

Die Typen des mikroskopischen Knochenbaues bei fossilen Stegocephalen und Reptilien.

Von

WALTER GROSS, Frankfurt a. M.

Mit 22 Textabbildungen.

(Eingegangen am 2. November 1934.)

Einleitung.

Zur vorliegenden Untersuchung wurde ich durch Herrn Dr. W. O. DIETRICH und Herrn Prof. Dr. W. JANENSCH angeregt. Ich ergriff gern die Gelegenheit, die knochenhistologischen Studien, die ich seit einigen Jahren in größerem Umfange an fossilen Agnathen und Fischen ausführe, nun auch auf die fossilen Tetrapoden zu übertragen. Wenn sich das Untersuchungsmaterial an fossilen Fischen und Agnathen fast nur aus Deckknochen des Schädels und des Rumpfpanzers und aus Schuppen zusammensetzte, so handelt es sich bei dem Tetrapodenmaterial in erster Linie um Röhrenknochen der Extremitäten (Femur und Humerus), gegenüber denen die Hautknochen der Labyrinthodontia, Chelonia und Crocodilia ganz in den Hintergrund treten. Es wurden nur ganz wenige Rippen hinzugezogen, da augenblicklich von anderer Seite an den Rippen der Reptilien ausgedehnte Untersuchungen durchgeführt werden. Es war mit Sicherheit zu erwarten, daß sich in der Diaphyse der Extremitätenknochen die differenziertesten histologischen Stadien finden würden.

Vor bald 30 Jahren erschien die große Arbeit von L. SEITZ (1907) über den mikroskopischen Knochenbau fossiler und rezenter Reptilien. SEITZ beschrieb auf Grund eines sehr großen Schliiffmaterials den histologischen Aufbau vieler fossiler Reptilien und einiger Stegocephalen. Die einzelnen Schriffe wurden sehr eingehend beschrieben und durch Abbildungen dargestellt. Von einer theoretischen Auswertung der Untersuchung sah SEITZ ab, und er führte auch keine eingehenden Vergleiche der Knochenstruktur der Reptilien mit der der Vögel und Säugetiere durch. Eine sehr geeignete Grundlage für derartige Vergleiche hätten die Arbeiten von W. GEBHARDT (1901 und 1905) geboten, die anscheinend SEITZ entgangen sind. Obgleich GEBHARDT mit seinen funktionsanalytischen Untersuchungen entwicklungsmechanische Probleme verfolgte, sind seine Arbeiten wegen des großen Materials, das verschiedene Wirbeltiere betraf, und wegen der zahlreichen interessanten Beobachtungen auch heute noch sehr wichtig. Seine Arbeiten wurden mit vorzüglichen Abbildungen ausgestattet. Trotz der anderen Zielsetzung bringen sie sehr viele wichtige, vergleichend histologische Beobachtungen. Die Technik und die Untersuchungsmethoden, speziell die optischen, sind für die paläontologische Weiterarbeit sehr geeignet, wie es auch der Wunsch des Verfassers war.

Zu wichtigen theoretischen Ergebnissen gelangte F. WEIDENREICH (1923), der ebenfalls den Feinbau des Knochens, speziell die Art der Faserung und die Rolle der Knochenzellen untersuchte. An Stelle einer ziemlich unklaren Systematik der verschiedenen Arten des Knochengewebes, die von jeher an einer zu starken Bevorzugung der Befunde am Menschenknochen litt, setzte WEIDENREICH eine einfache und klare Einteilung, die die Aufmerksamkeit auf die große Rolle des „Faserknochens“ (= geflechtartiger Knochen der älteren Autoren) im Aufbau der Wirbeltierknochen lenkte, die keineswegs nur aus HAVERSschen Systemen bestehen. WEIDENREICH zeigte auch, wie nahe verwandt faseriges Bindegewebe und Knochen sind. Seine Arbeiten beziehen sich in erster Linie auf die Compacta der Säugetierknochen, und ihre Ergebnisse wurden hauptsächlich mit Hilfe der WEIGERTSchen Fibrinfärbungsmethode erzielt. An Stelle der Schriffe traten Schnitte von macerierten Knochen. Leider hat

WEIDENREICH ebenso wie GEBHARDT keine systematisch-vergleichenden Studien, speziell auch an niederen Wirbeltieren, gemacht.

Ganz anders ist die Zielsetzung und die Methode von dem Amerikaner J. S. FOOTE (1916) und den ungarischen Forschern J. MÁTYÁS, G. DEMETER und S. MIHALY (1928—1932). Diese Forscher richteten ihr Augenmerk vor allem auf die durch die Anordnung der Blutgefäße hervorgerufene Architektur der Knochencompacta. Die Untersuchungen wurden ausschließlich an Querschliffen durch die Diaphyse des Femurs ausgeführt, wobei die ungarischen Autoren vom Feinbau des Gewebes und der Osteone ganz absahen. FOOTE bringt ein riesiges Schliffmaterial, das Vertreter sämtlicher rezenten Tetrapodengruppen umfaßt, zur Darstellung. Die große Zahl der Abbildungen verliert leider durch eine weitgehende Schematisierung sehr an Wert. Diese Schematisierung haben die ungarischen Autoren vermieden. FOOTE stellte drei allgemeine Typen des Knochenaufbaues bei den Röhrenknochen der Tetrapoden fest. MÁTYÁS dagegen stellte Typen auf, deren Bezeichnung sich nicht an den Bau des Knochens, sondern an bestimmte Tierarten knüpft; im Vordergrund des Interesses stehen die Säugetiere. Der Zweck seiner Untersuchungen ist ein phylogenetischer; mit Hilfe der Femurquerschliffe sollen die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Säugetiere geklärt werden. Die Ergebnisse und Anschauungen dieser Autoren, so verschiedenartig sie auch sein mögen, gilt es zu berücksichtigen, da sie alle für unsere Untersuchung von Bedeutung sind. Das fossile Material gestattet nur eine Untersuchung durch die Schleifmethode; dadurch schalten von vornherein Forschungsziele aus, die am rezenten Material mit der Schnittmethode ohne weiteres zu erreichen sind. Die Untersuchungen der verschiedenen Autoren am rezenten Material sind selbstverständlich auch für den Paläontologen, der niemals die Zellen und Weichteile des Knochens untersuchen kann, die Grundlage.

Nach dem Kriege hat die Erforschung der Paläontologie der Fische große Fortschritte gemacht; hierbei fand die Histologie der Knochen stets eine gebührende Beachtung (STENSIÖ, GROSS). Von diesen Tieren liegen keine Röhrenknochen vor; ihre Deckknochen weisen eine große Mannigfaltigkeit im histologischen Bau auf. Es finden sich bei ihnen eigentümliche Differenzierungen des primären Periostknochens, die bei den Tetrapoden fehlen. Auch die Ergebnisse dieser Forschungen müssen bei einer Untersuchung des Knochengewebes fossiler Stegocephalen und Reptilien berücksichtigt werden.

Die Ausführung der vorliegenden Arbeit wurde mir von der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft ermöglicht. Auch stellte mir die Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft für die Untersuchung ein modernes, binokulares Forschungsmikroskop zur Verfügung. Mein ganz besonderer Dank gilt daher der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft! Ferner danke ich Herrn Prof. Dr. W. JANENSCH, Herrn Dr. W. O. DIETRICH, Herrn Prof. Dr. P. DIENST und Herrn Hauptkonservator Dr. F. BERCKHEMER für die liebenswürdige Unterstützung bei der Beschaffung des Materials. Herrn Prof. Dr. H. STILLE danke ich für die Erlaubnis, diese Arbeit im Geologischen Institut der Universität Berlin ausführen zu dürfen.

Allgemeiner Teil.

Im allgemeinen Teil sollen die einzelnen feineren und gröberen Elemente und die Typen des Knochens dargestellt werden, damit die Beschreibungen im speziellen Teil kürzer und einheitlicher abgefaßt werden können.

Knochenzellen.

Bei den Tetrapoden herrscht keine solche Formenmannigfaltigkeit der Knochenzellen wie bei den Fischen, aber es liegen doch recht zahlreiche beachtenswerte Eigentümlichkeiten vor. Wenn hier von Knochenzellen die Rede ist, so sind damit natürlich die Lacunen der ehemaligen Zellen und ihre Kanälchen gemeint. Zwei Eigenschaften der Knochenzellen sind besonders wichtig: ihre Gestalt und ihre Richtung zur Längsachse eines Blutgefäßkanals oder zur Längsachse des Knochens.

Diese Eigenschaften beziehen sich auf die einzelnen Knochenzellen; für die Gesamtheit derselben ist aber die Anordnung im Verhältnis zur Längsachse eines Blutgefäßes oder des Knochens von großer Bedeutung.

Form der Knochenzellen. Der größte Teil der Knochenzellen hat eine Gestalt, die durch drei verschieden lange Achsen bestimmt wird und ungefähr einem Pflaumenkern gleicht. Die Längsachse verbindet die beiden spitzen Enden der Zelle, die Breitenachse verbindet die Kanten der Zelle und die Dickenachse verbindet die Mittelpunkte der beiden Zellflächen. Liegen die Mittelpunkte aller Achsen in einem Punkte, so sind drei Symmetrieebenen möglich, von denen in der einen die Längs- und die Breitenachse liegen, in der anderen die Längsachse und die Dickenachse und in der dritten die Dickenachse und die Breitenachse. Werden die drei Achsen gleich lang, so nimmt die Zelle eine kugelige Gestalt an; bei ganz unregelmäßiger Gestalt der Zellen lassen sich keine Achsen aufstellen. Sind die Längs- und die Breitenachse gleich lang, so nimmt die Zelle Linsengestalt an; werden dagegen die Breitenachse und die Dickenachse gleich lang, so entsteht eine spindelförmige Gestalt.

Lange nicht immer fallen die Mittelpunkte aller Achsen zusammen. Oft liegt der Mittelpunkt der Dickenachse, die die beiden anderen Achsen rechtwinklig schneidet, gegenüber dem gemeinsamen Mittelpunkt dieser Achsen verschoben. Dadurch wird die eine Fläche der Zelle stärker gewölbt als die ihr gegenüberliegende; die Zelle hat nur noch zwei Symmetrieebenen. Dabei gilt die gleiche Regel, die sich an den Knochen devonischer Fische beobachten läßt: *die gewölbte Seite ist stets der Seite des Knochens zugewendet, an der neue Knochensubstanz abgelagert wird.* In Osteonen (= HAVERSSchen Systemen) ist sie also zur Mittelachse des Osteons gerichtet, in den Periostlamellen ist die Wölbung nach außen gerichtet. Die Zellwölbung ist also entweder zentripetal oder zentrifugal gerichtet. Die Dickenachse kann unter Umständen sogar länger werden als die übrigen Achsen, z. B. in den Zellen der Skulpturschicht der Antiarchi. Bei den Fischen treten besonders lange Kanälchen aus den Kanten der Zellen; das kann man besonders schön an den Zellen der Skulpturschicht und der Basalschicht sehen. Bei den Knochenzellen der Säugetiere sind dagegen die aus den Breitenflächen austretenden Kanälchen besonders lang.

Nicht immer sind die Längs- und die Breitenachse gerade Linien. Die Zellen der Osteonlamellen fügen sich der Krümmung der Lamellen. Man sieht oft Zellen mit fast u-förmig gekrümmter Gestalt, z. B. in den stark gebogenen Lamellen primärer Osteone von *Sus*. Nur eine Längsachse, aber keine übrigen Achsen finden sich in den eiförmigen Unipolarzellen der Tuberkel von *Cocosteus*. Sternförmige Zellen sind bei Fischen und in den Hautknochen der Schildkröten nicht selten. Ganz unregelmäßig gestaltete, ausgezackte und verästelte Zellen finden sich bei Cephalaspiden, Arthrodiren und im grobfaserigen Knochen vieler Tetrapoden.

Richtung der Knochenzellen. Erst durch den Besitz von Achsen ist eine Relation der Achsenrichtung zu den Achsen der Gefäßkanäle und der Hauptachse der Knochen möglich. Maßgebend sind die Längsachsen der Knochenzellen und die Dickenachsen, falls letztere länger sind als die übrigen Achsen. Wenn ganz allgemein von der Richtung der Knochenzellen gesprochen wird, so ist die ihrer Längsachsen gemeint. Wie GEBHARDT gezeigt hat, und wie sich an allen

Knochen bestätigen läßt, sind die Längsachsen der Knochenzellen in den Osteonen vorwiegend schraubig schräg gestellt. Die Schrägstellung geht bei vielen Arten, z. B. bei Vögeln und bei Sauropoden, in eine Längsstellung parallel zur Längsachse des Osteons über (Abb. 20). Bei den meisten anderen Tetrapoden, namentlich aber in primären Osteonen und in der äußersten Zone der sekundären Osteone nimmt die Längsachse einen zirkulären Verlauf, also senkrecht quer zur Längsachse des Osteons, an. Die Breitenachse verläuft dann parallel mit der Längsachse des Osteons. Die Dickenachse ist in allen Fällen senkrecht radial zur Hauptachse des Osteons gerichtet. Dasselbe gilt für die Zonen der Periostlamellen, wo ebenfalls die Dickenachse stets radial gerichtet sind, während die Längsachsen zirkulär, schräg oder längs gerichtet sein können.

Die Knochenzellen aus der Skulpturschicht und aus der Basalschicht der Deckknochen der Fische, Stegocephalen und Reptilien unterliegen der gleichen Gesetzmäßigkeit. Ihre Dickenachsen, die in den Antiarchituberkeln zur längsten Achse geworden sind, liegen radial zum Zentrum der Oberflächenskulptur. Die Längs- und Breitenachse liegen stets parallel zur Oberfläche, die Dickenachsen senkrecht zur Oberfläche. Die Längsachsen der Zellen des Isopedins liegen bei den Antiarchi stets parallel zur Oberfläche in allen möglichen Stellungen zur Hauptachse des Tieres (GROSS, 1931). Bei den Crossopterygiern finden sich aber im Isopedin lagenweise Zellen, die schräg zur Außenfläche gerichtet sind. Sonst aber gilt stets die Regel: die Dickenachse steht senkrecht zur Zone oder zur Oberfläche, die Längs- und Breitenachsen liegen in der Ebene der Zonen und Flächen.

Die feinen Fasern liegen im lamellierten Knochen den Längsachsen der Knochenzellen parallel. Aber auch für die Zonen des Faserknochens gilt diese Regel zum großen Teil. In den Oberflächenskulpturen dagegen liegen die Fasern anscheinend oft senkrecht zur Oberfläche. Sie folgen in ihrer Richtung also auch hier der längsten Achse, der Dickenachse.

Anordnung der Zellen. In den Osteonen ist die Anordnung der Zellen ganz unabhängig von ihrer Richtung stets konzentrisch. Dadurch entsteht zum Teil die deutliche Lamellierung der Osteone. Wechselt die Zellrichtung in den einzelnen Lamellen, so tritt die Lamellierung noch viel deutlicher hervor (Abb. 21). Sie ist aber auch bei gleichmäßig longitudinaler Richtung aller Zellen unter Umständen sehr deutlich zu sehen, z. B. in den sekundären Osteonen von *Brachiosaurus*, wo unter gekreuzten Nicols natürlich bei der einheitlichen Faserrichtung nicht eine Lamelle zu erkennen ist (Abb. 16).

Im zonaren Periostknochen ist die Anordnung der Zellen ebenfalls meist konzentrisch zur Hauptachse des Knochens. Nimmt aber die Zahl der Blutgefäße zu, so bestimmen sie weitgehend die Anordnung der Knochenzellen. Ganz ungeordnet sind die Knochenzellen im restlichen Faserknochen zwischen den zirkulären Blutgefäßnetzen des laminaren Periostknochens oder in der Primärspongiosa und im embryonalen Knochen. In den Deckknochen der Fische und Tetrapoden ist die Anordnung der Zellen meist konzentrisch zum Körper, so daß oft eine deutliche Lamellierung entsteht, z. B. in der Skulpturschicht der Phyllolepiden, der Antiarchi und der Crossopterygier (GROSS, 1930 und 1931). Die Schichtung in der Basalschicht dieser Fische ist ebenfalls eine Folge der regelmäßigen Anordnung der Knochenzellen.

Faserknochen.

Fasern. Der Faser- oder Periostknochen, aus dem fast alle Knochen, abgesehen von den primären und sekundären Osteonen, bestehen, ist meist sehr deutlich gefasert. Die Fasern haben nicht selten eine radiale Richtung und eine zonenweise, konzentrische Anordnung (Abb. 15). Dort, wo Sehnen an den Knochen ansetzten oder in der Nähe von Nähten (bei Deckknochen), finden sich sehr zahlreich grobe CHARPEYSche Fasern, die schräg oder senkrecht in die Knochen einstrahlen. Solche Fasern, die im gewöhnlichen Licht nicht wahrzunehmen sind, erkennt man oft im polarisierten Licht, wo sie als doppelbrechende Körper erscheinen. Besonders deutlich sind die Fasern in den äußeren Periostlamellen (z. B. bei *Brachiosaurus*), während sie in der Skulpturschicht der Antiarchi oder Crossopterygier meist nur unter gekreuzten Nicols zu erkennen sind, und zwar als lange, radial verlaufende, etwas gewundene Faserzüge. Die mit der Längsrichtung der Zellen zusammenfallende Faserung des Isopedins der Fische ist meist nur optisch zu erschließen. Viele Fasern finden sich in der Faserspongiosa der Fische, wo die Fasern oft zwischen den primären Osteonen sehr deutlich zu sehen sind. Bei den Antiarchi findet sich an den Nähten ein Faserknochen, in dem Knochenzellen vollständig fehlen, und dessen Fasern sehr regelmäßig in Bündeln angeordnet sind. Quer zur Längsrichtung der Bündel geführte Schiffe bestehen aus vielen regelmäßig polygonalen Bündelquerschnitten und aus heller Kittsubstanz (GROSS, 1931, Tafel 2, Fig. 5 und 6). In reichlich vascularisierten Knochen sind die Fasern zwischen den primären Osteonen meist ganz wirr und unregelmäßig angeordnet, in der Form, wie sie in den Lehrbüchern als geflechtartiger Knochen oder als Wurzelstock beschrieben wird.

Zonen und Ansatzlinien. Im Faserknochen der Nähte treten schon bei den Fischen sehr deutlich grobe Lamellen oder Schichten, die Zonen genannt werden sollen, auf. Sie liegen parallel zur Nahtfläche und sind abwechselnd hell oder dunkel gefärbt. In der Skulpturschicht der Antiarchi und Crossopterygier treten sie kaum hervor; am besten sind sie in dem zonaren Periostknochen der Extremitätenknochen zu sehen. Die Zonen sind bald schmal, bald breit, eine Regelmäßigkeit findet sich nicht (Abb. 1—4 und 15). Durch die bei ihrer Bildung schon vorhanden gewesenen primären Blutgefäße werden sie nach innen eingebuchtet (Abb. 3 und 4). Die Zonen werden nicht selten durch helle, schmale Grenzlinien, die oft frei von Fasern sind, getrennt. Diese hellen Streifen sind meist ganz schmal, und sie wurden von KÖLLIKER (1889) als „*Ansatzlinien*“ bezeichnet; nach WEIDENREICH (1923, S. 435) bestehen sie nur aus Kittsubstanz. Die Ansatzlinien treten auch im zirkular vascularisierten Knochen auf und erweisen dessen Herkunft vom zonaren Faserknochen. Sind die Gefäßnetze sehr regelmäßig angeordnet, so verschwinden die Zonen und mit ihnen oft die hellen Ansatzlinien. Aber nicht selten finden sie sich noch in der Mitte des zwischen zwei zirkulären Gefäßnetzen liegenden Faserknochen als „*blasse Mittellinie*“ KÖLLIKERs, die man auch als Grenzlinie bezeichnen könnte. Aber nicht nur zwischen den einzelnen konzentrischen Blättern finden sich die hellen Mittellinien, sondern auch zwischen den einzelnen primären Osteonen im laminaren Periostknochen oder im primären Osteonknochen (z. B. bei *Erythrosuchus* und bei Vögeln). Besonders ausgeprägt sind die Mittellinien bei straußenartigen Vögeln. Bei diesen Tieren werden die hellen Mittellinien

auf jeder Seite von einer Reihe von Zellen, die *Begleitzellen* genannt werden sollen, flankiert (Abb. 12). Die Begleitzellen bilden zusammen mit den hellen Mittellinien den Rest des Faserknochens. Bei den meisten Vögeln finden sich nur noch die hellen Mittellinien ohne Begleitzellen.

Auch bei vielen Säugetieren mit laminaem Periostknochen tritt die helle Mittellinie auf. In den Knochen jugendlicher Mammute liegen die Mittellinien inmitten des Faserknochens zwischen den primären Osteonen. Bei *Cervus capreolus* sind die Mittellinien sehr ausgeprägt und stets von Begleitzellen eingefasst. Bei Fischen tritt die Mittellinie im Siebknochen der Gelenke der Antiarchi auf. Die Linien sind breit und sehr deutlich; sie umgeben und trennen die eigentümlichen Zellenkränze, die die dünnen primären Osteone der Blutgefäße dieses Knochens umfassen (GROSS 1931). In den schmalen Linien und Zonen des Faserknochens der Nähte sind die Ansatzlinien oft von Fasern durchbohrt. Je mehr sie sich zu hellen Mittellinien entwickeln, um so mehr werden sie frei von Fasern und Zellen und bestehen dann anscheinend nur aus Kittsubstanz. Die Tatsache, daß die helle Mittellinie oft mitten im Faserknochen auftritt, weist darauf hin, daß sie ein Abkömmling der zwischen den Zonen des Faserknochens liegenden Ansatzlinie ist. Ihr eigentümlichstes Stadium erreicht sie mit der Herausbildung von Begleitzellen.

Faserknochen. Der Faserknochen (WEIDENREICH, 1923) ist sehr verbreitet. Er ist die Grundlage aller Knochenbildung. Sieht man von den Stellen, wo Sehnen in den Knochen einstrahlen, ab, so tritt der Faserknochen in den langen Röhrenknochen der Tetrapoden meist als zonarer Periostknochen (Abb. 4) auf. Durch helle Ansatzlinien getrennte, verschieden breite Zonen bauen ihn auf und zeigen, daß er durch Apposition von Periostlamellen wächst (Abb. 1 und 15). Seine Zellen sind meist wenig regelmäßig gestaltet, pflaumenkernförmig mit mehr oder weniger deutlich konzentrischer Anordnung und longitudinaler oder schraubiger Richtung. Die Fasern setzen radiär oder schräg durch die Zonen hindurch. Die Dicke der Zonen unterliegt keinen Regeln. Nur selten entspricht eine schmale Zone auch einer einzigen Lage von Knochenzellen. Die skulptierten Deckknochen der Chelonier und Krokodile und besonders die der Stegocephalen bestehen ebenfalls aus Faserknochen. Die Skulpturschicht ist bei manchen Stegocephalen ausgesprochen zonar; die Zonen sind meist recht schmal, aber sie weisen die gleichen Einbuchtungen auf, wenn sie an die stets vorhandenen primären Gefäße grenzen (Abb. 3). Fasern und helle Ansatzlinien sind meist recht deutlich wahrzunehmen. Ähnliche Verhältnisse sind bei manchen Crossopterygiern, z. B. bei *Polyplacodus*, angedeutet.

Eine ganz besondere Art des Faserknochens findet sich in der Skulpturschicht der Antiarchi (GROSS, 1931) und der Phyllolepiden. Hier finden sich keine Zonen mehr, dafür sieht die Skulpturschicht wie ein echter, lamellärer, ganz und gar von Knochenzellen erfüllter Knochen aus. In größter Regelmäßigkeit folgt Lamelle auf Lamelle. Die Lamellierung entsteht zum Teil dadurch, daß die Zellen höchst regelmäßig lageweise angeordnet sind und alle die gleiche Gestalt haben. Ihre langen Kanälchen, die sie an der Kante zwischen der gewölbten Ober- und der abgeplatteten Basalseite entsenden, rufen die Lamellierung hervor. Primäre Blutgefäße, die eine Einbuchtung der Lamellen hervorbringen könnten, fehlen. Die Fasern sind nur unter gekreuzten Nicols zu erkennen. Die Skulpturschicht dieser Fische stellt eine extreme Form des Faserknochens dar, die sich von den

oben beschriebenen Faserknochen der Tetrapoden weit entfernt, aber doch durch gewisse Übergänge verbunden ist, wenn man die Verhältnisse in der Skulpturschicht der Crossopterygier berücksichtigt. Auf S. 462 schreibt WEIDENREICH (1923): „Die Bildung des periostalen Faserknochens geschieht in der Form einer peripher fortschreitenden, adjunktiven Bindegewebssklerosierung; besondere Knochenbildungszellen sind hierbei nicht nachweisbar.“ Dieser Satz kann nicht in vollem Umfange aufrechterhalten werden. Schon die konzentrische Anordnung und oft auch die regelmäßige Richtung der zahlreichen Knochenzellen im zonaren Faserknochen weist auf ihre Rolle bei der Entstehung des Knochens hin. Am besten tritt aber ihre Bedeutung in der Skulpturschichte der devonischen Fische hervor. Reiner Faserknochen ohne Knochenzellen, wie er sich z. B. längs den Nähten der Antiarchiknochen findet, ist durchaus selten und keineswegs die Regel.

Die Blutgefäße des Knochens und ihre Anordnung.

Blutgefäße im zonaren Periostknochen. Die Extremitätenknochen kleiner Reptilien und Amphibien sind meist frei von Blutgefäßen. Unter den von mir untersuchten fossilen Arten befanden sich nicht so kleine Formen. Bei wenig differenzierten Knochen sind die Blutgefäße sehr enge Kanäle von meist radialem Verlauf. In der Mitte der Diaphyse verlaufen sie ziemlich genau radial und senkrecht zur Hauptachse. Zur Epiphyse zu wird ihre Stellung immer steiler. Bei *Nothosaurus* (Abb. 4) findet sich dieses Entwicklungsstadium in typischer Ausbildung. Die engen Blutgefäßkanäle gabeln sich entweder nach innen oder nach außen und sind öfters durch longitudinale Schlingen miteinander verbunden. Querverbindungen sind seltener. Bei sehr vielen Reptilien finden sich fast nur radiale Gefäße. Werden die Längs- und Querverbindungen häufiger, so entstehen unregelmäßige Blutgefäßnetze, bei denen die longitudinalen Maschen immer mehr in den Vordergrund treten. Ebenso wird dadurch, daß die Schrägstellung der ursprünglich radiären Gefäße in eine Längsstellung übergeht, erreicht, daß praktisch nur Längsgefäße in radialer Anordnung auftreten. Auf Radialschliffen erkennt man meist doch noch eine schwache Neigung, die im Querschliff nicht mehr hervortreten kann. Neben diesen primären Gefäßen treten, wenn auch spärlich, Blutgefäßkanäle auf, die in Resorptionsräumen verlaufen. Am häufigsten sind sie in der Nähe des Markraumes oder der Spongiosa.

Blutgefäße im laminaren Periostknochen. Sobald das Blutgefäßnetz eine regelmäßig konzentrische Anordnung annimmt, und zwar durch zirkuläre Querverbindungen, entsteht der laminaire Periostknochen, der sich bei manchen Reptilien und Vögeln und bei vielen Säugetieren findet. In seiner typischen Ausbildung setzt sich der Knochen aus konzentrischen Blättern zusammen, die von ebenfalls konzentrischen Blutgefäßnetzen getrennt werden (Abb. 6, 7, 13, 17 und 18). Die zirkulären Verbindungen der Blutgefäße sind nicht immer senkrecht (Abb. 13) zur Hauptachse orientiert, sondern ebensooft ist ihre Richtung schräg (Abb. 11). Die Richtung kann dann allmählich in die Längsrichtung übergehen, so daß die zirkulare Anordnung der Längsgefäße den konzentrischen Bau bedingt (Abb. 18).

Bei streng regelmäßiger Anordnung der Blutgefäße wird die Verbindung der einander konzentrisch einschließenden Gefäßnetze durch radiale Gefäßkanäle

(Abb. 7, 9, 10, 17 und 18) hergestellt. Die radialen Gefäßkanäle haben oft ein wesentlich weiteres Lumen als die übrigen Kanäle (Abb. 9). Von ihnen zweigen senkrecht nach oben und unten longitudinale Gefäße ab, und nach den Seiten geben sie ebenfalls zirkuläre Querverbindungen ab. Die radialen Gefäße sind entweder ganz gerade, oder sie bilden Zickzacklinien (Abb. 17). Die Abzweigung der Kanäle erfolgt streng gesetzmäßig: Beim Durchtritt durch ein Blutgefäßnetz schwillt der radiale Kanal trichterförmig an (Abb. 10, 18) und gibt nach allen Seiten Zweigkanäle ab. Hinter der Verzweigung ist der Kanal wieder normal dick. Die Abzweigungen bilden mit dem Radialkanal einen nach außen (periostwärts) stumpfen und nach innen (in der Richtung zum Markraum) spitzen Winkel. Vermutlich veranlaßt die Richtung des Blutstromes diese eigentümliche Art der Verzweigung. Die Anschwellung der Gefäße vor der Abzweigung der Seitenkanäle wurde vielleicht durch Blutstauung verursacht.

Bei einzelnen Formen, z. B. bei *Erythrosuchus* (Abb. 9—11), beherrschen auf einem Querschliff die radialen Blutgefäße, namentlich im Inneren des Knochens, das Bild; zirkuläre Verbindungen treten zurück, da sie so schräg verlaufen, daß sie schwer von den longitudinalen Gefäßen, die natürlich die Hauptmasse der Gefäße ausmachen, zu unterscheiden sind (Abb. 11). Auch ist die Anordnung der Blutgefäßnetze nicht so streng konzentrisch ineinandergeschachtelt, sondern sie stehen durch zahlreiche schräge Radialzweige der longitudinalen Gefäße in Verbindung. Es ist eine Anordnung, die zwischen dem diffusen Netzwerk und dem konzentrischen Netzwerk steht. Sehr ausgeprägt sind dagegen die radialen Gefäße, die besonders deutlich hervortreten, wenn sie in der Ebene des Querschliffes liegen (Abb. 9).

Sehr regelmäßig ist die Anordnung der Blutgefäße bei *Kannemeyeria* (Abb. 6) und bei *Brachiosaurus* (Abb. 17 und 18). Bei *Plateosaurus* (Abb. 13), beim Strauß und bei vielen Säugetieren treten radiale Gefäße ganz in den Hintergrund; neben dem herrschenden System der longitudinalen Gefäße finden sich zahlreiche zirkuläre Querverbindungen. Auch die Schrägstellung der Radialgefäße kann an ihrer geringen Auffälligkeit im Querschliff schuld sein. Eine Eigentümlichkeit vieler Gefäße im laminaren Periostknochen ist die seitliche oder radiale Abplattung. Ihr Querschnitt ist daher meist kein Kreis, sondern ein Oval (Abb. 11, 17).

Blutgefäße im sekundären Osteonknochen. Ist der Periostknochen durch Sekundär-osteone ganz verdrängt, so treten an Stelle der radialen und zirkulären Blutgefäße allein die longitudinalen. Von den longitudinalen Blutgefäßen aus beginnt die Resorption, die den Raum für die sekundären Osteone schafft (Abb. 17). Die Kanäle der sekundären Osteone sind nun die Blutgefäßkanäle des Knochens. Ihr Verlauf ist fast ausschließlich longitudinal. Am stärksten tritt die Änderung im Querschnittsbild des Knochens hervor; man sieht nur noch quergetroffene Blutgefäßkanäle (Abb. 14). In den Knochen jüngerer Individuen von *Cervus* und *Bos* sieht man oft deutlich eine zirkuläre und auch eine radiale Anordnung der sekundären Osteone, woraus ihre Entstehung aus den longitudinalen Abzweigungen der Radialgefäße und der Zirkulargefäße deutlich hervorgeht. (Vgl. GEBHARDT, 1901, S. 478, Tafel 19, Fig. 48 und 49.) In vielen der von MÁTYÁS gegebenen Abbildungen von Querschnitten durch Säugetierfemora tritt ebenfalls die durch den ehemals konzentrisch laminaren Bau hervorgerufene konzentrische Anordnung der sekundären Osteone hervor. Geht die Entwicklung weiter, so daß

die sekundären Osteone immer weiter aufgelöst und umgebaut werden und zum Schluß die sog. Osteonbrekzie auftritt, so ist von der ursprünglichen Anordnung nichts mehr zu erkennen (z. B. bei *Brachiosaurus* und *Iguanodon*). Der zonare Periostknochen (Abb. 4) ist massiv, da die radialen Blutgefäße ihm gegenüber an Masse sehr zurücktreten. Der konzentrisch vascularisierte laminare Periostknochen (Abb. 6) besteht aus lauter konzentrisch ineinandergeschachtelten Röhren, die durch Gefäßnetze getrennt werden. Die Knochensubstanz zwischen den Maschen der Gefäßnetze verbindet die Knochenröhren fest miteinander. Der sekundäre Osteonknochen (Abb. 14) ist wie ein Kabel aus lauter dickwandigen Röhren zusammengesetzt.

Primäre und sekundäre Osteone.

Als sekundäres Osteon wird hier das bezeichnet, was im allgemeinen schlechtbin Osteon oder HAVERSSESches System genannt wird. Es ist die dickwandige Knochenröhre, die in einem Resorptionskanal entstanden ist und ein Blutgefäß einschließt. Anschließend an SEITZ soll der Querschnitt eines Osteons „Hof“ genannt werden. Der Hof der sekundären Osteone wird von einer Kittlinie umgeben, die ihrerseits durch eine ausgebuchtete Resorptionslinie begrenzt wird (Abb. 2, 20). Die Buchten der Resorptionslinie sind meist größer als die Lacunen des primären Gewebes. Sie sind also nicht durch Eröffnung von Knochenzellen entstanden, sondern sie werden durch Osteoclasten hervorgerufen. Das Sekundärosteon besteht aus dem „Schalenknochen“ WEIDENREICH'S, der sich durch lamellären Bau, regelmäßige konzentrische Anordnung der stets vorhandenen Knochenzellen, Fehlen von groben Fasern und Vorhandensein von feinen, regelmäßig angeordneten Fibrillenbündeln auszeichnet. Das Wachstum geht zentripetal vor sich und kann öfters zur Obliteration des Gefäßkanales führen. In den Arbeiten von GEBHARDT und WEIDENREICH finden sich eingehende Beschreibungen der sekundären Osteone. Die sekundären Osteone bauen bei manchen Reptilien (*Brachiosaurus*) und bei vielen Säugetieren die Knochen fast ausschließlich auf.

Als primäre Osteone sollen die sehr ähnlich aufgebauten Knochenröhren, die ein primäres Blutgefäß einschließen, bezeichnet werden. Ihrer Entstehung ist *kein* Resorptionsprozeß vorausgegangen. Daher fehlt auch die buchtige Resorptionslinie. Die Grenze zwischen dem primären Osteon und dem umgebenden Faserknochen kann durch die Struktur des Osteons sehr deutlich hervorgehoben werden; meist aber findet ein allmählicher Übergang in den Faserknochen statt (Abb. 2, 19). Dennoch soll von einem primären Osteon gesprochen werden, da es, abgesehen von einer Übergangzone, den Feinbau eines sekundären Osteons hat. Der Blutgefäßkanal ist von zahlreichen, feinen Lamellen umgeben, in denen die Knochenzellen konzentrisch angeordnet sind. In den Lamellen fehlen grobe Fasern. Schon durch die Farbe und ihr optisches Verhalten heben sich die Lamellen deutlich vom umgebenden Faserknochen ab. Ihre Entstehung verdanken sie nicht einem Resorptionsvorgang; primär schließt der Faserknochen einen weithumigen Kanal ein, der sehr bald sein Lumen durch zentripetale Ablagerung von Lamellen einengt. Sehr deutlich ist dieser Vorgang an der Außenschicht wachsender Knochen zu studieren, z. B. bei vielen Vögeln, bei Säugetieren und bei manchen Reptilien. Sehr scharf hebt sich das primäre Osteon von dem unregelmäßigen grobfaserigen Knochen ab. Das läßt sich schon bei den pteraspidomorphen Ostracodermen,

bei den Placodermen und anderen Fischen sehr deutlich beobachten. Bei verschiedenen Säugetieren, z. B. bei *Sus*, sind die primären Osteone, die die Blutgefäße des laminaren Periostknochens umgeben, so ausgesprochen lamellär (speziell auch in ihrem optischen Verhalten), daß sie sich nicht von den sekundären Osteonen unterscheiden. Dies ist wohl der Grund dafür, daß ΜΑΤΥΑΣ diese Osteone als echte Osteone beschreibt und gar nicht den Unterschied, der zwischen ihnen und den sekundären Osteonen besteht, hervorhebt. Bei Vögeln finden wir fast nur diese Osteone, die allerdings keine Lamellierung aufweisen, da alle Knochenzellen und Fasern untereinander parallel und zur Gefäßachse longitudinal verlaufen. An solchen Osteonen beobachtet man natürlich auch keine Resorptionslinien. WEIDENREICH (1923) rechnet daher auch das sog. „parallelfaserige“ Gewebe der Vögel zum „Schalenknochen“. Auch dies ist eine Stütze für die Ansicht, daß das primäre Osteon, abgesehen von seiner Übergangszone zum Faserknochen, aus Schalenknochen besteht, und daß die Resorption von Knochengewebe nicht die unerläßliche Voraussetzung für die Entstehung von Schalenknochen ist. Ein großer Teil des laminaren Periostknochens besteht aus Schalenknochen, nämlich alle seine primären Osteone, und die machen oft die Hälfte des Knochens aus (Abb. 7).

Die Spongiosa vieler Reptilien und fast aller Fische setzt sich aus primären Osteonen zusammen, zwischen denen sich verschiedenartiger Faserknochen findet. Bei den Stegocephalen haben die primären Blutgefäße die gleiche longitudinale Richtung wie die sekundären Osteone, und man kann, da sie unmittelbar nebeneinander liegen, gut ihre Ähnlichkeit im lamellären Aufbau und ihre Verschiedenheit in der Begrenzung erkennen (Abb. 1 und 2). Die primären Osteone fügen sich mit einer Übergangszone kontinuierlich in den zonaren Faserknochen, dessen Zonen vor dem Osteon zurückbiegen oder es allseitig umschließen. In letzterem Falle sind die Zellen des umgebenden Faserknochens ebenfalls zirkular angeordnet. Bei vielen Fischen, z. B. bei den Crossopterygiern, sind die primären Blutgefäße von mehreren Zellagen in konzentrischer Anordnung umgeben; aber diese konzentrische Umgebung hebt sich in keiner Weise von dem übrigen Knochengewebe ab, weder in der Farbe noch in der Struktur, da auch im umgebenden Knochen grobe Fasern fehlen. Unter gekreuzten Nicols zeigen diese wenig ausgeprägten Höfe aber dennoch sehr deutlich eine Aufhellung und das negative Kreuz. Wie die zirkulären Knochenzellen und das Aufleuchten im polarisierten Licht anzeigen, sind auch diese Blutgefäßwandungen zirkulär gefasert. Auch sie sind noch den primären Osteonen zuzuzählen, wenn sie sich auch nur wenig von dem umgebenden Knochengewebe unterscheiden und die Größe ihrer Höfe gering ist. Bei den Reptilien finden wir viele ähnliche Primärosteone, so z. B. bei *Nothosaurus* (Abb. 4), der überhaupt alle Entwicklungsstadien und Möglichkeiten der Osteone aufweist. Ein großer Teil der engen Blutgefäßkanäle, die sich im Faserknochen finden, so etwa die radialen Blutgefäße von *Nothosaurus*, sind nicht von einem primären Osteon eingeschlossen. Nur ein kleiner heller Hof, in dem selten einige zirkuläre Zellen zu erkennen sind, hebt sich deutlich vom grauen Faserknochen ab (Abb. 5). Diese unlamellierten Höfe leuchten unter gekreuzten Nicols und haben das negative Kreuz.

Aber es finden sich auch viele enge Gefäßkanäle, die überhaupt keinen Einfluß auf die Knochenzellen des umgebenden Faserknochens ausüben. Sie sind aber

auch keine durchbohrenden Kanäle, sondern sie entstanden zu gleicher Zeit mit den primären Faserknochen. Ihr Einfluß auf den Faserknochen ist oft nur dadurch zu erkennen, daß seine Zonen vor ihnen nach innen buchtig einbiegen, was man bei den meisten Reptilienknochen wahrnehmen kann. Auch diese Einbuchtungen können vollständig fehlen. In der Skulpturschicht der Stegocephalen sind die Einbuchtungen der Zonen ebenfalls zu beobachten (Abb. 3). Bei den Antiarchi finden sich in manchen Tuberkeln der Skulpturschicht sehr zahlreich enge Blutgefäße, die aber keinen Einfluß auf das Knochengewebe ausüben. Sie sehen wie durchbohrende Kanäle aus, obgleich ihre Wandungen glatt sind. Blutgefäße mit kleinen hollen Höfen sind bei Crossopterygiern nicht selten. Echte primäre und sekundäre Osteone entstehen nur im Zusammenhang mit *weillumigen*, primär oder durch Resorption entstandenen Kanälen, die dann durch die Bildung des Osteons eingengt werden. Sekundäre Osteone entstehen nur von Longitudinalkanälen aus.

Einteilung des Knochengewebes.

Es liegen verschiedene Einteilungen des Knochens als Gewebe vor, je nachdem welche Gesichtspunkte bei der Beurteilung im Vordergrund standen. In dem Lehrbuch von SCHAFFER (1933) finden wir eine Einteilung des Knochengewebes in: 1. lamellären, 2. parallelfaserigen (Vögel) und 3. geflechtartigen Knochen. Die Einteilung geht von der Art der Faserung aus. Lamelläres Knochengewebe findet sich vorwiegend in den Osteonen (HAVERSSchen Systemen), parallelfaseriges Gewebe in Vogelknochen und geflechtartiges Gewebe in der Ontogenese des Knochens und bei niederen Wirbeltieren. WEIDENREICH vereinigt den parallelfaserigen Knochen mit dem lamellären Knochen unter dem Namen Schalenknochen; den geflechtartigen Knochen bezeichnet er anschließend an KÖLLIKER als Faserknochen, der nicht nur dort, wo Sehnen einstrahlen, auftritt, sondern auch die gesamten Knochen niederer und kleiner Wirbeltiere aufbaut. Die WEIDENREICHsche Terminologie wird von SCHAFFER (1933) nicht übernommen. Da sich bei Fischen (Placodermen und Crossopterygiern) ein Knochengewebe findet, das zwar dem Faserknochen WEIDENREICHs zuzuzählen ist, aber durch lamellären Bau und die beherrschende Rolle der Knochenzellen stark abweicht, ist die Anwendung der WEIDENREICHschen Terminologie nicht immer durchführbar. Auch bei der Beurteilung der Knochen ist ihr Feinbau als Einteilungsmerkmal nicht so geeignet, wie ihre Entstehung und die Art des Wachstums. Es wäre am bequemsten, von Primär- und Sekundärknochen zu sprechen, wobei unter Sekundärknochen ein Knochen verstanden wird, in dem nach erfolgter Resorption sich Sekundärosteone gebildet haben, die den Knochen fast ausschließlich aufbauen. Aber diese Bezeichnungen sind bekanntlich schon im anderen Sinne und leider recht unzweckmäßig im Gebrauch gewesen.

Es ist am besten, wenn für die Unterscheidung des Knochens *nach seinem feineren Aufbau* die WEIDENREICHschen Bezeichnungen beibehalten werden. Da aber auch die primären Osteone größtenteils aus Schalenknochen bestehen, sie aber andererseits gleichzeitig mit dem sie einschließenden Faserknochen primär ohne vorausgehende Resorption entstehen, so läßt sich ein solcher Knochen, der beide Gewebsarten umfaßt, nicht als Faserknochen bezeichnen, auch wenn der Faserknochen den Schalenknochen überwiegt. Ich wähle deswegen für den *primär entstehenden Knochen, der durch Apposition auf der Knochenoberfläche*

wächst, die schon oft gebrauchte Bezeichnung *Periostknochen*. Sein Wachstum, sein oft zonarer oder gar lamellärer Aufbau gehen auf das Periost zurück. *Der Knochen wächst zentrifugal durch Apposition auf der Oberfläche*. Anders wächst dagegen der Knochen, der sich um die Blutgefäße und den Markraum bildet. *Er wächst zentripetal und schränkt dadurch das Lumen des eingeschlossenen Kanals oder Hohlraumes immer mehr ein*. Ich bezeichne ihn als *Osteonknochen*, da er sich aus lauter Osteonen zusammensetzt. Jedes dieser Knochengewebe kann nun in verschiedenen Formen auftauchen; außerdem gibt es eine große Zahl von Mischknochen, bei denen der Anteil der beiden Knochenarten recht verschieden sein kann. Die Klassifikation dieser verschiedenen Formen des Knochengewebes ist unvollkommen, da sie schwer nach einem einheitlichen Prinzip durchzuführen ist. Es handelt sich um Typen, die durch besondere Ausprägung bestimmter Merkmale oft in reiner Form auftreten, sonst aber durch Übergänge verbunden sind. *Ich unterscheide folgende Arten des Periostknochens: 1. Skulpturknochen, 2. Isopedin, 3. Nahtfaserknochen, 4. zonarer Periostknochen und 5. laminarer Periostknochen*. Die drei ersten Arten finden sich in reiner Form nur bei Fischen, speziell bei manchen Arthrodiren (*Phyllolepis*), den Antiarchi und Crossopterygiern.

Der Skulpturknochen ist ein Periostknochen, der die Skulpturschicht aufbaut. Charakteristisch ist der lamelläre Aufbau durch regelmäßige Anordnung und Gestalt der meist kugeligen Knochenzellen. Zonen fehlen. Die radial vom Zentrum der Skulpturen ausstrahlenden Fasern sind nur polarisationsmikroskopisch wahrnehmbar.

Das Isopedin bildet die Basalschicht der Knochen mancher Fische (Antiarchi, Crossopterygier und Cephalaspiden). Es wird durch regelmäßig abwechselnde Lagen, in denen alle Knochenzellen und Fasern gleichgerichtet sind, charakterisiert. In den einzelnen Lagen tritt aber *keine* Lamellierung auf. Die Fasern sind meist nur indirekt wahrnehmbar.

Der Nahtfaserknochen findet sich längs den Nähten; am typischsten in den Antiarchiknochen. Er ist zonar geschichtet, die Fasern sind zu regelmäßig angeordneten Bündeln mit polygonalem Querschnitt vereinigt. Knochenzellen fehlen meist gänzlich. *Alle drei Knochenarten gehen an den Nähten kontinuierlich ineinander über*. Ihr Wachstum geht vom Periost aus. Blutgefäße fehlen oder sie treten in Form enger Kanäle auf, die das Gewebe aber nicht weiter beeinflussen.

Der zonare Periostknochen tritt zuerst andeutungsweise in der Skulpturschicht einzelner Crossopterygier auf. Bei den Stegocephalen tritt die Lamellierung der Skulpturschicht zugunsten einer Zonenbildung in den Hintergrund, so daß die Skulpturschicht hier aus zonarem Periostknochen besteht. Es tauchen Ansatzlinien auf, die sich vor den recht zahlreichen engen Blutgefäßkanälen einbuchten. Die Gestalt und die Anordnung der zahlreichen Knochenzellen sind meist unregelmäßig. Aus rein zonarem Periostknochen bauen sich primär die meisten Röhrenknochen auf. Weit verbreitet ist er bei zahlreichen Reptilien, bei den Stegocephalen, bei kleinen und primitiven Säugetieren. Charakterisiert wird er durch die verschieden breiten, unregelmäßigen Zonen und die Ansatzlinien. Blutgefäße fehlen bei kleinen Arten, sonst sind sie aber meist radiär angeordnet und beeinflussen das Knochengewebe wenig. Die zahlreichen Knochenzellen sind konzentrisch angeordnet und oft longitudinal gerichtet. Ihre Gestalt ist sehr variabel. Fasern sind meist sehr deutlich und erfüllen den ganzen Knochen.

Der *laminare Periostknochen* ist meist ein Mischknochen, insofern als sehr viele primäre Osteone an seinem Aufbau teilnehmen. Der eigentliche Periostknochen beschränkt sich auf die Bildung der laminar angeordneten Knochenblätter, die wie Röhren ineinander stecken. Sie werden getrennt durch konzentrische Blutgefäßnetze, deren Gefäßkanäle — speziell die longitudinalen — von ziemlich kräftigen Primärosteonen umgeben werden. Die Ansatzlinien treten nun in Form heller Mittellinien in der Mitte der Laminae auf; engen die primären Osteone den Raum zwischen sich sehr ein, so werden die Mittellinien oft von Begleitzellen eingefasst. Die Knochenzellen des restlichen Faserknochens sind meist unregelmäßig gestaltet und unregelmäßig angeordnet. Die primären Osteone können den eigentlichen Periostknochen stark in den Hintergrund drängen. So bleibt bei manchen Vögeln (Strauße) und Säugetieren vom periostalen Faserknochen nur noch die helle Mittellinie und ihre Begleitzellen übrig. Dieser Knochen ist bei manchen Reptilien als endgültige Form oder aber nur als Wachstumsstadium sehr weit verbreitet. Er leitet zum Osteonknochen über.

Bevor die Osteonknochen beschrieben werden sollen, müssen noch einige Mischknochen erwähnt werden, die bei Fischen und Reptilien auftauchen. Einmal ist hier der *Siebknochen* der Antiarchi (GROSS, 1931) zu erwähnen. Ferner finden sich ähnliche Bildungen im laminaren Periostknochen mancher Reptilien, z. B. bei *Erythrosuchus*, nämlich dann, wenn die longitudinalen Gefäße nicht regelmäßig konzentrisch angeordnet sind. Dann umgibt eine helle Grenz- oder Mittellinie jedes primäre Osteon, und sie selbst wird von Begleitzellen eingefasst. Eine ähnliche Erscheinung beobachten wir im *primären Osteonknochen*, der sich ausschließlich aus primären Osteonen zusammensetzt, die von hellen Mittellinien, die aus umgewandelten Ansatzlinien hervorgehen, getrennt werden. Diese Grenzlinien sind der Überrest des periostalen Faserknochens. Primärer Osteonknochen ist namentlich bei Vögeln verbreitet.

Würde man die Knochen nur nach ihrer primären oder sekundären Entstehung beurteilen, so wären die laminaren Mischknochen und die primären Osteonknochen ebenfalls als Primärknochen zu bezeichnen, da sie nur vom Periost und den dort entstehenden Blutgefäßen gebildet werden. Insofern als die Grenzlinien einen Überrest des faserigen Periostknochens darstellen, sind auch die primären Osteonknochen eigentlich Mischknochen. In den hellen Mittellinien fehlen aber fast stets grobe Fasern. Sie bestehen aus Kittsubstanz und entsprechen somit nicht mehr ganz dem, was man Faserknochen nennt.

Der *sekundäre Osteonknochen* besteht aus sekundären Osteonen, die immer einen Primärknochen zur Voraussetzung haben, gleichgültig, ob dieser zonarer Periostknochen, laminarer Periostknochen oder primärer Osteonknochen war. Er verdrängt den am Außenrande stets vorhandenen Periostknochen oft so schnell, daß nichts von diesem übrigbleibt (bei vielen Säugetieren). Der Knochen bewahrt seine morphologische Gestalt, obgleich er von innen her dauernd durch die Resorption reduziert und durch Apposition ersetzt wird. Wenn die einmal gebildeten sekundären Osteone aufgelöst und wieder ersetzt werden, bildet sich der brekziöse Osteonknochen, der in der Spongiosa pilosa sogar nur aus Reststücken ehemaliger sekundärer Osteone besteht, die zwar sehr regelmäßige Pfeiler bilden können, aber nicht durch Wachstum, sondern durch Resorption entstanden sind. Der Periostknochen von *Erythrosuchus* müßte bei Zunahme der Größe der primären

Osteone direkt zum primären Osteonknochen der Vögel führen. Da aber in allen Periostknochen wenige bis sehr zahlreiche sekundäre Osteone auftauchen, so sind auch sie vielfach Mischknochen zwischen Osteonknochen und Periostknochen, die außerdem durch das Vorhandensein zahlreicher primärer Osteone noch komplizierter werden. *Drei Knochentypen treten aber besonders klar hervor: 1. der zonare Periostknochen* (Typus I von FOOTE, häufig bei Stegocephalen, bei vielen Reptilien und manchen kleinen Säugetieren); *2. der laminare Periostknochen* (Typus II von FOOTE, bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren) *und 3. der sekundäre Osteonknochen* (Typus III von FOOTE, bei einigen Reptilien und bei vielen Säugetieren).

Die hier gegebene Einteilung soll hauptsächlich dazu dienen, die Beschreibungen im speziellen Teil zu erleichtern. Da alle diese Typen und Formen zusammenhängen, und Erscheinungen einer bei allen Wirbeltieren, speziell aber bei den Tetrapoden verbreiteten Potenz sind, so ist eine klare logische Einteilung, die womöglich nur von einem Prinzip ausgeht und zugleich phylogenetisch fundiert ist, nicht möglich. Unabhängig von einander treten bei verschiedenen Wirbeltiergruppen dieselben Typen auf. Alle sind sie Zeichen einer gemeinsamen ererbten Anlage, die aber durch lange Epochen, in denen die Aufspaltung der Stämme vor sich ging, latent bleiben konnte.

Spezieller Teil.

Stegocephalia.

Untersucht wurde der Querschliff durch den Humerus von *Mastodonsaurus giganteus* und Schilfe durch Schädeldeckknochen von Mastodonsaurus und anderen

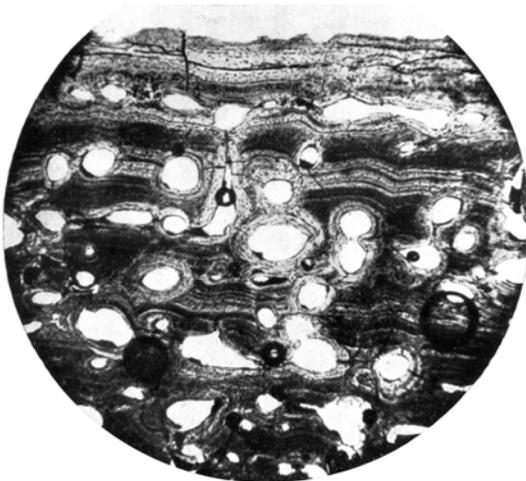


Abb. 1. *Mastodonsaurus giganteus*. Querschliff durch die Diaphysencompacta des Humerus. Primäre und sekundäre Osteone im zonaren Periostknochen. Vergrößerung 25 mal.

Labyrinthodonten. Der Humerus von *Mastodonsaurus* besteht in der Diaphyse aus zonarem Periostknochen (Abb. 1 und 2). Die Spongiosa ist an den untersuchten Knochen vollständig zerdrückt. Die Diaphyse setzt sich aus deutlichen Zonen, die von Ansatzlinien getrennt werden, zusammen. Die Knochenzellen sind konzentrisch angeordnet, ihre Gestalt ist meist spindelförmig und ihre Richtung meist longitudinal. Nicht selten finden sich auch Stellen, in denen die Knochenzellen zirkulär gerichtet sind; diese Stellen leuchten unter gekreuzten Nicols hell auf. Die Faserung des Knochens ist ziemlich grob und meist deutlich wahrnehmbar. Der Knochen wird von

zahlreichen, längsverlaufenden Blutgefäßkanälen durchbohrt; in der Nähe der Spongiosa häufen sie sich. Der größere Teil von ihnen ist von sekundären Osteonen umschlossen, namentlich in den inneren Schichten. Die sekundären Osteone

werden von einer scharfen Resorptionslinie begrenzt und bestehen aus recht zahlreichen Lamellen (Abb. 2). Im Querschliff heben sich ihre hellen Höfe sehr deutlich von den abgeschnittenen Zonen des Periostknochens ab. Die Knochenzellen sind meist längs gerichtet; die Höfe sind dann optisch inaktiv. Aber es kommen auch Osteone mit abwechselnd zirkulärer und longitudinaler Richtung der Knochenzellen vor. In der äußeren Schicht des Knochens finden sich zahlreiche, ebenfalls längs verlaufende, primäre Osteone (Abb. 2, oben). Die primären Osteone fügen sich harmonisch in die Zonen des Periostknochens, in die sie allmählich übergehen. Die Höfe sind recht groß und setzen sich aus zahlreichen Lamellen, die sich weder in der Farbe noch in der Struktur von denen der sekundären Osteone unterscheiden, zusammen. Die Anordnung der primären und sekundären Osteone ist in den äußeren Schichten deutlich konzentrisch; tiefer nach innen nimmt die Zahl der sekundären Osteone so stark zu, daß sie den zonaren Periostknochen weitgehend verdrängen; damit wird auch ihre Anordnung unregelmäßig.

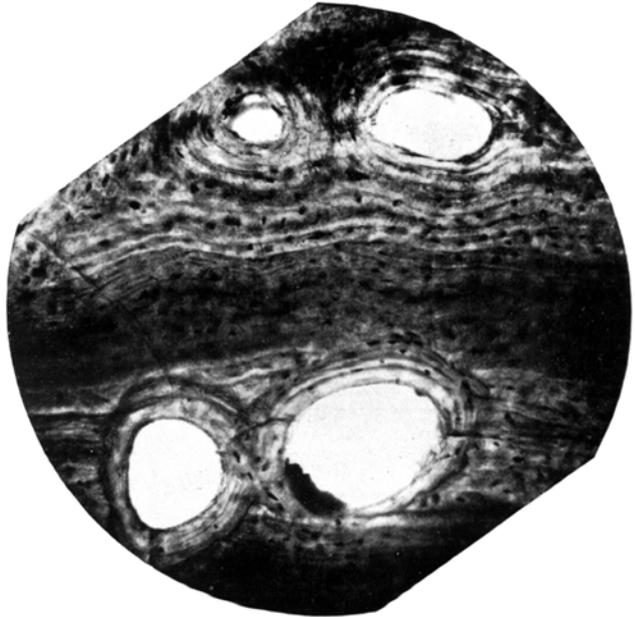


Abb. 2. Ausschnitt aus dem Schliff der Abb. 1. Die primären Osteone fügen sich in den zonaren Bau, die sekundären unterbrechen ihn. Vergrößerung 100 mal.

Die kräftig skulptierten Deckknochen bestehen aus drei Schichten, von denen die mittlere spongiös ist. Die skulptierte Oberschicht besteht aus wellig gebogenen Periostlamellen (Abb. 3), die zum Teil deutlich grobfaserig sind. Ihre Knochenzellen sind bald spindelförmig gestreckt oder auch ganz unregelmäßig gestaltet, gedrungen sternförmig. Bei *Plagiosternum* findet sich in den Tuberkeln ein Netz engster Blutgefäßkanäle, die bei *Mastodonsaurus* viel seltener sind und bei anderen



Abb. 3. *Metopias?* Aus Oberschlesien. Vertikalschliff durch den Tuberkel eines Hautknochens. Zonarer Aufbau des Knochens. Vergrößerung 25 mal.

Die kräftig skulptierten Deckknochen bestehen aus drei Schichten, von denen die mittlere spongiös ist. Die skulptierte Oberschicht besteht aus wellig gebogenen Periostlamellen (Abb. 3), die zum Teil deutlich grobfaserig sind. Ihre Knochenzellen sind bald spindelförmig gestreckt oder auch ganz unregelmäßig gestaltet, gedrungen sternförmig. Bei *Plagiosternum* findet sich in den Tuberkeln ein Netz engster Blutgefäßkanäle, die bei *Mastodonsaurus* viel seltener sind und bei anderen

Arten fehlen. In den tieferen Lagen dieser Schicht treten bereits dickwandige, aber kleine primäre und sekundäre Osteone auf, die zur Spongiosa überleiten. Der Periostknochen der Skulpturschicht ist recht deutlich zonar, was auch im Ausweichen der Zonen vor den Blutgefäßen zum Ausdruck kommt. Die Spongiosa setzt sich vorwiegend aus primären Osteonen zusammen. Ihre Faserknochenstruktur ist meist recht deutlich, da ihre Hohlräume nur von einem hellen Hof umgeben sind, dem Lamellen fehlen. Die Basalschicht besteht aus Lamellen, die nur von wenigen Blutgefäßen durchbohrt werden. Ihre Knochenzellen sind spindelförmig oder gedrunen und gleichen weitgehend denen der Skulpturschicht. Da eine bestimmte, lagenweise Orientierung fehlt, so kommt es nicht zu der eigentümlichen, regelmäßigen Streifenbildung, die bei den *Antiarchi* und *Crossopterygiern* als *Isopedin* bezeichnet wird. Die Basalschicht ist ebenfalls echter Periostknochen. Der Aufbau der Deckknochen, speziell der ihrer Skulpturschicht, gleicht weitgehend dem zonaren Periostknochen in den Röhrenknochen. Eine regelmäßige und charakteristische Differenzierung der einzelnen Schichten, wie sie bei so zahlreichen devonischen Fischen vorkommt, fehlt in den Deckknochen der Labyrinthodonten.

Reptilia.

Synaptosauria. *Nothosaurus*. Untersucht wurden Querschliffe durch das Femur, den Humerus und Rippen von Exemplaren aus Sachsen und Oberschlesien. Je nach dem Alter sind die Knochen etwas verschieden aufgebaut. Der Humerus eines kleinen Exemplares ist ein fester Knochen mit enger Markhöhle (Abb. 4). Die Markhöhle ist von einem lamellären Markosteon umgeben, dessen Zellen zirkuläre Richtung haben. Das Markosteon leuchtet unter gekreuzten Nicols hell auf. Die Diaphyse besteht aus zonarem Periostknochen. Die durch helle Ansatzlinien getrennten Zonen werden von zahlreichen Blutgefäßkanälen eingebuchtet. Die nicht regelmäßig gestalteten Knochenzellen sind meist longitudinal gerichtet; in manchen Zonen aber haben sie eine streng zirkuläre Richtung, wie im Markosteon. Diese Zonen sind hell gefärbt und zeigen dasselbe optische Verhalten wie das Markosteon. Die zahlreichen Blutgefäße haben meist eine radiale Anordnung und eine steil schräge Richtung. Die Blutgefäße sind entweder von ganz kleinen hellen, unlamellierten Höfen umgeben oder sie beeinflussen das umgebende Knochengewebe überhaupt nicht. Sekundäre Osteone fehlen, aber einige Resorptionsräume sind schon vorhanden. Im Femur sind die Blutgefäße zahlreicher und stärker geneigt. Sie haben auch zahlreiche Querverbindungen. Der Markraum ist durch Vorsprünge und Brücken spongiosaartig geworden. In der Rippe eines älteren Individuums treten die engen Gefäßkanäle in den Hintergrund, es überwiegen längsverlaufende, weitlumige Kanäle, die teils von primären, teils von sekundären Osteonen eingeschlossen werden. Viele sichelförmige sekundäre Höfe deuten ebenso wie Resorptionsräume auf eine lebhafte Umbautätigkeit. Zwischen den Osteonen der inneren Schicht sind die gehäuften Knochenzellen ganz unregelmäßig gestaltet und angeordnet; ab und zu treten sogar helle Mittellinien in den Zellstreifen zwischen den Osteonen auf. Das sind erste Andeutungen des für den laminaren Periostknochen typischen Baues. *Die Nothosaurus-Knochen sind besonders gute Beispiele für den bei der Mehrzahl der Reptilien vorkommenden zonaren Periostknochen.*

Plesiosaurus. Untersucht wurde ein sehr großes Femur von *Cryptocleides* (Oxfordton von Fletton) und eine Rippe von *Peloneustes*. SEITZ hat ausführlich den Querschliff einer Plesiosaurusrippe beschrieben, die sich durch sehr regelmäßige konzentrische Anordnung der längsverlaufenden Gefäßkanäle auszeichnet. Bei *Peloneustes* ist die Anordnung der relativ weitlumigen Gefäße nicht so regelmäßig. Das Femur von *Cryptocleides* besteht ausschließlich aus Periostknochen mit nur undeutlicher Zonenbildung. Im Inneren ist der Knochen spongiös; hier finden sich auch recht viele Resorptionsräume, aber noch keine sekundären Osteone. Der Knochen ist von zahlreichen engen Gefäßkanälen erfüllt, die im Inneren meist longitudinal verlaufen, während sie in einer sich deutlich abhebenden Außenschicht Netze mit zahlreichen Querverbindungen bilden. Die Gefäße haben meist einen kleinen hellen Hof ohne Lamellen um sich. Echte primäre Osteone finden sich nur in der inneren Spongiosa, die hauptsächlich aus Faserknochen besteht. Die Knochenzellen haben in der äußeren Hälfte meist longitudinale Richtung, innen sind sie unregelmäßig gerichtet und angeordnet. Die unregelmäßige Anordnung der Gefäßnetze, die eine deutliche Zonenbildung verhindert, tritt besonders klar im Radialschliff hervor. In der Spongiosa treten verstreut zwischen den Gefäßen blasse Mittellinien auf, die von dicht gehäuften und unregelmäßig gestalteten Zellen begleitet werden. Die Zellen der primären Osteone sind spindelförmig und parallel zur Längsachse des Gefäßkanales gerichtet. Der Bau des Femurs von *Cryptocleides* ist noch undifferenzierter als der von *Nothosaurus*.



Abb. 4. *Nothosaurus* sp. Querschliff durch die Diaphyse des Femurs. Zonarer Periostknochen mit zahlreichen radialen Gefäßen, die von kleinen, hellen Höfen oder primären Osteonen umgeben werden. Innen Markosteon. Vergrößerung 25mal.

Ichthyopterygia. *Ichthyosaurus* und *Ophthalmosaurus*. Von diesen Tieren stand mir nur wenig Material zur Verfügung. Ein Querschliff durch den Unterkiefer von *Ichthyosaurus* sp. (Lias von Whitby) zeichnet sich durch zahlreiche primäre und sekundäre Osteone aus, deren Wandungen oft recht dick sind. Viele Resorptionsräume zeugen von der lebhaften Umbautätigkeit, die den ursprünglichen Periostknochen stark verdrängte.

Querschliffe durch die Rippen von *Ophthalmosaurus icenicus* (Oberer Jura von Peterborough) sind sehr geeignet, um die Verdrängung typischen zonaren Periostknochens durch die Resorptionsräume und sekundären Osteone zu studieren. Der Knochen besteht aber in der Hauptsache noch aus zonarem Periostknochen, der von zahlreichen Längsgefäßen durchzogen wird. In der Mitte findet sich eine weitmaschige Spongiosa. Zahlreich und gut entwickelt sind auch die primären

Osteone, neben denen sich Blutgefäße finden, die zwar von Knochenzellen konzentrisch umgeben sind, denen aber echte Lamellen fehlen.

Lepidosauria und Rhynchocephalia. *Mosasaurus* und *Simoesosaurus*. Untersucht wurden Querschliffe durch den Unterkiefer und durch eine Rippe von *Mosasaurus* sp. aus dem Obersenen von Maastricht. Die Rippe besteht aus zonarem Periostknochen, der in der Mitte spongiös ist. Zahlreiche, von primären und sekundären Osteonen eingeschlossene Gefäßkanäle durchbohren den Knochen. In der Nähe der Spongiosa verdrängen sie den zonaren Periostknochen fast ganz.

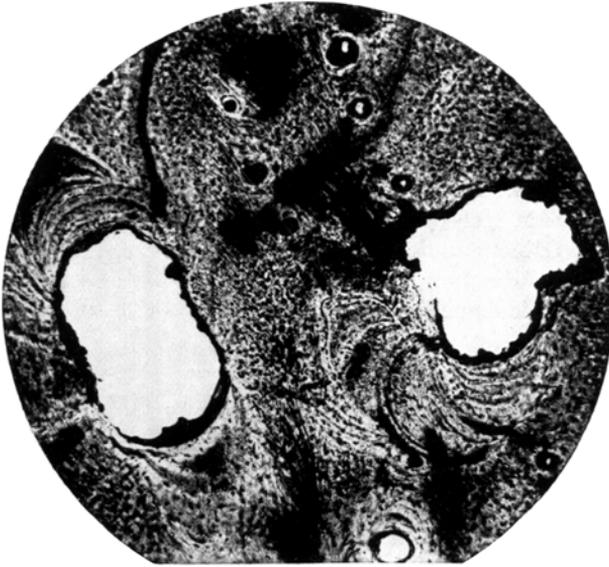


Abb. 5. *Mosasaurus*. Querschnitt durch die Compacta des Unterkiefers. Sichelförmige sekundäre Osteone und Resorptionsräume im zonaren Periostknochen. Vergrößerung 52mal.

Die Spongiosa besteht überwiegend aus primären Osteonen, deren spindelförmige Knochenzellen sehr lang sind und eine zirkuläre Richtung haben. In der Compacta sind Osteone mit zirkulärer Zellenrichtung selten; meist sind die Zellen sowohl bei den primären als auch bei den sekundären Osteonen longitudinal gerichtet. Öfters besteht ein Hof aus einem breiteren äußeren Ring mit longitudinal gerichteten Zellen, der einen schmalen inneren Ring mit zirkulär gerichteten Zellen einschließt. Die primären Osteone sind meist von einem hellen Saum umgeben.

Unter gekreuzten Nicols leuchten alle zirkulär strukturierten Osteone hell auf. Dies Nebeneinander von Osteonen mit bald zirkulärer, bald longitudinaler Zellrichtung ist charakteristisch für *Mosasaurus*. Die Knochenzellen des zonaren Periostknochens sind längsgerichtet.

Der Unterkiefer zeigt alle Spuren lebhaftester Umbautätigkeit. Die dünne Compacta besteht aus typischem zonarem Periostknochen, dessen Fasern sehr regelmäßig, büschelförmig angeordnet sind, so daß sie im Tangentialschliff direkt an Dentinröhrchen erinnern können. In der Compacta finden sich zahlreiche primäre Osteone; etwas tiefer liegen die Resorptionsräume und Sekundärosteone. Osteone mit zirkulärer Zellrichtung fehlen im Querschliff durch den Unterkiefer; seine Spongiosa besteht aus Resorptionsräumen. Die sekundären Osteone haben oft einen sichelförmigen Querschnitt, da ihre Gefäße wanderten und deshalb auf der einen Seite Knochensubstanz ablagerten, während auf der anderen Seite resorbiert wurde. Nicht selten sind ganze Ketten solcher sichelförmigen Lamellen (Abb. 5). Ähnliche Bildungen beschrieben DEMETER und MÁTYÁS (1928, Tafel IV, Fig. 64) von *Felis leo*. *Mosasaurus* ist zum Studium des Periostknochens der primären und sekundären Osteone sehr geeignet. Leider besaß ich

kein Material vom Humerus oder Femur. Bereits SEITZ hat auf einige der erwähnten Eigentümlichkeiten hingewiesen.

Ein Querschliff durch einen recht schlecht erhaltenen Humerus des Rhynchocephalen *Simoedosaurus* (Unteres Eocän von Cernay) besteht aus typischem zonaren Periostknochen, der innen von buchtigen Resorptionsräumen erfüllt wird. Die Mitte besteht aus einer groben Spongiosa, die nur noch Spuren von Periostknochen aufweist. Die sehr unregelmäßig gestalteten sekundären Osteone haben, soweit man es erkennen kann, zirkuläre Zellrichtung und deutliche Lamellierung.

Chelonia. Da fossile Arten selten sind, wurden Querschnitte durch den Humerus rezenter Arten untersucht, und zwar von *Testudo elephantia*, einer typischen Landschildkröte, und von der Seeschildkröte *Chelonia mydas*. Nur die Panzer wurden an fossilem Material untersucht. Die Diaphyse des Humerus von *Testudo elephantia* ist, abgesehen von der spongiösen Auflockerung der Mitte, kompakt. Sie besteht größtenteils aus typischem zonaren, sehr deutlich gefaserten Periostknochen. Die Außenschicht des Knochens wird von vielen engen Blutgefäßen, die nur einen kleinen hellen Hof haben, durchbrochen. Die Anordnung der Gefäße folgt der konzentrischen Anordnung der Zonen; hierin gleicht der Knochen weitgehend dem von *Nothosaurus*. Tiefer innen finden sich aber neben spärlichen primären Osteonen, größere Resorptionsräume und zahlreiche sekundäre Osteone. Die meisten Osteone, aber nicht alle, haben longitudinal gerichtete Zellen. An manchen Stellen finden sich die sekundären Osteone so zahlreich, daß sie den primären Osteonknochen ganz verdrängt haben. Die Spongiosa besteht aus primären Osteonen mit zirkulärer Zellrichtung; sekundäre Osteone sind in ihr selten. Der Knochen erinnert in seinem feineren Aufbau an den von *Ichthyosaurus* und *Mosasaurus*.

Die Diaphyse des Humerus von *Chelonia mydas* besteht aus zwei Schichten. Die innere Schicht schließt sich an die Spongiosa, in die sie übergeht. Die ziemlich weitmaschige Spongiosa setzt sich aus Primärosteonen, deren Zellen schraubige Anordnung haben, zusammen. In der Nähe der Spongiosa finden sich viele sekundäre Osteone mit schrägen zirkulären oder longitudinal gerichteten Zellen. Sie bilden den größten Teil der Innenschicht. Die Außenschicht besteht aus zonarem Periostknochen, der von zahlreichen engen Gefäßkanälen durchbohrt wird, die bald longitudinal verlaufen, bald unregelmäßige Netze bilden. Die Kanäle sind von kleinen Höfen umgeben. Der Unterschied zwischen einer echten Land- und einer echten Seeschildkröte ist im Knochenbau relativ unbedeutend. Aber das Untersuchungsmaterial ist zu gering, um ein abschließendes Urteil fällen zu können. Vielleicht kommt bei anderen Schildkrötenarten auch der laminare Periostknochen vor.

Die Knochenplatten des Panzers von *Trionyx* (Tertiär) haben einen einfachen Bau aus drei Schichten. Die Skulpturschicht ist typischer faseriger Periostknochen mit deutlicher Lamellierung. Sie ist von zahlreichen Blutgefäßen erfüllt, die manchmal von kleinen Höfen umgeben werden. Die Fasern verlaufen schräg oder geschlängelt radial. In der tieferen Skulpturschicht finden sich ganz spärlich primäre und sekundäre Osteone. Die Knochenzellen dieser Schicht sind sehr verschiedenartig gestaltet: gedrungen spindelförmig oder sternförmig. Die Spongiosa ist aus primären Osteonen aufgebaut, neben denen sie zahlreiche Resorptionsräume und sekundäre Osteone enthält. Die Basalschicht ist lamellärer

Periostknochen mit langen spindelförmigen Zellen, deren Richtung sich manchmal überkreuzt, so daß eine isopedinartige Streifung entsteht.

Crocodylia. *Mystriosaurus*. Knochen rezenter Krokodile sind relativ oft untersucht worden. Die Knochen fossiler Arten weichen anscheinend nur wenig von denen der rezenten Arten ab. Ich konnte Querschliffe vom Unterkiefer, von Rippen und Hautpanzerplatten des *Mystriosaurus* aus dem Lias von Holzmaden anfertigen. Die Knochen bestehen aus zonarem Periostknochen, der zahlreiche Blutgefäßkanäle enthält. In der Mitte findet sich eine weitmaschige Spongiosa, die zum größten Teil aus sekundären Osteonen besteht. In der

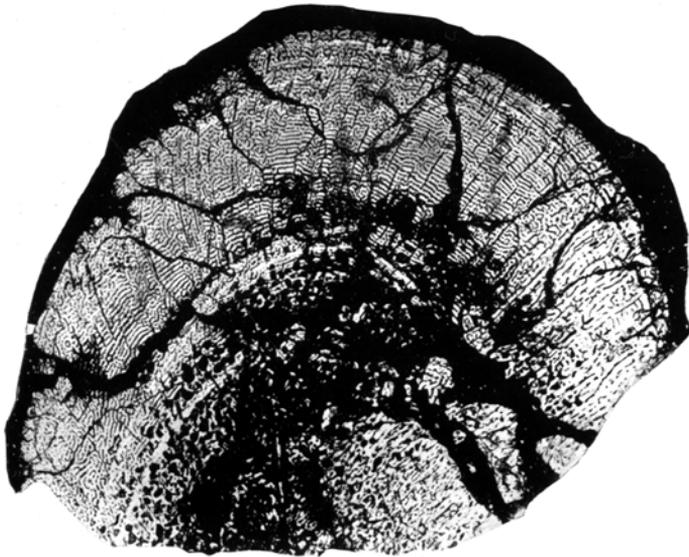


Abb. 6. *Kannemeyeria simocephalus*. Querschnitt durch die Diaphyse des Humerus. Typischer laminarer Periostknochen mit sehr deutlichen radialen und zirkulären Gefäßen. Vergrößerung 3mal.

Compacta sind viele primäre und sekundäre Osteone, deren Knochenzellen longitudinal gerichtet sind. Nur die äußersten Lamellen haben zirkuläre Richtung der Zellen. Im Unterkiefer finden sich nicht selten wandernde Blutgefäße, die an der einen Seite resorbierten, auf der anderen Seite eine sichelförmige Osteonlamelle an die andere fügten. Die Hautpanzerplatten sind sehr deutlich gefaserte Periostknochen. Die Spongiosa enthält neben zahlreichen Resorptionsräumen viele primäre und sekundäre Osteone. In der Basalschicht finden sich nur wenige Gefäße, dagegen sind sie in der Skulpturschicht sehr häufig.

Theromorpha. *Kannemeyeria simocephalus*. Untersucht wurde ein Querschliff und ein Längsschliff durch die Diaphyse eines Humerus. Das spärliche Material gab dennoch einen guten Einblick in den Aufbau des Knochens, der in sehr reiner Form den Laminartypus des Periostknochens veranschaulicht (Abb. 6). Die Spongiosa ist vollständig zerdrückt, ein Markosteon fehlte anscheinend. Die Compacta besteht aus konzentrischen, ineinandersteckenden Röhren, die durch ebenfalls konzentrisch sich ausbreitende Gefäßnetze getrennt und begrenzt werden. Die Knochensubstanz zwischen den Maschen des Gefäßnetzes verbindet

die einzelnen Röhren fest miteinander. Die Gefäßkanäle sind fast durchweg gleich dick. Sie breiten sich in konzentrischen, sehr regelmäßigen Netzen aus, die durch gerade, streng radial verlaufende und in der Transversalebene liegende Radialgefäße verbunden werden (Abb. 7). Die Netze bestehen in der Hauptsache aus Längsmaschen, die durch zirkuläre, ebenfalls in der Transversalebene verlaufende Seitenzweige quer verbunden werden. Auf einem Querschliff sieht man meist statt der zirkulären Querverbindungen eine Reihe von Querschnitten der Längsgefäße, die natürlich konzentrisch angeordnet sind. So schließt sich ein Netz an das andere in regelmäßigem Abstand.

Alle Gefäße sind von primären Osteonen, deren Höfe nicht breit sind, eingeschlossen (Abb. 8). Die Osteone grenzen so eng aneinander, daß sie in zirkulärer Richtung scheinbar zusammenfließen. Zwischen den Osteonen der einander einschließenden Gefäßnetze liegen die meist longitudinal gerichteten Knochenzellen des restlichen zonalen Faserknochens. Nicht selten sind auch helle Mittellinien genau in der Mitte zwischen den Gefäßnetzen zu bemerken. In den äußersten Schichten des Knochens ist der zonare Aufbau zum Teil noch gut zu erkennen, da typische Ansatzlinien, die sich vor den Gefäßkanälen einbuchten, recht zahlreich auftreten. Grobe Fasern fehlen dagegen meistens. Diese Ansatzlinien bilden tiefer im Knochen die hellen Mittellinien. Der Aufbau des Knochens ist sehr einheitlich. Der zonare Periostknochen wird durch die primären Osteone der konzentrischen Gefäßnetze sehr stark eingeschränkt, so daß er



Abb. 7. *Kannemeyeria simoccephalus*. Stärker vergrößerter Ausschnitt aus dem Schliff der Abb. 6. Faserknochen (graue Streifen) zwischen den primären Osteonen der Blutgefäße. Vergrößerung 25mal.



Abb. 8. Ausschnitt aus dem gleichen Schliff unter gekreuzten Nicols. Negative Kreuze der quergetroffenen primären Osteone. Zirkularanordnung der Osteone; links ein Radialkanal. Vergrößerung 45mal.

Der zonare Periostknochen wird durch die primären Osteone der konzentrischen Gefäßnetze sehr stark eingeschränkt, so daß er

nicht mehr als beherrschendes Element auftritt. Andererseits fehlen Resorptionsräume und sekundäre Osteone, die die Regelmäßigkeit des Baues unterbrechen

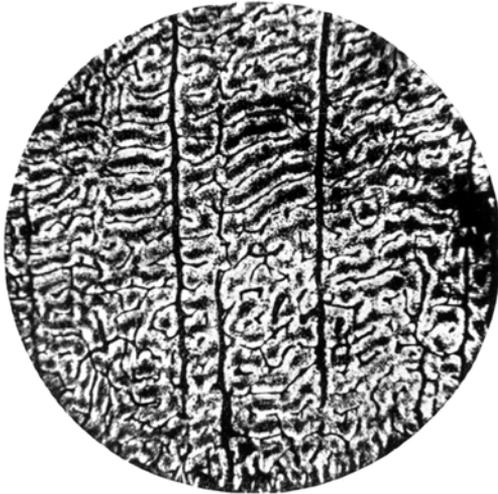


Abb. 9. *Erythrosuchus africanus*. Femur oder Humerus. Querschnitt durch die äußere Compacta der Diaphyse. Starke Radialgefäße geben ziemlich unregelmäßig zirkuläre Verbindungen ab. Vergrößerung 25mal.



Abb. 10. Radialschliff durch die Diaphysencompacta. Die Radialgefäße sind durch gesetzmäßig abzweigende Längsgefäße verbunden. Vergrößerung 25mal.

könnten, fast gänzlich. Unmittelbar in der Nähe der zerdrückten Spongiosa finden sich einige kleine sekundäre Osteone, deren Zellen longitudinal gerichtet sind. Dadurch heben sie sich deutlich von den primären Osteonen mit ihren schraubig zirkulär gerichteten Zellen ab.

Thecodontia. *Erythrosuchus africanus*. Untersucht wurden zahlreiche Quer-, Radial- und Tangentialschliffe durch einen großen Röhrenknochen (Humerus oder Femur). Auch bei *Erythrosuchus* beherrscht das Blutgefäßsystem das Bild des Knochenaufbaues, der zum laminaren Typus gehört. Der Markraum wird von einem Markosteon umgeben, dessen Zellen zirkulär gerichtet sind, und das mit einer Resorptionslinie gegen den übrigen Knochen absetzt. Das Markosteon wird von zahlreichen engen Gefäßkanälen in radialer Richtung durchsetzt. Im anschließenden Knochen nimmt die Zahl der Radialgefäße sehr stark zu. In der Nähe des Markosteons finden sich ziemlich viele, weitlumige und longitudinal verlaufende Kanäle, die meist Resorptionsräume sind, und sich nur in ganz wenigen Fällen mit sekundären Lamellen umgeben haben. Die Hauptmasse des Knochens ist erfüllt von einem Netzwerk enger Gefäßkanäle, bei denen die radiale Richtung vorherrscht. Die Radialgefäße sind dicker als die übrigen Gefäße, ihr Querschnitt

ist seitlich abgeplattet, längsoval; sie sehen daher im Radialschliff viel breiter aus als im Querschliff (Abb. 9 und 10). Die Radialgefäße liegen nicht genau in der Transversalebene des Knochens, so daß sie in vielen Querschliffen nur auf kurze Entfernungen zu verfolgen sind. In ziemlich regelmäßigem Abstand zweigen von den Radialgefäßen nach oben und nach unten Longitudinalgefäße

ab. Vor jeder Abzweigung verdickt sich das Radialgefäß trichterartig, um sich nach der Abzweigung zu verengen. Die longitudinalen Gefäße sind miteinander in zirkulärer, aber auch in radialer Richtung vielfach verbunden, oft leiterartig. Da die zirkulären Verbindungen keineswegs häufiger und regelmäßiger angeordnet sind als die radialen, so tritt der laminaire Bau nur wenig hervor, der Knochen ist ziemlich gleichmäßig von einem Netzwerk enger Kanäle durchzogen (Abb. 11). Nur die Radialgefäße, die sich oft von der Außenseite des Knochens bis an das Markosteon verfolgen lassen, haben eine streng regelmäßige Anordnung.



Abb. 11. Tangentialschliff durch die Diaphysencompacta. Netzwerk der Längsgefäße und quergetroffene Radialgefäße. Vergrößerung 25mal.

Alle Gefäßkanäle sind von primären Osteonen eingeschlossen. Die Knochensubstanz zwischen den Osteonen ist faseriger Periostknochen, dessen dichtgedrängte Zellen mit ihrer

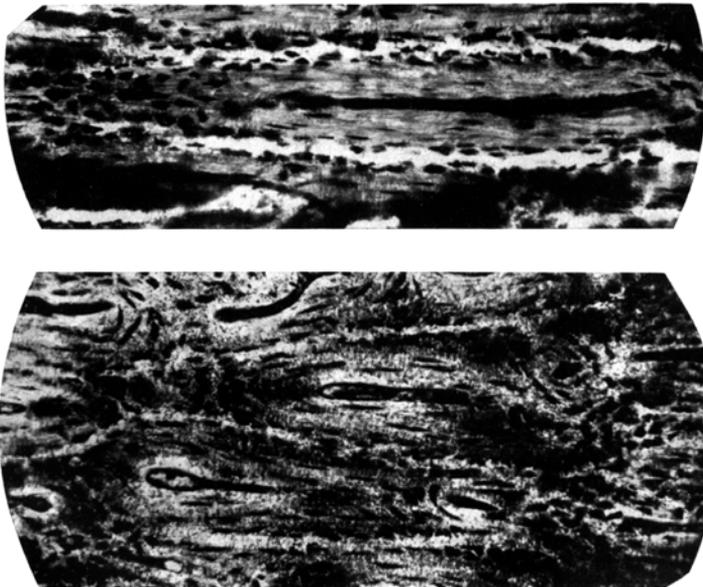


Abb. 12. *Erythrosuchus africanus*. Stärker vergrößerte Ausschnitte von Diaphysenquerschliffen. Helle Grenzlinien und Begleitzellen zwischen den primären Osteonen. Vergrößerung 120mal.

gedrungenen Gestalt sich deutlich von den schlanken, spindelförmigen Zellen der primären Osteone abheben (Abb. 12, oben). Sehr gut entwickelt sind helle Mittellinien zwischen den einzelnen Osteonen (Abb. 12, unten). Sind in einem

Querschliff weniger die Radialgefäße als ihre senkrechten Abzweigungen getroffen, so erhält man einen Anblick, der an den Siebknochen der Antiarchigelenke



Abb. 13. *Platcosaurus longiceps*. Querschnitt durch die äußere Diaphysencompacta der Tibia. Laminarer Periostknochen mit gering entwickelten Radialgefäßen und stark entwickelten Zirkulärgefäßen. Vereinzelt Resorptionsräume, die von quergetroffenen Längsgefäßen ausgehen. Vergrößerung 25mal.

oder an Vogelknochen erinnert. Jedes quergetroffene Gefäß ist von einem lamellierten Hof, dessen spindelförmige Zellen schräg zirkuläre Richtung haben, umgeben. Dieser Hof ist wiederum von einem dichten Kranz gedrungener Zellen eingeschlossen, den Zellen des restlichen Periostknochens. Die Zellkränze ihrerseits werden durch die hellen Mittellinien getrennt. Zum Studium dieses Aufbaues sind Schliffe, die die Blutgefäße spitzwinklig durchschneiden, besonders geeignet, da dann die Zellen nicht nur in der Profilansicht, sondern auch in der Aufsicht zu sehen sind.

Die Knochen von *Erythrosuchus* zeigen, wie aus dem von zahlreichen radialen Blutgefäßen erfüllten zonaren Periostknochen

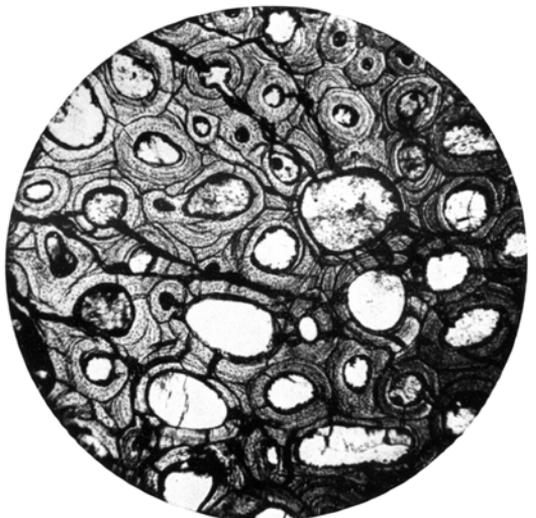
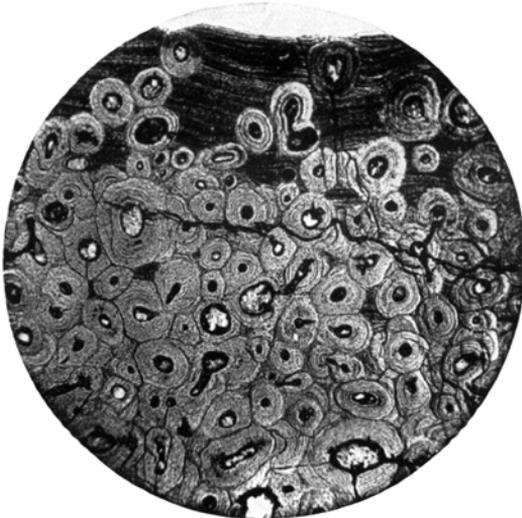


Abb. 14. *Brachiosaurus brancai*. Querschliff durch die Diaphysencompacta der Tibia. Außen zonarer Periostknochen; innen sekundärer Osteonknochen, der kontinuierlich in die Spongiosa übergeht. Vergrößerung 25mal.

durch regelmäßige Anordnung und Verzweigung der Gefäße der laminaire Periostknochen entsteht. Es brauchen nur die zirkulären Verbindungen regelmäßiger zu werden und mehr in den Vordergrund zu treten, um den Aufbau des Knochens vom *Kannemeyeria* zu erreichen.

Dinosauria. *Plateosaurus longiceps*. Untersucht wurden Querschliffe und Radial-
 schliffe durch die Tibia von *Plateosaurus longiceps* aus dem Keuper von Halberstadt. Der Knochen ist typischer laminarer Periostknochen (Abb. 13). Die Radialgefäße treten im Querschnitt zurück, da wegen ihrer starken Neigung vermutlich nur Bruchstücke von ihnen zu sehen sind. Beherrschend entwickelt sind die zirkulären Querverbindungen der Längsgefäße; durch sie gelangt der laminaire Bau zur besonderen Ausprägung. Die Zirkular- und auch die Längsgefäße sind in radialer Richtung zusammengedrückt, so daß ihre Querschnitte ovale Gestalt annehmen. Alle Gefäße sind von primären Osteonen mit zirkulär gerichteten Knochenzellen eingeschlossen. Der restliche zonare Periostknochen zwischen den Gefäßnetzen ist von unregelmäßig gestalteten Zellen erfüllt. An manchen Stellen sind helle Mittellinien zu erkennen. Im Gegensatz zu den vorher beschriebenen Formen (*Kannemeyeria* und *Erythrosuchus*) finden sich im Knochen zahlreiche sekundäre Osteone, deren Höfe meist etwas größer sind als die der primären Osteone. Auch sie haben eine radial komprimierte Gestalt; ihre Resorptionslinien sind sehr deutlich. Sie finden sich nur im Zusammenhang mit



Abb. 15. *Brachiosaurus brancai*. Vergrößerter Ausschnitt vom Schliff der Abb. 14. Sekundäre Osteone und ein Resorptionsraum (links oben) im zonaren Faserknochen der Außenschicht. Vergrößerung 52mal.

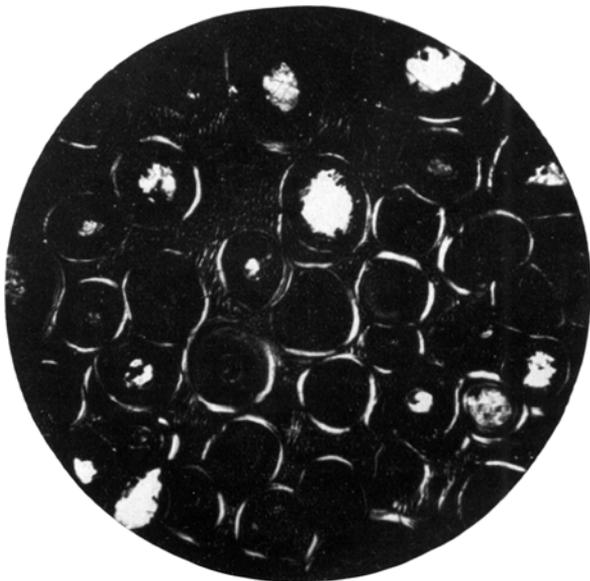


Abb. 16. Ausschnitt aus dem gleichen Schliff unter gekreuzten Nicols. Die Außenzone der sonst optisch inaktiven Höfe ist zirkulär gefasert und leuchtet daher hell auf. Zum Teil leuchten auch die CHARPEYSchen Fasern des Periostknochens. Vergrößerung 45mal.

Längsgefäßen. Die meisten sekundären Osteone haben eine zirkulär schraubige Richtung der Zellen. Aber auch recht viele haben longitudinal gerichtete Zellen;



Abb. 17. *Brachiosaurus brancai*. Querschliff durch eine noch wachsende Stelle des Femurs. Laminares Periostknochen mit primären Osteonen und einigen sekundären Osteonen, die sich von Längsgefäßen aus gebildet haben. Vergrößerung 25mal.



Abb. 18. Radialschliff durch die gleiche Stelle. Radialgefäße mit typischer Abzweigung der Längsgefäße. Durch starke Infiltration mit Eisenoxyd sind die Gefäßkanäle scheinbar breiter geworden. Vergrößerung 25mal.

diese Osteone fallen unter gekreuzten Nicols besonders auf. Die sekundären Osteone sehen zum Teil den primären so ähnlich, daß sie nur an den Resorptionslinien, an denen der Periostknochen scharf abschneidet, zu erkennen sind. Zur Spongiosa zu werden die sekundären Osteone immer häufiger und ihre Größe nimmt beträchtlich zu. Eine Spezialität von *Plateosaurus* sind sehr große sekundäre Osteone, deren Hohlraum nachträglich von primärem Periostknochen erfüllt wurde. Dieser primäre Periostknochen wird von Gefäßen durchzogen, die Seitenzweige durch das sekundäre Osteon senden. Die Spongiosa und das Markosteon des untersuchten Knochens sind nicht erhalten. *Plateosaurus* zeigt bereits, wie durch die Zunahme der sekundären Osteone aus laminares Periostknochen sekundärer Osteonknochen entsteht.

Brachiosaurus brancai. Untersucht wurden zahlreiche Schriffe aller möglichen Orientierungen von Humerus, Femur, Tibia, Phalangen und vom Schädel erwachsener Tiere und eines jugendlichen Exemplares. Die Knochen stammen aus dem Oberen Jura von Tendaguru, Deutsch-Ostafrika. Die großen Extremitätenknochen bestehen zum größten Teil aus sekundärem Osteonknochen. Eine ganz dünne Außenschicht umfaßt noch einige wenige Zonen sehr stark gefaserten Periostknochens (Abb. 14, 15), dessen Zellen unregelmäßig gestaltet und angeordnet sind. Bereits in diesem Faserknochen finden sich zahlreiche ein-

gesprengte Sekundärosteone und Resorptionsräume. Die anschließende, oft viele Zentimeter dicke Compacta besteht ausschließlich aus sekundären Osteonen und

deren Trümmern. Die sekundären Osteone (Abb. 15 und 20) sind dickwandig, ihre Kittlinien sind sehr deutlich, und stets ist eine ausgeprägte Lamellierung zu

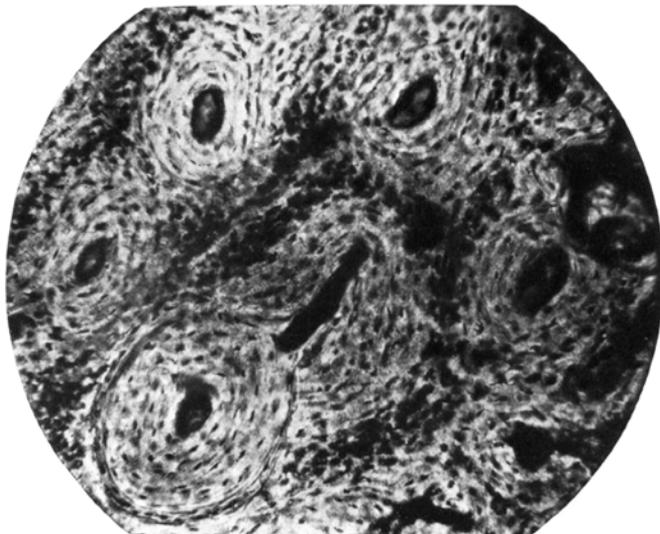


Abb. 19. *Brachiosaurus brancai*. Querschliff durch eine wachsende Stelle des Femurs. Primäre Osteone, zwischen denen undeutliche Mittellinien zu sehen sind. Links unten ein sekundäres Osteon. Ähnlicher Bau der primären und sekundären Osteone. Vergrößerung 100mal. Vgl. Abb. 2.

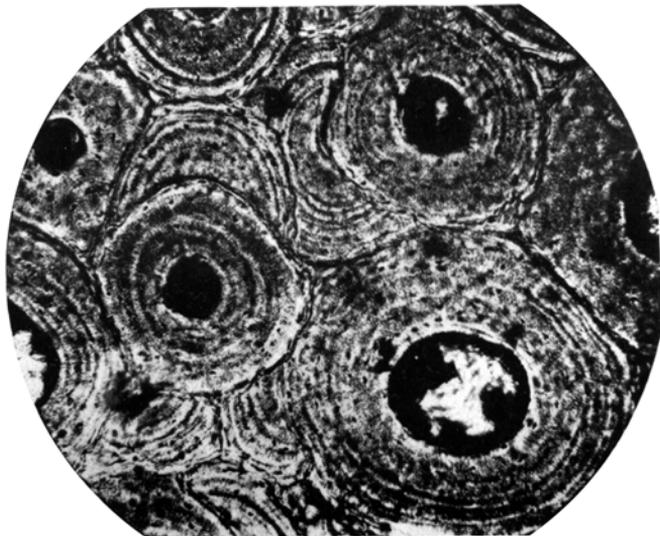


Abb. 20. Sekundäre Osteone in der Compacta der Tibia. Deutliche Lamellierung der Osteone trotz gleichmäßig longitudinaler Richtung der Zellen. Zirkulär gerichtete Zellen im Außenring der Höfe. Vergrößerung 100mal.

erkennen, obgleich, mit Ausnahme der äußersten Lamellen, alle übrigen Lamellen longitudinal gerichtete Zellen haben. Die Zellen der äußersten Lamellen haben zirkuläre Richtung (Abb. 20); deshalb fallen die Lamellen unter gekreuzten Nicols

als helle Ringe um die dunkeln, optisch inaktiven Höfe auf (Abb. 16). Nur ausnahmsweise findet man einen inneren zirkulären Ring oder schraubige Anordnung der Zellen im gesamten Osteon. Obliterierte Osteone sind sehr selten, wogegen Osteonrümpfer ungemein häufig sind, da ein dauernder Umbau stattgefunden hatte. In der Nähe der Spongiosa wird das Lumen der Osteone größer (Abb. 14, rechts) und ihre Zellen nehmen immer mehr eine schraubig zirkuläre Richtung an. Die äußere Spongiosa besteht aus großen und daher scheinbar dünn-



Abb. 21. *Iguanodon bernissartensis*. Querschliff durch die Compacta eines Femurs unter gekreuzten Nicols. Die Osteone sind deutlich lamelliert. Vergrößerung 45mal.

(Abb. 17, 18), wie die Knochen von *Kannemeyeria* und *Plateosaurus*. Die konzentrischen Gefäßnetze sind sehr regelmäßig entwickelt, desgleichen die Radialkanäle. Verzweigung und Abspaltung der Kanäle sind die gleichen wie bei den vorher beschriebenen Arten (Abb. 18). Die Gefäße sind von lamellären primären Osteonen (Abb. 19) eingeschlossen, deren Zellen schraubig, zirkuläre Richtung haben. Die zirkulären Gefäße sind in radialer Richtung abgeplattet, die kräftigeren Radialgefäße sind ebenfalls seitlich zusammengepreßt (Abb. 17). Je breiter die primären Osteone sind, um so schmäler sind die zwischen ihnen liegenden Streifen primären Faserknochens. Die Zellen des Faserknochens sind dicht gedrängt und von gedrungener Gestalt (Abb. 19). Nicht selten kann man auch helle Mittellinien im Faserknochen erkennen.

Bereits in den äußeren Schichten finden sich sekundäre Osteone in unregelmäßiger Verteilung. Tiefer innen nehmen sie an Zahl so zu, daß sie allmählich den Periostknochen mit seinen primären Osteonen ganz verdrängen. Die der Bildung eines sekundären Osteons vorausgehende Resorption entwickelte sich nur von Längsgefäßen aus (Abb. 17), so daß von vornherein alle sekundären Osteone Längsrichtung haben. Bei der Bildung der sekundären Osteone wurden die ursprünglichen Verbindungen mit den zirkulären Gefäßen nicht geschlossen,

wandigen sekundären Osteonen. Die innere Spongiosa besteht nur aus ganz dünnen Bälkchen und Pfeilern, die durch die Resorption aus den sekundären Osteonen herausmodelliert worden sind. Ein Pfeiler enthält oft Bestandteile der verschiedensten Osteone. Die sekundären Osteone unterscheiden sich von Osteonen des Menschen nur durch die etwas geringere Größe und durch die Richtung der Zellen. Ein Markosteon fehlt bei *Brachiosaurus*.

Die Knochen jugendlicher Tiere und die wachsenden Stellen an den Knochen alter Tiere, z. B. an der Innenkante und Innenseite von Femur und Humerus, haben laminaren Bau

sondern diese traten durch die Wand des Osteons direkt mit den Gefäßen desselben in Verbindung. Zuerst traten die sekundären Osteone an den von den Radialgefäßen abzweigenden Längsgefäßen auf. *So finden sich bei Brachiosaurus alle drei Haupttypen der Compacta: zonarer Periostknochen, laminarer Periostknochen und sekundärer Osteonknochen, wenn auch letzterer bei weitem im Übergewicht ist.*

Iguanodon bernisaertensis. SEITZ (1907) hat den Bau der Iguanodonknochen aus dem Wealden von Bernisaert beschrieben. Ich konnte einige der SEITZschen Schliffe untersuchen. Die nicht orientierten Schliffe stammen aus der Diaphyse eines Femurs. Der Knochen ist reiner sekundärer Osteonknochen. *Die Osteone sind insofern interessant, als sie durch den abwechselnd schraubig zirkulären und longitudinalen Verlauf ihrer Knochenzellen eine typisch säugetierartige Lamellierung besitzen (Abb. 21), so daß auch dieser angebliche Unterschied zwischen Säugtieren und Reptilien nicht immer besteht.* Nicht selten sind Osteone mit ganz engem Lumen; auch obliterierte Osteone kommen vor.



Abb. 22. *Dorygnathus banthensis*. Radialschliff (links) und Querschliff (rechts) durch die Diaphyse eines langen Röhrenknochens. Netzartige Anordnung der Blutgefäße. Markosteon mit zirkulär gerichteten Zellen. Vergrößerung 25mal.

Pterosauria. *Dorygnathus banthensis*. Quer-, Radial- und Tangentialschliffe durch die Diaphyse eines Knochens der vorderen Extremität weisen die größte Ähnlichkeit mit den von SEITZ beschriebenen Knochen von *Rhamphocephalus* auf. Die Pterosaurierknochen sind bekanntlich hohl; ihnen fehlt eine Spongiosa. Der große Markraum wird von einem Markosteon umgeben, dessen Zellen zirkulär orientiert sind (Abb. 22), und das durch eine Resorptionslinie begrenzt ist. Ein Netzwerk enger Kanäle erfüllt den übrigen Knochen. Die Gefäßkanäle sind von primären Osteonen eingeschlossen. Vorherrschend sind schlingenbildende, netzartige verknüpfte Gefäße (Abb. 22, links). Die gestreckt spindelförmigen Knochenzellen begleiten die Blutgefäße in longitudinaler Richtung. Ihre Kanälchen bilden die gleichen polygonalen Maschen, wie sie bei den Stelzvögeln vorkommen. Die primären Osteone treten nicht sehr deutlich hervor, da keine Lamellen wahrzunehmen sind. Zwischen den Osteonen sind öfters helle Mittellinien zu sehen. In der äußersten Schicht fehlen Blutgefäße fast ganz und die Knochenzellen nehmen zirkuläre Richtung an. Zonarer Periostknochen fehlt. Der Knochen ist anscheinend primärer Osteonknochen, bei dem nur die Grenzstreifen zwischen den primären Osteonen den Faserknochen repräsentieren. Auffallend ist die große Ähnlichkeit mit Vogelknochen.

Rückblick auf das Knochengewebe der Reptilien.

Die großen Extremitätenknochen der meisten Reptilien bestehen aus zonarem Periostknochen, dem Faserknochen WEIDENREICHs. Bei kleinen Arten, z. B. bei vielen rezenten Eidechsen, fehlen in der Diaphyse Blutgefäße. Bei den großen, fossilen Arten ist stets eine Spongiosa und oft ein Markosteon entwickelt. Typisch sind die grobfaserigen, verschieden breiten Zonen mit ihren hellen Ansatzlinien und die schräg radiären Blutgefäße mit verschieden weit entwickelten primären Osteonen. In der Nähe der Spongiosa treten nicht selten sekundäre Osteone auf. Diesem Typus gehören unter den bekannten fossilen Arten *Nothosaurus*, *Plesiosaurus*, *Ichthyosaurus*, *Mosasaurus* und *Mystriosaurus* an. Dazu kommen die rezenten Chelonia, Crocodilia und Lepidosauria. Ebenso sind die triassischen Labyrinthodonten hierher zu zählen.

Eine bedeutend geringere Zahl von Reptilien besitzt laminaren Periostknochen. In diesem Knochen spielen die Blutgefäße und ihre primären Osteone die entscheidende Rolle. Sekundäre Osteone sind vorhanden oder fehlen auch ganz. Dieser Typus findet sich ebenfalls bei den verschiedensten Reptilien; wir beobachteten ihn bei dem Thermomorphen *Kannemeyeria*, bei dem Thecodonten *Erythrosuchus*, bei dem Dinosaurier *Plateosaurus* und als Jugend- und Wachstumsstadium bei dem Sauropoden *Brachiosaurus*, wo er von dem sekundären Osteonknochen meist ganz verdrängt wird. Bei den Pterosauriern entwickelt sich aus diesem Knochengewebe durch fast vollständige Ausschaltung des Faserknochens primärer Osteonknochen. Der Faserknochen wird nur noch von den hellen Mittellinien angedeutet.

Der dritte Typus, der sekundäre Osteonknochen, findet sich namentlich bei den großen Sauropoden und Orthopoden. Im Entstehen ist er bei fast allen großen Reptilien zu beobachten; aber zur alleinherrschenden Gewebeform des Knochens wird er nur bei den großen Dinosauriern, z. B. bei *Brachiosaurus*, *Diplodocus*, *Bronthosaurus* und *Iguanodon*.

Vergleichender Ausblick auf das Knochengewebe der Vögel.

Zum Vergleich mit den Knochenschliffen der Reptilien stellte ich eine Reihe von Schliffen von Vogelknochen her; genauer untersucht wurde unter anderem *Dinornis* sp. aus Neuseeland. Das Knochengewebe der Vögel, speziell das der Stelzvögel, ist oft untersucht worden. GEBHARDT (1901) beschrieb ausführlich den Knochenbau vom Strauß und vom Kranich. WEIDENREICH (1923) zählt das sog. parallelfaserige Knochengewebe der Vögel zum Schalenknochen, da er ebenso wie GEBHARDT den Unterschied zwischen einem Säugetier- und einem Vogelosteon nur in der Richtung der Zellen und der damit verbundenen Art der Lamellierung sieht. Ich schließe mich der Auffassung dieser Autoren an, da die Reptilien bereits viele Beweise für sie brachten.

Das Knochengewebe der meisten Vögel ist entweder primärer Osteonknochen oder ein Gemisch von primärem Osteonknochen und laminarem Periostknochen. Den Knochen fehlt meist eine Spongiosa; der Markraum ist sehr weit und von einem deutlich abgesetzten Markosteon umgeben. Der übrige Knochen ist erfüllt von längsverlaufenden Blutgefäßen, die von primären Osteonen umschlossen werden. Die Zellen der Osteone sind längsgerichtet, daher ist von einer Lamellenbildung nichts zu sehen. Die konzentrische Anordnung der Zellen tritt ebenfalls wenig

hervor. Die Kanälchen bilden polygonale Maschen (vgl. SCHAFFER, 1933, Abb. 192). Die Blutgefäße sind untereinander vielfach netzartig verbunden. Die Abzweigungen erfolgen spitzwinklig. Die Osteone sind durch helle Mittellinien getrennt. Diese hellen Mittellinien, die die Osteone umgeben, sind natürlich keine Resorptionslinien oder Kittlinien im üblichen Sinne. Am Rande wachsender Knochen läßt sich schön beobachten, wie ein nur von einer ganz dünnen Wand umgebenes Blutgefäß mit weitem Lumen neben dem anderen liegt. Durch Verdickung der Wand entstehen dann bald die primären Osteone.

Bei anderen Arten, z. B. bei *Tetrao tetrix*, bilden die Blutgefäße konzentrische Netze nach Art des laminaren Periostknochens. Der Unterschied gegenüber dem oben beschriebenen Knochen liegt im Auftreten zirkulärer Querverbindungen und radialer Verbindungen der Gefäßkanäle. Die nicht sehr deutlichen hellen Mittellinien sind auf beiden Seiten von charakteristischen, gedrungenen Begleitzellen eingefaßt. Bis auf die Begleitzellen der Mittellinien sind alle Zellen parallel zur Längsachse der Gefäße gerichtet.

Recht kompliziert ist der Bau der Knochen straußenartiger Vögel. Im Typus entspricht er dem laminaren Periostknochen, jedoch ist der Faserknochen auf die schmalen, aber sehr deutlichen Mittellinien und ihre Begleitzellen beschränkt. Der Markraum ist von einem Markosteon eingeschlossen, dessen platte Zellen eigentümlicherweise breitoval oder kreisrund sind; ihre Längsachse steht schief; ihre Anordnung ist zirkulär schraubig. Die zahlreichen Gefäße bilden regelmäßige konzentrische Netze mit zirkulären Querverbindungen. Alle Knochenzellen sind longitudinal gerichtet und haben eine lange, spindelförmige Gestalt. Ein Querschliff bleibt unter gekreuzten Nicols optisch inaktiv. Nur das Markosteon und die Mittellinien mitsamt dem Streifen der Begleitzellen leuchten auf. Die Begleitzellen ähneln denen des Markosteons, nur sind sie gedrungener. Ihr Umriß ist breitoval bis kreisförmig; ihre Längsachse steht meist schräg zur Längsachse des Knochens.

Ab und zu sind größere sekundäre Osteone zu sehen, die von einer Resorptionslinie begrenzt sind, und deren Zellen die gleiche Richtung haben wie die primären Osteone. Nach GEBHARDT nimmt ihre Anzahl in den Knochen alter Strauße ständig zu. Vermutlich entsprechen nur die helle Mittellinie und die Begleitzellen dem Periostknochen; der übrige Knochen ist primärer Osteonknochen. Manchmal sieht man an zirkulären Querverbindungen der Gefäße, daß einige Zellen von der allgemeinen longitudinalen Richtung abweichen und sich parallel zur Längsachse der zirkulären Gefäße, statt zu der des Knochens, einstellen. Man könnte denken, daß nur diese Zellen zum Osteon gehören, aber die Annahme, daß sämtliche längsgerichteten Zellen zu den primären Osteonen gehören, ist wahrscheinlicher, da die meisten zirkulären Gefäße keinen Einfluß auf den Verlauf der Zellen haben.

Vergleichender Ausblick auf das Knochengewebe der Säugetiere.

Die Säugetiere sind viel besser erforscht als die übrigen Tetrapoden. Die Knochen des Menschen standen allerdings oft so stark im Vordergrund des Interesses, daß man nicht selten auf die Vorstellung stößt, daß alle Säugetiere einen gleichen oder ähnlichen histologischen Knochenbau wie der Mensch hätten. GEBHARDT zeigte schon vor vielen Jahren, wie sehr der Bau der Knochen vieler Beuteltiere, Nagetiere und Huftiere von dem des Menschen abweicht. FOOTE

und die ungarischen Forscher MÁTYÁS und DEMETER untersuchten speziell die Anordnung und den Einfluß der Blutgefäße auf den Knochen. *Bei den Säugetieren finden sich ebenfalls die drei Haupttypen des Knochens.* Bei kleinen Arten, besonders bei vielen Beuteltieren, Fledermäusen und Nagetieren, herrscht der zonare, faserige Periostknochen vor. Bei vielen Raubtieren, Affen, bei den Elephantiden und dem Menschen bestehen die Knochen fast ausschließlich aus sekundären Osteonen, die eine sehr ausgeprägte Lamellierung und eine charakteristische Richtung der Zellen haben. Die Knochen vom Mammut lassen sich sehr gut mit denen von *Brachiosaurus* vergleichen. Eine ganz dünne äußere Schicht zonalen Faserknochens umgibt die Compacta, die aus sekundären Osteonen wechselnder Größe besteht. Nur vereinzelt trifft man auch primäre Osteone, die besonders leicht zu erkennen sind, wenn sie an restliche Stücke des Periostknochens grenzen. *Beim jugendlichen Mammut findet sich dagegen typischer laminaarer Periostknochen mit sehr regelmäßig angeordneten konzentrischen Gefäßnetzen.* Fast immer sind deutliche helle Mittellinien zu erkennen. Von der Spongiosa aus beginnt die Resorption des Periostknochens und sein Ersatz durch sekundäre Osteone, die ihren Ursprung stets von Längsgefäßen nehmen.

Der laminaare Periostknochen baut den Knochen zahlreicher Huftiere auf. Bei *Cervus capreolus* ist der Bau sehr regelmäßig. Die hellen Mittellinien werden von typischen gedrungenen Begleitzellen umsäumt. Sekundäre Osteone fehlen. Bei größeren Hirschen und bei Rindern ist der teilweise Ersatz des laminaaren Periostknochens durch sekundäre Osteone sehr gut zu beobachten. In diesem Zusammenhang sei auf die GEBHARDTSchen Beobachtungen (1901, S. 478, Tafel 19, Fig. 48 und 49) hingewiesen. Die Resorption geht besonders von den Längsgefäßen aus, die von den Radialgefäßen abzweigen. Bei manchen Arten (z. B. *Bos*) tritt die sonst vorherrschende Längsrichtung in den Maschen der Gefäßnetze zurück. Es bilden sich verdickte Knoten, von denen sternartig oder ganz unregelmäßig die Maschen abzweigen. Auch leiterartige Verbindungen der Längsgefäße sind nicht selten. Alle Gefäße sind in radialer Richtung abgeplattet.

Bei den Reptilien und Vögeln herrschten Knochenzellen von gestreckt spindelförmiger Gestalt vor; bei den Säugetieren sind sie oft abgeplattet, oval oder gar kreisrund, ähnlich den Zellen im Markosteon der Strauße. Querschnitte und Längsschnitte der Zellen sind daher oft schwer zu unterscheiden. Die Dickenachse (die kürzeste Achse) steht stets radial zur Längsachse der Gefäße. Die Begleitzellen längs den hellen Mittellinien sind merklich kürzer und dicker; sonst ähneln sie in der Gestalt den übrigen Zellen. Die primären Osteone sind bald stärker, bald geringer entwickelt. Viele zirkuläre und radiale Gefäße durchbrechen die Knochenblätter, ohne die Richtung der Knochenzellen zu beeinflussen; ihnen fehlt anscheinend ein primäres Osteon (vgl. GEBHARDT, 1901). Sehr große primäre Höfe haben die Gefäße bei *Sus*, die sich vor allem durch eine so deutliche und regelmäßige Lamellierung und damit verbundenem Wechsel der Zellrichtung auszeichnen, daß sie den sekundären Osteonen völlig gleichen. Vom Faserknochen sind bei *Sus* nur die Mittellinien und ihre Begleitzellen übriggeblieben. Die sog. äußeren Generallamellen sind Überreste des zonalen oder laminaaren Periostknochens; bei manchen Säugern fehlen sie vollständig. Das Markosteon ist meist vorhanden. Oft hat es eine sichelförmige Gestalt, da auf der einen Seite des Markraumes Resorption stattfindet.

Der histologische Aufbau der Säugetierknochen ist keineswegs einheitlich; fast alle Formen, die sich bei den Reptilien finden, sind auch bei den Säugetieren vorhanden. Nur die Häufigkeit der einzelnen Gewebetypen ist verschieden, und manche kleinen Eigentümlichkeiten, z. B. die Form der Knochenzellen, sind spezifisch für die Säugetiere.

Vergleichender Hinweis auf das Knochengewebe der fossilen Agnathen und Fische.

Im allgemeinen Teil wurden die Verhältnisse bei den Fischen mehrfach gestreift. Da demnächst eine größere im Druck befindliche Arbeit „Histologische Studien am Außenskelet fossiler Agnathen und Fische“ (GROSS, Paläontographica) erscheint, seien hier nur ein paar Merkmale der Fischknochen hervorgehoben. *Sekundäre Osteone finden sich bei den fossilen Fischen nur selten.* Am häufigsten sind sie noch in der Skulpturschicht der Antiarchiknochen, speziell in den Platten des Arthropterygiums. Auch bei manchen Crossopterygiern und bei rezenten Panzerwelsen finden sie sich hin und wieder. Primäre Osteone dagegen sind ungemein häufig und finden sich in besonderer Entwicklung bei den Antiarchi, bei den pteraspidomorphen Agnathen, bei manchen Arthrodiren und Crossopterygiern. Sonst wird der Knochenbau durch die bekannten drei Schichten beherrscht, und sehr oft treten oberflächliche Dentinbildungen mit dem Gewebe der Skulpturschicht in Verbindung. *Charakteristisch für die Fische ist ferner die Mannigfaltigkeit in der Form der Knochenzellen und die Einheitlichkeit, mit der eine Form in einer bestimmten Schicht vorkommt.* Obgleich sowohl die Skulpturschicht als auch die Basalschicht bei den Antiarchi und den Crossopterygiern aus Faserknochen bestehen, weicht die Gestalt der Knochenzellen in beiden Schichten stark voneinander ab. Zellenfreien, regelmäßig aufgebauten Faserknochen findet man an den Nähten der Antiarchiknochen. Meist sind die Fasern in den übrigen Schichten nur mit dem Polarisationsmikroskop wahrzunehmen. *Die zahlreichen Differenzierungen des Faserknochens (= die einzelnen Schichten), die sich meist durch charakteristisch geformte Zellen auszeichnen, sind die besondere Eigentümlichkeit der Fischknochen, die wir ja nur mit den Deckknochen der Stegocephalen und mancher Reptilien vergleichen können.*

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. *Unter den verschiedenen Formen des Knochengewebes der Röhrenknochen treten drei Typen besonders deutlich hervor, nämlich der zonare Periostknochen (= Faserknochen WEIDENREICHs), der laminaire Periostknochen und der sekundäre Osteonknochen (= Schalenknochen WEIDENREICHs).*

2. *Diese drei Typen finden sich bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren in wechselnder Häufigkeit.*

3. Der zonare Periostknochen ist die Grundlage für die anderen Typen. Er ist grobfaserig, unregelmäßig zonar geschichtet. Die verschieden dicken Zonen werden durch helle Ansatzlinien getrennt. Echte Lamellierung fehlt. Die zahlreichen, meist radiär angeordneten Blutgefäße beeinflussen den Bau des Knochens nur wenig.

4. Im laminaren Periostknochen spielen die sehr regelmäßig konzentrisch angeordneten Blutgefäßnetze die Hauptrolle. Durch sie erhält der Knochen einen

laminaeren Bau aus ineinander steckenden Röhren. Die BlutgefäÙe sind von lamellären primären Osteonen umgeben. Der Faserknochen ist auf die Räume zwischen den Osteonen beschränkt. Als Überreste der ehemaligen Ansatzlinien tauchen die hellen Mittellinien auf, die oft von eigentümlich gestalteten Begleitzellen eingefäÙt werden.

5. Der sekundäre Osteonknochen ist kabelartig aus lauter sekundären Osteonen aufgebaut. Die der Bildung der sekundären Osteone vorausgegangene Resorption hat die anderen ursprünglichen Gewebetypen ganz verdrängt oder zum Verschwinden gebracht.

6. *Es sind primäre und sekundäre Osteone zu unterscheiden. Beide Arten sind lamelläre, feinfaserige Knochenwandungen von GefäÙkanälen, bestehen also aus dem Schalenknochen WEIDENREICHs.* Die primären Osteone bilden sich primär, zugleich mit dem sie umgebenden Periostknochen, in den sie sich harmonisch einfügen. Sie haben keine scharfe Begrenzung gegenüber dem Periostknochen, von dem sie sich aber, abgesehen von einer Grenzzone, deutlich im feineren Bau unterscheiden. Die sekundären Osteone entstehen nach einer Resorption, sie sind daher von einer scharfen Resorptionslinie begrenzt und unterbrechen den umgebenden Periostknochen. Die Richtung der Zellen ist nicht maßgebend für die Unterscheidung beider Osteonarten. Schalenknochen hat also nicht unbedingt eine Resorption zur Voraussetzung. Osteone wachsen zentripetal, Periostknochen zentrifugal.

7. Bei Fischen sind sekundäre Osteone sehr selten. Bei Stegocephalen und Reptilien treten sie in fast allen Knochen auf, aber nur bei den großen Dinosauriern besteht der Knochen nur aus ihnen.

8. *Am häufigsten ist bei den Reptilien der zonare Periostknochen; der laminare Periostknochen ist recht selten, und am spärlichsten findet sich der sekundäre Osteonknochen.*

9. Die skulptierten Deckknochen der Stegocephalen und Reptilien bestehen aus Periostknochen. Sie entsprechen im Aufbau den Deckknochen der paläozoischen Fische, nur ist ihr Feinbau viel weniger differenziert.

10. Die zahlreichen Typen des Periostknochens sind eine Spezialität der Fische. Bei den Fischen haben am Aufbau des Periostknochens fast stets die Knochenzellen den wichtigsten Anteil; ihnen gegenüber treten die groben Fasern ganz in den Hintergrund. Die meist als „Schichten“ bezeichneten Typen des Periostknochens der Fische (Skulpturknochen, Isopedin, Siebknochen u. a.) fehlen in reiner Form bei den Reptilien.

Literaturverzeichnis.

- BROILL, F.: Anat. Anz. 55 (1922). — DEMETER, G. u. J. MÁTYÁS: Z. ges. Anat. 87 (1928). — FOOTE, J. S.: Smithsonian Contribution to Knowledge 35, Nr 3 (1916). — GEBHARDT, W.: Arch. Entw.mechan. 11 (1901); 20 (1905). — GROSS, W.: Geol. paläont. Abh. 18, H. 2 (1930). — Paläontographica 75 (1931); A 79 (1933); im Druck. — MÁTYÁS, J.: 10. Kongr. Zool. Budapest 1929. S. 666—704. — MÁTYÁS, J. u. MIHALY: Z. Anat. 97 (1929). — MOODIE, R. L.: Biol. generalis (Wien) 2, Nr 1/2 (1926). — SCHAFFER, J.: Lehrbuch der Histologie und Histogenese, 3. Aufl. Leipzig 1933. — SEITZ, L.: Nova Acta. Abh. ksl. Leopold Carol. dtsh. Akad. Naturforsch. 87, Nr 2 (1907). — STENSIÖ, E.: The Cephalaspids of Great Britain. British Museum (Natural History). London 1932. — WEIDENREICH, F.: Z. ges. Anat. 69 III (1923).