Zeitschrift: Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg

Herausgeber: Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles

Band: 57 (1967-1968)

Heft: 1

Artikel: Beiträge zur Morphologie und Embryogenese des Brustschulterapparates von Hemidactylus (Lacertilia, Gekkonidae)

Autor: Ampalathinkel, Bellarmina

Kapitel: 4: Gesamtüberlick über die Entwicklung und den Aufbau des Brustschulterapparates

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308431

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 16.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Episternums zeichnen sich deutlich in Abb. 30 ab. Sowohl die cranio-caudale als auch die laterale Ausdehnung haben sich im Vergleich mit Stadium J stark vergrößert. Die Differenzierung ist beinahe vollständig.

Das *Sternum* hat an Dicke zugenommen, und seine Ausdehnung in cranio-caudaler Richtung bis zum Ende des Xiphisternums beträgt ca. 1650 μm. Sein cranialer Teil liegt dorsal vom Episternum (Abb. 30). Das schon erwähnte Bindegewebe, welches nun sehr kräftig und blutgefäßreich ist, tritt vor dem Sternum ins Blickfeld und zeigt schon die Konturen der weiter hinten gelegenen Sulci coracoidei des Sternums an. In der cranialen Region erstreckt sich die ventrale Lippe des Sternums weiter nach außen als die dorsale, im mittleren Teil ist es hingegen die dorsale Lippe (Abb. 30). Hinter den Sulci wird das Sternum schmäler. Ungefähr in der Mitte der hinteren Hälfte des Sternums verbindet sich jederseits die erste Brustrippe (Sternalrippe) mit ihm. Die Verschmelzung der zweiten Brustrippe tritt im hinteren Teil des *Sternums* ein. Ca. 80 μm caudal vom Ansatz der 2. Brustrippe teilt sich das Sternum in zwei Hälften (Xiphisternum). Ungefähr hier setzt die dritte Brustrippe an, vielleicht sogar auch erst etwas nach der Spaltung des Sternums. Die beiden Hörner des Brustbeins (das Xiphisternum) liegen in ihrer ganzen Länge nahe aneinander und teilen sich hinten in zwei Hälften. Die äußere geht in die 4. Brustrippe über, die innere ist ein Stumpf, der frei endet. Sternum (Pro- oder Praesternum), Xiphisternum und die Sternalrippen bestehen aus älterem embryonalen Knorpel.

4. Gesamtüberblick über die Entwicklung und den Aufbau des Brustschulterapparates

Scapulocoracoid

Die *Scapulocoracoidanlage* beginnt als einheitliche, nur vom *Foramen diazonale* durchbohrte Platte, in welcher die Zellkerne in der glenoidalen Partie des späteren Gürtels am dichtesten gefunden werden. Von hier beginnt das Auswachsen des Scapulocoracoids dorsal- und ventralwärts. Der ventrale Coracoidteil entsteht etwas früher als der dorsale Scapularteil; das Coracoid s. str., das Procoracoid und das

Epicoracoid entstehen noch später als Differenzierungen des Coracoids s.l.

Beim Übergang vom Mesenchym in den vorknorpeligen Zustand weist die Ventralplatte = die *Coracoidplatte* außer dem Foramen diazonale zwei Durchbrechungen (Fenster) auf (Abb. 7). FÜRBRINGERS Hauptfenster oder *Fenestra coracoidea principalis sive anterior* (= GEGENBAURS Fenster Nummer 1) liegt ventral der *Fenestra coracoscapularis* (= GEGENBAURS Fenster Nummer 3). Vom Anfang bis zum Ende ist das Fenster Nummer 1 cranial mit einer Spange versehen, hingegen ist das Fenster Nummer 3 nur in seinen jüngeren Stadien cranial auf diese Weise geschlossen. Vom Stadium E an bleibt es hier zeitlebens unbegrenzt (Abb. 14), und man bezeichnet es als «*Semifenestra*». Die *Membranae obturatoriae,* die Verschlußgewebe der Fenster Nummer 1 und 3, sind am Anfang sehr dick, während sie in älteren Stadien viel dünner werden als die Skeletteile. Niemals aber sind die Fenster eigentliche Löcher im Scapulocoracoid. Die erste Andeutung der *Fenestra coracoidea posterior* (= GEGENBAURS Fenster Nummer 2) findet sich in Stadium F (Abb. 17). Zunächst ist hier eine Verdünnung des Knorpels zu sehen, dann eine mit einem dicken membranartigen Gewebe gefüllte Stelle, und schließlich tritt langsam eine lamellenförmig verknöcherte Region auf. Anstatt eines richtigen Fensters befindet sich in älteren Stadien eine dünnere, verknöcherte Stelle (Abb. 28, 29). Näheres über das Verschlußgewebe der Fenster Nummer 1, 2 und 3 siehe Tabelle 1. Das Foramen diazonale für den Durchtritt des Nervus supracoracoideus und das gleichnamige Gefäß liegt am caudalen Rand des Fensters Nummer 1.

Die Verknorpelung tritt zuerst in der *Scapula* (Abb. 9), dann im *Coracoid* sensu stricto (dem zentralen Teil des Coracoids sensu lato) (Abb. 11) und schließlich im *Epicoracoid* (Abb. 19) und im *Procoracoid* (Abb. 21) auf. «Bei Amnioten verknorpelt zuerst das Coracoid, dann die Scapula, endlich, wo vorhanden, das Procoracoid. Bei Amphibien (und nach den Befunden der Verfasserin auch bei Reptilien) geht die Scapula voran, dann folgt das Coracoid, schließlich auch hier das Procoracoid als letztes» (H. BRAUS, S. 255). Außer der Suprascapula, dem cranialen Rande der Mesoscapula [1], dem Epicoracoid und dem

[1] Als Mesoscapula bezeichne ich in Anlehnung an PARKER (1868) die dorsale Verschlußspange der Fenestra coracoscapularis. Auf die Homologisierung mit dem Acromion wird in der Diskussion noch eingegangen werden.

Tabelle 1: Das Verschlußgewebe der Fenster Nummer 1, 2 und 3

Stadium	Fenster Nr. 1	Fenster Nr. 2	Fenster Nr. 3
A	Nichts vorhanden.	Nichts vorhanden.	Nichts vorhanden.
B	Membrana obturatoria von mesenchymatischem Charakter (Blastem), dick; Zellkerne sind rund, liegen eng aneinander; Färbung genau gleich wie die des umgebenden Gewebes (rötlich mit Dreifachfärbung Bleu de Lyon etc.).		Membrana obturatoria von mesenchymatischem Charakter (Blastem), dick (dicker als das, das Fenster Nr. 1 schließende Gewebe), Zellkerne sind rund, liegen eng aneinander; Färbung wie die des umgebenden Gewebes (rötlich mit Dreifachfärbung Bleu de Lyon, etc.).
C	Membrana obturatoria von mesenchymatischem Charakter, dick; Zellkerne sind rund bis oval.	Nichts vorhanden.	Membrana obturatoria von mesenchymatischem Charakter, dick wie der umgebende Knorpel; Zellkerne immer noch rund.
D	Membrana obturatoria mit Azan sehr schwach blau gefärbt, dünner geworden; Zellkerne sind länglich; der membranartige Charakter tritt jetzt deutlicher hervor.	Nichts vorhanden.	Membrana obturatoria mit Azan sehr schwach blau gefärbt; Zellkerne sind länglich.
E	Membrana obturatoria mit Azan schwach blau gefärbt; an den Rändern noch dick, in der Mitte dünner; Kerne sind lang, 2- bis 3schichtig.	Nichts vorhanden.	Membrana obturatoria mit Azan schwach blau gefärbt; 4- bis 5schichtig.

Stadium	Fenster Nr. 1	Fenster Nr. 2	Fenster Nr. 3
F	Membrana obturatoria fast wie in Stadium E; Zellkerne sind lang, bis auf die Ränder zweischichtig.	Knorpel fängt an, dünner zu werden, 3 bis 4 Zellschichten.	Wie Stadium E.
G	Wie Stadium F.	Knorpel noch dünner geworden, 2 bis 3 Zellschichten.	Membrana obturatoria mit Azan schwach blau gefärbt, dünner geworden (3- bis 4schichtig); Zellkerne sind lang.
H	Wie Stadium F.	Knorpel durch dikkes, mit Azan schwach blau gefärbtes, membranartiges, Gewebe ersetzt.	Membrana obturatoria mit Azan blaßblau gefärbt, 3- bis 4schichtig; Kerne sind lang.
I	Membrana obturatoria in der Mitte noch dünner, 1- bis 2schichtig, nur schmaler Rand noch dicker.	Noch fast völlig wie Stadium H (Kerne des Gewebes sind rund bis oval), nur am äußeren Rande schon Beginn einer Verknöcherung vom perichondralen Knochenmantel des Ossifikationszentrum des Coracoids her.	Membrana obturatoria mit Azan intensiver blau gefärbt, 3- bis 4schichtig.
J	Wie Stadium I.	Die Knochenlamelle (Kerne sind länglich, Plasma mit Azan rot gefärbt) ist weiter mediad gewachsen. Nur am inneren Rande noch Rest des dicken Gewebes.	Membrana obturatoria mit Azan blau gefärbt, 3- bis 4-schichtig.
K	Wie Stadium I.	Fenster vollständig verknöchert durch dünne Knochenlamelle.	Membrana obturatoria mit Azan blau gefärbt, 2- bis 3schichtig.

Procoracoid, welche lebenslang knorpelig bleiben, besteht der übrige Schultergürtel der Reptilia, d. h. die Scapula und das Coracoid, im ausgewachsenen Tier aus Knochensubstanz (Abb. 3 und 4). Die Knochenkerne treten getrennt auf (zuerst in der Scapula [s. Abb. 21a] und dann im Coracoid [s. Abb. 23a]) und bleiben im Embryo auch stets getrennt. Die Grenze zwischen den Hauptregionen des Gürtels wird embryonal stets durch Knorpel markiert. Später tritt eine Synostose auf.

Thoracale (Clavicula)

Die erste Anlage des paarigen *Thoracale* findet sich in Stadium B. Im Querschnitt erscheint das Gewebe der Thoracalia als zwei Flecken aus verdichteten Kernen im Corium, welche ventrolateral der Suprascapula liegen. Die Zellkerne sind fast rundlich und gleichen denen des umgebenden Gewebes. In Stadium C erkennt man zwischen den zentral gelegenen Zellen (= Osteoblasten) dieses Flecks eine mit Azan tiefblau gefärbte Substanz, das Osteoid. Später nimmt die blaue Farbe ständig zu. So werden die Osteoblasten als Osteocyten in den Knochen eingeschlossen. Es entsteht jederseits eine Spange, das Thoracale. Später nähern sich die Spangen median und erreichen langsam die Lage und die Ausdehnung des erwachsenen Zustandes. In Stadium G weisen die beiden ventromedialen Enden der Thoracalia erstmalig je ein Foramen auf. Die Verbindungsstelle zwischen Suprascapula (Acromion) und Thoracale besteht zuerst aus rein mesenchymatischen Zellen und später aus älterem Bindegewebe. Die Thoracalia verknöchern von allen Teilen des Schultergürtels zuerst. Bei *Hemidactylus* und *Gehyra* ist ihr mediales Ende verbreitert und durchlöchert, die laterale Hälfte ist aber schmal.

Episternum

Das unpaarige *Episternum* tritt etwas später als die beiden Thoracalia auf. Die erste Andeutung vom Episternum findet sich in Stadium D (Abb. 12). Ein unpaares, regelmäßiges, dichtgedrängtes Bindegewebe liegt caudal der Thoracalia und ventral der ventromedialen Enden der Partes coracoideae. Es zeigt eine mit Azan ganz intensiv blau gefärbte, linienförmige Stelle in seinem Innern. Diese

ist die erste Anlage des eigentlichen knöchernen Episternums. Das Episternum entsteht also selbständig aus einem dichtgedrängten Bindegewebe, und es besteht weder mit den Thoracalia noch mit dem Schultergürtel eine direkte Verbindung.

In den folgenden Stadien beobachtet man eine Lageveränderung. Der cranio-mediale Teil des Episternums kommt dorsal der ventromedialen Enden der Thoracalia zu liegen; der hinterste Teil hingegen liegt ventral des Sternums. Gleichzeitig erfolgt die Bildung der Queräste, welche später mit ihren lateralen Spitzen die Thoracalia fast berühren. So erhält das Episternum seine definitive Kreuzform und Lage (Abb. 18, 20, 22, 25. 30, 1a).

Die Knochenbildung des Episternums erweist dieses eindeutig als einen Deckknochen, worin es den Thoracalia gleicht.

Sternum

Schon im ersten Stadium findet sich die primäre Anlage von paarigen *Sternalleisten* (Abb. 5). Dieselben liegen am medialen Rand der beiden Hälften der Partes coracoideae als eine Mesenchymverdickung und Anreicherung an Zellkernen. Das Mesenchym der Leisten ist von den Schultergürtelanlagen durch eine schmale Schicht indifferenten, embryonalen Gewebes getrennt. Die Sternalstreifen liegen zu beiden Seiten des Embryos und sind zunächst sehr weit getrennt. Sie haben zueinander eine fast parallele Lage. Von Bedeutung ist, daß noch keine einzige Rippe in die Sternalstreifen übergeht.

Im Stadium B erscheint die Anlage des Sternums mit voller Sicherheit als paariger mesenchymatöser Streifen, der jetzt (sekundär) auf einer Strecke ohne deutliche Grenze in das Coracoid übergeht. Die Sternalstreifen sind dreieckig und je auf der lateralen Seite mit den distalen Enden der 1. und 2. Sternalrippen (Brustrippen) verbunden (ebenfalls erst sekundär) (Abb. 6).

Im folgenden Stadium (C) bilden sich an ihren cranio-lateralen, am medialen Saum der Coracoide liegenden Rändern die Sulci coracoidei (Abb. 10). Infolge der weiteren Vertiefung dieser Rinnen entstehen an jedem Sternalstreifen zwei Labien: Labium dorsale und Labium ventrale.

In den Stadien D und E nähern sich die Sternalleisten langsam

mediad (Abb. 12, 16), und der Zwischenraum wird von einem embryonalen Gewebe eingenommen. Nun bestehen die Sternalplatten zum Teil aus Vorknorpel und nur noch zum Teil aus Mesenchym.

In späteren Stadien (ab F) findet sich cranial des *Sternums* ein blutgefäßreiches Gewebe, welches zwischen den Partes coracoideae aus einem dorsalen und einem ventralen Teil besteht, die durch einen schiefen medialen Teil verbunden sind (Abb. 31a). In den caudal folgenden Schnitten wird diese Membran kräftiger, bis schließlich das Sternum auftritt (Abb. 31b). Die Verwachsung des Sternums beginnt etwas vom cranialen Ende entfernt in caudaler Richtung und hört in Stadium F etwas cranial (80 μm) vom Ansatz der 1. Sternalrippe auf (Abb. 18). In Stadium F findet die erste Verwachsung statt,

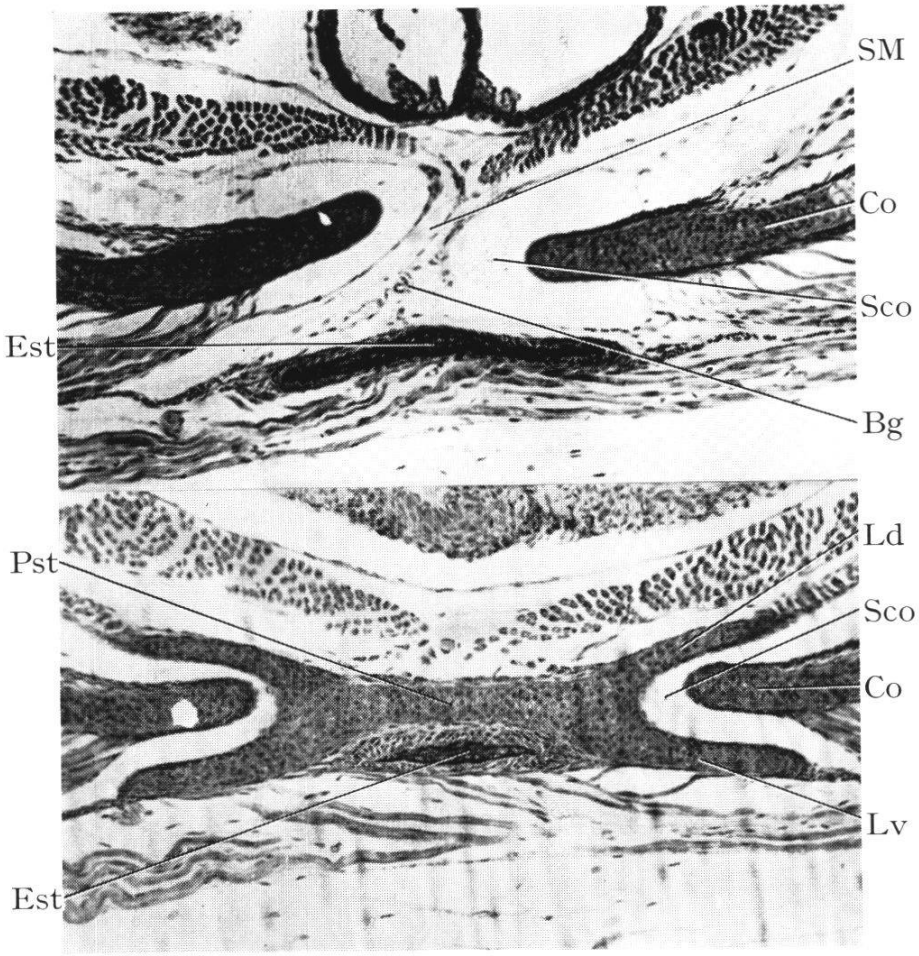

Abb. 31a: Cranial vom Sternum.
Abb. 31b: Im Gebiete des Sternums.

Abb. 31a–b: Stadium J.
Querschnittserie; Ansicht von vorn. Vergrößerung 105 ×.

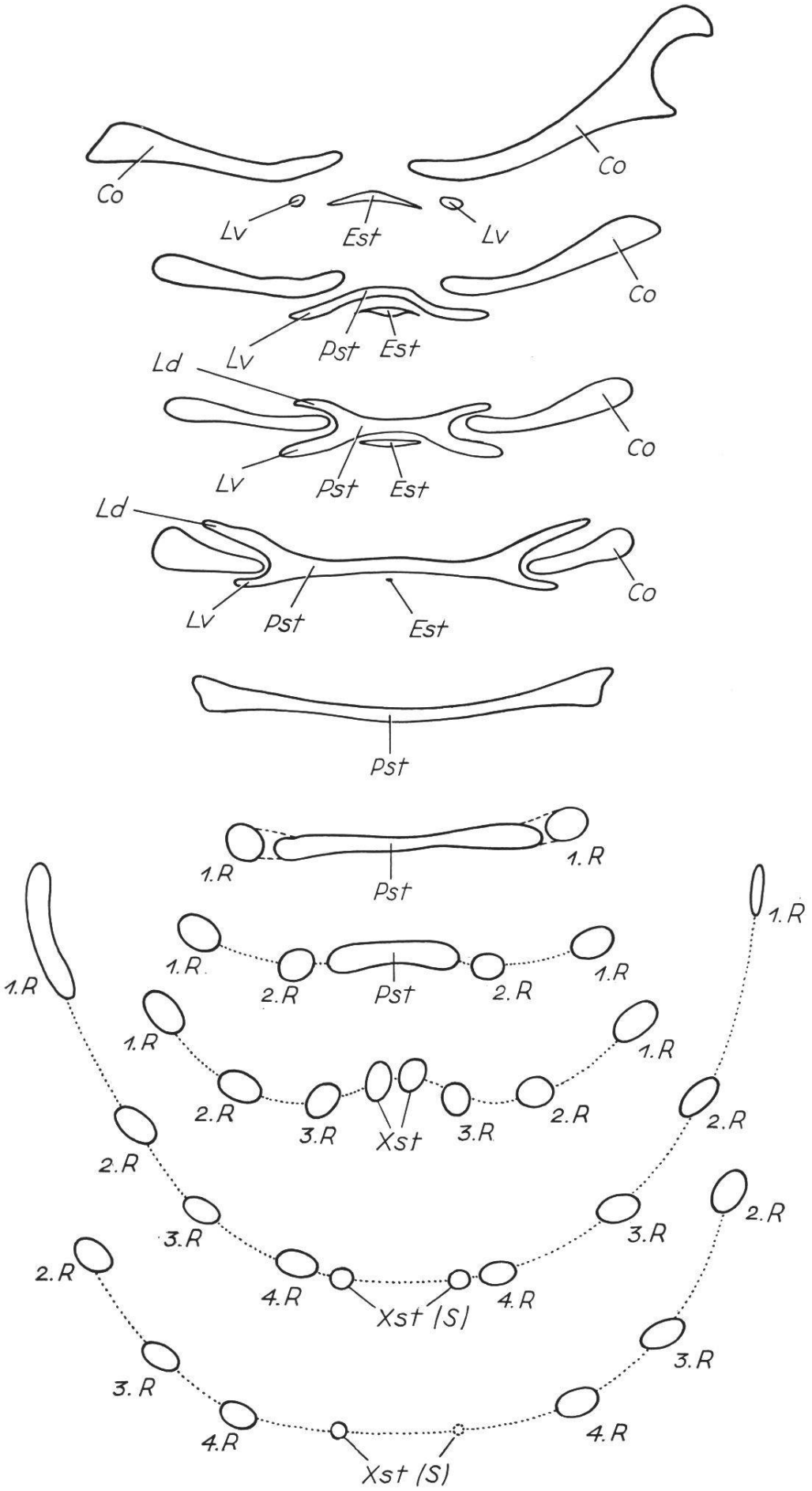

Abb. 32: Stadium J.
Schematische Querschnitte durch das Sternum. Vergrößerung 33 ×.

welche sich dann in späteren Stadien sukzessive in caudaler Richtung fortsetzt. Die caudal gelegene Partie des Sternums, welche W. K. Parker als *Xiphisternum* bezeichnet, bleibt zeitlebens getrennt, und jede Hälfte gabelt sich caudad. Der äußere Teil geht in die 4. Brustrippe über, der innere ist ein kurzer Stumpf, der keine Verbindung mit der 5. Brustrippe besitzt (siehe Abb. 20, 22, 25, 30, 32, 1a). Diese endet ventral frei.

In den Stadien A und B besteht das Sternum aus Mesenchym. Im Stadium C ist es in der Mitte schwach vorknorpelig geworden. In Stadium D sind das Sternum (d. h. nur bis zu dem Ansatz der ersten Brustrippe) und der Ansatzteil der Rippen vorknorpelig, die übrige Partie bleibt mesenchymatös. In Stadium E besteht das Sternum zum Teil (cranial) aus embryonalem Knorpel, zum Teil (in der Mitte bis zum Ansatz der 2. Brustrippe) aus Vorknorpel und zum Teil (hinten) auch noch aus Mesenchym. Die Sternalrippen haben hingegen alle schon knorpeligen Charakter angenommen. In Stadium F besteht das Sternum von fast ganz vorn bis zum Ansatz der 3. Brustrippe aus embryonalem Knorpel und der übrige Teil aus Vorknorpel. In Stadium G ist das Sternum bis zum Ansatz der 4. Brustrippe knorpelig geworden, der hintere Rest (und auch der cranialste Abschnitt) bleibt aber noch vorknorpelig. Erst ab Stadium H besteht das Sternum vollständig aus Knorpel.

Der Verknorpelungsprozeß verläuft beim Brustbein langsamer als bei den Sternalrippen. Er schreitet in caudaler Richtung fort. So findet man in jüngeren Stadien einen graduellen Unterschied in der Gewebedifferenzierung des Sternums und der Rippen. Es zeichnet sich aber keine deutliche Grenze zwischen den Rippen und dem Brustbein ab, da sich das Gewebe der Sternalstreifen direkt in die Rippen fortsetzt. Das Xiphisternum wird erst gebildet, wenn das Sternum schon aus Vorknorpel besteht, und zwar als Auswuchs des eigentlichen Sternums. Nach meinen Befunden geht die Verknorpelung des Sternums nicht von den Rippen, sondern, im großen und ganzen gesehen, vom Vorderende der Sternalstreifen aus.

Der Ursprung des Sternums ist also paarig und selbständig. Erst mit dem Wachstum der Sternalstreifen werden diese in ventraler Richtung medialwärts verschoben. Dabei nähern sie sich so stark, daß sie sich berühren und miteinander in innige gewebliche Verbindung treten. Sie verwachsen langsam in cranio-caudaler Richtung. Auf diese

Weise entsteht das unpaare Sternum. In jüngeren Stadien, aber nicht im jüngsten, haben die Sternalleisten vorübergehend auch eine schwache Verbindung mit den Coracoiden, die in ältern Stadien nicht mehr gefunden wird. Die Sternalrippen verschmelzen sekundär mit den Sternalstreifen und zwar in der Richtung von vorn nach hinten.

5. Diskussion

Bei *Hemidactylus* entstehen alle Teile des *primären Schultergürtels* auch nach meinen Befunden aus einer einzigen, massiven, mesenchymatischen Anlage und differenzieren sich erst durch die Verknorpelungs- und die Verknöcherungsprozesse und auch durch die Fensterbildung in verschiedene Teile. Rechte und linke Hälfte überlagern sich schließlich auch noch ventral (Arcizonie), wobei nach meinem Material das nach NAUCK (1938) bei den Lacertiliern als gewöhnlich bezeichnete Verhalten, daß die rechte Platte ventral der linken liegt, nur bei einigen der aus Indien stammenden Adulttiere beobachtet werden konnte. Andere Adulttiere und vor allem die Tiere der aus Java stammenden Embryonalserie wiesen ein genau umgekehrtes Verhalten auf. Diese Befunde zeigen, daß man der Art der Überlagerung der Coracoide keine phylogenetische Bedeutung beimessen darf. Schon NAUCK vermutete, daß «individuelle Wechselzustände vorkommen».

Die einheitliche Anlage des *Scapulocoracoids* wurde auch bei anderen Lacertilia allgemein festgestellt. Meinungsverschiedenheiten bestehen nur hinsichtlich der Homologisierung einzelner Teile des Lacertilia-Coracoids mit gleichbenannten anderer Wirbeltiergruppen sowie über die Fensterbildung.

Besonders strittig ist die Homologisierung des *Procoracoids* (d. h. des cranialen, zeitlebend knorpelig bleibenden Randes des Coracoids) der Lacertilia mit dem der Anura. Während einige Autoren, z. B. GEGENBAUR (1898), ANTHONY et VALLOIS (1914) und VIALLETON (1919) durchaus für eine Homologisierung von Lacertilia- und Anura-Procoracoid sind, weist FUCHS (1926, 1927) darauf hin, daß die Fensterbildung zumindest bei *Rana* auf ganz andere Weise als bei den Lacertilia (Sauria) entsteht: Das Fenster zwischen Procoracoid und Coracoid bildet sich hier dadurch, daß zwei ventralgerichtete Fort-