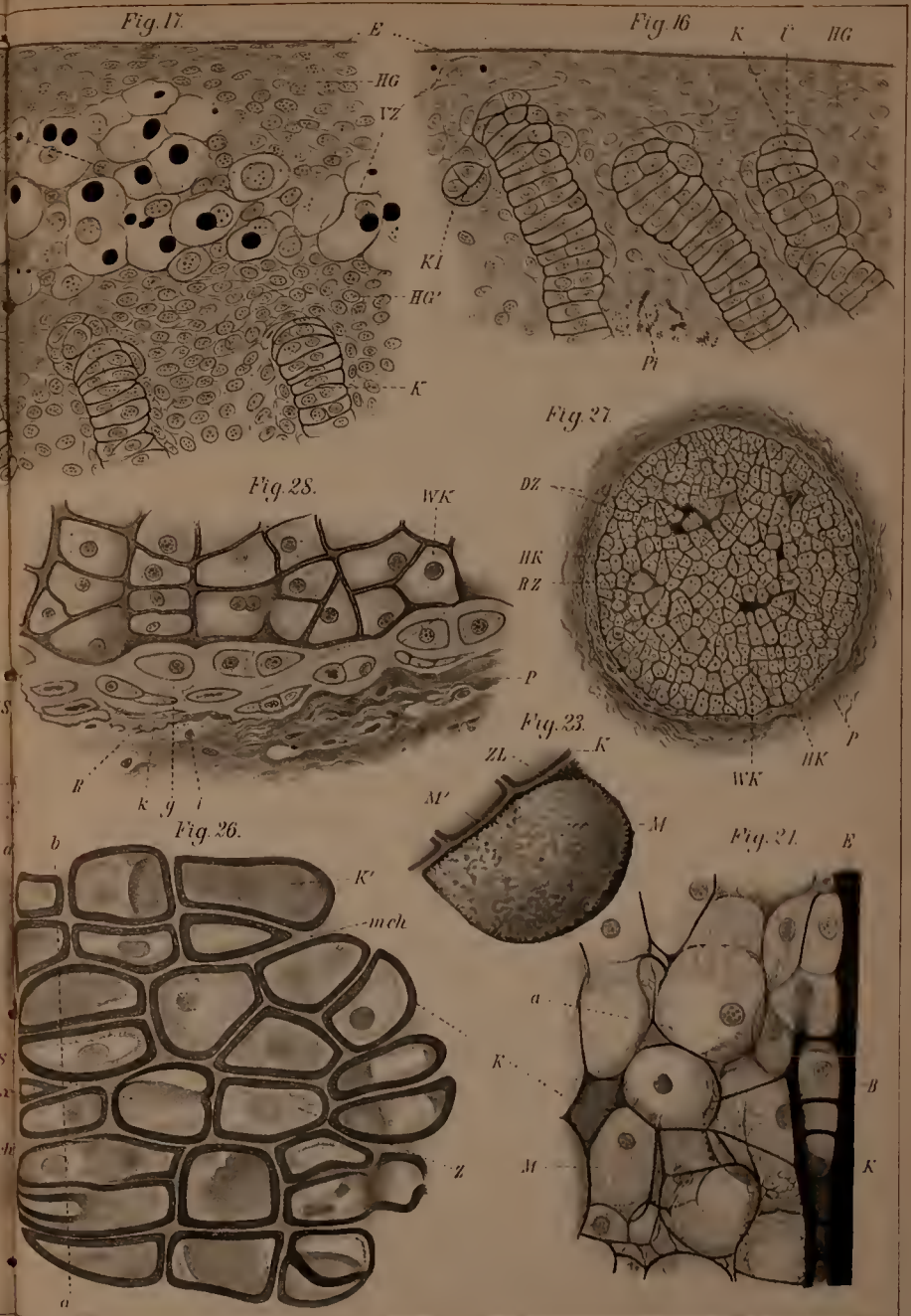
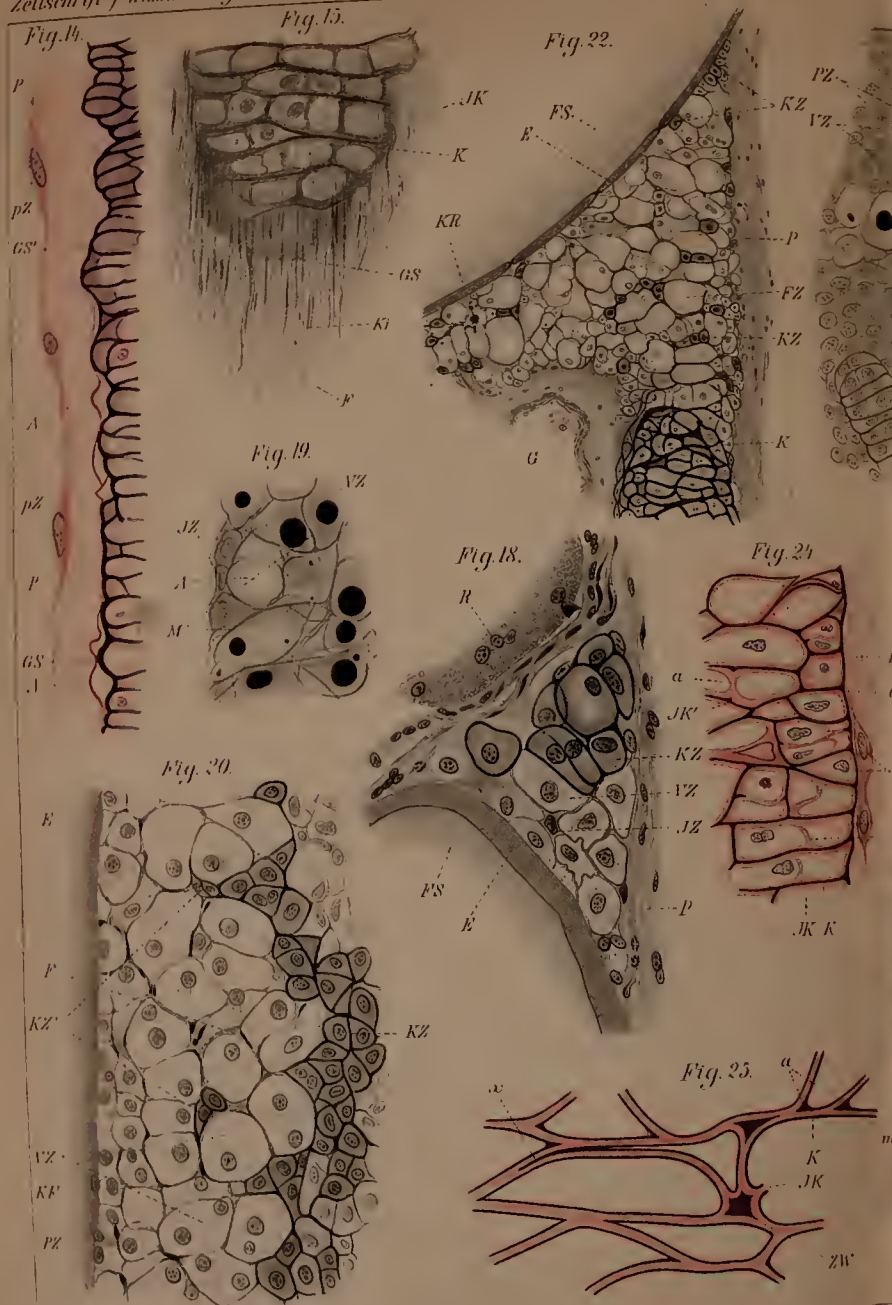


Fig. 26.





# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [70](#)

Autor(en)/Author(s): Schaffer Josef

Artikel/Article: [Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. 109-170](#)