

Bemerkungen über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen.

Von

Josef Schaffer in Wien.

In einer kurzen Mittheilung „über einen neuen Befund von Centrosomen in Ganglien- und Knorpelzellen“¹⁾ habe ich weitere Untersuchungen über das Knorpelgewebe der Myxine in Aussicht gestellt. Dieselben sind in gleicher Weise angestellt worden, wie meine Untersuchungen des Knorpelgewebes von Ammocoetes und Petromyzon²⁾ und für Myxine schon im Sommer 1896 zum Abschlusse gelangt. Da die Arbeit jedoch noch eine Reihe anderer Knorpel und knorpelähnlicher Gewebe zum Vergleiche heranziehen sollte, sowie aus äusseren Gründen konnte ich bis heute nicht an die Mittheilung meiner Ergebnisse schreiten. Unterdessen ist eine Untersuchung F. K. Studnicka's³⁾ über denselben Gegenstand erschienen, welche mich nunmehr veranlasst, einige Punkte aus meiner Arbeit, so weit sie durch die Mittheilungen Studnicka's betroffen werden, auszuführen.

Die Anschauungen, zu denen Studnicka über das Knorpelgewebe von Ammocoetes und Petromyzon gelangt ist, decken sich erfreulicher Weise vielfach mit den meinen, und zwar ist dies nach einer mündlichen Auseinandersetzung, zu der mir Herr Dr. Studnicka Gelegenheit geboten hat, noch viel mehr der Fall, als es nach den dem Leser vorliegenden Darstellungen scheinen könnte.

In einigen Punkten muss ich meine abweichenden An-

1) Sitzgsber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Klasse, Bd. 105, Abth. III, Febr. 1896. S. 21—28.

2) Ueber das knorpelige Skelett von Ammocoetes branchialis nebst Bemerkungen über das Knorpelgewebe im Allgemeinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61, 1896, S. 606—659.

3) Ueber die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48. 1896, S. 606—643.

schauungen, so weit sie auf verschiedener Beobachtung am Object beruhen, auch im Folgenden festhalten; Differenzen in der Auffassung und Deutung des Gesehenen werden vielleicht durch diese Auseinandersetzungen ausgeglichen werden.

Schon der Ausgangspunkt, welchen wir für die Untersuchung des Knorpelgewebes der Cyclostomen gewählt haben, ist ein verschiedener. Während ich die Uebereinstimmung im feineren Baue des Cyclostomenknorpels mit dem der höheren Thiere nachzuweisen versuchte, um gleichsam im Verständniss jenes einfachen, ich möchte sagen schematischen Knorpelgewebes den Schlüssel für eine einheitliche und übersichtliche Auffassung der verwickelten Formen des Knorpelgewebes bei höheren Thieren zu finden, ist es Studnicka daran gelegen, die Eigenthümlichkeiten des Cyclostomenknorpels, welche ihn von den anderen Knorpelarten unterscheiden, hervorzuheben. Daher will er auch die Bezeichnung Parenchymknorpel beibehalten, wobei er jedoch selbst betont, dass man nicht an einen prinzipiellen Gegensatz zum Hyalinknorpel denken darf. In letzterem Sinne ist jedoch der Ausdruck von Kölliker¹⁾ gebraucht worden, indem er das Knorpelzellenparenchym (Knorpelgewebe ohne Grundsubstanz) dem Knorpelgewebe mit Grundsubstanz gegenübergestellt hat. Somit ist mit dem Ausdrucke „Parenchym“, welcher im botanischen Sinne allerdings nur ein Gewebe bezeichnet, das vorwiegend aus isodiametrischen Zellen besteht, ohne dass damit etwas Bestimmtes über die Intercellularsubstanz ausgesagt wäre — im thierhistologischen Sinne eine gewisse Vorstellung über die Struktur oder morphologische Wertigkeit der zwischen den Zellen (im modernen Sinne des Wortes) gelegenen Substanz verbunden, die durchaus nicht auf alle sog. Parenchymknorpel zutrifft. Schon Kölliker hat unter dieser Bezeichnung höchst ungleichwerthige Gebilde zusammengefasst, wie Rollett²⁾ betont; auch Studnicka belegt morphologisch recht verschiedene Gewebe der Cyclostomen mit demselben Titel. So bezeichnet er den weichen und harten Knorpel, der nach seiner Schilderung³⁾ aus Kapseln und einer

1) Gewebelehre, Leipzig 1852, S. 44.

2) Stricker's Handbuch der Gewebelehre, Leipzig 1871, S. 79.

3) l. c. S. 608.

dieselben verbindenden Zwischensubstanz, besteht als Parenchym; weiter aber auch das vesiculöse Stützgewebe von Myxine, in welchem die Scheidewände zwischen den Zellen ein einfaches und zusammenhängendes Alveolenwerk bilden und endlich das eigenthümliche arachnoidale Füllgewebe in der Schädelkapsel von *Petromyzon*, welches aus isolirten Zellen mit verdichtetem Exoplasma, mit dazwischen gelegenen Blutgefässen und Pigmentzellen besteht.

Ich würde daher diesen Ausdruck, an den sich, wie an manche andere, in der Knorpelhistologie so zähe falsche Vorstellungen anklammern, lieber fallen lassen. Will man den Knorpel, in welchem die Zellen vorherrschend sind, unterscheiden von einem Knorpel, in welchem die Grundsubstanz überwiegt, so scheint mir die alte, nichts präjudicirende Bezeichnung Zellenknorpel (im Gegensatz zum Grundsubstanzknorpel) der Bezeichnung Parenchymknorpel vorzuziehen. Der zellige Knorpel zeigt schon bei den Myxinoiden, wie ja auch Studnicka betont, die mannigfachsten Uebergänge zum Grundsubstanzknorpel; er findet sich aber auch bei den höheren Wirbelthieren und beim Menschen, so dass es doch nur der subjectiven Empfindung anheimgegeben bleibt, wo man zwischen beiden Formen die Grenze ziehen will.

Viel wichtiger scheint mir die Ungleichheit in Bezug auf eine andere Prämisse für meine und Studnicka's Schlussfolgerungen. Studnicka hat hauptsächlich ältere Exemplare von *Petromyzon* untersucht, ich hingegen der Metamorphose nahestehende und Larvenstadien. Studnicka gründet einige prinzipiell von den meinen abweichende Anschauungen auf das Studium des Schwanzflossenknorpels, den ich gar nicht untersucht habe. Während Studnicka *Petromyzon fluviatilis* und *P. Planeri* noch für zwei verschiedene Spezies hält, auf deren Verschiedenheit er auch Unterschiede im Aufbau des Knorpelgewebes zurückzuführen scheint¹⁾, legt er andererseits viel zu wenig Werth auf die grossen Unterschiede im Organisationsplane von *Petromyzon* und *Myxine*. Diese treten in der That auch in den Geweben beider Thiere so auffallend zu Tage, dass sich z. B. für das Knorpelgewebe bestimmte Homologien nicht aufrecht erhalten lassen. Ge-

1) l. c. S. 617, S. 636.

rade die Unterschiede in der geweblichen Differenzirung beider Thiere scheinen mir eine wesentliche Stütze für die Anschauung jener Autoren, welche Petromyzon und Myxine als Vertreter zweier weit auseinander gehender Typen anerkannt wissen wollen. „Die Verschiedenheit ist so gross, dass man fast in keinem Punkte aus dem Bau des einen den Bau des anderen erschliessen kann 1).“

Indem ich nun zur Besprechung der wesentlichen Differenzpunkte in unserer beiderseitigen Darstellung übergehe, beginne ich mit der Beschreibung des weichen, oder wie Studnicka sich ausdrückt, „blauen“ Knorpels, als dessen Typus ich den Kiemenknorpel von Ammocoetes betrachtet habe.

Ich habe nachzuweisen versucht, dass die Intercellularsubstanz desselben, im Gegensatze zum harten Knorpel eine Zusammensetzung aus Kapseln und interkapsulärer Kittsubstanz in keinerlei Weise erkennen lässt, weshalb ich die gesammte Grundsubstanz dieses Knorpels als ein einfaches zelltrennendes Wabenwerk oder Alveolensystem (nicht, wie Studnicka Anmerkung 1, S. 608 sagt, hyalines Faserwerk) aufgefasst habe. Ich lege auf die Richtigkeit dieser Ansicht, welche ich schon in meiner vorläufigen Mittheilung²⁾ ausgesprochen habe, besonderen Werth, weil in einem solchen Knorpel der unmittelbare Uebergang zu einer bei den niederen Thieren vorkommenden Form der Stützsubstanz gefunden wäre, welche ausserdem den frühesten genetischen Stadien höher differenzirter Knorpel entsprechen würde. Dieser typische Zellenknorpel würde auch nicht der Vorstellung des Parenchyms im Sinne Kölliker's entsprechen.

Nach Studnicka hingegen werden die „Septa“ dieses Knorpels fast nur von den Knorpelkapseln und gewöhnlich nur äusserst spärlicher, nur dort, wo mehrere Zellen an einandergrenzen, deutlich zu beobachtender Grundsubstanz gebildet. „Schaffer hat die Grenzen der Knorpelkapseln übersehen“³⁾.

1) Schneider, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879, S. 82. Vergl. noch die Discussion zu dem Vortrage von Price, Verhdlg. d. Anat. Ges. X. Vers. Berlin 1896, S. 86.

2) Anat. Anz. X. Bd. 1895, S. 706.

3) l. c. S. 610.

Den Beweis für diese Behauptung erachte ich jedoch nicht für erbracht. Studnicka beruft sich auf seine Fig. 9, Taf. XXX, die einen Durchschnitt durch den Schwanzflossenknorpel von *Petromyzon fluviatilis* darstellt.

Wie erwähnt, habe ich diesen Knorpel nicht untersucht und könnten hier in der That Andeutungen von Kapselbildung vorkommen, wie ich solche gelegentlich im weichen Knorpel von *P. marinus* zu sehen glaube. Betrachtet man jedoch die Fig. 10 des Autors, welche einen Kiemenknorpel von *Ammocoetes* darstellt, für den ich meine Behauptung aufgestellt habe, so wird Jedermann die Uebereinstimmung mit meiner Fig. 14 zugeben; da kann man unmöglich von deutlichen Kapseln reden, wie z. B. beim Schädelknorpel.

Weiter führt Studnicka die Bildungsweise dieses Knorpels ins Feld, indem er sagt, dass die jungen Zellen dieses Knorpels zuerst nur eine ganz dünne, mit Hämatoxylin blau sich färbende Kapsel bekommen und dass erst secundär zwischen ihnen eine Grundsubstanz als ein Kitt ausgeschieden wird. Die Bilder, welche Studnicka bei dieser Schilderung vor Augen gehabt hat, habe ich ebenfalls beschrieben¹⁾, indem ich das Vorkommen von Zellen mit intensiv blau färbbaren Membranen an den Appositionsflächen erwähne, zwischen denen noch „kleinste trennende Zwickel des mit Eosin roth sich färbenden Perichondriums eingeschoben erscheinen“. Ich glaube jedoch nicht, dass eine Kittsubstanz secundär durch die Kapseln hindurch ausgeschieden wird, sondern fasse vielmehr die Zwickel des Perichondriums als diese primäre Kittsubstanz auf, weil sonst die Frage, wohin beim perichondralen Wachstum die faserige Grundsubstanz des Perichondriums kommt, eine offene bleibt und weil man Faserbündel des Perichondriums zweifellos in die Grundsubstanz des wachsenden Knorpels aufgenommen werden sieht.

Es scheint mir in der That eine nothwendige Vorstellung zu sein, dass die Chondroblasten nicht nur um sich Knorpelsubstanz abzuschneiden vermögen, welche an der einzelnen Zelle als

1) Zeitschr. f. wiss. Zool. l. c. S. 628. Ich citire fortan stets diese Arbeit.

Kapsel oder Membran erscheinen muss, sondern dass sie auch zwischen sich liegendes Gewebe zu assimiliren d. h. in chondrogene Grundsubstanz umzuwandeln im Stande sind.

Die Knorpelbildungszellen besitzen neben der rein productiven auch eine assimilatorische Fähigkeit, welche gerade beim Knorpelgewebe höherer Thiere eine grosse Rolle spielt.

Beim Kiemenknorpel von *Ammocoetes* nun verschmelzen die beiden Componenten jeder Knorpelgrundsubstanz (so weit es sich eben um perichondral wachsende Knorpel handelt), die primäre Kittsubstanz und die von der Zelle gelieferte Kapselsubstanz in ein untrennbares Ganze. Mir war es wenigstens nicht möglich, eine besondere Kapsel, sei es färberisch, sei es mechanisch, zu isoliren, wie dies beim harten Knorpel gelingt, und so lange nicht das Gegentheil erwiesen werden kann, muss ich bei meiner Auffassung beharren, dass im Kiemenknorpel des *Ammocoetes* die gesammte Intercellularsubstanz nur ein Wabenwerk bildet.

Dasselbe scheint nicht der Fall zu sein mit dem weichen oder grauen Knorpel von *Myxine*; obwohl derselbe in mikrochemischer und mechanischer Beziehung mit dem weichen Knorpel von *Ammocoetes* übereinstimmt, zeigt er in morphologischer Hinsicht insofern einen Unterschied, als die intercellulären Scheidewände seiner Grundsubstanz stellenweise wenigstens zweifellos eine Zusammensetzung aus primärer Kittsubstanz und secundär eingelagerten Zellhöfen (Kapselsubstanz) erkennen lässt. Er stellt demnach eine höhere Entwicklungsstufe des Knorpelgewebes dar, welche zwischen Kiemenknorpel und Schädelknorpel von *Ammocoetes* steht.

Ein zweiter Punkt, in welchem die Darstellung *Studnicka's* von der meinen abweicht, betrifft die Knorpelkapseln im harten (gelben) Knorpel.

Ich habe die Kapselsubstanz, welche die Alveolen der Kittsubstanz ausfüllt und am frischen Schädelknorpel von *Ammocoetes* und *Petromyzon* als homogene und dicke Zellkapsel erscheint, als Analogon eines Zellhofes aufgefasst, weil sich diese Kapselsubstanz durch eine einfache Färbung mit sauren Anilinfarben (Eosin u. A.) in eine innere, meist scharf begrenzte Zone, die eigentliche Kapsel, und in eine äussere, nicht färb

bare Schichte zerlegen lässt¹⁾. Studnicka misst dieser, auch von ihm anerkannten und dargestellten (Fig. 1 u. 2, Taf. XXX) Zweischichtigkeit keine besondere Bedeutung zu und spricht einfach von einer inneren und äusseren Zone der Knorpelkapsel, so dass für ihn der harte Knorpel von Petromyzon nur aus Kapseln und sehr spärlicher Grundsubstanz (meiner primären Kittsubstanz) besteht.

Er stützt sich dabei auf die Beobachtung, dass an manchen Stellen eine solche tinctoriell scharf nachweisbare Kapsel nicht vorhanden ist und dass sie bei Myxine überhaupt fehlt oder dass sich hier an ihrer Stelle eine dünne, aber mit Hämatoxylin blau sich färbende Kapsel findet. Dazu muss ich nun bemerken, dass gerade die Befunde am harten Knorpel von Myxine für meine Auffassung sprechen. Fertigt man aus freier Hand einen dünnen Durchschnitt durch die in Alkohol conservirten sog. Zungenbeinknorpel an, so sieht man bei Betrachtung des ungefärbten Schnittes in Alkohol jede der meist ovalen Zellhöhlen umgeben von einer ziemlich breiten, stark glänzenden Kapsel, der nach aussen ein schwächer lichtbrechender hyaliner Hof folgt. Die benachbarten hyalinen Höfe werden durch dünnere oder dickere Scheidewände einer Substanz getrennt, welche, wenigstens oft auf grössere Strecken ein zusammenhängendes Alveolenwerk bildet.

Diese drei Componenten der gesammten Intercellularsubstanz lassen sich nun auch bei Myxine nach der von mir angegebenen Methode (l. c. S. 621) mit Leichtigkeit färberisch trennen und ist, wo dies Studnicka nicht gelungen ist, wie z. B. an dem Fig. 3, Taf. XXX abgebildeten Ohrkapselknorpel von Ammonoetes offenbar diese Methode nicht befolgt worden (vgl. meine Fig. 13 von demselben Object).

Weiters sind die im harten Knorpel von Myxine blau sich färbenden Kapseln durchaus nicht homolog den normalerweise acidophilen Kapseln; endlich betrifft der von Studnicka in Fig. 2, Taf. XXX dargestellte Schnitt, welcher zeigt, dass die innere Zone (meine Kapsel) auch in den äusseren Theil der Kapsel nur allmählich ohne Grenzen übergehen kann, die Appositionszone des

1) l. c. S. 622.

Knorpels, in welcher die primäre Kittsubstanz noch faserig und es grösstentheils noch nicht zur Bildung einer wirklichen Kapsel gekommen ist. Die rechte Seite des Bildes, welche offenbar einer etwas tieferen Schichte des Knorpels entspricht, lässt denn auch das von mir beschriebene Verhalten in ausgezeichneter Weise erkennen.

Ich stimme mit Studnicka vollkommen in der Ansicht überein, dass sich die Kapsel in Grundsubstanz umwandeln kann und dass nicht alles, was als Knorpelkapsel bezeichnet wird, einander homolog ist (S. 616); dafür bietet wieder der harte Knorpel von Myxine ein klassisches Beispiel, indem sich hier die Umwandlung von Knorpelkapseln, ja von ganzen Knorpelzellen in Grundsubstanz nachweisen lässt, andererseits aber auch leicht eine Erklärung für das gelegentliche Fehlen einer besonders nachweisbaren Kapsel oder für das entgegengesetzte färberische Verhalten derselben gefunden wird. Und zwar liegt diese Erklärung in regressiven Veränderungen, welche im harten Knorpel der Myxine eine grosse Rolle spielen und in den verschiedensten Phasen angetroffen werden, auf die jedoch Studnicka nicht aufmerksam geworden ist. Ich habe denselben ein besonderes Studium gewidmet, über dessen Ergebnisse demnächst berichtet werden soll.

Nach Studnicka ist die Knorpelkapsel nichts anderes, als ein besonders begrenzter festerer Saum von Grundsubstanz, der sich um eine Zelle als eine Hülle derselben durch Ausscheiden aus derselben bildet¹⁾.

Nach dieser Definition, die dahin zu erweitern ist, dass die Abgrenzbarkeit dieser Hülle auf einem besonderen physikalischen und mikrochemischen Verhalten beruht, muss man doch die von mir beschriebene, unmittelbar die Zelle umgebende Zone, die sich färberisch und optisch von der übrigen Grundsubstanz auszeichnet, als Kapsel auffassen.

Die intercapsuläre Substanz, welche als zusammenhängende Kittsubstanz den Knorpel durchzieht und im Zusammenhange mit dem Perichondrium, beziehungsweise der oberflächlichen

1) l. c. S. 616.

Appositionszone steht, zeigt bei Myxine dasselbe Verhalten, wie bei Petromyzon, d. h. sie ist sehr spärlich, oft kaum wahrnehmbar. Und doch bezeichnet Studnicka den harten Knorpel von Myxine wegen seiner reichlichen Grundsubstanz und zwar mit Recht als wirklichen Hyalinknorpel. Worauf ist nun diese reichliche Grundsubstanz zurückzuführen? Nur auf die zwischen Zellkapseln und Kittsubstanz abgelagerte Grundsubstanz, welche man im Vergleich mit den Befunden am Knorpelgewebe höherer Thiere also wohl mit Recht als Zellhöfe von den Kapseln unterscheiden darf. Aus einem solchen Zellhof kann durch Theilung der Zelle ein Zellbezirk (Territorium) hervorgehen, und damit ist die vollständige Analogie mit dem vollentwickelten Hyalinknorpel höherer Thiere gegeben. Ich glaube, dass gerade diese Auffassung der im harten Knorpel der Cyclostomen noch scharf zu trennenden Componenten der Intercellularsubstanz zu einem leichteren und volleren Verständniss des Knorpelgewebes höherer Thiere führen wird, wo die Grenzen oft mehr minder verwischt sind.

Meine Auffassung lässt sich aber auch gut in Einklang bringen mit den neueren Anschauungen über die Entstehung des Knorpelgewebes, wie sie von Strasser¹⁾ angebahnt worden sind und mit den Versuchen besonders auf tinctoriellem Wege in der einst für homogen und strukturlos gehaltenen Grundsubstanz des Hyalinknorpels Bestandtheile verschiedener morphologischer und chemischer Natur nachzuweisen, wie dies hauptsächlich Ramón Cajal²⁾, Mörner³⁾, Renaut⁴⁾ und in neuester Zeit Terrazas⁵⁾ gelungen ist.

1) Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Diss. Breslau, 1879 und Morph. Jahrb. Bd. V, 7879.

2) Manual de Histologia 1887.

3) Histochemische Beobachtungen über die hyaline Grundsubstanz des Trachealknorpels. Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. XII, 1888 und: Chemische Studien über den Trachealknorpel. Skandinav. Arch. f. Physiol. Bd. I, 1889.

4) Sur la formation cloisonnante (substance trabéculaire) de la substance fondamentale du cartilage hyalin foetal etc. C. R. de l'Académie des sciences, mai 1887.

5) Métodos de coloracion de la substancia fundamental cartilaginosa. Riv. trimestr. microgr. Madrid, Vol. I, 1896, p. 113.

Wenn auch die Analogien im Einzelnen noch durchaus nicht festgestellt sind, so wird doch in dem Balkennetz von Mörner, der Interglobarsubstanz von Terrazas die primäre Kittsubstanz und in den Chondrinballen des Ersteren die Kapselsubstanz des Cyclostomenknorpels erkennen dürfen; letztere ist, und damit stimme ich wieder mit St. überein, direktes Zellproduct, welches sich aber morphologisch und mikrochemisch wieder in die eigentliche Kapsel und den Zellhof sondern kann. Die ungeweine Mannigfaltigkeit im mikroskopischen Bilde des Knorpelgewebes bei verschiedenen Thieren und bei demselben Thiere in verschiedenen Knorpeln ist dann nur auf eine verschiedene Entwicklung jeder einzelnen dieser Componenten, denen wahrscheinlich verschiedene mechanische Functionen zukommen, zurückzuführen.

Besondere Aufmerksamkeit hat St. den genetischen Beziehungen des Knorpelgewebes zu den einzelnen Binde- und Stützsubstanzen gewidmet.

Wie sich diese Beziehungen bei der Metamorphose des Ammocoetes in den Petromyzon gestalten, wobei die rege Bildung neuen Knorpelgewebes nach dem Ausdrucke Studnickas an einen acuten pathologischen Prozess gemahnt, habe ich ziemlich ausführlich dargestellt. Wie St. bestätigt hat, kommen als Grundlage für die neu entstehenden Knorpel sehr verschiedene Gewebe in Betracht und zwar der Hauptsache nach 1. fibröses Bindegewebe, 2. der Schleimknorpel und 3. das epaxiale Fettgewebe. Nach St. soll bei Petromyzon ausserdem noch das lockere Bindegewebe als Matrix für die Knorpelbildung auftreten, doch konnte er hier dieselbe nicht verfolgen; wohl aber bei Myxine, wo es eine grosse Rolle spielen soll.

Endlich kommt bei Myxine (nach St. in beschränktem Maasse auch bei Petromyzon¹⁾ noch ein Gewebe vor, welches in ausgedehnte und innige Beziehung zum Knorpelgewebe tritt und welches St. als „Vorknorpel“ bezeichnet hat. Es stellt nach ihm „einen umgewandelten, etwa wie in der Entwicklung zu wirklichem Knorpel zurückgehaltenen Schleimknorpel

1) l. c. S. 637.

dar“ und ist ganz nahe dem blasigen fetthaltigen Bindegewebe verwandt, nur dass seine Zellen selten Fett enthalten. Während ich nun für die bei der Metamorphose von Ammocoetes in den verschiedenen Geweben entstehenden Knorpel zu zeigen versucht habe, dass an keiner Stelle der neue Knorpel durch direkte Umwandlung, Metaplasie, des unveränderten larvalen Gewebes entsteht; dass vielmehr an allen diesen Stellen lebhaftere Neubildung oder Zuwanderung zelliger Elemente chondroblastischer Natur vor sich geht, die dann in mehr oder minder übereinstimmender Weise die neuen Knorpel bilden¹⁾, spricht sich St. dafür aus, dass verschiedenste Formen der bereits mehr weniger differenzierten Gewebe sich in einen Knorpel umwandeln²⁾.

Demnach stehen sich in diesem Punkte unsere Anschauungen diametral entgegen. Nachdem es sich hier aber, wie so oft bei histogenetischen Fragen um die subjective Deutung des Gesehenen handelt, müssen wir die peinlichste Sorgfalt in der Analyse der mikroskopischen Bilder voraussetzen; dann können in ihnen allerdings zwingende Momente für eine bestimmte Deutung und damit eine Gewähr für die Richtigkeit der letzteren liegen.

Ich glaube nun im Folgenden zeigen zu können, dass St. einige wichtige Momente in der Beobachtung seiner Uebergangsformen entgangen sind.

Was die Entstehung neuen Knorpelgewebes aus fibrösem Bindegewebe und Schleimknorpel anlangt, so stimmen unsere Schilderungen ziemlich überein; dagegen kann ich die Vorstellung St u d n i c k a's über die Bildung des Knorpels aus blasigem fetthaltigem Bindegewebe nach meinen Beobachtungen über die Entstehung der Neurapophysen im epi- und parachordalen Fettgewebe³⁾ nicht theilen.

Allerdings hat St. eine solche Entstehung hauptsächlich an den Flossenknorpeln studirt, die ich nicht untersucht habe; doch stehen dieser Vorstellung von der Umwandlung der grossen, hoch-

1) l. c. S. 644.

2) l. c. S. 622.

3) l. c. S. 650—655.

differenzirten Fettzellen, in denen das Bildungsplasma nahezu aufgebraucht ist, in die kleineren Knorpelzellen mit compactem Protoplasmaleib eine Reihe prinzipieller Bedenken entgegen. Uebrigens lässt St. auch die „untere, grössere Partie“ der Neurapophysen aus Fettgewebe entstehen, wofür ich an meinen Objecten nicht den geringsten Anhaltspunkt entdecken konnte. Ist es schon von vorneherein höchst unwahrscheinlich, dass sich dasselbe Knorpelstück zuerst aus sozusagen indifferenten Bildungszellen, in diesem Falle Chondroblasten und weiterhin aus hochdifferenzirten Fettzellen bilden sollte, so sind die von mir geschilderten Bilder vom Eindringen protoplasmatischer Bildungszellen zwischen die blasigen Fettzellen, die Umwandlung der ersteren in zunächst getrennte Knorpelinseln, ja einzelne Knorpelzellen, welche schliesslich unter Verdrängung und teilweiser Umwandlung der Fettzellen sich zu den dorsalen Bogenstücken vereinigen, zu klar, als dass sie eine Deutung im Sinne Studnicka's zulassen könnten. St. hat offenbar die kleinen Bildungszellen im Fettgewebe übersehen oder nicht als solche erkannt und ebenso die zweifellos zu beobachtenden Rückbildungserscheinungen an den Fettzellen. Man kann die unversehrten Fettzellen ringsum von Knorpel umschlossen und weiterhin zusammengedrückt werden sehen; dabei geht das Fett wahrscheinlich in Lösung, und der kernhaltige Protoplasmarest sammt Membran zerfliesst zu einer gleichmässigen Masse, welche intercapsuläre Zwickel ausfüllt und durch ihr Verhalten gegen Färbemittel deutlich erkennen lässt, dass sie eine chondromucoide Umwandlung erfährt. Derselbe Prozess, der sich hier an den Fettzellen abspielt, betrifft anderswo die faserigen Elemente des Perichondriums und offenbart sich auch hier wieder auf das Unzweideutigste die assimilatorische Kraft der Knorpelzellen.

Bei der Schilderung dieses Fettgewebes erwähnt St. auch, dass das sonderbare Gewebe, welches bei den Cyclostomen (Petromyzon und Myxine) oberhalb des Rückenmarkes und des Gehirns zwischen diesen Organen und dem Skelette sich befindet, auch hierher gehöre, nur enthielten seine Zellen kein Fett. Nach meinen Beobachtungen muss ich jedoch das arachnoidale Füllgewebe des Centralnervensystems von Ammonoetes und Petromyzon in Uebereinstimmung mit Renault als eine besondere

Form des Stützgewebes auffassen, welches nicht mit Fettgewebe verwechselt werden darf, sondern ein Uebergangsglied von der formenreichen Reihe der Stützsubstanzen der Wirbellosen zu jenen der Wirbelthiere darstellt, welche zu echtem Knorpelgewebe hinüber führen.

Meines Wissens war *Renaut*¹⁾ der Erste, welcher dieses eigenthümliche Gewebe richtig beschrieben und auch die funktionelle Wichtigkeit dieser elastischen und nicht zusammendrückbaren Masse betont hat.

Im gehärteten Zustande erinnert dieses Gewebe bei *Amocoetes* an eine Chordagallerte; untersucht man dieselbe an Isolationspräparaten, so findet man die äusserste Schichte, welche unmittelbar den fibrösen Rückenmarkskanal auskleidet, eine Art Endothel darstellen, indem sie aus abgeplatteten sechsseitigen Zellen besteht, deren Oberfläche eine zierliche Netzzeichnung erkennen lässt. Nach innen davon findet man drehrunde, nach Art der elastischen Fasern korkzieherartig gewundene Fasern, welche vollkommen mit denen im Schleimknorpel des *Amocoetes* übereinstimmen. Wie diese zeigen sie im gehärteten Zustande ein ziemlich starkes Lichtbrechungsvermögen und lassen manchmal deutlich Verästelungen erkennen. Sie wurden daher auch von den meisten Beobachtern²⁾ für elastische Fasern gehalten. Sie quellen jedoch in kalter Essigsäure und sind nichts anderes als dünnste Bündelchen leimgebender Fibrillen, deren Oberfläche eine äusserst dünne elastische Grenzschicht bedeckt. Ausser diesen Fasern finden sich noch zweierlei eigenthümliche Zellformen: einmal anscheinend geschwänzte Bindegewebszellen, welche jedoch vollkommen in fibrilläre Platten und Häutchen eingebettet erscheinen und zu denselben in einem ähnlichen Verhältnisse stehen, wie die verzweigten Zellen des Schleimknorpels zu den Platten.

1) *Système hyalin de soutènement des centres nerveux et des quelques organs des sens.* Arch. de physiol. 1881, p. 845—860. Siehe noch sein *Traité d'Histologie pratique.* T. I, Paris, 1888, p. 339.

2) So von *Goette*, Beiträge zur vergleichenden Morphologie. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 15, 1878, S. 319. *Ahlborn*, Untersuchungen über das Gehirn des *Petromyzon*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39, 1883 und *Langerhans*, Untersuchungen über *Petromyzon Planeri*. Verh. d. naturw. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. VI, 1876.

die ich dort beschrieben habe ³⁾, indem es beim Zerzupfen leicht gelingt, solche Platten mit den anhaftenden Zellen zu isoliren und zweitens blasige, ovoide Zellen, mit deutlicher doppelt contourirter Membran, die von Renault genau beschrieben worden sind. Sie zeigen die grösste Aehnlichkeit mit Pflanzenzellen, liegen in Lücken des Gewebes, aus denen sie beim Zerzupfen leicht herausfallen. Dann sieht man, dass die Membran einen von grossen Lücken durchsetzten Protoplasmakörper umschliesst, in welcher der Kern liegt. Von der Protoplasmamasse um den Kern, welche oft auch ein sphärenähnliches Gebilde einschliesst, gehen radiäre Protoplasmafäden gegen die Kapsel und vereinigen sich hier mit einer dünnsten Protoplasmaschichte, welche die Membran innen auskleidet. In den Netzsträngen dieses Protoplasmas finden sich kleinere und grössere Fetttröpfchen eingeschlossen.

Alle diese morphologischen Elemente sind in eine reichliche, in vivo flüssige Grundsubstanz eingetragen, die bei Färbungen deutliche Schleimreaction zeigt, wie im Schleimknorpel. Demnach ähnelt dieses ganze Gewebe sehr dem Schleimknorpel, nur dass es nicht so dicht gefügt erscheint und dass viele seiner Zellen eine Umwandlung in blasige, knorpelzellenähnliche Gebilde erfahren haben. Gegen das Gehirn zu verlieren sich die Fasern und Platten, die blasigen Zellen nehmen an Zahl zu, so dass sie um das Gehirn herum endlich bis zur gegenseitigen Berührung und Abflachung gelangen. Hier enthalten sie auch viele Fetttröpfchen; zwischen den polyedrischen Zellen verlaufen jedoch Blutcapillaren und liegen auch Pigmentzellen.

An Schnittpräparaten scheint es, als ob bei Myxine ein analoges Gewebe das Rückenmark umhüllen würde. Hier bildet jedoch die unmittelbare Umhüllung des letzteren eine dichtgefügte Faserhaut, welche aus vorwiegend längsverlaufenden Bindegewebsbündelchen und elastischen Fasern besteht. Dann folgt allerdings ein Gewebe, welches dem eben beschriebenen von Ammocoetes einigermaassen gleicht: Fasern und Platten in deutlich schleimhaltiger Grundsubstanz, welche aber nur gewöhnliche Fettzellen einschliesst, wie man sie auch bei Knochenfischen

1) l. c. S. 632 u. f.

in dieser Gegend findet. Im Gegensatz zu Petromyzon verliert sich dieses Gewebe gegen das Gehirn zu ganz und ist das letztere bei Myxine nur von spärlichen Platten lamellosen Bindegewebes umgeben, welches auch die Oberfläche des arachnoidalen Füllgewebes im Rückenmarkskanal bedeckt.

Nach dieser Abschweifung kehre ich zu der Darstellung Studnicka's von den Beziehungen des lockeren Bindegewebes und des von ihm als „Vorknorpel“ bezeichneten Gewebes zum Knorpel der Myxine zurück.

Was das letztere Gewebe anlangt, so habe ich dasselbe in meiner Eingangs dieser Bemerkungen angeführten Mittheilung kurz als Knorpel bezeichnete, es dabei aber eben so wenig, wie Studnicka, für echtes Knorpelgewebe gehalten. Die früheren Autoren haben das Gewebe für Knorpel angesehen, und ich wollte einer besonderen und eingehenden Schilderung, die ich bereits damals vorbereitet hatte, nicht vorgreifen. Uebrigens habe ich bereits auf die Analogie mit dem Gewebe des Sesamknotens in der Achillessehne des Frosches hingewiesen, die mir so wichtig scheint, dass ich erstaunt bin, dass St. von derselben keine Notiz genommen hat. Hätte er diese Analogie weiter verfolgt, so hätte er auch dieses Gewebe kaum als „Vorknorpel“ bezeichnet.

Der Ausdruck „Vorknorpel“ ist schon von verschiedenen Autoren zur Bezeichnung recht verschiedener Dinge verwendet worden und verweise ich in dieser Hinsicht auf die Anmerk. 1, S. 632 meiner Abhandlung. Verfolgt man jedoch die Verbreitung und den feineren Bau dieses fraglichen Gewebes bei Myxine genauer, so wird man Studnicka vollkommen recht geben, wenn er es als ziemlich selbstständigen Gewebetypus bezeichnet¹⁾. Auch die Schilderung, welche er vom feineren Bau desselben gegeben hat, ist zutreffend, wenn auch nicht erschöpfend, und kann ich die Vermuthung Studnicka's, dass die Scheidewände zwischen den blasigen Zellen, welche die Hauptmasse des Gewebes bilden einfach sind, bestätigen. An Isolationspräparaten kann man sich überzeugen, dass es sich um ein dünnwandiges, intercelluläres Fachwerk handelt, welches durch das ganze Gewebe

1) l. c. S. 638.

hindurch zusammenhängt und in dessen Alveolen die Zellen eingelagert erscheinen. Dasselbe Verhalten ist für das Sesamknötchen des Frosches nachgewiesen.

Es bietet dieses Gewebe demnach in morphologischer Hinsicht, wie ich St. gegenüber hervorheben muss, grosse Analogie mit den einfachsten Formen echten Knorpelgewebes, wie ich es z. B. im Kiemenknorpel von *Ammocoetes* geschildert habe. Andererseits ist es durch eine ganze Reihe von Uebergangsformen mit dem Stützgewebe bei Wirbellosen verbunden.

Was seine Verwendung im Aufbaue des Skeletes von *Myxine* anlangt, so will ich hier, um der ausführlichen Beschreibung nicht vorzugreifen, nur so viel erwähnen, dass es nicht nur selbstständige Skeletstücke bildet und als Füll- und Uebergangsgewebe zwischen hartem und weichem Knorpel vorkommt, sondern auch als Bildner eines echten Sesamknotens in der Sehne des *Retractor linguae*. Somit müssen hier seine blasenförmigen Zellen, wie bei den Anuren, als eigenthümlich metamorphosirte Sehnenzellen angesehen werden. *Stadelmann*¹⁾ hat zur Bezeichnung dieses Gewebes beim Frosche den Ausdruck „Pseudoknorpel“ vorgeschlagen; ich werde es in Hinsicht auf seine Uebereinstimmung mit manchen Stützgeweben bei niederen Thieren als *vesiculöses Stützgewebe* bezeichnen.

Dasselbe bietet nun bei *Myxine* je nach dem Orte seines Vorkommens ein verschiedenes Aussehen. Dort, wo es selbstständige Skeletstücke bildet, erreichen seine Zellen die beträchtlichste Grösse, ihr Protoplasma wird glasartig durchsichtig, die Kerne zeigen ein weitmaschiges Chromatingerüst mit knotigen Verdickungen und, übereinstimmend nach *Studnicka's*, und meinen Schilderungen, häufig Zeichen amitotischer Theilung.

Im sog. Zungenbeinkiel, welcher das mächtigste, aus diesem Gewebe aufgebaute Skeletstück darstellt, verlaufen ausserdem zwischen den Zellen bestimmt und zwar nach Art stützender Systeme angeordnete Balken und Bündel von fibrösem Gewebe.

Dort, wo das vesiculöse Stützgewebe an Knorpel stösst,

1) Die Histologie des „Pseudoknorpels“ in der Achillessehne des Frosches. Inaug. Diss. Königsberg i. Pr., 1878.

werden die Zellen kleiner, ihr Protoplasma dichter, ebenso der Bau ihrer Kerne, und zwischen den Zellen ist ein Flechtwerk einzelner dünner Bindegewebsbündelchen oder an manchen Stellen vorwiegend elastische Fasern zu sehen, die sich bei Myxine häufig mit Hämatoxylin blau färben.

Eine sonderbare Umwandlung erfährt dieses Gewebe an der Basis der lateralen Schlundriemenknorpel und der Tentakel, sowie an manchen anderen Stellen. Es geht hier über in ein grundsatzreiches, lockeres Bindegewebe mit kleinen spindel- oder sternförmigen Zellen, die um den Kern nahezu kein Protoplasma zu besitzen scheinen, nur an den Polen desselben, von denen schmale oder membranartige Fortsätze abgehen.

Die homogene Grundsubstanz verhält sich ablehnend gegen saure Anilinfarben, färbt sich dagegen an manchen Stellen, so besonders um die Riechkapsel, in der Nähe der Augen deutlich mit Hämatoxylin, so dass sie ganz an die Grundsubstanz des Schleimknorpels erinnert. Wie in diesem, verlaufen in ihr auch Bindegewebsfasern, aber auch echte elastische Fasern.

An manchen Stellen (z. B. zwischen den harten Knorpelstücken der vorderen Reihe des sog. Zungenbeins) kann man die Umwandlung dieser spindelförmigen Zellen in blasige wahrnehmen, so dass die Auffassung Studnicka's, das vesiculöse Stützgewebe (sein Vorknorpel) entstehe aus dem Schleimknorpel, gerechtfertigt erscheint. An manchen Stellen trifft man aber auch einzelne Knorpelzellen in diesem Gewebe sowohl, als auch im vollentwickelten vesiculösen Stützgewebe, z. B. des sog. Zungenbeinkiels.

In beiden Fällen sind jedoch diese Knorpelzellen weder aus einer direkten Umwandlung der geschwänzten Zellen, noch der blasenförmigen Zellen hervorgegangen, wie St. glaubt.

Zu der Annahme einer direkten Verknorpelung der Zellfortsätze hat St. das Vorkommen von Knorpelzellen mit verknorpelten, faden- oder faserförmigen Anhängen geführt (vgl. seine Figg. Taf. XXX, 15 und Taf. XXXI, 6); andererseits liegt die Vorstellung, dass sich die Membran einer blasenförmigen Zelle in eine Knorpelkapsel und somit die differenzirte Zelle des vesiculösen Stützgewebes in eine Knorpelzelle umwandle,

bei dem engen räumlichen Zusammenhange beider Gewebeformen nahe.

Und doch fordern diese Bilder, die St. ja ganz richtig beschrieben hat, eine andere Erklärung.

In dem letzteren Falle hat St. das Vorkommen kleiner, indifferenten protoplasmatischer Zellen allenthalben zwischen den differenzirten blasenförmigen übersehen; diese sind es, welche sich in Knorpelzellen (oder in Bindegewebszellen) umwandeln, während die voll-differenzirte Zelle niemals Knorpelgrundsubstanz um sich erzeugt. Dies lässt sich besonders im Zungenbeinkiel, wo die indifferenten, protoplasmatischen Reservezellen eine bestimmte Localisation zeigen, deutlich erkennen.

Im zweiten Falle runden sich die geschwänzten Bindegewebszellen, ehe sie sich zur Knorpelbildung anschicken, ab, wie ich dies bei der Umwandlung des Schleimknorpels beschrieben habe und wie etwas ähnliches in den oberflächlichen Lagen des Gelenkknorpels vorkommt; dann macht sich aber auch sofort ihre assimilatorische Wirkung auf die anliegenden Bindegewebsbündel geltend, dieselben verknorpeln und werden in die Grundsubstanz, die um die Zelle in Form einer Kapsel abgeschieden worden ist, eingeschmolzen.

So entstehen die Bilder geschwänzter Knorpelzellen, aber auch jene von einzelnen Knorpelzellen mit höckeriger Oberfläche, wie sie St. in Fig. 7, Taf. XXX abgebildet hat. Die elastischen Fasern zerfallen dabei, wie Orceinpräparate erkennen lassen, zu Kittsubstanz, während die Bindegewebsfasern, ohne wesentliche mikrochemische Umformung in dieser unter dem Einflusse der Zellen (Chondroblasten) erzeugten Kittsubstanz einfach unsichtbar werden.

Dieses Verhalten kann man an den Rändern der harten und weichen Knorpel ebenfalls deutlich erkennen; es bedingt hier die von St. beschriebene feine Zerfaserung des ganzen Knorpelrandes.

Wenn man diese Vorstellung von der assimilatorischen Fähigkeit der Chondroblasten, die sie auf die Umgebung der Zellen in einer bestimmten Ausdehnung erstreckt festhält, dann

kann man die Angaben Studnicka's, dass die Oberfläche der Kapseln der sich bildenden noch isolirt liegenden „gelben“ Zellen nicht glatt, sondern immer höckerig sind und dass in der Nähe derselben und zwischen ihnen gewöhnlich massenhaft kleine „gelbe“ Körnchen und faserige Massen liegen, so dass es scheint, als ob die „gelbe“ Knorpelsubstanz sich nicht nur an der Oberfläche der Zellen, sondern auch in einer Entfernung von ihnen sich ablagern¹⁾, befriedigend erklären; sie ist aber auch in Einklang zu bringen mit unseren gegenwärtigen Anschauungen über den chemischen Aufbau und die fibrilläre Structur der Knorpelgrundsubstanz.

Wien, 28. Februar 1897.
