AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU FREIBURG I. BR.

DIE

ENTWICKELUNG DER KOPFKNOCHEN

BEI DEM

LACHS UND DER FORELLE.

VON

WALDEMAR SCHLEIP,

FREIBURG I. BR.

Mit 21 Figuren im Texte.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit behandelt die Entwicklung der Kopfknochen von Lachs und Forelle mit besonderer Berücksichtigung von drei Punkten: 1. der Frage nach dem Verhältnis zwischen Primordial- und Deckknochen, 2. der von Klaatsch aufgestellten Theorie von der ektodermalen Herkunft der Skleroblasten; und 3. der Ursachen, aus welchen wir die Entstehung der einzelnen Knochen erklären können. Es konnte nicht ausbleiben, dass eine grosse Zahl von Beobachtungen, welche von den nicht wenigen Autoren auf dem Gebiete der Knochenentwicklung bei Teleostiern mitgeteilt wurden, hier wiederholt werden, und sie sollen in diesem Falle eben Bestätigungen, Vervollständigungen oder eventuell auch Berichtigungen finden. Ich bin auf die vorhandene Litteratur im allgemeinen nur da eingegangen, wo letzteres der Fall ist. Sonst verweise ich auf die Übersicht, welche Gaupp (1901) über dieselbe und auch gerade über die erwähnten uns hier besonders interessierenden Fragen gegeben hat.

Was das untersuchte Material angeht, so habe ich ganz davon abgesehen, auf die Verhältnisse beim erwachsenen Lachs einzugehen, und auch von der Entwicklung des Knorpelskelettes habe ich nur nebenbei einige Bemerkungen mitgeteilt; im übrigen verweise ich auf die Litteratur, insbesondere auf Parkers

Arbeiten. Untersucht wurden Forellen (*Salmo Fario* L) von 11—12 mm (eben ausgeschlüpfte) bis 21 mm Länge und eine 40 mm lange, ferner Lachse (*Salmo Salar* L) von 18 bis 35 mm Länge. Da beide Arten in Bezug auf Knorpel- und Knochen skelett in diesen Stadien nicht zu unterscheiden sind, und da ferner Forellen von 20—21 mm Länge genau 24—26 mm langen Lachsen entsprechen, so erschien es erlaubt, beide Arten zu einer Entwicklungsreihe zu vereinigen. Es standen mir im ganzen über 40 Serien zur Verfügung, wobei die Dicke der Schnitte bei jüngeren Fischchen 4 μ , bei älteren 10 μ und bei noch älteren 15—20 μ betrug. Gefärbt wurde mit Hämatein und Orange oder Hämatein und Pikrofuchsin. Das bearbeitete Material wurde mir in freigebigster Weise von der Fischzucht-anstalt Selzenhof zur Verfügung gestellt.

Es sei mir erlaubt, an dieser Stelle Herrn Geheimen Hofrat Prof. Dr. Wiedersheim für die freundliche Überlassung eines Arbeitsplatzes im anatomischen Institut, sowie Herrn Professor Dr. E. Gaupp für die wohlwollende Anleitung und Unterstützung bei meiner Arbeit meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Der speziellen Darstellung mag noch eine kurze Bemerkung über die Nomenklatur vorangehen.

Die Nomenklatur der Knochen des Teleostier-schädels zeichnet sich durch eine grosse Vielgestaltigkeit aus, indem zahlreiche Knochen von verschiedenen Autoren verschiedene Namen erhalten haben. Die Hauptschwierigkeit liegt darin, dass man immer versucht hat, die Knochen des Teleostier-schädels mit denen des menschlichen Schädels zu vergleichen und mit den Namen derselben zu belegen; aber nur für ganz wenige Knochen scheint thatsächlich eine Homologie zu bestehen. Wir gebrauchen in der vorliegenden Arbeit eine kombinierte Nomenklatur (nach Cuvier, Owen, Huxley, Vrolik, Parker and Bettany) und geben im nachfolgenden eine kurze Übersicht über dieselbe:

Occipitale basilare }
 — laterale } Cuvier.
 — superius }

Intercalare: Vrolik (= Opisthoticum: Huxley).

Epioticum: Huxley (= Occipitale externum, Cuvier).

Prooticum: Huxley (= Petrosom: Cuvier).

Basisphenoid }
 Alisphenoid } Owen.
 Orbitosphenoid }

Squamosum: Huxley (= Pteroticum: Parker and Bettany).

Sphenoticum: Parker and Bettany (= Frontal postérieur: Cuvier = Postfrontale: Owen).

Ethmoidale laterale: Bojanus, Arendt, Meckel (= Frontal antérieur: Cuvier = Präfrontale: Owen.)

Supraethmoidale: Parker and Bettany (= Nasale: Owen = Ethmoid: Cuvier).

Frontale

Parietale

Nasale u. s. w., eine genaue Aufzählung aller übrigen Knochen ist nicht nötig, da hinsichtlich ihrer Bezeichnungen bei den meisten Autoren Übereinstimmung herrscht.

Erster Teil.

Untersuchungen.

Da bei den Teleostiern, speziell bei den hier untersuchten Formen der dorsale (= neurale) und der ventrale (= viscerele) Schädelabschnitt noch gut trennbar sind, so empfiehlt es sich, eine

dementsprechende Einteilung vorzunehmen. Mit Berücksichtigung der Unterabteilungen dieser beiden Schädelabschnitte und der Natur der Verknöcherungen ergibt sich also folgende Gliederung der Untersuchungen:

I. Knochen im Gebiet des Cranium neurale.

A. Typische Deckknochen.

1. Am dorsalen und lateralen Schädelumfang: Nasalia, Frontalia, Orbitalia, Supraorbitalia, Extrascapularia, Parietalia, Supraethmoidale.

2. Am ventralen Schädelumfang: Parasphenoidale, Vomer.

B. Primordialknochen und Knochen mit besonderen Charakteren.

1. Knorpelig präformierte Primordialknochen: Prootica, Occipitale basilare, Occ. lateralia, Epiotica, Occ. superius, Sphenotica, Ethmoidalia lateralia, Alisphenoidalia.

2. Mischknochen: Squamosa.

3. Verknöcherungen in der häutigen Schädelwand: Basisphenoidale, Orbitosphenoidalia,

4. Verknöcherungen in Bändern: Intercalaria.

II. Knochen im Gebiet des Cranium viscerale.

A. Knochen des oberen Kieferapparates.

1. Deckknochen und Mischknochen: Praemaxillaria, Maxillaria, Jugalia; Palatina; Ekto- und Entopterygoidea.

2. Primordialknochen: Quadrata, Metapterygoidea.

B. Knochen des Unterkiefers.

1. Deckknochen und Mischknochen; Dentalia, Articularia.

2. Primordialknochen: Angularia, Coronalia.

C. Knochen des Kieferstieles.

Hyomandibularia, Symplectica.

D. Knochen des Opercularapparates: Praeopercula, Supratemporalia, — Opercula, Interopercula, Subopercula, Radii branchiostegi.

E. Knochen des Hyalbogens und der Branchialbögen.

Verknöcherungen des Hyalbogens und der ersten vier Branchialbögen, *Ossa pharyngea inferiora*, *Os entoglossum* und *Copulae*.

I. Knochen im Gebiet des Cranium neurale.

A. Typische Deckknochen.

1. Am dorsalen und lateralen Umfang des Schädels.

Beim erwachsenen Lachs finden sich der oberen und seitlichen Fläche des Primordialcranium angelagert folgende Verknöcherungen: 1. Das unpaare, dem breiten knorpeligen Internasalseptum aufgelagerte *Supraethmoidale*. 2. Die lateral vom vorigen, medial von den Nasenlöchern gelegenen *Nasalia*. 3. Von deren Hinterrändern sich weit nach rückwärts erstreckend, zum grössten Teil das Dach des Cranium (soweit nicht eine knorpelige Decke darunter vorhanden ist) und auch das der Orbitae darstellend, die *Frontalia*. 4. Hinter und mehr lateral von den vorigen die *Parietalia*. 5. Lateral von diesen und dem hinteren Teil der *Frontalia* die *Squamosa*. 6. Am weitesten nach rückwärts gelagert, das hintere Ende der *Parietalia* überlagernd und lateral an die *Supracleithralia* grenzend, die *Extrascapularia*. 7. Am hinteren Nasenloch beginnend, den vorderen, unteren und hinteren Rand der Orbita bildend die Reihe der 6 *Orbitalia*.

Eine Anzahl von diesen Knochen haben Äste des Schleimkanalsystems in sich eingeschlossen: Ein *Ramus supraorbitalis* beginnt im Nasale medial vom vorderen Nasenloch und zieht durch das Nasale und Frontale in das Squamosum hinein; der *Ramus infraorbitalis* fängt lateral von den Nasenlöchern an, durchsetzt die *Orbitalia* mit Ausnahme des ersten und vereinigt

sich mit dem erstgenannten im Frontale kurz vor seinem Eintritt in das Squamosum; in diesem verläuft der einheitliche Kanal weiter nach hinten, wobei er sich mit dem Ramus operculomandibularis (s. u.) vereinigt; aus dem Squamosum ausgetreten ist er mit dem anderseitigen vermittelt einer in den Extrascapularia verlaufenden Queranastomose verbunden und geht dann als „Seitenlinie“ weiter.

Alle diese Knochen sind sogenannte Deckknochen, finden sich also ohne nähere Beziehung zum Primordialschädel, teils weil sie sich überhaupt nicht über einem Abschnitt desselben gebildet haben, teils weil sie von dem Knorpel stets durch eine Zwischenschicht von Bindegewebe getrennt bleiben; nur das Squamosum ist von diesen Deckknochen zu unterscheiden, weil es in seinem Verhalten zum Knorpel kompliziertere Verhältnisse darbietet und wird deshalb erst bei den perichondralen Knochen besprochen werden.

Nasalia und Frontalia.

Was zunächst das Nasale und Frontale anlangt, so treten früher als jede Verknöcherung die Anlagen der in dem supra-orbitalen Schleimkanal eingeschlossenen Sinnesorgane auf; bei einer 13 mm langen Forelle legen sich an verschiedenen Stellen, dem späteren Verlauf des Schleimkanals entsprechend, die unteren Zellen des Epithels zwiebelschalenartig zu einem Knötchen, der sogenannten Sinnesknospe, zusammen. An der Grenze zwischen Epithel und Bindegewebe findet man überall eine deutliche Basalmembran; in letzterem, also der Subcutis, welche durch ein ganz lockeres, Pigmentzellen einschliessendes Gewebe dargestellt ist, haben sich die Bindegewebszellen zu einer dichteren Zellanhäufung zusammengeschlossen. Dieselbe, welche auf den nächsten Stadien immer ausgeprägter wird, setzt sich aus mittelgrossen, rundlichen bis spindelförmigen, dunkelgefärbten Ele-

menten zusammen, die sich von den Epithelzellen durch ihr Aussehen unterscheiden und von ihnen, wie schon erwähnt, durch die Basalmembran getrennt sind, während sie vermitteltst Übergangsformen in den Zellen des umliegenden Bindegewebes übergehen. Die Sinnesknospen kommen im Laufe der Entwicklung in den Grund einer seichten Furche zu liegen, welche sich von der Hautoberfläche aus gebildet hat.

Die ersten Spuren von Knochen treten bei einer 16 mm langen Forelle auf: innerhalb der genannten Zellanhäufung, die

Fig. 1.

Schnitt durch das Frontale einer 16 mm langen Forelle. Vergrößerung 400fach.

über dem vorderen Abschnitt der Orbitalregion liegt, sieht man ein dünnes, helles, zackig begrenztes Streifchen aus homogener Substanz, den Durchschnitt durch das Frontale (siehe Fig. 1). Vom Nasale ist hier noch nichts zu sehen, dagegen ist es auf dem Stadium von 18 mm in gleicher Weise aufgetreten. Die Furchen, in welchen die Sinnesknospen liegen und welche man als Schleimfurchen im Gegensatz zu den späteren Schleimkanälen bezeichnen kann, haben sich bedeutend vertieft; der über dem Frontale liegende Abschnitt derselben hat sich sogar schon an vielen Stellen vom Epithel bis auf einen Verbindungs-

strang abgeschnürt, ist aber von dem des Nasale noch vollkommen getrennt.

Das Frontale zeigt beim 18 mm langen Embryo schon einen grossen Fortschritt in seiner Entwicklung; es besteht aus dem schon früher gebildeten Plättchen, der „Basalplatte“, und zwei senkrecht auf derselben stehenden Leistchen, welche den Schleimkanal medial und lateral einfassen (siehe Fig. 2). Wo der letztere sich vom Epithel mehr abgeschnürt hat, liegen die freien Ränder

Fig. 2.

Schnitt durch das Frontale einer 18 mm langen Forelle. Vergrösserung 400fach.

der Leistchen näher beisammen als da, wo der Schleimkanal flacher ist. Dem Knochen liegen rundliche oder meist spindelförmige, zum Teil mit Fortsätzen versehene Zellen (= Osteoblasten) in einfacher oder doppelter, aber nicht immer zusammenhängender Lage an; eine stärkere Anhäufung von Osteoblasten findet sich am freien Rand der Leistchen, wo die Zellen auch grösser und rundlicher sind. An vielen Stellen, vor allem da, wo der Schleimkanal eben im Begriff ist, sich vom Epithel abzuschnüren, sieht man, dass die früher deutliche Grenze zwischen Epithel und Osteoblasten auf beiden Seiten des Schleimkanals

verwischt ist, teils dadurch, dass an diesen Stellen die sonst vorhandene Basalmembran fehlt, teils dadurch, dass die grossen, den Epithelzellen nicht ganz unähnlichen Osteoblasten sich dem Epithel dicht anlegen (siehe Fig. 2).

Bei einer Forelle von 21 mm Länge sind die Schleimkanäle noch mehr in die Tiefe gerückt und öffnen sich nur durch einzelne feine Röhrchen nach der Hautoberfläche. Die Verbindung der Schleimkanalabschnitte über Nasale und Frontale wird jetzt durch eine Furche dargestellt. Sowohl Nasale als Frontale haben den Schleimkanal vollständig umschlossen, aber in etwas verschiedener Weise: der Querschnitt des Frontale ist ungefähr ein gleichschenkliges Dreieck, dessen nach beiden Seiten hin verlängerte Basis von der quergetroffenen Basalplatte und dessen gleiche Seiten von den Leisten gebildet werden; der Querschnitt des Nasale dagegen ist unregelmässig kreisförmig. Wo der Schleimkanal sich nach aussen öffnet, ist selbstverständlich die knöcherne Scheide unvollständig; hier liegen die Verhältnisse bezüglich der Abgrenzung von Osteoblasten und Epithel meistens so, wie sie sich auf Fig. 2 darbieten, während auf Querschnitten, wo der Schleimkanal geschlossen erscheint, die Osteoblasten sowohl von der Epidermis als auch von dem Schleimkanalepithel vollständig getrennt sind (siehe die Abbildungen beim Squamosum). Die Decke des Schleimkanals wird von einer einfachen Lage platter Zellen, der Boden von mehr höheren Zellen gebildet; letzterer trägt in gewissen Abständen die bekannten „kohlenmeilerartig“ gebauten Sinnesorgane.

Die weitere Ausbildung der beiden Knochen (deren Schleimkanalabschnitte sich nunmehr vollständig vereinen) besteht vor allem in einem Auswachsen zu breiteren Knochenplättchen. So hat sich bei einem Lachs von 24 mm Länge die Basalplatte sehr verbreitert, aber hauptsächlich medianwärts, wodurch die beiderseitigen Frontale in der Mitte zur Berührung kommen; nach aussen hin ist die Verbreiterung nur gering, so dass die den

Schleimkanal einfassenden Leistchen ganz an den lateralen Rand des Frontale zu liegen kommen. Die Ränder der Basalplatte erscheinen wie ausgefasert, wobei zwischen den Fasern spindelförmige Osteoblasten liegen, d. h. Zellen, die sich von den gewöhnlichen Bindegewebszellen nicht unterscheiden und als Osteoblasten nur dadurch zu erkennen sind, dass sie sich mit Knochensubstanz umgeben. Dadurch, dass den Rändern der Basalplatte mehr Osteoblasten als den Flächen anliegen, wird hauptsächlich ein Flächen-, weniger ein Dickenwachstum erzielt. Da wo der Schleimkanal des Frontale in das Squamosum übertritt, befindet sich aber nicht das hintere Ende des ersteren, vielmehr erstreckt sich die Basalplatte bei einer 40 mm langen Forelle bis zum Occipitale superius. Auf der gleichen Serie hat sich die Form des Nasale noch nicht wesentlich geändert; es stellt noch immer nur eine knöcherne Scheide um den Schleimkanal dar.

Orbitalia und Extrascapularia.

Die Entwicklung der Orbitalia verläuft in ganz analoger Weise, wie die der eben betrachteten Knochen. So sieht man bei einer 16 mm langen Forelle dem Verlauf des späteren Schleimkanals entsprechend die Sinnesknospen in kontinuierlicher Reihe von der vorderen Nasenöffnung um die Orbita herum nach hinten ziehen. Es fällt dabei auf, dass die Sinnesorgane dieses Schleimkanalastes später als die des supraorbitalen auftreten, und dass die im Bereiche der ersten Orbitalia liegenden früher vorhanden sind als jene der hinteren.

Unter den Sinnesorganen bemerkt man wieder die Zellenansammlung, aus Osteoblasten bestehend, welche auch hier nirgends einen Zusammenhang mit dem Epithel zeigen. Eine 18 mm lange Forelle lässt dann das innerhalb des Osteoblastenhaufens aufgetretene Orbitale II selbst erkennen, welches ein

hohlrinnenförmig gebogenes Knochenplättchen darstellt und den sich eben ausbildenden Schleimkanal umfasst. Mit der zunehmenden Vertiefung des letzteren verwischt sich auch hier stellenweise die Grenze zwischen Osteoblasten und Epithel-Zellen.

Weiterhin tritt das Orbitale I auf als Verknöcherung einer Zellansammlung im Dach der Nasengrube; es liegt dabei tief unter der Epidermis, aber dicht unter dem Schleimhautepithel der Nasengrube, ohne einen Zusammenhang mit einem Schleimkanal, wie es denn bei keinem der untersuchten Stadien einen solchen birgt. Die ersten Spuren des III. und IV. Orbitale kommen bei einem Lachs von 26 mm Länge in gleicher Weise wie das zweitvorderste Orbitale zum Vorschein. Hier ist auch die Ausbildung des letzteren mitsamt dem von ihm eingeschlossenen Schleimkanal bedeutend weiter vorgeschritten: die Furche hat sich zu einem Kanal abgeschnürt, der von dem Knochen vollständig umscheidet ist, so dass ein Querschnitt durch ihn dem durch das Nasale gleicht.

Im Verlaufe der weiteren Entwicklung bilden sich nun ebenso die noch fehlenden Orbital-Knochen, ferner wird die Schleimfurche überall zu einem geschlossenen Kanal, und seine in den einzelnen Orbitalia gelegenen Abschnitte treten miteinander und mit dem supraorbitalen Ast in Verbindung, sodass bei einer 40 mm langen Forelle alle Orbitalia (ausser dem ersten) gerade so wie das Nasale knöcherne Röhren um den Schleimkanal herum darstellen, ohne noch eine Ausdehnung der Fläche nach zu besitzen, wie es beim erwachsenen Lachs der Fall ist; nur das Orbitale I schliesst keinen Schleimkanal ein und ist nur ein einfaches Knochenblättchen.

Das von Cuvier und anderen beschriebene und z. B. auch bei Parker abgebildete Supraorbitale war auf den untersuchten Stadien nicht zu finden; es tritt möglicherweise erst später auf. Die Entwicklung der teils zum Schädel teils auch zum Schultergürtel zu rechnenden Extrascapularia

kann ich übergehen, da sie sich ganz mit der der Orbitalia deckt; es findet sich zuerst eine grössere Anzahl unzusammenhängender Plättchen, welche sich auf dem ältesten Stadium jederseits zu zwei die Schleimkanalanastomose einschliessenden röhrenförmigen Knöchelchen vereinigen.

Parietalia und Supraethmoidale.

Das Parietale und das Supraethmoidale führen beim Lachs und bei der Forelle keinen Schleimkanal, auch in ihrer Ontogenese lässt sich kein Zusammenhang mit einem solchen nachweisen.

Eine erste Anlage des Parietale in Form einer Osteoblastenschicht konnte ich nicht sehen, denn in frühen Stadien liegt auf dem Schädel nur eine ganz dünne Gewebsschicht, die wegen ihrer namentlich bei Forellen reichlichen Pigmentierung nur schwer Einzelheiten erkennen lässt; ausserdem hat die dünne Schädeldecke durch das Schneiden sehr oft Verschiebungen erlitten, welche das histologische Bild beeinträchtigen. Zuerst tritt der in Frage stehende Knochen bei einer 19 mm langen Forelle, bzw. einem 24 mm langen Lachs auf, und stellt hier eine dünne, homogene, scharfkonturierte Lamelle dar, welcher eine Lage spindeligter Zellen aufliegt. Das innere Periost des Parietale liegt unmittelbar auf dem Perichondrium des Primordialcranium, und da an einzelnen Stellen zwischen Knochen und Knorpel nur eine einfache Zellschicht zu sehen ist, so ist hier das Periost zugleich das Perichondrium. Die Ränder der Knochenplatte, welchen rundlichere, grössere und auch zahlreichere Zellen anliegen, gehen in fibröses Gewebe, in die Fascie der in die Temporalgrube sich erstreckenden Portion des Seitenrumpfmuskels über. Das Parietale hat sich auch auf den ältesten untersuchten Stadien nicht wesentlich verändert, nur liegen hier dem Knochen noch spärlichere Zellen an.

Auf der dorsalen Fläche des knorpeligen Internasalseptums

eines 24 mm langen Lachses sieht man ein mehrschichtiges Lager mittelgrosser, dunkelgefärbter Zellen: das Osteoblastenmaterial, welches bestimmt ist, das Supraethmoidale zu produzieren. Der Knochen selbst ist erst bei einem 31 mm langen Lachs deutlich zu erkennen und ist eine vom Knorpel durch eine mehrschichtige Zelllage getrennte, dünne Knochenlamelle, deren vorderer Rand in ein vom Knorpel zum Maxillare ziehendes Ligament übergeht. Das Periost ist auch hier nicht vom Perichondrium abzutrennen, beide stellen eine Zellmasse dar, welche das (aber stets vom Knorpel getrennt bleibende!) Supraethmoid enthält.

2. Knochen am ventralen Umfang des Schädels.

Der Unterfläche des knorpeligen Cranium liegen zwei Deckknochen an, der Vomer, welcher den vorderen Teil des Mundhöhlendaches bildet, und das Parasphenoid, welches sich vom vorigen bis an das Hinterende des Schädels erstreckt.

Parasphenoid.

Das Parasphenoid ist nach dem Dentale und dem Maxillare der am frühesten in der Ontogenese bei *Salmo* auftretende Knochen. Eine 12 mm lange Forelle lässt unter dem mit einer Basalmembran versehenen Epithel des Mundhöhlendaches eine Anhäufung rundlicher und spindeligter Zellen erkennen, welche mitten in dem lockeren Gewebe der Submucosa liegt und durch dasselbe auch von der sog. Basallamelle und dem Epithel getrennt ist. Bei einer Forelle von 13 mm Länge sieht man dem mittleren Drittel des späteren Knochens entsprechend innerhalb der Zellansammlung ein homogenes Streifchen, den Durchschnitt durch das Parasphenoid. Auf dem Stadium von 14 mm Länge ist der Knochen schon weit vorgeschritten, indem er sich von der Orbita bis an das Vorderende der Chorda erstreckt. Im Laufe der weiteren Entwicklung wächst das Parasphenoid dann

zu einem sehr langen, bis fast über das Hinterhaupt hinausreichenden Knochen heran, welcher vor dem Petrosum nach auf- und seitwärts zwei flügelartige Fortsätze, Alae ossis parasphen., dem Alisphenoid entgegen sendet; das Hinterende ist gegabelt und fasst die Aorta zwischen sich. Das Parasphenoid stellt so einen starken Balken dar, welcher den nur durch die schwachen Knorpelspangen der Orbitalregion verbundenen vorderen und hinteren Teil des Cranium zu einem festen Ganzen vereinigt. Zu dieser Funktion wird der Knochen besonders dadurch befähigt, dass er nicht flach ist, sondern hohlrinnenförmig gebogen; namentlich unter der Orbita, wo an ihn die grössten Festigkeitsansprüche gestellt werden, ist er auf dem Querschnitt halbkreisförmig. Später wird er übrigens noch weiter verstärkt, indem das unter ihm liegende Bindegewebe in Form von unregelmässig geformten, untereinander anastomosierenden Plättchen verknöchert, sodass schliesslich das Parasphenoid eine spongiöse Struktur erhält. Dasselbe bleibt beim Lachs stets ein reiner Deckknochen, während es beim Hecht engere Beziehungen zum Primordialcranium gewinnt (Walther).

Vomer.

Bei der Durchsicht der Präparate zum Studium der Entwicklung des Vomer fällt zunächst eine eigentümliche Bildung im vorderen Teil der Mundhöhle auf, welche auch Friedmann beim Hecht erwähnt: Durch eine Epithelfalte der Schleimhaut des Oberkiefers wird ein nach rückwärts offener Recessus gebildet, dessen Boden eben diese Epithelfalte, dessen Decke das Dach der Mundhöhle bildet; die erstere setzt sich nach hinten jederseits in einen von der Seite in das Cavum oris vorspringenden Saum fort. Das vordere Ende des Recessus ist paarig. In die Epithelfalte erstreckt sich in der Mittellinie von vorne her ein Bindegewebszapfen hinein, während sonst zwischen den

beiden Epithelblättern nur wenig oder hinten gar kein Bindegewebe sich findet. Das Epithel selbst ist im vorderen Teil des unteren Blattes wie das sonstige Mundepithel gebaut, in den übrigen Bezirken besteht ein niedriges, einschichtiges Epithel. Die Bedeutung der ganzen Bildung ist mir unklar.

Was nun den Vomer selbst betrifft, so wird bei 13—16 mm langen Forellen an der Stelle, wo sich später die ihm aufsitzenden Zähne befinden, das Epithel dicker, und dessen unterste Zellen werden cylindrisch, d. h. höher als vorher. Durch eigenartige Faltungsprozesse bilden sich dann die ersten Zahnanlagen. Näher auf den Prozess deren Entwicklung einzugehen, ist nicht der Zweck der Arbeit; er wird hier nur soweit berücksichtigt, als er in unmittelbarer Beziehung zur Osteogenese steht; im allgemeinen sieht man die gleichen histologischen Bilder, wie sie Friedmann beim Hecht beobachtet hat. Eine 16,5 mm lange Forelle zeigt unter diesen Zahnanlagen in der Submukosa eine dichte Zellanhäufung, welche vorne paarig, hinten unpaar ist. Das vordere Ende derselben liegt der Unterseite des Ethmoidalknorpels dicht auf; ihre Zellen, welche als die Osteoblasten des Vomer zu bezeichnen sind, sehen rundlich und ziemlich gross aus, gehen aber vermitteltst Übergangsformen allmählich in gewöhnliche Bindegewebszellen über. Das Epithel lässt sich auf allen gut erhaltenen Schnitten von den darunter liegenden, sich eben aus Bindegewebszellen differenzierenden Odontoblasten abgrenzen, wie auch letztere fast überall von den Osteoblasten durch lockeres Bindegewebe getrennt sind.

Innerhalb der genannten Gewebsverdichtung erscheint bei einer Forelle von 17 mm Länge Knochen, d. h. der Vomer (siehe Figur 3), welcher dann ebenfalls vorne paarig und hinten einfach ist. Der Verknöcherungsprozess selbst verläuft derart, dass einfach in den Zellzwischenräumen Knochensubstanz auftritt; dieselbe hat infolgedessen eine zackige, resp. buchtige Begrenzung, wobei in den Buchten Osteoblasten liegen, durch

deren Thätigkeit der Knochen durch Apposition solange wächst, bis die Zellen vom Knochen eingeschlossen sind. Dann reicht derselbe bis an die nächst entfernten Zellen heran, die nun in gleicher Weise Knochen produzieren, sodass der Vomer an Ausdehnung zunimmt. Über dem hinteren Teil des Vomer befinden sich vorgeschrittenere Zahnanlagen, die schon Dentinkegel aufweisen, aber auch hier sind Odonto- und Osteoblasten fast überall durch eine Bindegewebsschicht getrennt; die Zahn-

Fig. 3.

Schnitt durch den vorderen Teil des Vomer einer 17 mm langen Forelle. Vergrößerung 285fach.

anlagen über dem vorderen Teil des Vomer befinden sich noch im ersten Entwicklungsstadium.

Auf den nächsten Serien senken sich die Zahnanlagen unter Auswachsen der Dentinkegel immer weiter in die Tiefe; wenn letztere mit ihrem Unterrand den Knochen fast erreicht haben, so scheint die vollständige Verbindung beider Hartgebilde von den Osteoblasten auszugehen, indem vom Vomer nach dem Dentinkegel sich Knochenfortsätze ausstrecken. Immerhin ist hier eine Grenze zwischen Osteo- und Odontoblasten nicht mehr

vorhanden, weil beide Zellarten gleich aussehen und durch keinen Zwischenraum mehr getrennt sind. Lachse von 26 mm Länge besitzen schon fest mit dem Vomer verwachsene Zähne, neben anderen, weniger ausgebildeten Zahnanlagen. Der Knochen hat hier an Dicke bedeutend in der oben beschriebenen Weise zugenommen, sodass sich der Zwischenraum zwischen ihm und dem Knorpel verschmälert hat, in gleicher Weise hat er sich selbstverständlich auch gegen die Schleimhaut hin verdickt. Stellen, wo die Odontoblasten durch Wucherung der Epithelzellen in das Bindegewebe hinein entstehen, also Bilder, wie sie von Klaatsch für verschiedene Zahnknochen angegeben werden, sind auch hier nicht zu finden; nur auf Schnitten, welche die Zahnanlage in ungünstiger Richtung getroffen haben, könnte man aus der dadurch entstandenen Unklarheit des histologischen Bildes auf einen derartigen Prozess schliessen; auch in der Umgebung fertiger Zähne ist hier wie über anderen zahntragenden Knochen öfters die untere Grenze des Epithels vielleicht durch starke Wachstumsverschiebungen oder direkt mechanisch durch Bewegung der Zähnchen zersprengt.

Bei einem Lachs von 29 mm Länge ist der Vomer durch Ausdehnung in die Breite und Verschmelzung beider Hälften auch vorne unpaarig geworden, und durch weiteres Dickenwachstum ist er näher an den Knorpel herangerückt.

Das Gewebe, in welchem der Vomer liegt, hat eine fibröse Beschaffenheit angenommen, und die Grenze zwischen ihm und dem Knorpel ist nicht mehr so deutlich wie sie sonst zu sein pflegt. Ältere Stadien zeigen schon Bilder, wo der Knochen in unmittelbare Berührung mit dem Knorpel gekommen ist, allerdings beschränkt sich dieses Verhalten auf eine kleine Stelle am Vorderende des Vomers. Bei der ältesten untersuchten, 40 mm langen Forelle ist der Kontakt zwischen demselben und dem Ethmoidalknorpel noch etwas ausgedehnter geworden, und es

hat unzweifelhaft in dem letzteren eine Kalkablagerung begonnen (Fig. 4). Knorpelresorption und Auftreten von Knochenbälkchen innerhalb des so entstandenen Markraumes, also echte endochondrale Verknöcherung, wie wir sie z. B. beim Prooticum finden, ist aber beim Vomer auf den untersuchten Stadien wenigstens nicht vorhanden. Ferner hat der Verknöcherungsprozess auch gegen die Mundhöhle hin grosse Ausdehnung gewonnen: innerhalb des submucösen Bindegewebes sind durch direkte Ossifikation desselben zahlreiche miteinander, mit der

Fig. 4.

Schnitt durch das vordere Ende des Vomers einer 40 mm langen Forelle. Vergrösserung 255fach.

ursprünglichen Vomerplatte und mit der Basis der Zähne konfluierende Knochenbälkchen aufgetreten, sodass der Vomer jetzt einen verhältnismässig dicken spongiösen Knochen darstellt. Auch ist die Anzahl der mit letzterem verschmolzenen Zähnchen eine grössere geworden.

Was von der Entwicklung des Vomer für die Kenntnis der Osteogenese besonders wichtig ist, lässt sich in folgendem zusammenfassen: Knochen und Zähne entstehen unabhängig voneinander und verschmelzen erst, nachdem sie einen gewissen

Grad ihrer Ausbildung erlangt haben. Wir können bei der Zahnbildung keinen Übertritt von Epithelzellen in das Bindegewebe erkennen und finden wenigstens in frühen Stadien Osteoblasten und Odontoblasten fast überall getrennt. Der Knochen, der im vorderen Teil paarig angelegt ist, entsteht durch direkte Umwandlung von Bindegewebe in Knochengewebe; er breitet sich auf die gleiche Weise einerseits gegen die Schleimhaut hin aus, andererseits gegen den Ethmoidknorpel, welchem er schliesslich an einer kleinen Stelle unmittelbar aufliegt. Zuletzt findet an dieser Kontaktfläche auch eine Verkalkung des Knorpels statt.

B. Primordialknochen und Knochen mit besonderen Charakteren.

Die nach Entfernung der oben besprochenen Deckknochen zurückbleibenden Verknöcherungen am Primordialcranium lassen sich ihrer ontogenetischen Entstehung nach übersichtlich in vier verschiedene Gruppen zusammenfassen: Am zahlreichsten sind diejenigen, welche als typische perichondrale Verknöcherungen des Knorpelcranium entstehen; hierher gehören Occipitale basillare, laterale und superius, ferner Epioticum, Prooticum, Alisphenoid, Sphenoticum und Ethmoidale laterale. Dann findet sich ein Mischknochen, das Squamosum, welches zum Teil als Deckknochen, zum Teil als perichondraler Knochen entsteht. Drittens bilden sich zwei weitere Verknöcherungen durch Ossifikation der häutigen Schädeldwand: das sind Orbito- und Basisphenoid, und endlich entsteht ein Knochen durch Ossifikation einer Sehne, das Inter-calare.

1. Typische perichondrale Knochen. Prooticum.

Vom Prooticum sieht man bei einem 23 mm langen Lachs noch gar nichts; in der betreffenden Gegend des Primordial-

cranium befindet sich ein Foramen für den Nervus facialis; weiter vorne verlassen die Äste des Trigeminus den Schädelraum durch eine Incisur des Cranium; durch dieselbe tritt gleichzeitig eine Vene nach innen, um direkt zum Facialisloch hin zu verlaufen und durch dieses wieder auszutreten, wobei sie in frühen Stadien vom Facialis durch eine dünne Knorpelspanne getrennt ist, später aber nicht mehr. Die ersten Spuren von Verknöcherung treten bei einem Lachs von 24 mm Länge auf: das Prooticum besteht hier aus einer inneren und einer äusseren, den Knorpel in der Umgebung des Facialisloches umfassenden perichondralen Knochenlamelle; ein Zusammenhang beider an den Rändern des Foramen ist aber nirgends vorhanden, vielmehr entbehrt die Wand des Facialiskanals selbst den Knochenüberzug noch vollständig (siehe Fig. 5). Die genannten Lamellen sind wie überhaupt alle perichondralen Verknöcherungen auf diesem Entwicklungsstadium homogen, scharf vom Knorpel wie vom Bindegewebe abgesetzt und haben kein anderes Relief, als es durch die Anlagerung an die Knorpeloberfläche bedingt ist; wenige schmale, spindelige Zellen bilden das Periost. Auf den nächsten Stadien breitet sich die Verknöcherung nach allen Richtungen auf der äusseren wie inneren Oberfläche aus, aber einen Zusammenhang beider Lamellen konnte ich selbst bei einem 28 mm langen Lachs noch nicht entdecken.

Grössere Fortschritte sind erst bei einem 30 mm langen Lachs aufgetreten: erstens gehen hier beide Lamellen sowohl im Facialisloch wie in der Incisura trigemini in einander über und zweitens hat eine Resorption von Knorpel begonnen und zwar hauptsächlich hinter dem Foramen und in der Knorpelbrücke zwischen diesem und der Incisur. Diese Zerstörung des Knorpels, welche meist von seiner inneren Oberfläche nach aussen fortschreitet, seltener, z. B. da wo die Vene dem Schädel aussen anliegt, umgekehrt, beginnt stets mit dem Auftreten einer Lücke in der inneren bzw. äusseren perichondralen Lamelle;

unter dieser sieht man dann im Knorpel eine unregelmässig geformte Höhle, welche mit undeutlich begrenzten, granulierten, sich nur schwach färbenden Zellen angefüllt ist; von aussen eindringende Blutgefässe konnte ich nicht finden. In der Umgebung dieser als Markraumbildung zu bezeichnenden Vorgänge sind auch die Knorpelzellen verändert; sie haben eine zackige

Fig. 5.

Schnitt durch das Prooticum und das Facialisloch eines 24 mm langen Lachses. Vergrösserung 190 fach.

Form und ein granuliertes Aussehen erhalten. Wo der Resorptionsprozess eine Knorpelzelle in ihrer Höhle freilegt, wird letztere sofort in den Markraum einbezogen, wobei sich erstere in eine Markzelle zu verwandeln scheint. An vielen Stellen ist es auf diese Weise wieder zu einer völligen Zerstörung der provisorisch gebildeten inneren Knochenlamelle und einer fast vollständigen des Knorpels gekommen und auf dem nächst älteren Stadium besteht sowohl die Schädelwand hinter dem Facialisloch wie die Brücke zwischen diesem und dem Trigeminausschnitt nur

noch aus der äusseren Knochenlamelle, während an anderen Stellen sich weniger ausgedehnte Markräume gebildet haben.

Ausserdem hat die Verknöcherung weitere Fortschritte gemacht, teils durch grössere Ausdehnung der perichondralen Lamellen (namentlich gegen das Hyomandibulargelenk hin), teils durch Übergreifen des Ossifikationsprozesses auf das Bindegewebe. So verknöchert die vor dem knorpeligen Dach des Augenmuskelkanals diesen bedeckende Membran (s. u.) im Anschluss an das Prooticum von beiden Seiten her; und die äussere Knochenlamelle weist eine längsverlaufende Crista auf, an welcher sich die Levatoren der Branchialbögen und der Adduktor des Palatinbogens ansetzen, und welche durch direkte Verknöcherung von deren Sehnen entstanden ist.

Bei einem Lachs von 35 mm Länge ist die früher an der Innenseite der Schädelwand vom Trigeminausschnitt zum Facialisloch hinziehende Vene dadurch in einen innerhalb des Prooticum selbst verlaufenden Verbindungskanal der beiden Nervenaustrittsstellen zu liegen gekommen, dass sich medial von ihr in einer Membran eine Knochenplatte gebildet hat (Vrolik erwähnt diesen Kanal auch, es soll durch denselben eine Verbindung von Facialis und Trigenus stattfinden, was ich aber nicht bestätigen kann). Ferner tritt hier neben beträchtlicher Verdickung der perichondralen Lamellen zum erstenmal eine endochondrale Verknöcherung auf, erstens in Form kleiner Knochenbälkchen innerhalb der von den oben beschriebenen Zellen ausgefüllten Markhöhlen; dieselben stehen meistens mit der perichondralen Lamelle in Zusammenhang; ausserdem findet man allerdings auf nur wenigen Schnitten der Wand der Resorptionshöhle Knochen aufgelagert, während Verkalkung des Knorpels ein noch seltenerer Befund ist.

Nach vorstehender Beschreibung wird man verstehen, dass ein Durchschnitt durch das Prooticum etwa einer 40 mm langen Forelle ein recht kompliziertes Bild ergeben muss; man wird

dem Knorpel aufliegende perichondrale Knochenlamellen sehen; an anderen Stellen haben dieselben Lücken und darunter befinden sich im Knorpel Markhöhlen; wieder an anderen Stellen ist der Raum zwischen beiden Lamellen nur vom Markgewebe eingenommen, welches wieder Knochenbälkchen enthalten kann; ferner ist in grossen Bezirken eine (meist die innere) Lamelle ganz geschwunden und schliesslich sieht man auch Partien, welche durch Ossifikation von Sehnen und Membranen entstanden sind.

Die Entwicklung des Prooticum ist ein typisches Beispiel für die der perichondralen Verknöcherung am Knorpeleranium überhaupt, sowohl was den Prozess der perichondralen und endochondralen Knochenbildung, als auch die Beteiligung von ossifizierendem Bindegewebe angeht. Namentlich die den ersteren betreffenden und hier lange nicht erschöpfend behandelten Befunde stimmen in allen wesentlichen Punkten (mit Ausnahme einer beim Squamosum zu berührenden Frage) mit den schönen und eingehenden Untersuchungen Schmid-Monnards überein, auf welche ich hiermit verweise.

Bei der Betrachtung der, wie schon gesagt, ganz ähnlich verlaufenden Entwicklung der übrigen perichondralen Knochen können wir uns nun kürzer fassen und nur die charakteristischen Besonderheiten ihrer Ontogenese verfolgen.

Bevor wir zu den Verknöcherungen des Bodens des Primordialcranium übergehen, dürfte es vielleicht angebracht sein, einen kurzen Blick auf den im Zusammenhang mit jenen sich bildenden hinteren Augenmuskelkanal zu werfen. Der erstere entsteht bekanntlich aus den Parachordalknorpeln und den Trabeculae, welche aber bei 13 mm langen Forellen noch vollständig getrennt sind, so dass median (zwischen ihnen) noch eine Längsspalte in der Schädelbasis besteht. In dieselbe ist die Chorda von hinten her eingekeilt, so dass sie den hinteren Teil der Fissur (zwischen den Parachordalknorpeln) ganz ausfüllt; der

Fig. 6.

Halbschematische Querschnitte durch den hintern Augenmuskelkanal eines 33 mm langen Lachses. A. Querschnitt durch den vordersten Teil des Kanals; Basisphenoid getroffen. — C. Querschnitt durch den hintersten Teil des Prooticum. — E. Querschnitt unmittelbar vor dem vordersten Ende der Chorda. Vergr. 22 fach.

Fig. 6.

Halbschematische Querschnitte durch den hinteren Augenmuskelkanal eines 33 mm langen Lachses. B. Querschnitt ungefähr durch die Mitte des Prooticum. — D. Querschnitt zwischen Prooticum und Occipitale basilare. — F. Querschnitt durch das Hinterende des Augenmuskelkanals, der vorderste Teil der Chorda getroffen.

Vergr. 22 fach.

24*

grössere vordere zwischen den Trabeculae gelegene Teil (Pituitargrube) wird, so weit nicht die letzteren vorne verschmelzen, von dem schon in einem frühen Entwicklungsstadium sich bildenden und der Unterfläche des Cranium sich anlagernden Parasphenoid geschlossen. Die geraden Augenmuskeln, welche von ihren Insertionsstellen am Bulbus nach hinten und medianwärts konvergieren, liegen vorne über den Trabekeln bzw. der Fissur, also in der Schädelhöhle, weiter hinten in der Spalte selbst, und der Rectus externus, welcher der am weitesten nach rückwärts reichende Muskel ist, befindet sich mit seinem Hinterende schon bei einer 12 mm langen Forelle unter der Chorda, also unter der Schädelbasis. Gegen das Gehirn ist der von den Recti eingenommene Raum, soweit er über oder in der Schädelspalte liegt, durch eine Membran abgegrenzt, welche in diesem Stadium noch als solche bis an das Vorderende der Chorda hinreicht. Die Ränder dieser querausgespannten Membran sind vorne an der Seitenwand des Schädels oberhalb seines Bodens angeheftet, aber hinten erstreckt sich die Membran von einer Trabecula zur anderen, befindet sich also im Niveau der Schädelbasis. Während sie also vorne den Schädelraum in einen oberen und einen unteren Teil trennt, hilft sie hinten die Basis selbst bilden, indem sie die Fissur verschliesst. Im Laufe der Entwicklung (zuerst bei einer Forelle von 18 mm bzw. einem Lachs von 20 mm Länge) wird der hintere Teil dieser Membran knorpelig, sodass der Augenmuskelkanal dort ein knorpeliges Dach und die Schädelhöhle einen vollständig knorpeligen Boden hat; noch weiter hinten ist das aber nicht mehr der Fall, da die Parachordalknorpel voneinander durch die Chorda getrennt bleiben. Man muss demnach an dem hinteren Augenmuskelkanal drei Abschnitte unterscheiden: 1. einen vollständig intrakraniellen vorderen, der vom Gehirn wie erwähnt durch die Membran getrennt ist (siehe Fig. 6 A.); 2. einen mittleren, der in einer Fissur der Schädelbasis (Fig. 6 B und C), bzw. in einem

nach unten offenen Sulcus derselben (Fig. 6 D und E) liegt; und 3. einen hinteren, vollständig unter der Schädelbasis befindlichen (Fig. 6 F). Der Boden aller drei Abschnitte wird vom Parasphenoid gebildet und ist nur am hinteren Ende, wo dasselbe sich gabelt, unvollständig.

Einen anschaulichen Begriff von diesen allerdings etwas komplizierten Verhältnissen giebt eine Reihe von halbschematischen Querschnitten durch den Augenmuskelkanal eines 33 mm langen Lachses (s. Fig. 6), wo auch die Verknöcherungen und sonstige Topographie der Schädelbasis zu überblicken sind. Um den Zustand auf denjenigen Stadien, wo das Dach des Kanals noch rein membranös ist, sich zu vergegenwärtigen, braucht man bloss auf Fig. 6 C und D den über ihm liegenden Knorpel sich durch eine Membran ersetzt denken.

Occipitale basilare.

Das Occipitale basilare tritt etwa zu derselben Zeit auf wie das Prooticum, bei einem Lachs von 24 mm Länge, während die ebenfalls wie Knochen aussehende und gefärbte Chordascheide schon auf den jüngsten Stadien sichtbar ist. Der zu betrachtende Knochen besteht hier aus zwei inneren und äusseren, gerade so wie die des Prooticum beschaffenen perichondralen Lamellen, welche die Parachordalknorpel umkleiden.

Ihr Verhalten zur Chordascheide ist auf verschiedenen Querschnitten verschieden: dem Vorderende der Chorda liegt der Knorpel nicht an, sodass hier ein verhältnismässig weiter Zwischenraum zwischen beiden besteht; hier gehen innere und äussere Lamelle jederseits am Parachordalknorpel ineinander über, ohne mit der Chorda irgendwie in Berührung zu kommen. Weiter hinten ist der Zwischenraum weniger weit; hier ist das denselben einnehmende Bindegewebe verknöchert, sodass eine mit vielen Höhlen, in welchen Zellen eingeschlossen sind, ver-

sehene Knochenmasse die Verbindung zwischen Chordascheide und perichondralen Lamellen darstellt; die letzteren gehen in die Knochenmasse ohne Grenze über, während sich die erstere von ihr durch einen scharfen Kontur absetzt. Ganz hinten, wo der Knorpel an die Chordascheide anstösst, fehlt natürlich die „ausfüllende Knochenmasse“, und innere und äussere Lamellen legen sich jederseits an die Chordascheide an, wobei letztere auch gegen sie deutlich abgegrenzt ist; innere und äussere

Fig. 7.

Schnitt durch das Occipitale basilare eines 29 mm langen Lachses. Vergrösserung 285 fach.

Lamellen hängen hier selbstverständlich auch nicht mehr zusammen. Aus dieser Beschreibung ist zu entnehmen, dass in diesem Stadium das Occ. basilare paarig ist, aus zwei Hälften besteht, welche durch die Chorda, vorne ausserdem noch durch Bindegewebe getrennt sind.

Bei einem 29 mm langen Lachs sind folgende Veränderungen aufgetreten: Die Chordascheide ist auf ihrer dorsalen Seite von der „ausfüllenden Knochenmasse“ umwuchert (Siehe Fig. 7); dadurch ist also eine knöchernen Vereinigung beider Hälften des

Occ. basilare hergestellt. Die perichondrale Verknöcherung hat sich sowohl nach vorne, wie seitwärts und nach hinten ausgedehnt, doch reicht die äussere Lamelle viel weiter rückwärts wie die innere, welche (und mit ihr das Occ. basilare überhaupt) dadurch von der Umgrenzung des Foramen magnum ausgeschlossen ist, dass sich hier die innere Lamelle des unten zu betrachtenden Occ. laterale bis an die Chorda hin erstreckt. Die Grenze zwischen den beiden Knochen ist durch eine Zone im Knorpel gegeben, wo sich dessen Zellen in lebhafter Teilung befinden; dieser knorpelige Zwischenraum ist also die Stelle, wo die Schädelbasis auch noch nach dem Erscheinen der Knochen in Breite und Länge wachsen kann.

Bei einem 31 mm langen Lachs ist es an verschiedenen Stellen zu einer Resorption des Knorpels als Einleitung der endochondralen Verknöcherung gekommen, besonders an der medialen Wand des Recessus für den Sacculus vestibuli (Siehe Fig. 6 E) und unterhalb der erwähnten ausfüllenden Knochenmasse. Die perichondrale Ossifikation hat auf dem ältesten untersuchten Stadium nach allen Richtungen hin an Ausdehnung gewonnen; zunächst hat der hintere Teil des knorpeligen Daches des Augenmuskelkanals (s. o.) vom Occ. basilare ausgehend oben und unten eine Knochenauflagerung erhalten. Die perichondralen Lamellen sind allenthalben bedeutend verdickt. Dann aber sind im Anschluss an letztere reichlich Verknöcherungen im Bindegewebe aufgetreten: 1. Zahlreiche Knochenbälkchen und -leistchen in dem subcerebralen, der Schädelbasis aufliegenden faserigen Bindegewebe, welche etwa senkrecht auf dem perichondralen Knochen stehen und miteinander vielfach konfluieren; dadurch ist über demselben eine spongiöse Knochenmasse entstanden, welche ihn um das zehnfache an Dicke übertrifft. 2. Ist jetzt überall die Chorda von Knochen umgeben, sodass eine Verwachsung der beiden Hälften des Occ. basilare in ausgedehnterem Masse erfolgt ist. Die Chordascheide

setzt sich noch überall scharf von dem Knochen ab, sie hat sich mit Pikrofuchsin rosa gefärbt, während dieser ziegelrot geworden ist. 3. Die äussere Lamelle des Occ. basilare hat eine gegen das Parasphenoid vorspringende längsverlaufende Leiste erhalten, welche durch direkte Ossifikation des straffen zwischen beiden Knochen befindlichen Bindegewebes entstanden ist; dadurch ist eine festere Anlagerung des Parasphenoids an den Schädel erreicht. Ausserdem entspringt an der Leiste auch die Ursprungssehne des M. rectus externus, sodass ihre Entstehung auch auf Rechnung dieses Muskels gesetzt werden kann.

Alle die durch Bindegewebssossifikation entstandenen Teile des Occipitale basilare sind, wie beim Vomer ausgeführt wurde, in einer zackigen oder faserigen Linie begrenzt, und die Bindegewebsfasern kann man in den Knochen hinein verfolgen, werden also in diesen aufgenommen. Endochondrale Verknöcherung ist hier noch nicht aufgetreten, dagegen ist die Markraumbildung weiter vorgeschritten (ohne dass ich auch hier Gefässe entdecken konnte). Die weitere, aber für die uns hier besonders interessierenden Fragen nicht so wichtige Entwicklung des Occipitale basilare konnte ich nicht mehr verfolgen, da mir die hierzu nötigen älteren Stadien fehlten; sie lässt sich aber leicht aus den Befunden Schmidt-Monnards beim Hecht und kalifornischen Lachs ergänzen, mit welchen meine Beobachtungen fast in sämtlichen Kleinigkeiten übereinstimmen.

Occipitale laterale.

Das Occipitale laterale bildet sich in der Umgebung des Vagusloches; dieses selbst ist schon auf den jüngsten untersuchten Stadien (eben ausgeschlüpfte Forellen von 12 mm Länge) als solches vorhanden, da sich der aufsteigende seitliche Teil der Occipitalregion bereits mit der Ohrkapsel verbunden hat. Vor dem Vagusloch bietet der knorpelige Schädelboden um

diese Zeit noch eine Unterbrechung: der Recessus für den Utriculus und Sacculus besitzt noch einen ventralen Abschluss durch nicht verknorpeltes Gewebe, und durch dieses Gewebe tritt hinter dem Sacculus auch der N. glossopharyngeus aus. Später verknorpelt das Verschlussgewebe des genannten Recessus, sodass dann auch der IX. Hirnnerv ein knorpelig begrenztes Foramen erhält. Der Knochen selbst erscheint zuerst als feine äussere und innere Lamelle in der Umgebung des Foramen vagi, ohne dass aber ein Zusammenhang beider Lamellen an den Rändern desselben nachweisbar ist. In späteren Stadien dehnt die perichondrale Verknöcherung sich bedeutend aus, sodass das Glossopharyngeusloch, die laterale Wand des Recessus sacculi und die untere und mediale Wandung des Canalis semicircularis posterior in den Bereich des Occipitale laterale zu liegen kommen; auch die ganze Umgrenzung des Foramen occipitale magnum wird ausser von knorpeligen Partien von ihm gebildet, da das Occipitale basilare, wie schon oben ausgeführt, daran nicht teilnimmt und dorsal das Occipitale superius nicht so weit nach hinten reicht. In späteren Stadien vereinigen sich dann nachträglich auch hier innere und äussere Lamelle an den Rändern der Nervenlöcher. Bei einer 40 mm langen Forelle ist die Knorpelresorption schon im vollen Gange, besonders in der Umgebung der Foramina; von Verknöcherung in den entstandenen Markräumen ist aber noch wenig zu sehen. Auch hier ist im Anschluss an die perichondrale Verknöcherung eine solche in Membranen aufgetreten, und zwar in denen, welche als vorspringender Saum den Eingang in den Recessus sacculi und den in den Canalis semicircularis posterior umziehen (siehe Figur 12 bei *). Da diese Membranen medial mit der knorpeligen Basalplatte, lateral mit der knorpeligen Ohrkapsel in Zusammenhang stehen, so darf man sie als zum Primordialcranium gehörend betrachten, indem sie häutige, nicht verknorpelte Teile desselben darstellen. Ganz ebenso steht es mit

anderen, auch verknöchernden Membranen, welche beim Occipitale superius und einigen anderen Knochen zu betrachten sein werden.

Occipitale superius.

Das Occipitale superius, das ich schon bei einer 20 mm langen Forelle fand, entsteht als innere und äussere perichondrale Verknöcherung auf dem knorpeligen Schädeldach hinter der bekannten grossen Fontanelle desselben; da die Verknöcherung auch ein Stück weit nach vorne zu auf die seitlichen Ränder der Fontanelle übergreift, so erscheint zunächst auf den vorderen Schnitten durch das Occ. sup. dasselbe aus zwei Hälften zu bestehen, welche durch die Lücke im Schädeldach getrennt sind. Diese Lücke zwischen denselben wird aber durch teilweise Verknöcherung der Membran ausgefüllt, welche im ganzen Bereich der Fontanelle das Schädeldach darstellt. Diese Membran ist, wie oben schon im voraus bemerkt war, als eine häutig gebliebene Partie des Primordialcranium aufzufassen. Das Occ. sup. besteht demnach auf Schnitten durch seinen vordersten Teil aus zwei seitlichen perichondralen und einem mittleren membranös verknöcherten Abschnitt, während der rückwärts der Fontanelle gelegene Teil selbstverständlich einheitlich und rein perichondral ist. Bei einem Lachs von 24 mm Länge ossifiziert ferner die an den Knochen in der Mittellinie ansetzende vertikale Endsehne zwischen den dorsalen Abschnitten des Seitenrumpfmuskels, sodass dadurch eine Spina occipitis entsteht. Später kommt nun zu dem Occ. sup. noch ein weiterer perichondraler Teil hinzu: Die erwähnte Fontanelle ist bei jungen Tieren unpaar, nur erstreckt sich in der Mittellinie von dem in der Orbitalregion vollständigen knorpeligen Dach ein Vorsprung nach hinten, sodass die Fontanelle herzförmig (Parker) ist. Diese Knorpelspange wächst durch lokale Verknorpelung während der weiteren Entwicklung nach hinten, wodurch schliess-

lich die Fontanelle in zwei Hälften zerlegt wird, welche nur noch am hinteren Ende zusammenhängen. Übrigens finden sich in der Fontanelle, in der Richtung der genannten Knorpelspange liegend, bei jüngeren Embryonen auch freie Knorpelstückchen, ebenfalls durch lokale Verknorpelung des membranösen Gewebes entstanden. Bei einem Lachs von 31 mm Länge reicht nun die Knorpelspange bis an das Occipitale superius und erhält im Anschluss an dieses eine perichondrale Knochenauflagerung. Die Verbindung der beiden Fontanellenhälften wird durch den membranös ossifizierenden Teil des Knochens geschlossen. Auf älteren Stadien wird die Spina occipitis immer ausgesprochener und die endochondrale Verknöcherung bereitet sich durch Markhöhlenbildung im Knorpel vor. Im übrigen bietet der Verknöcherungsprozess selbst nichts von dem bei anderen knorpelig präformierten Knochen Verschiedenes.

Epioticum.

Das Epioticum erscheint auf dem gleichen Stadium, wie das Occipitale laterale, als äussere Lamelle der lateralen Wandung des oberen Teiles des Can. sem. post. aufliegend. An dasselbe ist mittelst eines starken Ligamentes der obere Zinken des oberen Supraclaviculare angeheftet. In den späteren Stadien wird der Knorpel von innen her durch Resorptionsvorgänge verdünnt, und gleichzeitig erscheint da, wo die innere Knorpelfläche noch intakt ist, eine innere Lamelle, welche selbstverständlich mit der äusseren nirgends zusammenhängt. An der Stelle, wo das oben genannte Band sich am Epioticum anheftet, ist auf älteren Stadien der Knorpel ganz geschwunden, so dass, da hier auch keine innere Lamelle mehr vorhanden ist, die Wand des Bogenganges nur von der äusseren gebildet wird, welche ihrerseits beträchtlich verdickt erscheint. Der dem Knochen zunächstgelegene Teil des Ligamentes ossifiziert selbst,

sodass dadurch das Epioticum einen knöchernen Vorsprung erhält.

Von den Knochen, die hauptsächlich als perichondrale Ossifikationen entstehen, bleiben nun noch das Sphenoticum, das Ethmoidale laterale und das Alisphenoid zu besprechen, welche alle viel später auftreten als die bisher behandelten.

Sphenoticum.

Das Sphenoticum, zuerst sichtbar bei einem 30 mm langen Lachs, ist anfangs nur eine äussere perichondrale Knochenauflagerung auf dem Processus postorbitalis des Primordialschädels und entlang einer von hier sich nach rückwärts erstreckenden Kante desselben, an welcher der *Musc. levator arcus palatini* (Vetter) seinen Ursprung nimmt; hier ist die Knochenlamelle auch bei weitem am stärksten. Von da breitet sich die Lamelle sowohl dorsal gegen das Squamosum hin aus als auch nach unten hin, so dass sie Beziehung zum Hyomandibulargelenk erhält. Ein feines zum Schleimkanal des Squamosum gehendes Nervchen durchbohrt den Knochen wie den darunter liegenden Knorpel.

Bei einer 40 mm langen Forelle ist auch an einer Stelle eine innere zum Sphenoticum gehörende Lamelle aufgetreten. Die beschriebene Lamelle desselben, welche vorne dem soliden Processus postorbitalis aufliegt, erstreckt sich nämlich nach hinten bis in den Bereich des *Can. semicirc. anterior*, und hier, wo ihre Unterlage nur von der viel weniger mächtigen knorpeligen Wand des Bogenganges gebildet wird, ist auch eine innere Lamelle vorhanden, wobei natürlich kein Zusammenhang zwischen ihr und der äusseren besteht. Das Sphenoticum ist also vorne im Bereich eines sehr massiven, als Muskelansatz dienenden Knorpelvorsprungs nur eine äussere Lamelle, hinten, wo der Knorpel eine verhältnismässig dünne Wand des Bogenganges darstellt, dagegen eine doppelte perichondrale Verknöcherung ähnlich wie das Epioticum.

Ethmoidale laterale.

Das Ethmoidale laterale ist erst bei einem 35 mm langen Lachs als perichondrale Auflagerung auf dem Processus antorbitalis des Knorpelcranium vorhanden, an welchem ein zum Palatoquadratknorpel ziehendes Ligament entspringt. Bei einer Forelle von 40 mm Länge hat die Verknöcherung zu Resorption und teilweiser Verkalkung des Knorpels geführt; ausserdem ossifiziert auch der Anfang des genannten Bandes.

Alisphenoid.

Das Alisphenoid, welches eine der am spätesten auftretenden Verknöcherungen ist, erscheint zuerst deutlich bei einer 40 mm langen Forelle als innere und äussere perichondrale Lamelle der Schädelseitenwand im hinteren Teil der Orbitalregion. Ausserdem kommt bei der Entstehung des Alisphenoids in noch grösserem Massstabe als bei dem Occipitale laterale und superius die Verknöcherung eines häutigen Teiles des Primordialcranium in Betracht, als welcher die von der knorpeligen Schädelseitenwand zum Basisphenoid ziehende Membran zu betrachten ist.

2. Mischknochen. Squamosum.

Von dem Squamosum wurde schon oben bemerkt, dass es eine doppelte Entstehungsweise hat, d. h., dass es sich aus zwei Knochen zusammensetzt, von denen der eine sich im Integument um einen Schleimkanal herum bildet, während der andere perichondral auftritt. Diese beiden „Komponenten“ werden zweckmässig nach der von van Wijhe eingeführten Nomenklatur als Dermo- und Autosquamosum unterschieden.

Das Dermosquamosum entsteht ganz genau so wie andere schon besprochene Schleimkanalknochen; seine Entwicklung ist in ihren wesentlichen Zügen kurz zusammengefasst

folgende: Forelle von 12 mm: Im Epithel eine Reihe von Sinnesknospen; Epithel mit deutlicher Basalmembran. Forelle von 14 mm: Unter den Sinnesknospen liegen die Bindegewebszellen etwas enger beisammen; immer noch deutliche Basalmembran an allen Stellen vorhanden. Forelle von 17 mm: Sinnesorgane in einer Furche; innerhalb der ausgesprochener gewordenen Zellansammlung, welche auch hier noch überall durch eine Basalmembran vom Epithel getrennt ist, die erste Knochenbildung in Form einer Anzahl noch unzusammenhängender dünner homogener Plättchen. Forelle von 19 mm: Die Furche hat sich an verschiedenen Stellen zum Kanal abgeschnürt; Dermosquamosum besteht aus einer „Basalplatte“ und zwei „Leistchen“. Osteoblasten fast überall vom Epithel abgegrenzt, teils durch die Basalmembran, teils, wo diese nicht vorhanden oder nicht deutlich, durch die reihenförmige Anordnung der untersten Schicht des Epithels. Nur an wenigen Stellen eine unscharfe Grenze und dann immer da, wo sich eben der Kanal vom Epithel abschnürt. Forelle von 20 mm: Dermosquamosum umhüllt den Schleimkanal vollständig; Basalplatte schmal, d. h. auf dem Querschnitt nur wenig über den Ansatz der Leistchen hinaus verlängert (im Gegensatz zu dem Verhalten des Frontale); überall vom Knorpelcranium durch eine mehr oder weniger dicke Bindegewebsschicht getrennt; am dichtesten liegt der Knochen ihm mit seinem vorderen Ende und an der Grenze zwischen dem 2. und 3. Drittel seiner Länge an, mit seinem Hinterende steht er verhältnismässig weit vom Knorpel ab; er erstreckt sich vom vorderen Bogengang bis über den äusseren hinaus. Damit hat das Dermosquamosum einen Zustand erreicht, welcher im wesentlichen sich nicht mehr verändert; seinem Entwicklungsstadium bei 20 mm langen Forellen entspricht ziemlich genau das bei 23—24 mm langen Lachsen.

Von dem zweiten Bestandteil, dem Autosquamosum, ist bei einem 24 mm langen Lachs (stark abgeblasste, aber gerade

darum die Einzelheiten sehr deutlich zeigende Serie) folgendes zu erkennen: In einem nicht sehr ausgedehnten Gebiet des Can. sem. ext. hat dessen äussere knorpelige Wandung eine auffallend schärfere Grenze auf dem Querschnitt als es sonst zu sein pflegt; bei stärkerer Vergrösserung erkennt man als Ursache einẽ der Knorpeloberfläche aufliegende glänzende äusserst feine Linie, welche an verschiedenen Stellen sogar doppelt konturiert zu sein scheint. Da in der gleichen Serie von Querschnitten die Linie auch an anderen Teilen des Cranium zu sehen ist, wo später perichondrale Verknöcherung auftritt (z. B. an der Stelle des späteren Epioticum), so muss sie wohl auch hier als erste Anlage derselben, also des Autosquamosum, angesehen werden. Das Autosquamosum wird überdeckt von dem Schleimkanalknochen, ist aber von ihm durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt.

Als deutlich perichondrale Knochenlamelle ist das Autosquamosum bei einem 26 mm langen Lachs erkennbar; es ist aber nur deutlich ventral vom Dermosquamosum, d. h. an der vom letzteren nicht überdeckten Knorpeloberfläche. Hier entspringen die zum Operculum und Arcus palatinus ziehenden Muskeln. Unter das Dermosquamosum setzt sich die Lamelle nur noch ein Stück weit erkennbar fort; nur unter seinem hinteren, vom Knorpel entfernteren Abschnitt ist auch der von ihm bedeckte Teil der Lamelle ausgedehnter und stärker. Es geht daraus hervor, dass ein grosser Teil des Dermosquamosum noch über Knorpel liegt, so besonders der vordere, welcher sich viel weiter nach vorne erstreckt als das Autosquamosum. Auch auf diesem Stadium ist ersteres überall vom Knorpel resp. der perichondralen Lamelle durch spindelige Zellen getrennt; wo das nicht der Fall zu sein scheint, rührt es davon her, dass die Schnittebene nicht ganz senkrecht zur Knochen- und Knorpeloberfläche liegt, so dass die Schärfe der Bilder bei einigermassen (15—20 μ) dicken Schnitten leidet, wenn man nicht nur die eingestellte op-

tische Ebene ins Auge fasst. (Dasselbe gilt gewiss auch für eine Anzahl der Stellen, wo eine Trennung zwischen Epithel und Osteo- bzw. Odontoblasten nicht möglich erscheint.)

Bei einem Lachs von 27 mm Länge ist die Lamelle da, wo sie frei liegt, stärker geworden, während sie unter dem Dermo-

Fig. 8.

Schnitt durch das Squamosum (Grenze zwischen hinterem und mittlerem Drittel) eines 29 mm langen Lachses. Vergrößerung 300fach. Der Schleimkanal ist beschädigt.

squamosum nicht dicker und nur wenig ausgedehnter als auf vorigem Stadium ist; an der Innenfläche des Knorpels sind geringe Andeutungen von Bildung einer inneren Lamelle sichtbar. Das Dermosquamosum ist hier noch getrennt vom Knorpel ge-

rade so wie früher. Es hat nun aber hier die äussere Wand des Can. sem. externus eine Verdünnung erfahren und zwar durch Resorption von innen her, wie aus der zackigen Begrenzung und aus der Freilegung von Knorpelzellen hervorgeht. Die stärkste Resorption findet nicht an dem Teil der Wand statt, welcher vom Dermosquamosum überlagert ist (vergl. Fig. 8—11). Es geht daraus hervor, dass das letztere wenigstens nicht die direkte Ursache der Knorpelresorption und der mit dieser in Zusammenhang stehenden endochondralen Verknöcherung sein kann. Ein Lachs von 29 mm Länge zeigt ähnliche Befunde, nur sind die Lamellen stärker geworden, auch die unter dem Dermosquamosum liegenden Bezirke (siehe Fig. 8). Unter einem grossen Teil des letzteren entbehrt aber die Knorpeloberfläche noch der Verknöcherung.

Als nächstes Stadium wollen wir Schnitte durch einen Lachs von 30 mm Länge betrachten, welche je nach der Gegend, in welcher sie durch das Squamosum gelegt sind, verschiedene Bilder liefern: Auf einigen sieht man das Dermosquamosum deutlich durch Bindegewebe von dem Knorpel getrennt, welcher seinerseits keine perichondrale Verknöcherung aufweist; ein solches Verhältnis besteht in dem ganzen Bereich des vorderen Bogenganges. Andere Schnitte, etwa durch die vordere Hälfte des äusseren Bogenganges gelegt, zeigen das Dermosquamosum dem Knorpel mit seiner Basalplatte unmittelbar aufgelagert, und zwar hauptsächlich da, wo auf früheren Stadien eine perichondrale Lamelle zu sehen war; aber auch da, wo dies nicht der Fall war, ist dieser Befund zu erheben. Vor und hinter diesen Schnitten gelegene weitere lassen folgendes erkennen: der Wand des äusseren Bogenkanals ist aussen die perichondrale Lamelle aufgelagert; von dieser ist das Dermosquamosum entweder überall durch Spindelzellen getrennt, oder es steht mit ihr in kleinerem oder grösserem Umfang in Zusammenhang (siehe Fig. 9). In den Lücken zwischen beiden sind auch

in den letzteren Fällen spindelige Zellen gelegen, der Rest der sie auf früheren Stadien vollständig trennenden Zellschicht; einzelne derselben sind in Knochenhöhlen zu liegen gekommen. Schnitte durch den hintersten Teil des Squamosum zeigen seine

Fig. 9.

Schnitt durch das Squamosum eines 30 mm langen Lachses (in der Nähe der Vereinigung des praeoperculo-mandibularen Schleimkanals mit dem des Squamosum). Vergrößerung 300 fach.

Komponenten durch einen verhältnismässig sehr grossen Zwischenraum getrennt.

Aus diesen Befunden geht also hervor, dass Dermo- und Autosquamosum auf diesem Stadium in einem grossen Bezirk verwachsen sind, während in der Umgebung des Bezirkes die

Verwachsung eben im Gange ist; an anderen Stellen sind beide Komponenten aber noch vollkommen getrennt. Wo keine Lamelle in den vorhergehenden Stadien zu finden war und das Dermosquamosum dem Knorpel trotzdem aufliegt, kann sich entweder eine solche noch gebildet und die Verbindung zwischen Knorpel und dem ihm sehr nahe gelegenen Dermosquamosum hergestellt haben, oder das letztere hat sich verdickt, bis es auf den Knorpel gestossen ist. Die erstere Möglichkeit wird aber sehr wahrscheinlich gemacht durch das häufige Vorkommen von Schnitten, wo an Stellen, welche vorher keine perichondrale Lamelle hatten, nun eine solche vorhanden ist, die aber mit dem Dermosquamosum schon zum Teil verschmolzen ist (vergl. Fig. 8 und 9). Eine ganz sichere Entscheidung zu fällen ist aber nicht möglich, da die Knochensubstanz beider Komponenten sich nicht voneinander abgrenzen lässt, wenn sie einmal vereinigt sind.

Auf den nächsten Entwicklungsstadien treten folgende weitere Veränderungen ein: 1. Stellen der äusseren Knorpeloberfläche, welche früher keinen perichondralen Knochenbelag hatten, weisen einen solchen auf; das gilt besonders für das vom Dermosquamosum bedeckte Gebiet des Can. sem. anterior. Hier bleiben die Komponenten auch noch deutlich getrennt, während anderwärts die Ausdehnung ihrer mehr oder weniger vollkommenen Verschmelzung zunimmt. Ausserdem dehnt sich auf den ältesten untersuchten Stadien die äussere Lamelle des Autosquamosum über den hinteren Teil der Gelenkfläche für das Hyomandibulare und sogar medial von letzterem auf den Boden des äusseren Bogenganges aus. 2. Die Knorpelresorption hat sowohl an Flächenausdehnung, wie nach der äusseren Knorpeloberfläche hin so grosse Fortschritte gemacht, dass die laterale Wand des äusseren Bogenganges zu einem grossen Teil nur von der äusseren perichondralen Lamelle, resp. von ihr und dem mit ihr verwachsenen Dermosquamosum gebildet wird

(Siehe Fig. 11). Knorpelresorptionsprozesse sind nun auch in dem hinteren Teil des Can. semicirc. ext. aufgetreten, wo wie schon erwähnt ist, das Dermosquamosum vom Primordialcranium ziemlich weit entfernt ist. Nirgends aber sah ich Resorp-

Fig. 10

Schnitt durch das Squamosum einer 40 mm langen Forelle. Vergrößerung 120 fach.

tion an der äusseren Knorpeloberfläche beginnen. 3. Es treten ferner deutliche innere Knochenlamellen auf, welche selbstverständlich mit der äusseren nicht zusammenhängen (siehe Fig. 10). Sie liegen nur an den unversehrten Stellen der Knorpeloberfläche

an den anderen waren sie entweder nie da oder sind, wie Vergleichung mit früheren Stadien lehrt, wieder verschwunden. Auf den ältesten Stadien findet man schliesslich Verkalkung der

Fig. 11.

Schnitt durch das Squamosum einer 40 mm langen Forelle im Bereich des Can. semic. ext. Vergrößerung 135 fach.

Knorpelreste und Auflagerung von Knochensubstanz auf ihnen, womit die endochondrale Verknöcherung beginnt (Siehe Fig. 11). 4. Ferner erhält das Squamosum ausser dem Relief, welches durch das Dermosquamosum bedingt ist, wie fast alle Verknö-

cherungen des Primordialcranium Vorsprünge und Leisten, die durch Ossifikation von Bindegewebe entstehen: Dahin gehört die Verknöcherung des eigentümlichen, embryonalem Knorpel ähnlichen Gewebes, welches die Gelenkfläche für das Hyomandibulare auskleidet, und welches Schmid-Monnard beim Hecht als direkt ossifizierendes Knorpelgewebe beschreibt. Weiterhin ossifiziert die Sehne des am Squamosum entspringenden *Musc. levator operculi*, wodurch eine ansehnliche *Crista* entsteht (Siehe Fig. 11). Schliesslich bildet sich am Hinterende des Autosquamosum ein beim erwachsenen Lachs sehr ausgesprochener nach hinten gerichteter *Processus*, an dessen Entstehung Muskelsehnen, wie ein den unteren Zinken des Supraclaviculare an das Squamosum anheftendes Band beteiligt sind.

Die vorstehenden Befunde können folgendermassen zusammengefasst werden: Das Squamosum entsteht, wie schon eingangs vorweg genommen wurde, aus dem perichondralen Autosquamosum und dem als Schleimkanalknochen zu bezeichnenden bindegewebigen Dermosquamosum. Ersteres hat mit allen übrigen perichondralen Verknöcherungen des Primordialcranium, besonders mit dem Epioticum, in seinem ersten Auftreten, der von ihm bedingten Knorpelresorption und endochondralen Verknöcherung und dem Relief, welches es durch Ossifikation von Sehnen und Bändern erhält, grosse Ähnlichkeit. Zu beachten ist, dass seine äussere Lamelle stärker ist da, wo sie frei liegt und wo Muskeln ansetzen, schwächer, wo das Cranium durch das ihm nahe liegende Dermosquamosum schon geschützt ist. Letzteres entspricht ganz den schon beschriebenen, im Zusammenhang mit Schleimkanälen im subkutanen Gewebe entstehenden Knochen. Während in jüngeren Stadien das Dermosquamosum von dem Primordialcranium getrennt war, liegt es ihm in älteren unmittelbar auf; da nun der grösste Teil des Knorpels an dieser Berührungsstelle von der perichondralen Lamelle bedeckt war, muss eine Verwachsung beider Komponenten vor sich gegangen

sein. Nur für einige Stellen von geringerer Ausdehnung kann an dem untersuchten Material nicht nachgewiesen werden, dass vor der Anlagerung des Dermosquamosum eine perichondrale Lamelle vorhanden war; dass aber eine solche in der später dem Knorpel aufliegenden Knochenmasse enthalten ist, wird sehr wahrscheinlich gemacht durch die Nachbarschaft einer als solche kenntlichen Lamelle, durch ihre in der Entwicklung nachzuweisende Tendenz, sich über die Knorpeloberfläche weiterhin auszudehnen und vor allem durch solche Befunde, welche an Stellen, wo auf den vorhergehenden Stadien keine perichondrale Lamelle zu sehen war, nun eine solche aber mit dem Dermosquamosum teilweise verwachsene erkennen lassen. Ich glaube, dass hierher auch die von Schmid-Monnard beim kalifornischen Lachs gemachten Beobachtungen gehören, aus welchen er schliesst, dass das Dermosquamosum selbst zum perichondralen Knochen wird; seine Mitteilungen sind darüber auch nicht ganz klar, er giebt z. B. an, dass das Dermosquamosum „durch Thätigkeit des Perichondrium“ weiterwachse, was m. E. heisst, dass im Zusammenhang mit dem Dermosquamosum eine perichondrale Knochenlamelle sich bildet. Aus seinen Befunden beim Hecht lassen sich, wie Schmid-Monnard selbst zugiebt, keine für die hier berührte Frage gültigen Schlüsse ziehen. Edw. Ph. Allis geht in der Zerlegung des Squamosum in verschiedene Komponenten noch weiter, indem er auf Grund der Untersuchungen Schmid-Monnards noch eine Komponente, die durch Verknöcherung von Sehnen, und eine, welche durch Ossifikation des die Gelenkfläche bildenden Faserknorpels entsteht, unterscheidet, wozu auch eine gewisse Berechtigung vorliegt. Auf seine weiteren vergleichenden Betrachtungen über das Squamosum kann ich hier nicht eingehen.

3. Verknöcherungen der häutigen Schädelwand.

Nunmehr bleiben zwei Knochen zu besprechen, die zwar auch wie die typischen primordialen zur Begrenzung des Schädel-

raumes beitragen und in gleicher Flucht mit jenen liegen, aber nicht knorpelig, sondern (wenigstens zum grössten Teil) häutig präformiert sind. Das Bindegewebe, aus dessen Ossifikation sie hervorgehen, geht in Teile des Knorpelschädels über, verschliesst also Lücken, die der Knorpelschädel aufweist, und es ist daher wohl nicht zu weit gegangen, wenn man es als zur Anlage des Primordialcranium gehörig auffasst, als einen Teil desselben, der nicht zur Verknorpelung kommt. Schon die früher geschilderten Knochen liessen ja teilweise ein mehr oder weniger ausgedehntes Übergreifen der Ossifikation vom Knorpelperichondrium auf Membranen der genannten Art erkennen (Occ. superius, laterale, basilare, Alisphenoid); das Basis- und Orbitosphenoid entstehen aber ganz oder fast ausschliesslich auf solchem Mutterboden.

Basisphenoid.

Als erstes unter ihnen erscheint das Basisphenoid bei einem 26 mm langen Lachs und stellt eine schmale senkrechte Knochenplatte mit zwei kurzen flügel förmigen Fortsätzen dar; erstere wird als Corpus, letztere als Alae oss. basisphen. unterschieden. Seine Form resultiert aus seinen topographischen Beziehungen: Das Corpus ist die Verknöcherung der im vorderen Teil des Augenmuskelkanals vorhandenen membranösen Scheidewand, während die Alae in der Membran entstehen, welche den genannten Kanal vom Gehirn trennt. Da der Durchschnitt durch diese Membranen eine y-förmige Figur giebt (siehe Figur 6 A), so hat auch das Basisphenoid, sofern es einigermaßen ausgebildet ist, diese Form. Der Knochen entsteht durch direkte Ossifikation des membranösen Gewebes, wobei er durch die eingeschlossenen Bindegewebsfasern eine faserige Struktur erhält. Er steht mit keinem anderen Knochen in Berührung d. h. liegt frei in den genannten Membranen, durch diese indirekt mit dem Parasphenoid und Trabeculae bezw. mit dem später auf-

tretenden Alisphenoid verbunden. An seiner hinteren Kante tritt senkrecht eine Arterie empor, um zwischen den etwas nach hinten gerichteten Alae zum Gehirn zu treten. Das Basisphenoid stellt so einen Pfeiler dar, welcher, indirekt auf dem Parasphenoid aufstehend, die das Gehirn tragende Membran stützt und dadurch die darunter liegenden Augenmuskeln vor Druck bewahrt; auch die hinter ihm empor tretende Arterie erhält so einen Schutz.

Orbitosphenoid.

Die beiden Orbitae werden bekanntlich bei vielen Teleostiern im unteren Teil von dem membranösen Interorbitalseptum, im oberen von dem vorderen Ende der Schädelhöhle voneinander getrennt, deren laterale Wände hier durch fibröse Membranen gebildet werden. In dem hinter dem Olfactoriusaustritt gelegenen Abschnitt der letzteren entsteht bei einem 35 mm langen Lachs das Orbitosphenoid, ist also paarig, und zwar entsteht es wie gewöhnlich durch direkte Umwandlung der Membran in Knochen. Sein oberer und unterer Rand grenzt an das knorpelige Schädeldach, bzw. an einen vom Ethmoidalknorpel unter dem Gehirn nach hinten gerichteten Knorpelvorsprung, wobei es deren Kanten zwingenartig umfasst.

4. Verknöcherung eines Bandes. Intercalare.

Als Intercalare ist eine zuerst bei einem 33 mm langen Lachs auftretende Verknöcherung eines von vorne nach hinten ziehenden Ligamentes anzusehen, welches den unteren Zinken des oberen Supraclaviculare mit der Unterfläche des hinteren Endes des Occ. laterale verbindet; und zwar ossifiziert nur ein kurzes Stück des proximalen Endes des Bandes, ohne dass aber der Knochen direkt an den Knorpel angrenzt. Das Intercalare stellt daher einen sehr kleinen platten Knochen dar, welcher der Unterseite des Occ. lat. anliegt, von ihm aber überall durch

fibröses Gewebe getrennt ist. (Siehe Fig. 12.) Nach hinten läuft es in einen spitzigen Fortsatz aus, an welchem der nicht verknöcherte Teil des Bandes sich anheftet. Die Knochensubstanz

Fig. 12.

Schnitt durch das Intercalare und das Occipitale laterale einer 40 mm langen Forelle. Getroffen ist das Vagusloch und der hinterste Teil des Can. semic. post. Bei * durch Membranverknöcherung entstehender Teil des Occip. lat. Vergrößerung 60 fach.

entsteht durch direkte Umwandlung des Sehnengewebes in Knochen.

II. Knochen im Gebiet des Cranium viscerale.

A. Knochen des oberen Kieferapparates.

Der obere Kieferapparat, dessen knorpelige Grundlage das Palatoquadratum ist, besteht bekanntlich bei dem erwachsenen Lachs aus den Deckknochen: Praemaxillare, Maxillare, Jugale,

Ekto- und Entopterygoideum, ferner aus den perichondralen Quadratum und Metapterygoideum und schliesslich aus einem Mischknochen, dem Palatinum.

1. Deckknochen und Mischknochen. Praemaxillare.

Auch beim Praemaxillare sind die Anlagen der später ihm aufsitzenden Zähne vor dem Knochen selbst vorhanden. Dieser ist aber auch schon bei einer 16 mm langen Forelle sichtbar und zwar innerhalb einer zu beiden Seiten des Rostrum des Primordialcranium gelegenen Ansammlung rundlicher, mit grossen Kernen versehener Zellen, die also als die Osteoblasten des Praemaxillare aufzufassen sind. Zwischen diesen und den Odontoblasten der Zahnanlagen, welche schon Dentinkegel aufweisen, befindet sich noch eine Schicht indifferenten lockeren Bindegewebes. Der Verknöcherungsprozess selbst ist sehr schön bei einer 17 mm langen Forelle zu verfolgen. Innerhalb des osteoblastischen Zellhaufens befindet sich eine Knochenmasse von homogener Beschaffenheit, welche eine unregelmässig zackige und buchtige Begrenzung hat, in den Buchten liegen Zellen, während je zwischen zwei solchen ein Zacken vorspringt; durch Konfluieren zweier Zacken wird dann je eine Zelle in den Knochen eingeschlossen; indem dieser Prozess nach allen Richtungen hin fortschreitet, nimmt das Praemaxillare an Umfang zu. Die in den Knochen eingeschlossenen Zellen sind zuerst noch sehr gut sichtbar und zwischen ihnen befindet sich nur wenig Knochensubstanz. Später aber findet man auf Schnitten im Knochen nur noch wenige Knochenhöhlen und Zellen darin. Ob aber letztere zum Teil zu Grunde gegangen sind und der vorher von ihnen eingenommene Raum von Knochensubstanz erfüllt ist, kann nicht festgestellt werden. Diese Art der Verknöcherung, die auch schon beim Vomer kurz geschildert wurde, ist im wesentlichen bei allen Bindegewebsknochen zu

finden. Die Dentinkegel sind hier noch nicht mit dem Knochen verwachsen, dagegen tritt das bei einer Forelle von 18 mm Länge ein, und zwar teils dadurch, dass sich die Dentinkegel nach unten zu verlängern, bis sie auf den Knochen stossen, teils dadurch, dass sich der letztere durch Dickenwachstum ihnen nähert. Schon hier kann man am Praemaxillare eine unter dem Ethmoidalknorpel liegende Pars horizontalis, welche die

Fig. 13. .

Schnitt durch das Praemaxillare eines 31 mm langen Lachses. Vergrößerung 105 fach.

Zähne trägt, und eine seitlich vom Knorpel nach oben gerichtete Pars ascendens unterscheiden, beide Teile bilden zusammen einen nach innen offenen Winkel. (Siehe Fig. 13.) Indem beide Praemaxillaria dem Vorderende des Knorpelcranium anliegen, wird dasselbe von ihnen unten und lateral bedeckt.

Zwischen Knorpel, Pars ascendens und descendens befindet sich ein Raum, welcher von einem ganz ähnlichen Zellmaterial

erfüllt ist wie jenes, innerhalb dessen der Knochen entstand. In diesem Raum tritt nun auf späteren Stadien ein kleines Knorpelchen auf und zwar durch Umwandlung des genannten Gewebes in Knorpelgewebe; dieses hat anfangs noch embryonalen Charakter, d. h. es weist nur wenig Grundsubstanz im Verhältnis zu den grossen Zellen auf. Bei einer 40 mm langen Forelle ist es aber zum ausgebildeten Knorpelgewebe geworden und ist vom Ethmoidalknorpel wie vom Praemaxillare durch Bindegewebe getrennt. (Siehe Fig. 13.) Es sieht also auf diesem Stadium aus, als ob sich das Praemaxillare über diesem „Labialknorpel“ als Deckknochen entwickelt habe, während ontogenetisch das Umgekehrte der Fall ist: der Labialknorpel hat sich erst später unter dem schon vorhandenen Knochen aus indifferentem Gewebe herausgebildet. — Das Praemaxillare ist hier schon ein sehr starker Knochen, mit welchem die meisten Zähne verwachsen sind.

Maxillare.

Das Maxillare ist schon bei den eben ausgeschlüpften Forellen (12 mm lang) angelegt und stellt ein rundliches oder dreieckiges Knochenstäbchen dar, auf dem Querschnitt homogen, scharf begrenzt; der Peripherie liegen grössere Zellen an. Auf einzelnen Schnitten sieht man in ihm die Umrisse ungefärbter und undeutlicher Zellen, am Rande dagegen deutlicher gefärbte. Die dem Knochen anliegenden Zellen (Osteoblasten) sind durchweg von dem darüber befindlichen Epithel getrennt, welches seinerseits durch Faltenbildung seiner unteren aus cylindrischen Zellen bestehenden Schicht die ersten Anlagen von Zähnen entstehen lässt.

Bei einer 17 mm langen Forelle sind folgende Veränderungen aufgetreten: Der Knochen hat sich verdickt und verlängert, indem die Osteoblasten Knochengrundsubstanz um sich

herumbildet haben; dadurch sind sie in Höhlen des Knochens zu liegen gekommen, werden allmählich undeutlicher und verschwinden grösstenteils. Die Zahnanlagen haben Dentinkegel gebildet, welche teilweise mit dem Knochen verschmolzen sind, sowohl durch Verlängerung nach der Tiefe zu, als auch dadurch, dass sich vom Maxillare aus Fortsätze nach den Zähnchen hin bildeten.

Der Knochen überragt mit seinem Vorderende das Palatoquadratum nur um ein ganz kleines Stück und er liegt ihm vorne an einer nicht umfangreichen Stelle ziemlich dicht auf, nur durch eine Schicht indifferenten Bindegewebes von ihm getrennt. Die bindegewebige Zwischenschicht, welche durch einen eine Gelenkhöhle darstellenden Spaltraum in einen dem Palatoquadratum und einen dem Maxillare aufliegenden Teil getrennt wird, wandelt sich bei einem 31 mm langen Lachs in ein Gewebe um, welches embryonalem Knorpel dadurch gleicht, dass zwischen grossen Zellen ein Balkenwerk homogener Grundsubstanz sich befindet. Auf diese Weise erhält das Maxillare einen Überzug von dem genannten Gewebe zur Artikulation mit dem Palatoquadratum und auch dieses erfährt an der entsprechenden Stelle einen Zuwachs von dem gleichen Gewebe.

Der Knochen selbst ist zu einer dünnen, aber namentlich hinten recht breiten Platte geworden, welche sich weit nach rückwärts erstreckt; ihre beiden Flächen sehen nach aussen und innen, während die Zähne der unteren Kante aufsitzen, aber nur am vorderen Teil des Knochens, der hintere trägt keine. — Für beide eben besprochene Verknöcherungen gilt das auch beim Vomer erwähnte Verhalten, dass das Epithel sich mit gewissen und schon besprochenen Ausnahmen überall scharf von den Odontoblasten abgrenzt und auch letztere in jüngeren Stadien wenigstens in der grossen Mehrzahl der Schnitte nicht mit den Osteoblasten zusammenhängen.

Jugale.

Die Entwicklung des Jugale kann kurz zusammengefasst werden: es entsteht innerhalb einer unter dem Epithel gelegenen und von ihm stets getrennten Ansammlung von Bindegewebszellen und zeigt auf dem Querschnitt die gleiche Beschaffenheit wie das Maxillare. Aber irgend eine Beziehung zu einem für die Osteogenese wichtigen Moment (wie Zahnanlagen, Schleimkanäle u. dgl.) kann nicht gefunden werden.

Palatinum.

Über die erste Entstehung des Palatinum lässt sich kurz Folgendes sagen: Zuerst erscheinen in der schon bei anderen Knochen beschriebenen Weise Zahnanlagen (Forelle von 16 mm); dann bildet sich in einer dicht unter dem Epithel gelegenen Bindegewebsverdichtung zwischen Zahnanlagen und der Unterseite des Palatoquadratum ein Knochenplättchen; da dasselbe überall vom Knorpel durch Bindegewebe getrennt ist, so stellt es ein Dermopalatinum dar. Nachträglich findet dann eine Verwachsung der Zähne mit dem Knochen statt (Forellen von 17—18 mm). Auch in der Ontogenese dieses Knochens kann nirgends eine Entstehung der Osteo- und Odontoblasten durch Wucherung und Auswanderung der Epithelzellen ins Bindegewebe gefunden werden.

Diese Verhältnisse bleiben sich während der nächsten Entwicklung im wesentlichen gleich, das Dermopalatinum ist ein der Unterseite der vorderen Hälfte des Palatoquadratum angelagertes flaches Knochenplättchen, welches überall vom Knorpel durch Bindegewebe getrennt ist. An einer Stelle ist diese Zwischenschicht sehr dünn, nur aus einzelnen Zellen bestehend, und zwar da, wo das Palatoquadratum nach aussen und oben abgelenkt ist, sodass es mit seinem Vorderende hornartig von

dem Ethmoidalknorpel absteht. Sowohl mit dem letzteren wie mit dem Maxillare ist das Dermopalatinum fibrös verbunden.

Diese im vorstehenden geschilderte Lagebeziehung des Knochens zum Knorpel hat bei einem 31 mm langen Lachs eine wichtige Veränderung erfahren: Es fällt zunächst auf Querschnitten auf, dass an der Stelle, wo schon früher das Dermopalatinum dem Knorpel näher auflag, nun eine unmittelbare Berührung zwischen beiden stattfindet, und dass das früher ein schmales flaches Plättchen darstellende Dermopalatinum an der gleichen Stelle das Palatoquadratum halbrinnenförmig umfasst. — Wenn man überlegt, auf welche Weise der Knochen zum Kontakt mit dem Knorpel gekommen sein kann, so findet man drei Möglichkeiten: Entweder ist das zwischen Dermopalatinum und dem Palatoquadratknorpel gelegene Bindegewebe auf irgend eine Weise verschwunden und der Knochen dadurch „in die Tiefe gerückt“, sodass der Kontakt erreicht worden ist; dieses Verhalten ist am unwahrscheinlichsten. Oder das Dermopalatinum hat sich auf seiner dem Knorpel zugewandten Fläche solange verdickt, bis es auf letzteren gestossen ist. Oder drittens: es hat sich unabhängig vom Dermopalatinum eine dem Palatoquadratum aufliegende perichondrale Knochenlamelle gebildet und diese ist mit dem Dermopalatinum verschmolzen. Diese letztere Möglichkeit, dass also das zahntragende Dermopalatinum dem Knorpel vermittelt eines perichondralen „Autopalatinum“ aufliegt, wird durch folgende Befunde sehr wahrscheinlich gemacht: Wenn man von der eben beschriebenen Stelle aus die Querschnitte der Reihe nach nach vorne zu verfolgt, so sieht man von den Rändern des Knochens her einen horizontalen Spalt in demselben auftreten, sodass man auf den vordersten Schnitten durch das Palatinum erstens ein flaches, zahntragendes Knochenplättchen und zweitens eine perichondrale, dem Knorpel rinnenförmig anliegende Knochenlamelle unterscheiden kann, welche nur an einer Stelle etwa in ihrer Mitte zusammenhängen; ganz

die gleiche Beobachtung ist bei der Betrachtung der nach hinten zu von der zuerst beschriebenen Stelle aus gelegenen Schnitte zu machen, nur sind hier der zahntragende Knochen und die perichondrale Lamelle auf einzelnen Schnitten vollständig getrennt. (Siehe Fig. 14.) Dieser Befund ist so zu deuten, dass erstere das Dermopalatinum, letztere das Autopalatinum darstellt,

Fig. 14.

Schnitt durch den vorderen Teil des Palatinum eines 31 mm langen Lachses. Vergrößerung 265 fach.

und dass beide in einer gewissen Ausdehnung miteinander verwachsen sind, während sie vorne und hinten noch getrennt sind. Bei einer 40 mm langen Forelle ist die Verwachsung beider Komponenten ausgedehnter und inniger geworden, aber Schnitte vor und hinter diesem Gebiet geben eher noch deutlichere Bilder wie die oben beschriebenen.

Auf diesem Stadium ist auch eine weitere Komplikation in der Entwicklung des Palatinum aufgetreten: Auf den hinteren Querschnitten durch das Autopalatinum sieht man mit ihm nur den medialen und lateralen Rand des Dermopalatinum verwachsen, sodass ein rings von Knochen umschlossener, von Bindegewebe eingenommener Raum entsteht (welcher natürlich nach hinten, wo das Dermopalatinum von dem anderen Knochen sich mehr und mehr entfernt, offen ist). Von diesem Raum aus findet nun an vielen Stellen eine Resorption des mittleren Abschnittes des Dermopalatinum statt, welche zu einer Kommunikation des genannten Raumes mit der Höhle eines dem Dermopalatinum aufsitzenden Zahnes führt; dadurch entstehen Bilder, welche aussehen, als ob die Zähne unmittelbar dem Autopalatinum aufsässen. Ich konnte aber alle nur möglichen Übergangsstadien, welche zu diesem Verhalten führen, finden. In Fig. 15 ist das sehr gut zu sehen; die Grenze zwischen Zahn und Dermopalatinum, d. h. die Stelle, wo der Zahn diesem aufsitzt, wird einmal kenntlich gemacht durch den Knochenvorsprung, welcher auf den nächst vorderen Schnitten Pulpahöhle und den Raum zwischen Dermo- und Autopalatinum vollständig trennt; und ausserdem ist die untere Grenze des Dentinkegels unzweifelhaft an dem Eintritt des Blutgefässes erkennbar, welches immer von unten in die Zahnhöhle tritt und nie das Zahnbein selbst durchbohrt.

Bezüglich des sonstigen Verhaltens des Knochens sei nur kurz erwähnt, dass das Autopalatinum bedeutend geringere Längenausdehnung hat als wie der bindegewebige Bestandteil, es ist nur da vorhanden, wo das Palatinum im ganzen genommen beim erwachsenen Lachse dem Knorpel anliegt. Das Dermopalatinum erstreckt sich weit nach hinten und trägt in seiner ganzen Ausdehnung Zähne, die aber vorne dichter stehen.

Während aus der Ontogenese des Squamosum sofort mit Sicherheit zu erkennen war, dass man es mit der Verschmel-

zung zweier Komponenten zu thun hat, ist das, wie aus vorstehendem ersichtlich, beim Palatinum schwieriger. Das erklärt sich dadurch, dass bei jenem beide Komponenten schon vor ihrer Verschmelzung jede für sich deutlich sichtbar waren,

Fig. 15.

Schnitt durch den vorderen Teil des Palatinum einer 40 mm langen Forelle. Vergrößerung 140 fach.

während das hier nicht überall der Fall ist. Als Grund dafür lässt sich den Befunden entnehmen, dass schon in dem Augenblick, wo das Autopalatinum entsteht, eine teilweise Verwachsung mit dem Dermopalatinum eintritt. Die Erkenntnis der thatsächlichen Verhältnisse ist beim Palatinum nur da-

durch möglich, dass das Fortschreiten des Verwachsungsprozesses mit der Ausdehnung des Autopalatinum keinen Schritt hält, dass also beide Komponenten am vorderen und hinteren Ende vorerst noch getrennt bleiben, so dass wir da Bilder bekommen, wie überall, wo über einem perichondralen Knochen ein von ihm getrennter Deckknochen liegt. Das Palatinum ist, wie wir sehen werden, nicht der einzige Knochen, welcher das im vorstehenden beschriebene Verhalten darbietet. Beim Hecht hat Walther die Frage, ob eine selbständige perichondrale Knochenscheide des Palatoquadratum existiert oder nicht, unentschieden gelassen.

Ekto- und Entopterygoideum.

Ekto- und Entopterygoideum treten etwa zu der gleichen Zeit (bei 15—16 mm langen Forellen) auf; ihre Bildung verläuft ähnlich wie z. B. die des Parietale: In einer zwischen Epithel und Palatoquadratknorpel gelegenen Schicht engzusammengelagerter Bindegewebszellen mit wenig fibrillärer Grundsubstanz tritt zwischen den Zellen eine laterale (Ektopterygoid) und eine mediale (Entopterygoid) dünne Knochenlamelle auf. Dieselben liegen zwar dicht auf dem Knorpel, bewahren ihre Deckknochennatur aber stets dadurch, dass eine bindegewebige Zwischenschicht sie vom Knorpel trennt.

Mit diesen Knochen stehen also keine Zähne in irgendwelcher Beziehung, sondern jene stellen einfach eine Verknöcherung und damit eine Verstärkung einer das Mundhöhlendach bildenden Membran dar, soweit dasselbe nicht von anderen Knochen gebildet wird; Ento- und Ektopterygoid sind also mit einer Anzahl anderer teils schon besprochener Knochen (Parietale) als Membranverknöcherungen zu bezeichnen. Ob sie bei anderen Fischen ihre Entstehung Zähnen verdanken und ihr Verhalten beim Lachs nur sekundär ist, kann hier nicht erörtert werden. Bemerkt sei noch, dass auch hier die Osteoblasten in

keinem erkennbaren genetischen Zusammenhang mit dem Epithel angetroffen wurden.

2. Primordiale Knochen. Quadratum und Metapterygoideum.

Die Entwicklung des Metapterygoids und des Quadratum verläuft ganz analog der anderer perichondraler Knochen. Was zunächst das Quadratum anlangt, so ist es zuerst bei einer 17 mm langen Forelle als eine dünne homogene perichondrale Lamelle sichtbar, welche den unteren Teil des verbreiterten Hinterendes des Palatoquadratum einfasst. Es entsteht also an der Verbindung desselben mit dem Unterkiefer (weiter vorne) und mit dem Kieferstiel (weiter hinten). Das Auftreten des Knochens kann also verstanden werden als eine Verstärkung des Palatoquadratknorpels in der Nähe dieser wichtigen und auch exponierten Skelettverbindungen. Die gegen den Gelenkfortsatz des Unterkiefers schauende Fläche bleibt von der Verknöcherung unberührt, und es bildet sich hier ein richtiges Gelenk. Die Kontaktfläche für das Symplecticum verknöchert aber; die Verbindung mit ihm ist eine straffe Syndesmose, welche durch eine unten noch zu besprechende Einrichtung verstärkt wird. Schon bei 29–30 mm langen Lachsen wird eine endochondrale Verknöcherung durch Auftreten von Resorptionshöhlen im Knorpel vorbereitet, und noch später ist endochondraler Knochen selbst zu sehen, wobei im genaueren dieser Prozess wie beim Petrosium verläuft. Am Aufbau des Quadratum beteiligt sich auch ossifizierendes Bindegewebe, allerdings nur in geringem Umfang, indem das Quadratum dadurch an seiner unteren Kante zwei leistenförmige Vorsprünge in das Bindegewebe erhält; diese fassen das Symplecticum zwischen sich, so dass dieses in eine Rinne des Quadratum zu liegen kommt und eine sehr feste Verbindung zwischen beiden Knochen erzielt wird.

Gleichzeitig mit dem Quadratum entsteht ein mit diesem schon bei seinem ersten Auftreten in knöcherner Verbindung stehendes Knochenplättchen, welches wie ein Deckknochen an der Aussenseite des Symplecticum vorüber zum unteren Ende des Praeoperculum zieht, mit welchen beiden Knochen es fest fibrös verbunden ist. Es heftet also den Opercularapparat an den oberen Kieferapparat an. Auf dieses Knöchelchen, welches ich nirgends erwähnt gefunden habe, wird noch einmal beim Opercularapparat zurückzukommen sein.

Das Metapterygoideum ist eine perichondrale Verknöcherung des oberen Teils des verbreiterten Hinterendes des Palatoquadratum. An ihm entspringen erstens einige Fasern des *Musc. adductor mandibulae* und dann setzen sich an ihm, besonders an seiner oberen Kante die Sehnen der *Mm. adductor* und *levator arcus palatini* an. In vorgeschrittenen Stadien verknöchern auch die Sehnen der letzteren Muskeln teilweise, sodass die obere Kante des Knochens etwas erhöht und verschärft wird und derselbe auch ein leistenförmiges Relief auf der Seite erhält. Man kann wohl mit Recht annehmen, dass die wesentlichste Ursache für die Entstehung des Metapterygoids der Muskelzug ist. Es ist bemerkenswert, dass das Auftreten dieses und einiger anderer als Muskelursprung dienender Knochen der Kiefer zusammenfällt mit der Zeit, wo der Dottersack nahezu verbraucht ist und deshalb der Kieferapparat des Fischchens in erhöhter Weise in Funktion tritt. Die endochondrale Verknöcherung im Bereich des Metapterygoids ist bei einer 40 mm langen Forelle noch nicht soweit vorgeschritten wie die vom Quadratum ausgehende, verläuft aber sonst in gleicher Weise.

B. Knochen des Unterkiefers.

1. Mischknochen: Dentale.

Das Dentale entsteht mit dem Maxillare am frühzeitigsten von allen Knochen des Kopfskelettes, es ist schon bei eben ausgeschlüpften Forellen (12 mm lang) vorhanden. Es stellt hier ein rinnenförmig gebogenes Knochenplättchen auf der Aussen- und Unterseite des Unterkieferknorpels dar und zwar liegt es

Fig. 16.

Schnitt durch das vordere perichondral gelagerte Ende des Dentale einer 13 mm langen Forelle. Vergrößerung 285 fach.

ihm mit seinem Vorderende unmittelbar auf (siehe Fig. 16), während es weiter hinten von ihm durch Bindegewebe getrennt ist (siehe Fig. 17). Wir haben also einen vorderen perichondralen von einem hinteren „Deckknochen“-Abschnitt zu unterscheiden; beide gehen allmählich in einander über. Dem Dentale sind Zellen angelagert, welche als Osteoblasten zu bezeichnen sind und von dem Epithel überall durch dessen „Basalmembran“ getrennt sind. Nur in der Gegend des Mundwinkels liegen

zwischen den Osteoblasten und dem Epithel dicht gedrängte Zellen von embryonalem Charakter, welche nach beiden Seiten hin nicht scharf abgrenzbar sind; es besteht also hier keine scharfe Grenze zwischen Osteoblasten und Epithelzellen. Da diese embryonalen Zellen sich später in gewöhnliche Bindegewebszellen umwandeln und sich dann durch eine gleichzeitig auftretende Basalmembran vom Epithel abgrenzen, da ferner das geschilderte Verhalten nur auf verhältnismässig wenigen

Fig. 17.

Schnitt durch den hinteren, bindegewebigen Abschnitt des Dentale einer 12 mm langen Forelle. Vergrößerung 315 fach.

Schnitten und nur in der Gegend des Mundwinkels zu finden ist, wo besondere Wachstumsverschiebungen anzunehmen sind, da schliesslich die Zellen durch ihre dicht gedrängte Lage eine eventuell vorhandene Basalmembran leicht überdecken können, so kann ich diesen Befund nicht als einen Beweis ansehen dafür, dass an dieser Stelle die Osteoblasten aus dem Epithel auswandern und sich im Unterkiefer ausbreiten sollen, um das Dentale zu bilden. — Zahnanlagen sind ebenfalls schon in den jüngsten Stadien vorhanden, sie stehen aber zu dem Knochen

in keiner sehr nahen Beziehung, da der Knochen, wie Fig. 17 zeigt, mit seinem grössten Teil nicht unterhalb derselben liegt. Die Odontoblasten sind von den Epithelzellen überall deutlich abzugrenzen, von den Osteoblasten aber nur auf einem Teil der Schnitte. Im Epithel ventral von dem Dentale liegen einige wenige kohlenmeilerartig angeordnete Zellknötchen, die Sinnesknospen.

Die eben geschilderten Verhältnisse erfahren während der nächsten Entwicklung wenig Veränderungen, nur die Ausbildung der Zahnanlagen macht rasche Fortschritte. Bei einer 17 mm langen Forelle tritt aber etwas Neues auf: da, wo das Dentale sich vom Meckelschen Knorpel entfernt, also vom perichondralen Abschnitt in den Deckknochen-Abschnitt übergeht, erscheint auf dem Knorpel eine perichondrale knöcherne Lamelle von gewöhnlichem Aussehen, allerdings nur von geringer Ausdehnung und zunächst nicht ganz leicht zu sehen; sie geht mit ihrem Vorderende in den perichondralen Abschnitt des Dentale über, d. h. ist von diesem nicht abgrenzbar. Wenn wir also durch das Dentale Querschnitte anlegen, so erhalten wir verschiedene Bilder: Vorne liegt der gleich in den jüngsten Stadien vorhandene perichondrale Abschnitt dem Unterkieferknorpel lateral und unten direkt auf. Etwas weiter hinten wird der Knorpel von zwei Knochenscheiden umgeben, erstens von der neu aufgetretenen perichondralen Lamelle und zwar rings herum, zweitens von dem Deckknochen-Abschnitt des Dentale (lateral und unten); beide Knochen sind durch Zellen getrennt, aber nicht vollständig, indem sie auf allen Schnitten lateral vom Knorpel miteinander verwachsen sind (vergl. Figur 18). Noch weiter hinten ist die Mandibula nur von dem Deckknochen-Abschnitt des Dentale bedeckt. — Auf dem gleichen Stadium haben sich die Sinnesknospen, wie beim Frontale etc. geschildert wurde, in eine Furche, den Schleimkanal, gesenkt, welcher eben eine knöcherne Umhüllung bekommt. Der untere Rand des Dentale legt sich nämlich an die mediale Seite des Kanals,

während dessen laterale Wand durch eine vom Dentale abgehende Knochenleiste gebildet wird. Die Osteoblasten sind hier noch überall vom Epithel abzugrenzen.

Der Schleimkanal hat sich bei 25—26 mm langen Lachsen vollständig von dem Epithel abgeschnürt und steht mit der Aussenwelt nur mittelst der gewöhnlichen feinen Kanälchen in Verbindung; gleichzeitig hat das Dentale den Schleimkanal vollständig eingeschlossen. Dabei findet man jetzt ab und zu Stellen, wo keine deutliche Grenze zwischen Osteoblasten und Epithelzellen vorhanden ist; es ist aber zu beachten, dass dieser scheinbare Übergang beider Zellarten in einander wie beim Frontale und anderen schon besprochenen Knochen erst nachträglich eintritt, zu einer Zeit, wo das Dentale schon ziemlich weit ausgebildet ist. Auf diesen Stadien sind auch schon zahlreiche Zähne mit dem Knochen verwachsen, indem die Dentinkegel sich nach unten verlängerten, bis sie auf den Knochen stossen. Schliesslich ist die zwar schon auf jüngeren Stadien vorhandene, aber hier durch Längenausdehnung des Dentale nach rückwärts deutlichere Gabelung des hinteren Teiles des Knochens in zwei Zinken zu erwähnen, von denen einer lateral vom Knorpel, der andere unter ihm liegt. Der letztere schliesst wie der Unterrand des ungegabelten Teiles des Dentale den Schleimkanal ein; der laterale Zinken bildet die Fortsetzung des oberen, zahntragenden Randes des Dentale, ohne dass er aber selbst einen Zahnbesatz aufweist.

Die Befunde am Dentale eines 35 mm langen Lachses oder einer 40 mm langen Forelle sind gegen frühere Stadien im wesentlichen nicht verändert. Nur hat erstens der als Deckknochen imponierende Teil des Knochens wenigstens in seinem vorderen Abschnitt den Meckelschen Knorpel, welchen er vorher nur lateral und unten bedeckte, rings umwachsen (siehe Figur 18). Zum Teil wenigstens darf wohl als Ursache der Umwachsung der Zug des *Musc. intermandibularis* angesehen

werden, welcher an den Rändern des Dentale inseriert und das Knochenwachstum in der Richtung seines Zuges begünstigte. Dann ist die erwähnte perichondrale Lamelle viel deutlicher sichtbar; sie ist aber sowohl in grösserer Ausdehnung lateral als auch sonst an einigen Stellen mit dem bindegewebigen Teil des Dentale verwachsen, indem letzteres durch Dickenwachstum sich ihm näherte (Figur 18).

Fig. 18.

Schnitt durch das Dentale eines 31 mm langen Lachses. Vergrößerung 280 fach.

Durchschnitte, welche ich durch den Unterkiefer eines erwachsenen Lachses machte, gaben je nach der Stelle, an welcher das Dentale getroffen wurde, verschiedene Bilder: Ganz vorne ist der Meckelsche Knorpel direkt in die Knochenmasse eingebettet, welche in ihn hineinwuchert. Weiter rückwärts sieht man dagegen den Knorpel in einer Höhle des Dentale liegen, wobei er eine dünne perichondrale Knochenlamelle aufgelagert hat; auf der einen Seite ist die letztere vom übrigen Knochen

durch Markgewebe getrennt, auf der anderen hat sie ihm angelegen, hat sich beim Schneiden aber etwas von ihm abgelöst. Noch weiter hinten liegt der Knorpel ebenfalls in einer Höhle des Dentale, hat aber keine perichondrale Verknöcherung mehr.

Aus diesen Beobachtungen geht also folgendes hervor: Das Dentale entsteht als ein Deckknochen des Meckelschen Knorpels mit der Besonderheit, dass es ihm mit seinem Vorderende ohne Zwischenschicht von Bindegewebe aufliegt, und zwar gleich bei seinem ersten Auftreten. Im Laufe der Entwicklung tritt dann im Anschluss an den perichondral gelagerten Abschnitt des Dentale eine besondere perichondrale Knochenlamelle auf, deren genauere Lage und Beziehung zu dem schon vorher vorhandenen Knochen oben auseinandergesetzt wurde. Nach Analogie der Befunde an anderen Knochen muss man nun den vom Knorpel durch Bindegewebe getrennten Abschnitt des Dentale als Dermodontale, die später auftretende perichondrale Lamelle als Autodontale auffassen. Was den vorderen einheitlichen, dem Knorpel direkt auflagernden Abschnitt angeht, welcher einerseits in das Dermodontale, andererseits in das Autodontale übergeht, so ist es denkbar, dass er phylogenetisch wenigstens aus einer Verschmelzung der beiden Komponenten hervorgegangen ist. Danach bestände also kurz gesagt das Dentale aus einer perichondralen und einer Deckknochen-Komponente, welche mit ihrem Vorderende gleich bei ihrer ersten Anlage in der Ontogenese verschmolzen sind. Ein unmittelbarer Beweis für diese Ansicht lässt sich in der Knochenentwicklung bei Lachs und Forelle nicht finden, aber sie ist nach den Verhältnissen, wie sie andere Knochen (Squamosum, Palatinum etc.) bieten, nicht unwahrscheinlich.

Wir fanden das (Dermo-) Dentale in Beziehung stehend zu Zähnen und zu einem Schleimkanal, wenn der Knochen auch in seinem ersten Auftreten unabhängig von ihnen erscheint und erst später einerseits mit den Zähnen verwächst, anderer-

seits den Schleimkanal umschliesst. Eigentümlich ist nun die Spaltung des Hinterendes des Dentale in zwei lange Zinken; wenn man sich diese Spaltung vervollständigt denkt, so hätte man zwei Knochen, einen, der Zähne trägt, und einen, der einen Schleimkanal umschliesst. Walther, welcher der Ansicht ist, dass die Beziehung der einen Schleimkanal führenden Knochen zu diesem nur sekundär ist, führt als Stütze für seine Behauptung das Dentale an, welches, da es Zähnen seinen Ursprung verdanken soll, erst sekundär einen Schleimkanal umschliessen könne. Abgesehen von anderen hier nicht zu erörternden Gründen würde die Schwierigkeit, welche Walther gegen die von ihm bestrittene Ansicht erhebt, in Wegfall kommen, wenn wir uns das (Dermo-) Dentale phylogenetisch verwachsen denken aus einem Schleimkanal- und einem Zahnknochen. Immerhin soll das eben Vorgebrachte nur eine Vermutung sein.

Articulare.

Das Articulare, welches die hintere Hälfte des Unterkieferknorpels lateral bedeckt, ist erst bei einer 13 mm langen Forelle sichtbar. Es entsteht hier als ein zartes Knochenplättchen zwischen dem Hinterende des Dentale und dem Knorpel, von letzterem durch Bindegewebe getrennt, und erstreckt sich hier noch kaum über den ersteren Knochen nach rückwärts hinaus. Dem Verlaufe des später von ihm eingeschlossenen Schleimkanals entsprechend zieht sich eine Reihe von Sinnesknospen als Fortsetzung der über dem Dentale gelegenen nach hinten. Während der nächsten Entwicklung dehnt sich das Articulare weiter nach hinten aus und erreicht bei einer 16 mm langen Forelle den Processus praearticularis des Meckelschen Knorpels. Die Sinnesknospen haben sich hier schon etwas in die Tiefe gesenkt, ohne dass aber noch nähere Beziehungen zwischen dem Knochen und dem sich bildenden Schleimkanal bestehen, auch

hat das Epithel überall eine deutliche Basalmembran, durch welche es scharf von den Osteoblasten und dem Bindegewebe abgegrenzt ist. Bei einem Lachs von 26 mm Länge erstreckt sich das Articulare schon bis zu dem Processus praearticularis; es hat den Schleimkanal vollständig eingeschlossen, wobei auch hier wie bei anderen Knochen dieser Art an verschiedenen Stellen nachträglich die Grenze zwischen Osteoblasten und Epithel verloren geht. Auch die Vereinigung der Schleimkanalabschnitte über Dentale, Articulare und, wie gleich im voraus bemerkt sei, Praeoperculum und Supratemporale zu dem einheitlichen Ramus praeoperculo-mandibularis des Schleimkanalsystems geschieht auf die Weise, welche beim Frontale, Nasale etc. geschildert wurde.

Das Articulare war auf allen diesen Stadien vom Knorpel durch eine verhältnismässig dicke Zellschicht getrennt, nur etwas vor dem Unterkiefergelenk lag es näher auf dem Knorpel. Diese Verhältnisse erfahren nun bei einem 30 mm langen Lachs eine Veränderung: Das zwischen Articulare und Knorpel befindliche Bindegewebe verknöchert an der Stelle, wo der Knochen jenem schon früher dichter auflag, sodass er ihm unmittelbar auflagert. Es ist hier sehr schön zu sehen, wie dieser Kontakt nicht dadurch hergestellt wird, dass das Articulare allmählich in die Tiefe rückt, bis es den Knorpel erreicht, sondern die zwischen beiden befindlichen Zellen umgeben sich mit Knochensubstanz, wodurch mit einem Male der Kontakt hergestellt ist und zwar durch eine Knochenmasse, welche zahlreiche Zellen einschliesst.

Auf etwas älteren Stadien erhält nun der Unterkieferknorpel in der Umgebung der Stelle, wo das Articulare ihm unmittelbar aufliegt, eine perichondrale Knochenlamelle, welche von jenem durch Bindegewebe getrennt ist. Bei einer 40 mm langen Forelle ist die das Articulare mit dem Knorpel verbindende Knochenmasse zellärmer und dadurch also kompakter geworden.

Ferner hat sich die perichondrale Lamelle bedeutend ausgedehnt, auf manchen Querschnitten ist der Knorpel von ihr sogar ganz umgeben (siehe Fig. 19).

Wir haben also uns auch das Articulare aus zwei Komponenten, einem Autarticulare und einem Dermarticulare entstanden zu denken. Und zwar müssen wir die Verhältnisse ebenso

Fig. 19.

Schnitt durch das Articulare (etwas vor dem Unterkiefergelenk) einer 40 mm langen Forelle. Vergrößerung 105fach.

auffassen wie beim Palatinum: Das Autarticulare ist schon in dem Moment seiner ersten Entstehung mit dem früher aufgetretenen Dermarticulare verbunden und erscheint erst auf späteren Stadien von jenem unterscheidbar, wo es Ausdehnung gewonnen hat, ohne mit dem Dermarticulare zu verwachsen. Eine Trennung des Autarticulare gegen die Substanz des Dermarticulare kann allerdings an der Verwachsungsstelle nicht durchgeführt

wurden, aber die Thatsache, dass die perichondrale Lamelle auf allen Seiten in die Verwachsungsstelle übergeht, beweist, dass sie in der Knochenmasse derselben enthalten ist. — Das Dermarticulare stellt einen Schleimkanalknochen dar, hat aber zugleich eine grosse Flächenausdehnung, sodass es in dieser Beziehung dem Frontale gleicht. Für die Entstehung des Autarticulare sind zwei Momente zu beachten, das Unterkiefergelenk und die Anheftung des Dermarticulare; es ist also einerseits dem Quadratum, andererseits dem Autodentale gleichzusetzen.

2. Primordialknochen.

Die beiden noch übrigen Unterkieferknochen, das Angulare und das Coronale sind perichondral, und ihr Verknöcherungsprozess verläuft in derselben Weise, wie schon oben geschildert wurde. Dennoch sind die Knochen interessant, weil wir bei ihnen Verhältnisse finden, die ganz besonders deutlich einen Rückschluss auf die ursächlichen Momente der Knochenentstehung gestatten.

Angulare.

Das Angulare ist eine schon verhältnismässig frühzeitig (bei einem 24 mm langen Lachs) auftretende perichondrale Verknöcherung des Processus retroarticularis des Meckelschen Knorpels, welche rasch zu einem ziemlich kräftigen Knochen wird. An dem genannten Fortsatz inseriert das starke Ligamentum mandibulo-hyoideum, in dessen Zug wir das ursächliche Moment für die Verstärkung des Knorpels sehen können, welche das Angulare bedeutet. Ausserdem ist auch das Hinterende des Articulare vermittelt fibrösen Gewebes an das Angulare angeheftet, ein Umstand, welcher für die Entstehung des Knochens auch wohl nicht ohne Bedeutung ist.

Coronale.

Das Coronale entsteht erst bei einem 30 mm langen Lachs als eine nicht umfangreiche Verknöcherung eines flachen Höckers auf der oberen Kante der Mandibula, des schon erwähnten Pro-

Fig. 20.

Schnitt durch das Coronale einer 40 mm langen Forelle. Vergrößerung 265fach.

cessus praearticularis; an denselben setzen sich etwa die Hälfte der Fasern des kräftigen Musculus adductor mandibulae an, während die anderen weiter vorne am Knorpel und auch am Dentale inserieren. Das Coronale setzt sich nun zusammen erstens aus einer perichondralen Knochenlamelle, welche auf

Querschnitten durch ältere Stadien den Knorpel zum grössten Teil umfasst; zweitens aus einer Ossifikation des dem Knorpel benachbarten Teils der genannten Muskelsehne. Fig. 20 lässt sehr deutlich erkennen, wie das Sehngewebe direkt in Knochengewebe umgewandelt wird, wobei die Fasern des ersteren in die Knochensubstanz und die Zellen in Höhlen der letzteren zu liegen kommen. Infolge dieser Sehnenverknöcherung wird der am knorpeligen Unterkiefer nur wenig hervortretende präartikuläre Fortsatz zu einem deutlich ausgeprägten „Processus coronoides.“

C. Knochen des Kieferstieles.

An der knorpeligen Hyomandibula, dem sog. Kieferstiel, entstehen zwei perichondrale Verknöcherungen, das Hyomandibulare an dem oberen hinteren, verbreiterten Ende, das Symplecticum an dem nach vorne und unten gerichteten Fortsatz, mit welchem das Palatoquadratum verbunden ist.

Hyomandibulare.

Das Hyomandibulare ist zuerst sichtbar bei einem 24 mm langen Lachs und stellt hier zwei den Knorpel medial und lateral anliegende und an seinem Vorder- und Hinterrande miteinander zusammenhängende Knochenlamellen dar. Da die knorpelige Hyomandibula von dem Kanal für den Ramus hyomandibularis des Facialis durchbohrt wird (und zwar wie nebenbei bemerkt sei, schon auf den jüngsten Stadien, wo der Knorpel sich eben differenziert hat) so zeigen selbstverständlich auch die Knochenlamellen entsprechende Ausschnitte. Das Hyomandibulare bildet die Insertions- bzw. Ursprungsfläche der Sehnen einer Anzahl von Muskeln (der hinteren Portionen der Mm. adductor und levator arcus palatini, des M. adductor hyomandibulae und des grössten Teils des M. levator mandibulae).

Wohl aus diesen Beziehungen ist die Entstehung dieses Knochens überhaupt und seine verhältnismässig starke Ausbildung schon in früher Zeit abzuleiten.

Schon sehr frühzeitig beginnt als Vorläufer der endochondralen Verknöcherung die Bildung von Resorptionshöhlen im Knorpel und zwar wie bei den Knochen des Gehirnschädels zuerst im Bereich des Nervenloches. Bei einem 31 mm langen Lachs ist an vielen Stellen der Knorpel ganz geschwunden, sodass eine weite Markhöhle von den ursprünglich perichondralen Knochenlamellen eingeschlossen wird. Bei den ältesten untersuchten Stadien treten schliesslich innerhalb der Markräume Knochenbälkchen auf, die untereinander und mit den perichondralen Lamellen anastomosieren, sodass das Hyomandibulare an einzelnen Stellen schon einen spongiösen Knochen darstellt, während nur noch wenig Knorpel (an der Gelenkfläche gegen den Schädel und im Processus opercularis) zu finden ist. Schliesslich beteiligen sich auch die Sehnen am Aufbau des Hyomandibulare, indem sie im Anschluss an dasselbe ein Stück weit verknöchern; so entsteht namentlich im Bereich des Ansatzes des *Musc. levator mandibulae* auf der Aussenseite des Knochens eine Crista.

Symplecticum.

Das Symplecticum verhält sich bezüglich der Zeit seiner Entstehung und des Verlaufes des Verknöcherungsprozesses ganz wie der eben betrachtete Knochen. Für seine Entstehung ist als Ursache aber wohl weniger Muskelzug anzunehmen, da nur eine kleine Portion des *Musc. levator mandibulae* an ihm ihren Ursprung nimmt, woraus die Stärke des Symplecticum nicht abgeleitet werden kann. Dasselbe bildet vielmehr eine Verstärkung des dünnen Knorpelfortsatzes der Hyomandibula, welche wichtige Verbindungen mit anderen Skelettteilen, dem oberen Kiefer- und dem Operkularapparat eingeht. Das geht auch

daraus hervor, dass im Zusammenhang mit den perichondralen Lamellen auch die zu den erwähnten Skelettteilen ziehenden Bänder ossifizieren.

D. Knochen des Opercularapparates.

Der knöcherne Opercularapparat setzt sich zusammen aus Operculum, Interoperculum, Suboperculum und den Radii branchiostegi, wozu noch Praeoperculum und Supratemporale kommen. Letztere beiden Verknöcherungen sind aber von dem eigentlichen Operkularapparat abzutrennen und besser nach dem Vorgange Sagemehls zu den Knochen des Ramus praeoperculo-mandibularis des Schleimkanalsystems zu rechnen.

Praeoperculum und Supratemporale.

Bei 12—13 mm langen Forellen findet man erst eine geringe Zahl von Sinnesknospen über der Stelle des späteren Knochens; das Epithel hat überall eine deutliche Basalmembran. Auf den nächsten Stadien von 14—15 mm Länge tritt unter den zahlreicher werdenden Sinnesorganen eine Ansammlung von Bindegewebszellen auf, das Osteoblastenmaterial für die Knochen, welches von dem Epithel durch die immer noch deutliche Basalmembran desselben geschieden ist. Bei einer 16 mm langen Forelle sieht man zuerst das Praeoperculum als eine zarte flache Knochenlamelle innerhalb des Osteoblastenlagers. Die Sinnesknospen liegen hier in einer seichten Furche. Schon bei einer Forelle von 17 mm Länge findet man den Schleimkanal teilweise von der Epidermis abgeschnürt und vom Praeoperculum eingefasst, indem dieses sich mit seinen Rändern gleichsam um ihn herumgeschlagen hat, sodass es eine Hohlrinne darstellt. Wo nun der Kanal eben im Begriff ist sich abzuschnüren, ist die Basallamelle und damit die Grenze zwischen Epithel und

Osteoblasten undeutlich geworden. Auf diesem Stadium hat sich der Schleimkanal schon mit jenem des Articulare in Verbindung gesetzt, während er von dem des Squamosum noch durch eine grosse Strecke getrennt ist. Bei einer 20 mm langen Forelle hat sich in gleicher Weise wie das Praeoperculum auch das Supratemporale gebildet, ist aber von diesem, auch auf späteren Stadien, nur undeutlich abzugrenzen; auf manchen Serien scheinen beide Knochen vereinigt zu sein. Hier ist auch der Schleimkanal mit jenem des Squamosum in Verbindung getreten. Während der nächsten Entwicklung findet nun noch eine Verbreiterung des bisher nur schmalen, hohlrinnenförmigen Praeoperculum und Supratemporale statt, sodass beide den eine grosse Flächenausdehnung besitzenden eigentlichen Opercularknochen ähnlicher werden.

Es wurde beim Quadratum ein Knöchelchen erwähnt, dessen Beziehungen einerseits zum Quadratum, andererseits zum Praeoperculum dort auseinandergesetzt sind. Dieses Knochenplättchen steht in keinem Zusammenhang mit einem Schleimkanal und auch sonst ist keine erkennbare Ursache für seine Entstehung zu finden. Da es jedoch die Verbindung zwischen Praeoperculum und Quadratum herstellt, so ist es vielleicht als Verknöcherung einer früheren Bandverbindung zwischen beiden aufzufassen, wenn auch in der Ontogenie das nicht erkennbar ist.

Operculum, Interoperculum, Suboperculum, Radii branchiostegi.

Die eigentlichen Opercularknochen können wir ihrer gleichartigen Entwicklung halber zusammen abhandeln. Operculum und Interoperculum sind schon in ganz jungen Stadien vorhanden und zwar tritt von ersterem zuerst der dem Processus opercularis hyomandibulae benachbarte Teil auf. Diese Opercularknochen, auch die etwas später erscheinenden Suboper-

culum und Radii branchiostegi, entstehen innerhalb einer Schichte von Zellen, welche zu keiner Zeit irgend welchen Zusammenhang mit dem Epithel aufweisen; das ist besonders gut an den letztgenannten Knochen zu erkennen, wo man schrittweise die Entstehung der Zellschicht verfolgen kann, welche das Osteoblastenlager der Knochen darstellt. Während das Praeoperculum und Supratemporale wenigstens anfangs nur als Umhüllung des Schleimkanals imponieren, sind diese Verknöcherungen von vorneherein breite Platten, welche man ebenso wie die Parietalia u. a. als „Membranknochen“ bezeichnen kann.

E. Verknöcherungen des Hyalbogens und der Branchialbögen.

Paarige Stücke des Hyal- und der Branchialbögen I—IV.

Die Verknöcherungen dieser Teile des Branchialskelettes, deren Entstehung mit Ausnahme der beiden oberen Stücke des vierten Branchialbogens (s. u.) in ganz übereinstimmender Weise erfolgt, können gemeinsam besprochen werden. Mit der eben genannten Ausnahme sind alle diese Verknöcherungen typisch perichondral. Am frühzeitigsten verknöchern die Stücke des Hyalbogens, besonders eine Stelle des Hypohyale, wo die Sehne des mächtigen Musculus sternohyoideus inseriert. In den späteren Stadien (Lachse von 33—35 mm Länge) sieht man allenthalben im Knorpel Resorptionsvorgänge, sodass auf einzelnen Querschnitten durch eines der Bogenglieder kein Knorpel mehr zu sehen ist. Dieser Markraumbildung folgt dann das Auftreten endochondraler Knochenbälkchen. Ausser dieser Knorpelverknöcherung beteiligt sich auch das Bindegewebe durch Ossifikation an dem Aufbau der knöchernen Kiembogenstücke: man sieht von den perichondralen Lamellen leistenförmige Fortsätze in das Bindegewebe vorspringen, die

teils unregelmässig angeordnet sind, teils einen Sulcus für die Kiemengefässe bilden. Ausserdem setzen sich mit den perichondralen Lamellen dorn- oder blättchenartige Knochengebilde, ebenfalls durch ossifizierendes Bindegewebe entstanden, in Verbindung. — Zur Zahnbildung kommt es an diesen Teilen des Kiemenbogenskelettes im allgemeinen nicht, nur über dem Pharyngo- und Epibranchiale des IV. Bogens bilden sich Zahnanlagen und im Zusammenhang damit ein Deckknochen (*Os pharyngeum superius* Aut.), den ich auch in den ältesten untersuchten Stadien noch getrennt von der darunter liegenden perichondralen Verknöcherung der genannten Bogenstücke fand. Im einzelnen verläuft der Verknöcherungsprozess wie beim folgenden Knochen.

Os pharyngeum inferius.

Die Ontogenese dieses wie des vorstehend genannten Knochens bietet sehr interessante Verhältnisse. Friedmann, der ihre Entstehung beim Hecht verfolgte, glaubte dort einen deutlichen Beweis für die Annahme gefunden zu haben, dass Zahnknochen allmählich in die Tiefe rücken und, indem sie auch in den Knorpel hineinwuchern, den Charakter von perichondralen Verknöcherungen gewinnen können. Beim Lachs verläuft nun die Entwicklung des unteren (und des oberen) Schlundknochens in ganz anderer Weise.

Bei jüngeren Forellen findet man über dem Rudiment des fünften Kiemenbogens eine Anzahl von Zahnanlagen. Auf Schnitten durch 17 mm lange Forellen ist deren Ausbildung weiter vorgeschritten, einzelne haben schon Dentinkegel gebildet. Unter ihnen sieht man im Bindegewebe eine Zahl unregelmässig gestalteter Knochenplättchen, mit welchen einzelne Zähne schon verwachsen sind. Wir haben also auf diesem Stadium einen zahntragenden Knochen, der aber noch nicht einheitlich ist, weil die ihn zusammensetzenden Plättchen noch nicht ver-

schmolzen sind; da der Knochen überall vom Knorpel deutlich durch Bindegewebe getrennt ist, so stellt er einen Deckknochen dar.

Auch bei einer 21 mm langen Forelle ist der Knochen noch nicht einheitlich, ist aber ausgedehnter, und es sind mehr Zähne mit ihm verwachsen. Ausser diesem Zahnknochen sieht man aber auf dem knorpeligen Bogenrudiment eine zwar feine, aber sehr deutliche perichondrale Knochenlamelle, die ganz den peri-

Fig. 21.

Schnitt durch das Os pharyngeum inferius eines 31 mm langen Lachses. Vergrößerung 150 fach.

chondralen Verknöcherungen der anderen, eines Zahnbesatzes entbehrenden Kiemenbögen entspricht. Der Zahnknochen ist von der perichondralen Lamelle überall durch eine ziemlich dicke Zellschicht getrennt. Wir haben also auch hier ein Auto-pharyngeum inf. von einem Dermopharyngeum inf. zu unterscheiden. Ganz die gleichen Verhältnisse sind bei einem 31 mm langen Lachs zu sehen (siehe Fig. 21). Das Dermopharyngeum ist durch Vereinigung aller Knochenblättchen zu einem ansehn-

lichen Knochen geworden, der sich in seinem hinteren Abschnitt medialwärts über die knorpelige Unterlage weit ausdehnt und dadurch schon fast mit dem anderseitigen zusammenstösst. Die meisten Zähne sind hier mit ihm schon verwachsen, während andere noch weniger ausgebildete dazwischen sitzen. Das Dermopharyngeum ist noch durchweg getrennt von dem Autopharyngeum; dieses ist bedeutend stärker geworden. Durch Auftreten von Resorptionsprozessen im Knorpel wird sogar schon eine endochondrale Verknöcherung eingeleitet. Auch auf den ältesten untersuchten Stadien waren die beiden Komponenten noch nicht miteinander verwachsen, während beim erwachsenen Lachs das der Fall ist. Es geht daraus also hervor, dass das Os pharyngeum inf. beim Lachs nicht ein in den Knorpel hineingewuchelter Zahnknochen ist, wie es Friedmann vom Hecht angiebt, sondern dass es durch Verwachsung eines Zahnknochens mit einer selbständig auftretenden perichondralen Verknöcherung entsteht, ein Vorgang, den wir auch bei anderen Knochen, aber nirgends in so klarer Weise sehen.

Os entoglossum-Copulae.

Was nun die basalen Stücke der Kiemenbögen angeht, so sieht man bei einer 15 mm langen Forelle über der Stelle des späteren Os entoglossum nur gering entwickelte Zahnanlagen. Auf dem nächsten Stadium weisen dieselben schon Dentinkegel auf, während über dem knorpeligen Basihyale sich eine Schicht grösserer, rundlicher Zellen — Osteoblasten — befindet. Diese und die Odontoblasten sind auf den allermeisten Schnitten trotz ihrer nahen Nachbarschaft zu trennen, das Verhältnis beider Zellarten zu dem Epithel ist wie bei anderen Zahnknochen. Bei einer 17 mm langen Forelle hat sich einerseits in der Osteoblastenschicht eine vom Knorpel durch Zellen getrennte Knochenlamelle gebildet, andererseits haben sich die Zähne wei-

ter entwickelt; die letzteren verwachsen zum Teil mit dem Knochen. Es besteht also auch hier dasselbe Verhalten, das wir bei anderen Zahnknochen fanden: zuerst bilden sich Knochen und Zähne bis zu einem gewissen Grad aus, dann erst verschmelzen beide. Während die nächsten Stadien keine weiteren wesentlichen Veränderungen erkennen lassen, sieht man bei einem 31 mm langen Lachs das zugespitzte Hinterende des knorpeligen Basihyale von einer ziemlich kräftigen perichondralen Knochenlamelle umgeben. Über dasselbe legt sich, aber getrennt von ihm, der hintere Abschnitt des beschriebenen Zahnknochens, welcher im Gegensatz zu dem vorderen Abschnitt keine Zähne trägt. Beide Verknöcherungen, die perichondrale und die zahntragende, welche wir als Autentoglossum und Dermentoglossum zu unterscheiden haben, sind auch auf den ältesten untersuchten Stadien nicht miteinander verschmolzen, selbst bei einem erwachsenen Lachs konnte das nicht mit Sicherheit gefunden werden.

Die erste eigentliche Copula, welche die Hälften des ersten bis dritten Branchialbogens miteinander verbindet, weist wie das Basihyale erstens eine perichondrale, zweitens eine bindegewebige Verknöcherung auf. Erstere tritt an drei getrennten Abschnitten des Knorpelstabes auf, sodass er in drei knöcherne Teile zerlegt wird, zwischen welchen sich zwei knorpelige Partien befinden; auch das Hinterende bleibt knorpelig. Der Deckknochen trägt keine Zähne und ist mit dem perichondralen teilweise verschmolzen. Die zweite Copula, welche dem vierten und fünften Branchialbogen angehört, zeigt bei einer 40 mm langen Forelle noch keine Verknöcherung.

Zweiter Teil.

Allgemeine Bemerkungen.

Aus der speziellen Darstellung der Entwicklung der Kopfknochen von Lachs und Forelle geht zunächst hervor, dass Knochen an sehr verschiedenen Lokalitäten zur Ausbildung kommt:

1. In der embryonalen Bindegewebsschicht, die zwischen Haut und Mundschleimhaut einerseits und dem Primordialcranium andererseits liegt. Die hierher gehörenden Verknöcherungen sind sehr zahlreich, es sind alle, die einen Schleimkanal führen oder einen Zahnbesatz tragen, und auch viele einfache Knochenplatten ohne die eben genannten Beziehungen. Alle diese Verknöcherungen sind als typische Deckknochen zu bezeichnen, manche von ihnen allerdings nur in einem gewissen Entwicklungsstadium.

2. In dem Gewebe von Muskelsehnen und Ligamenten, in welchem sich ganze Knochen (Intercalare) oder häufiger Teile von solchen (vergl. Coronale) bilden.

3. In dem Perichondrium des Primordialcranium, welches die dem Knorpel unmittelbar aufliegenden Knochenlamellen erzeugt, welches aber auch unter Zerstörung des Knorpels in diesen eindringen und hier Knochen bilden kann (im speziellen Teil als endochondrale Verknöcherung bezeichnet).

4. In der Bindegewebsschicht, die, in gleicher Flucht mit dem Knorpel des neuralen Primordialcranium gelagert, in Teile des letzteren übergeht und Lücken desselben verschliesst (z. B. Orbitosphenoid, Teile des Occipitale laterale u. a.).

5. Schliesslich in einem embryonalen knorpelähnlichen Gewebe (vergl. Squamosum und die Angaben Schmid-Monnards).

Nachdem wir den Ort der Knochenbildung besprochen haben, wollen wir einen kurzen Blick auf die knochenbildenden Zellen werfen. Diese haben die verschiedensten Formen: teils sind sie grosse, embryonal oder wie Epithelzellen aussehende Elemente, teils ganz feine, spindelige Zellen; zwischen beiden giebt es alle möglichen Übergangsformen. Das Aussehen der einem Knochen anliegenden Osteoblasten wechselt sehr nach dessen Entwicklungsstadium, indem anfangs mehr embryonal aussehende, später mehr Spindelzellen vorherrschen. Perichondralen Knochenlamellen liegen meist nur letztere Formen an. Die Osteoblasten gehen in die Elemente des umliegenden Bindegewebes ohne Grenze vermittelt Zwischenformen über, gegen das Epithel sind sie aber scharf abgesetzt mit gewissen Ausnahmen (s. u.). Sie sind also als knochenbildende Zellen an sich nicht erkennbar, sondern nur dann, wenn sie schon Knochen produziert haben oder eine Zellanhäufung („Osteoblastenlager“) bilden, innerhalb welcher auf den nächsten Stadien Knochensubstanz erscheint.

Anschliessend an das eben Gesagte haben wir die von Klaatsch aufgestellte Theorie zu besprechen, dass die „Skleroblasten“, das sind Osteo- und Odontoblasten, in das Bindegewebe ausgewanderte Ektodermzellen seien. Wir können natürlich die Untersuchungen des genannten Autors nur soweit prüfen, als sie sich auf den Lachs beziehen; als die Hauptpunkte sind hervorzuheben:

1. Die Osteoblasten der sog. Schleimkanalknochen sollen Ektodermzellen sein, welche durch Wucherung des Epithels zu beiden Seiten des Schleimkanals in das Bindegewebe hineingewandert sind. — Unsere Untersuchungen zeigten, dass die Schleimkanalknochen sich bilden, ohne dass ein Zusammenhang der Osteoblasten mit den Epithelzellen erkennbar ist oder es in früherer Zeit war; erst nachträglich verschwindet die Grenze zwischen beiden Zellarten und zwar immer an der Stelle, wo der Schleimkanal sich von der Epidermis abschnürt. Abgesehen

von den Fällen, wo die histologischen Bilder undeutlich sind infolge schlechten Erhaltungszustandes der Objekte oder dadurch, dass die Schnittebene sehr schräg zur Basallamelle gefallen ist, vermute ich als Grund für die fehlende Abgrenzung folgendes: Einerseits ist da, wo der Schleimkanal sich vom Epithel abschnürt und in die Tiefe sinkt und dadurch die Epithelzellen sich in lebhafter Wucherung befinden, die Bildung der Basallamelle ausgeblieben; andererseits drängen die Osteoblasten, welche später zwischen Schleimkanal und Epithel liegen, gegen die noch vorhandene Verbindung beider an, da sie ebenfalls in lebhafter Proliferation begriffen sind. Durch beide Faktoren wird erreicht, dass Osteoblasten und Ektodermzellen hart aneinander stossen und, da die ersteren auf diesen Stadien embryonal und den Epithelzellen nicht unähnlich aussehen, scheinbar in einander übergehen. Wie dem auch sein mag, jedenfalls ist das Fehlen der Grenze eine erst später auftretende Erscheinung.

2. In der Umgegend von Zahnanlagen sollen Epithelzellen auswandern und Odonto- und Osteoblasten formieren, zwischen diesen beiden bestehe keine Grenze; Zahnrudimente sollen als solche zu einem Bestandteil eines Zahnknochens werden. — Wir haben an dem untersuchten Material gefunden, dass zunächst das Epithel im Bereich der Zahnanlagen und ihrer Umgebung sich immer von dem Bindegewebe scharf abgrenzt, bis auf späteren Stadien, wo der Knochen aber schon längst gebildet ist und die Odontoblasten sich differenziert haben, diese Grenze an manchen Stellen undeutlich wird, aus Gründen, welche im speziellen Teil erörtert sind. Ferner sahen wir thatsächlich bei manchen Knochen, dass die Osteoblasten und Odontoblasten untrennbar sind, viel häufiger ist es aber, dass beide durch eine Schicht von lockerem Bindegewebe wenigstens anfangs geschieden sind und diese Grenze erst verloren geht, wenn Zähne und Knochen verwachsen.

Schliesslich fand Klaatsch noch Bilder, die ihn zu der Ansicht führten, dass Zähne, welche die Schleimhautoberfläche nicht mehr erreichen, als Bestandteil des Knochens aufgenommen werden; beim Lachs und der Forelle konnte ich keine derartigen Befunde erheben.

3. Bei der Bildung der Opercularknochen soll sich die Osteoblastenzone „gleichsam aus der übrigen Epidermis heraus-schälen und in toto in das unterliegende Gewebe einsinken“, daher bleibt diese Zellmasse an einem Punkt mit der Epidermis in Zusammenhang, wo beständig neue Zellen aus dem Epithel rücken. — Auch dieses Verhalten wird durch die vorstehenden Befunde absolut nicht bestätigt. In der ersten Anlage sind die Osteoblasten ganz vom Epithel getrennt, später ist ein Zusammenhang zwischen beiden meistens auch nicht zu konstatieren, oder es ist nur ein ganz seltener Befund, der auf Nebenumständen beruht (Undeutlichkeit durch Überfärben oder dergl.).

Aus den vorliegenden Untersuchungen geht also mit Sicherheit hervor, dass weder an den von Klaatsch bezeichneten Stellen, noch an irgend welchen anderen Orten beim Lachs und der Forelle irgend ein Befund zu erheben ist, aus welchem man eine ektodermale Herkunft der Skleroblasten schliessen kann.

Nun kommen wir auf das Verhältniss zwischen den beiden Kategorien knöcherner Elemente, den Deckknochen und den primordialen Knochen zu sprechen, deren Kenntniss durch die mitgetheilten Tatsachen in manchen Punkten ergänzt wird. Zunächst ist zu bemerken, dass weder in der Form der sie bildenden Zellen noch in ihrem feineren Bau eine wesentliche Verschiedenheit zu erkennen ist. Schmid-Monnard fand zwar stets da, wo eine „primäre“ Knochenlamelle mit einem anders entstandenen Knochen verwächst, eine deutliche Grenze zwischen beiden erhalten; im allgemeinen ist aber das an dem von mir untersuchten Material nicht zu finden; manchmal ist eine derartige Grenze erhalten, meistens aber

nicht. — Auf die Frage, ob in der Histogenese der beiden Knochenarten eine grundlegende Verschiedenheit zu erkennen ist, giebt folgende Übersicht eine Antwort:

1. Unter den Deckknochen lernten wir folgende Formen kennen:

- a) Eine Anzahl „typischer“ Deckknochen, die nichts Besonderes zeigen;
- b) Deckknochen, die sich frühzeitig mit perichondralen verbinden und so in Beziehung zum Knorpel kommen;
- c) Den Vomer, welcher direkt auf den Knorpel übergreift

2. Die primordialen Knochen entstehen dagegen als:

- a) Gewöhnliche perichondrale Lamellen.
- b) Verknöcherungen von Sehnen (Teile des Epitoticum u. a.).
- c) Verknöcherungen von unverknorpelten Teilen des Primordialcranium.

Aus vorstehendem erfährt die Tatsache, dass der Unterschied zwischen primordialen und den Deckknochen nicht auf ein histogenetisches Prinzip zu basieren ist, aufs Neue eine Bestätigung.

Somit bleibt als Unterschied zwischen primordialen und Deckknochen nur der Ort ihrer Entstehung: Knochen, die ausserhalb des Primordialcranium entstehen, sind als Deckknochen zu bezeichnen, solche, die sich auf Grund von Teilen des Primordialcranium (verknorpelten oder unverknorpelten) bilden, als primordiale Knochen. Beide Knochenarten können sich aber ausserhalb ihres Mutterbodens auf die Umgebung ausbreiten, die primordialen mittelst Fortsätze in das Gewebe ausserhalb des Primordialcranium, ein Deckknochen, der Vomer, auf das Primordialcranium.

Es fragt sich nun, ob auf Grund der zuletzt gefundenen Tatsache, dass nämlich ein als Deckknochen entstehender Knochen im Laufe der weiteren Entwicklung in das Perichondrium hinein

sich ausdehnen kann, der Schluss berechtigt ist, die primordialen Knochen seien alle ursprünglich von Deckknochen abzuleiten, seien ursprünglich oberflächlicher entstanden und erst sekundär in tiefere Lage gerückt. Zu Gunsten dieser Vorstellung konnten die Schlundknochen, das Squamosum, das Palatinum, das Dentale und einige andere Knochen angeführt werden. Es konnte aber im speziellen Teil für mehrere dieser Knochen direkt nachgewiesen, für andere wenigstens sehr wahrscheinlich gemacht werden, dass sie als Verwachsungsprodukte zweier verschiedener Komponenten anzusehen sind, und dass der als Deckknochen aufgetretene Bestandteil keine direkte Berührung mit dem Knorpel gewinnt. Dieses Verhalten ist allerdings bei den oben herausgegriffenen Knochen nicht gleich deutlich; sofort in die Augen springend ist es bei den Schlundknochen und Squamosum, weniger gut erkennbar beim Palatinum und beim Dentale nur noch zu erschliessen. Aber gerade diese Zusammenstellung ist sehr lehrreich und fordert dazu auf, die betreffenden Befunde bei anderen Knochenfischen zu revidieren.

Dagegen gewinnt allerdings der Vomer, ein Zahnknochen, unzweifelhaft selbst eine direkte Berührung mit dem Knorpel, ohne dass eine perichondrale Knochenlamelle im Spiel sein kann, wie aus Fig. 4 deutlich hervorgeht. Es ist dabei aber wohl zu beachten, dass nicht der Vomer in die Tiefe „wandert“ und auf diese Weise eine perichondrale Lage gewinnt, sondern wie bei der speziellen Darstellung gezeigt wurde, breitet sich der Vomer aus durch Ossifikation des zwischen ihm und dem Knorpel liegenden Bindegewebes, sodass dadurch dann der Vomer an den Knorpel stösst. — Ich gebe nun einerseits vollständig zu, dass beim Lachs ein Deckknochen (bei anderen Fischen möglicherweise noch mehr) im Laufe der Ontogenese eine perichondrale Lage annehmen kann, andererseits sehe ich darin absolut keinen Grund, anzunehmen, dass nun alle perichondralen Knochen als in die Tiefe gerückte Deckknochen aufzufassen sind. Es

liegen für solche perichondral gewordene Deckknochen eben nur besondere Anpassungsverhältnisse vor, es ist zu einer „Ausbreitung von Knochen im Gebiete der Umgebung ihres ursprünglichen Mutterbodens“ gekommen, wie Gaupp sagt (mit Beziehung auf die von vorneherein perichondralen Knochen, bei welchen diese Ausbreitung viel häufiger vorkommt). Und gerade die Thatsache, dass viel häufiger ein Deckknochen dem Knorpel durch Vermittelung einer besonderen perichondralen Lamelle aufliegt als auf die Weise, wie wir es beim Vomer sahen, beweist, dass letztere ein besonderer Ausnahmefall ist und daraus keineswegs für alle Knochen geltende Schlüsse gezogen werden dürfen. Dabei ist noch besonders zu beachten, dass die Teleostier einen sehr stark abgeänderten Typus im Wirbeltierkreis darstellen, und dass ferner gerade an den Stellen, wo beim Lachs ein Deckknochen Beziehungen zum Primordialcranium gewinnt (vergl. Vomer, Palatinum), bei den höheren Wirbeltieren überhaupt keine primordialen Knochen vorhanden sind. Dadurch erweist sich jener Vorgang als etwas ganz Spezielles, ohne allgemeinere Bedeutung.

Als ein weiterer Beweis für die Entstehung der primordialen Knochen aus Deckknochen wurde die Thatsache angesehen, dass erstere immer zuerst perichondral liegen. Das könnte man sich aber auch aus einem ganz anderen Grund erklären; eine perichondrale Anordnung einer Knochenmasse ist, wenn von ihr, wie es in jüngeren Stadien immer der Fall ist, nicht viel zur Verfügung steht, aus einfachen mechanischen Gründen viel wirksamer; eine Röhre ist bekanntlich verhältnismässig leistungsfähiger als ein solider Stab, und eine Hohlkugel wird von deformierenden Kräften in Bezug auf Festigkeit am meisten an der äusseren und inneren Oberfläche der Wandung in Anspruch genommen. Also erscheint die perichondrale Anordnung der Knochensubstanz z. B. an den Kiemenbogenstücken und am Knorpelcranium aus diesen Gründen sehr zweckmässig und erklärlich.

Ferner sollte das Auftreten innerer Knochenlamellen des Cranium in der Umgebung von Nervenlöchern dafür sprechen, dass die von der Haut kommenden Osteoblasten durch die Foramina an die innere Oberfläche der knorpeligen Schädelwand gelangen und Knochen produzieren können. Die Schädelknochen entstehen nun unzweifelhaft häufig in der Umgebung von Nervenlöchern; aber meiner Ansicht nach nur deshalb, weil hier die durch das Foramen geschwächte Schädelwand am ehesten einer Verstärkung bedarf. Ausserdem hängen hier innere und äussere Knochenlamelle im Anfang gar nicht zusammen, wie wir im speziellen Teil sahen. Dagegen hat zwar schon Vrolik geltend gemacht, dass die Osteoblasten doch durch die Foramina einwandern, das Verhalten bei der Knochenbildung aber sekundär sei — eine Behauptung, welche man allerdings nicht widerlegen, aber ebenso wenig beweisen kann, da man die Osteoblasten wie oben ausgeführt, nicht von anderen Zellen unterscheiden kann. Dass dieses Einwandern von Osteoblasten Schwierigkeiten hat zur Erklärung, wo innere und äussere Knochenlamellen überall durch Knorpel getrennt sind, darauf hat Gegenbaur selbst hingewiesen.

Aus vorstehendem geht kurz gesagt hervor, dass bei der Entwicklung der Kopfknochen von Lachs und Forelle keine Befunde zu erheben sind, aus welchen hervorgeht, dass die perichondralen Knochen von den Deckknochen abzuleiten sind.

Zum Schluss bleibt noch die Frage zu erörtern, welchen Ursachen die einzelnen Knochen des Kopfskelettes von Lachs und Forelle ihre Entstehung verdanken. Als solche wurde schon von mehreren Autoren eine ganze Reihe von Momenten angegeben, doch dürfte es angebracht sein, deren oft nur ganz kurze oder sich auf andere Untersuchungsobjekte beziehende Angaben zu vervollständigen:

1. Eine grosse Anzahl von Knochen stellen in einem frühen Entwicklungsstadium knöcherne Umhüllungen von Schleimkanalabschnitten dar. Wir können daher wohl mit Recht die letzteren als ein wichtiges Moment für Entstehung von Knochen ansehen, wie es zuerst von Vrolik ausgesprochen wurde, und die hierher gehörenden Verknöcherungen des Integumentes als Schleimkanalknochen bezeichnen. Als ihre Funktion kann man nur eine Umhüllung und Beschützung der in dem Kanal eingeschlossenen sehr zarten Sinnesorgane erkennen. Dass aber letzterer nicht in dem Klaatsch'schen Sinne als Ursache von Verknöcherung aufgefasst werden kann, ist schon oben besprochen worden. Von allen Autoren bestreitet nur Walther die Vrolik'schen Angaben, indem er die Umhüllung der Schleimkanäle durch Knochen als eine sekundär erworbene Funktion der letzteren ansieht. Er begründet es damit, dass beim Hecht das Frontale in seiner ganzen Länge schon angelegt ist, ehe die Sinnesknospen mit dem Schleimkanal vorhanden sind. Wir haben nun überall gefunden, dass beide sich gleichzeitig bilden, das heisst, dass in der Masse, als die Sinnesorgane sich ausbilden und der Schleimkanal sich abschnürt, auch die knöcherne Umhüllung sich vervollkommnet. Schon oben wurde die Bemerkung Walthers besprochen, nach welcher unmöglich die ursprüngliche Funktion der Schleimkanalknochen sein könne, den Kanal zu umhüllen, da das Dentale, welches ein Zahnknochen sei, auch einen solchen führe. Oben Gesagtem füge ich noch hinzu, dass allerdings das Dentale besondere Verhältnisse bietet, indem es vor dem Schleimkanal resp. den Sinnesorganen vorhanden ist, aber das beweist nur, dass das Dentale eine Ausnahme bildet, die vielleicht auf einer Verschmelzung eines Zahnknochens mit einem Schleimkanalknochen beruhen (siehe beim Dentale).

Keiner der in Frage stehenden Knochen bleibt aber auf dem Stadium einer knöchernen, den Schleimkanal einhüllenden

Röhre stehen, sondern alle werden beim erwachsenen Lachs oder schon früher Knochenplatten von grösserer oder geringerer Flächenausdehnung, sodass sie dadurch auch noch andere Aufgaben (Schutz der Weichteile, funktioneller Ersatz des Knorpels) übernehmen.

Ob nun auch phylogenetisch die Beziehungen dieser Knochen zu den Hautsinnesorganen die ältesten sind, d. h. ob die Knochen ursprünglich mit der Bestimmung auftraten, den Schleimkanal zu umhüllen, kann hier nicht erörtert werden.

2. Als ein zweites wichtiges Moment für die Entstehung von Knochen sind seit den Hertwigschen Untersuchungen bei den Amphibien allgemein die Zähne anerkannt worden, deren Bedeutung auch für die Entstehung der Mundhöhlenknochen der Teleostier von verschiedenen Autoren festgestellt ist und auch aus den vorliegenden Untersuchungen beim Lachs und der Forelle hervorgeht. Man kann diese Knochen kurz als Zahnknochen bezeichnen.

Es sei noch einmal kurz hervorgehoben, dass dieses Verhältnis zwischen Zähnen und Knochen nicht in dem Klaatschen Sinne verstanden werden darf. Hier fragt sich nur, ob die Knochen der Mundhöhle auch beim Lachs und der Forelle direkt aus verschmelzenden Zahnsockeln hervorgeht, wie das von Walther und Friedmann besonders für die Zahnknochen des Hechtes beschrieben ist. Im allgemeinen fanden wir an dem untersuchten Material keine so engen Beziehungen zwischen Knochen und Zähnen, am ehesten noch beim Dermopharyngeum, das in jüngeren Entwicklungsstadien aus einzelnen Plättchen bestand, denen schon Zähne aufsassen. Viel häufiger war folgendes Verhalten zu beobachten: Im Epithel bilden sich durch Faltungsvorgänge die ersten Zahnanlagen, zu welchen dann sich zu Odontoblasten differenzierende Bindegewebszellen hinzutreten, während in der Tiefe der Knochen entsteht, wobei anfangs

Odonto- und Osteoblasten durch lockeres Bindegewebe getrennt sind. Erst später, wenn Knochen und Zähne einen gewissen Grad von Ausbildung erreicht haben, verwachsen sie miteinander. Es kann nun hier nicht darauf eingegangen werden, ob dieser Bildungsmodus ein sekundärer ist, ferner in wie weit Teile von Zahnknochen oder ganze Knochen der Mundhöhle, die bei den untersuchten Species keinen Zahnbesatz aufweisen (vergl. Ekto- und Entopterygoidea), phylogenetisch durch Verschmelzung von Zahnsockeln entstanden sind; in der Ontogenese bei *Salmo* ist jedenfalls von dieser ursprünglichen Bildungsweise nichts mehr vorhanden.

3. Es giebt ferner eine grosse Anzahl von Verknöcherungen, welche durch Bänder- und Muskelzug entstehen, eine Thatsache, welche schon von verschiedenen Autoren festgestellt ist. Wie wir im speziellen Teil sahen, können diese Knochen zweierlei Art sein. Entweder tritt an dem Knorpelskelette da, wo eine Muskelsehne oder ein Band inseriert, eine einfache oder doppelte perichondrale Knochenlamelle auf, durch welche der zerreisslichere Knorpel gleichsam eine gepanzerte Oberfläche erhält, sodass der Zug vermittelt dieser Lamelle statt auf einen Teil des Knorpels auf das ganze Skelettstück übertragen wird. Noch vollständiger wird natürlich diese Verstärkung sein, wenn endochondrale Verknöcherung eintritt oder die perichondrale Lamelle so dick wird, dass der Knorpel überflüssig ist. Oder es kann auch der der Insertionsstelle benachbarte Teil der Muskelsehne oder des Ligamentes selbst ossifizieren, wodurch dann ein Processus oder eine Crista gebildet wird, welche eine grössere Insertionsfläche bilden. Meistens sind diese beiden Modi kombiniert, wie es z. B. das Coronale sehr schön zeigt; es kann sich aber auch die Verknöcherung bloss auf die Sehne beschränken, sodass ein Bindegewebsknochen entsteht (Intercalare).

4. Schliesslich fanden wir eine Reihe von Knochen, deren Entstehung, wie Gaupp zuerst bemerkt, auf „rein statische Momente“ zurückzuführen ist, und welche „von vorneherein mit der Bestimmung entstehen, an Stelle des Knorpelsskelettes feste knöcherne Stücke zu substituieren“. Dabei kann entweder der Knorpel noch erhalten bleiben, sodass perichondrale Knochen entstehen; von diesen ist schon oben gezeigt worden, dass sie bei geringster Menge von Knochensubstanz den günstigsten mechanischen Effekt haben. Oder der Knochen kann die knorpelige Unterlage ganz ersetzen, wodurch die Verstärkung natürlich noch bedeutender wird. Hierher sind zu rechnen die Verknöcherung der Schädelkapsel, der Kiemenbogenstücke u. s. w. Aus rein statischen Gründen sind wohl auch die Knochen in der Nähe von Gelenken entstanden, auf welche van Wijhe aufmerksam macht. Schliesslich dürfte dieses Moment auch für die Verknöcherungen in Betracht kommen, welche sich in Membranen bilden und den von diesen geleisteten Schutz in erhöhtem Masse gewähren (Orbitosphenoid, Basisphenoid u. a.).

Es giebt nun unter den Schädelknochen bei *Salmo* zahlreiche, für deren Entstehung nur eines der vier genannten Momente in Betracht kommt, viel häufiger aber scheint es sich um ein Zusammenwirken von mehreren zu handeln. Das ist sehr deutlich, wo es sich um Knochen handelt, welche durch Verwachsung zweier Komponenten entstehen, wie z. B. das Squamosum; es ist aber auch bei viel einfacheren Knochen erkennbar, beispielsweise beim Epioticum, welches theils als statischer, theils als durch Muskelzug entstanden erklärt werden kann. Für eine ziemlich beträchtliche Zahl von Verknöcherungen fehlt uns aber vorläufig noch jeder Anhalt für eine Erklärung der Ursache ihrer Entstehung, sodass ein Aufschluss darüber erst aus der Untersuchung zahlreicherer Formen erwartet werden kann. Es ist schliesslich auch zu beachten, dass Knochen, deren Exi-

stanz in einem konkreten Fall durch dieses oder jenes Moment begründet zu sein scheint, doch ihr erstes phylogenetisches Auftreten möglicherweise ganz anderen Ursachen verdankt haben, entsprechend dem Prinzip des Funktionswechsels, und es geht daraus hervor, dass wir aus den bei einem Teleostiertypus gefundenen Resultaten nicht ohne weiteres allgemein gültige Schlüsse ziehen dürften.

Litteraturverzeichnis.

1. Allis, E. Ph., The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*. Journ. of Morphol. Vol. 12. 1897.
2. — On the Morphology of certain of the bones of the cheek and snout of *Amia calva*. Journ. of Morphol. Vol. 14. 1898.
3. — On certain homologies of the squamosal, intercalare, exoccipitale and extrascapular bones of *Amia calva*. Anat. Anzeiger. Bd. 16. 1899.
4. — The premaxillary and maxillary bones, and the maxillary and mandibular breathing valves of *Polypterus bichir*. Anatom. Anzeiger. Bd. 18. 1900.
5. Friedmann, E., Beiträge zur Zahnentwicklung der Knochenfische. Morphol. Arbeiten, herausgegeben von Schwalbe. Bd. 7. 1897.
6. Gaupp, E., Beiträge zur Morphologie des Schädels III. Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel. Morphol. Arbeiten, herausgegeben von Schwalbe. Bd. 4. 1895.
7. — Alte Probleme und neuere Arbeiten über den Wirbeltierschädel. Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch., herausgegeben von Merkel u. Bonnet. Bd. 10. 1900. Wiesbaden 1901.
8. — Über die Ala temporalis des Säugetierschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wirbeltierschädel. Anat. Hefte, herausgegeben von Merkel u. Bonnet. Bd. 19. 1902.
9. Gegenbaur, C., Über das Kopfskelett von *Alepocephalus rostratus* Risso. Morphol. Jahrb. Bd. 4. Suppl. 1878.
10. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Leipzig 1898.
11. Huxley, Th. H., Theory of the vertebrate skull. The Croonian Lecture. Proc. of the Royal Society 1858.
12. — Lectures on the Elements of comparative Anatomy. London 1864.
13. Klaatsch, H., Über die Herkunft der Skleroblasten. Ein Beitrag zur Lehre von der Osteogenese. Morphol. Jahrb. Bd. 21. 1894.
14. — Über die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. auf d.

9. Versamml. in Basel. Ergänzungsheft zum Bd. 10 d. Anat. Anzeigers. 1895.
15. Parker, W. K., On the structur and development of the skull in the Salmon. Phil. Transact. Royal Society London 1873.
16. Parker, W. K., and Bettany, G. T., The Morphology of the skull. London 1877.
17. Sagemehl, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. I. Das Cranium von *Amia calva* L. Morphol. Jahrb. Bd. 9. 1884.
18. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. II. Einige Bemerkungen über die Gehirnhäute der Knochenfische. Morphol. Jahrb. Bd. 9 1884.
19. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. III. Das Cranium der Characiniden nebst allgemeinen Bemerkungen über die mit einem Weberschen Apparat versehenen Physostomenfamilien. Morphol. Jahrb. Bd. 10. 1885.
20. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. Morphol. Jahrb. Bd. 17. 1891.
21. Schmid-Monnard, Die Histogenese des Knochens der Teleostier. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. 39. 1883.
22. Stannius, H., Das periphere Nervensystem der Fische. Rect.-Progr. Rostock 1849.
23. Swinnerton, H. H., A Contribution to the Morphology of the Teleostean Head Skeleton, based upon a Study of the Developing Skull of the Threespined Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). The Quarterly Journ. of Microsc. Science.
24. Vetter, B., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 8. 1874 u. Bd. 12. 1878.
25. Vrolik, A. J., Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Nederl. Arch. f. Zool. Bd. 1. 1873.
26. Walther, J., Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes (*Esox lucius*). Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 16. 1883.
27. Wiedersheim, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Jena 1898.
28. van Wijhe, Über das Kopfskelett und die Nerven des Kopfes der Ganoïden und von *Ceratodus*. Nederl. Arch. f. Zool. Bd. 5. 1882.
-