

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: 3: Eigene Untersuchungen

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

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

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. [Voir Informations légales.](#)

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. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 02.04.2025

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

3. Eigene Untersuchungen

a) Untersuchungen am adulten Brustschulterapparat

Der adulte Brustschulterapparat wurde außer bei *Hemidactylus* auch bei *Gehyra* untersucht. Zur allgemeinen Orientierung sei zuerst der Brustschulterapparat eines adulten *Hemidactylus brookii* GRAY und einer adulten *Gehyra mutilata* (WIEGMANN) in ventraler Ansicht wiedergegeben (Abb. 1a und 2a).

Der Schultergürtel des *Hemidactylus brookii* GRAY (Abb. 1a) besteht auf jeder Seite aus einem dorsalen Scapularabschnitt (*Pars scapularis*) und einem ventralen Coracoidabschnitt (*Pars coracoidea*). Während der Entwicklung differenziert sich die *Pars scapularis* in einen dorsalen, knorpeligen Teil, die *Suprascapula*, und einen ventralen verknöcherten, die *Scapula*. Beide sind nicht als selbständig angelegte Elemente, sondern als verschiedenartig differenzierte Partien der *Pars scapularis* aufzufassen. Das dorsale Ende der *Suprascapula* ist sehr stark verbreitert. Ventro-cranial trägt sie einen *Processus clavicularis* (*Acromion*), an den sich die *Clavicula* (= das Thoracale) ansetzt. An der Grenze zwischen *Scapula* und Coracoid liegt die *Semifenestra coracoscapularis* FÜRBRINGERS (= Fenster Nr. 3 GEGENBAURS). Sie ist durch eine *Membrana obturatoria* verschlossen und wird ventral von einer Coracoidspange, dorsal von der sogenannten *Mesoscapula* begrenzt.

Das *Coracoid* besteht aus dem cranial liegenden knorpeligen *Procoracoid*, dem medial gelegenen knorpeligen *Epicoracoid* und dem caudal liegenden knöchernen Hauptteil, dem *Coracoid* s. str. In letzterem befindet sich ein großes Fenster, FÜRBRINGERS *Fenestra coracoidea principalis sive anterior* (= GEGENBAURS Fenster Nummer 1), das vom *Procoracoid* cranial begrenzt und auch mit einer *Membrana obturatoria* verschlossen ist. Medial davon zeigt sich FÜRBRINGERS *Fenestra coracoidea posterior* (= GEGENBAURS Fenster Nummer 2) als eine starke Vertiefung, die durch eine dünne Knochenlamelle geschlossen ist. Seitlich bildet das *Coracoid* in Verbindung mit der *Scapula* die *Fossa articularis* zur Artikulation mit dem *Humerus*. Das *Foramen diazonale* (*Foramen supracoracoideum*) liegt am caudalen Rand des Fensters Nummer 1, oder, besser gesagt, zwischen dem Hauptfenster und der Gelenkhöhle für den *Humerus*. Das *Coracoid* ist in seinem

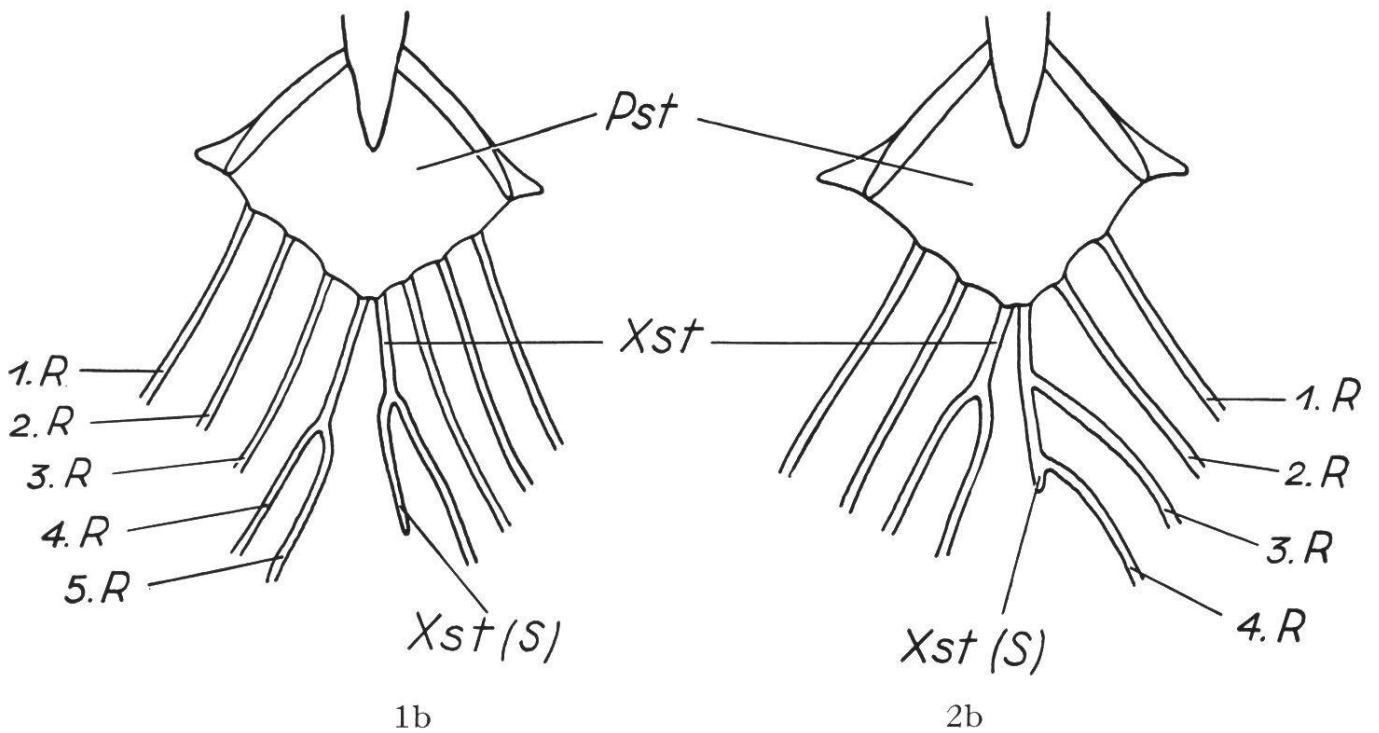


Abb. 1b: Sternum eines adulten *Hemidactylus brookii* GRAY von ventral. Abweichendes Verhalten des Rippenansatzes: 5. Rippe rechts mit Xiphisternum verbunden. Vergrößerung 6,5 ×.

Abb. 2b: Sternum einer adulten *Gehyra mutilata* (WIEGMANN) von ventral. Abweichendes Verhalten des Rippenansatzes: 4. Rippe links vor Ende des Xiphisternums abzweigend. Vergrößerung 6,5 ×.

hinteren Bereich mit dem Sternum gelenkig verbunden, indem es sich zwischen die beiden Labia desselben einfügt. Sein medialer Rand schiebt sich über den Rand des Coracoids der Gegenseite und überschreitet so die Mittellinie (Arcizonie, wobei bei verschiedenen Individuen ein unterschiedliches Verhalten festzustellen ist: manchmal liegt der Rand des linken Coracoids ventral, manchmal dorsal des rechten). In der Jugend wird die Verbindungsstelle von Scapula und Coracoid durch Synchronose, im Alter durch Synostose gebildet.

Die Abbildungen 3 und 4 zeigen deutlich die Abgrenzungen der verknorpelten und verknöcherten Teile des *Hemidactylus*-Schultergürtels. Außer dem Procoracoid, dem Epicoracoid, dem cranialsten Ende der Mesoscapula und der Suprascapula, welche knorpelig bleiben, sind

alle Teile verknöchert, d. h. das Coracoid s. str., die Scapula und der größte Teil der Mesoscapula. In der Gegend der Fossa articularis findet sich ein Knorpelüberzug. An der Grenze zwischen verknorpelten und verknöcherten Teilen liegt eine schmale Schicht von großblasigem Knorpel.

Die *Clavicula* (das Thoracale) legt sich dorsal der Suprascapula an und ist mit derselben durch Bindegewebe verbunden. Ventral stoßen beide Claviculae zusammen und legen sich unter das Episternum. Jede Clavicula zeigt eine ähnliche winkelige Biegung wie der primäre Schultergürtel (d. h. das Scapulocoracoid). Ihr mediales Ende ist verbreitert und durchlöchert, die laterale Hälfte aber ist schmal.

Das *Episternum* ist sehr gut ausgebildet, und zwar als kreuzförmiges, unpaares Gebilde. Es liegt an der Ventralseite des vorderen Sternumteiles, ragt aber craniad noch beträchtlich über letzteren hinaus, wodurch ihre vordere Partie zwischen die bzw. dorsal der beiden Thoracalia zu liegen kommt. Die relativ langen Queräste des Episternums berühren beinahe die Thoracalia mit ihren cranio-lateralen Spitzen.

Im *Sternum* können zwei Regionen festgestellt werden: *Praesternum* bzw. *Prosternum* (VAN GELDEREN) bzw. eigentliches Sternum und *Xiphisternum* (PARKER, 1868). (Nach der WELLBORNSchen Terminologie [1933/34] besteht das Sternum s. l. von *Hemidactylus* sogar aus drei Teilen, nämlich aus dem rostral gelegenen unpaaren Praesternum, dem sich caudal anschließenden, hier paarigen Mesosternum, welches bis zum Ansatz der 4. Rippen reicht, und dem zwei freie, hintere Knorpelenden bildenden Xiphisternum.) Das Praesternum stellt eine etwa rhombische Platte dar, deren beide Vorderränder zu aus je einem Labium dorsale und einem Labium ventrale bestehenden *Sulci articulares coracoidei* vertieft sind, mit denen das knorpelige Epicoracoid (sensu stricto, non sensu ROMER) artikuliert. Die Knorpelenden der drei ersten Sternalrippen verbinden sich mit dem Praesternum. Die caudal gelegene Partie des Sternums, welche PARKER als Xiphisternum bezeichnet (= WELLBORNS Mesosternum + Xiphisternum), bleibt zeitlebens getrennt, und jede Hälfte gabelt sich caudad. Der äußere Teil geht in die vierte Brustrippe über, der innere ist ein kurzer Stumpf (WELLBORNS Xiphisternum), welcher normalerweise frei endet. Bei einem Individuum fand ich auf einer Seite fünf Sternalrippen mit dem Brustbein verbunden, wobei der kurze Stumpf der rechten Seite Verbindung mit der fünften Sternalrippe besitzt (Abb. 1b). Auf der

gegenüberliegenden Seite hingegen endet dieser Stumpf wie gewöhnlich frei. Es gibt also innerhalb einer Art individuelle Varietäten, wenn sich auch normalerweise bei *Hemidactylus brookii* GRAY beidseitig vier echte Rippen finden. Drei davon verbinden sich mit dem Praesternum, eine mit dem Xiphisternum.

Als spezifische Besonderheit zeigt das *Episternum* der *Gehyra mutilata* (WIEGMANN) (Abb. 2a) im Gegensatz zu *Hemidactylus* stets eine Lanzettform mit nur sehr kurzen, nach vorn gerichteten Querästen in der Mitte, und zwar dort, wo die größte Verbreiterung besteht. Die Queräste erreichen nie die Clavicula. Von den Brustrippen verbinden sich die vorderen zwei Paare mit dem Praesternum, das dritte und vierte Paar mit dem Xiphisternum (WELLBORNS Mesosternum). Normalerweise gibt es keine Stümpfe (WELLBORNS Xiphisternum), die frei enden wie bei *Hemidactylus brookii* GRAY. Nur ein von mir untersuchtes Individuum besitzt auf der linken Seite vier Rippen und dazu einen frei endenden Stumpf (Abb. 2b). Obwohl *Gehyra mutilata* (WIEGMANN) auch sonst noch kleinere Unterschiede aufweist, stimmt doch der Bau ihres Skelettes im großen und ganzen mit dem von *Hemidactylus brookii* GRAY überein. Allerdings erfahren die Elemente ihres Schultergürtels eine kräftigere Ausbildung und haben eine größere Ausdehnung.

Abb. 4: Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids eines adulten *Hemidactylus brookii* GRAY. Pars scapularis in gleiche Ebene mit der Pars coracoidea gebracht. Flächenschnitt durch das Innere zur Darstellung der enchondralen Verknöcherung. Vergrößerung 12,5 ×.

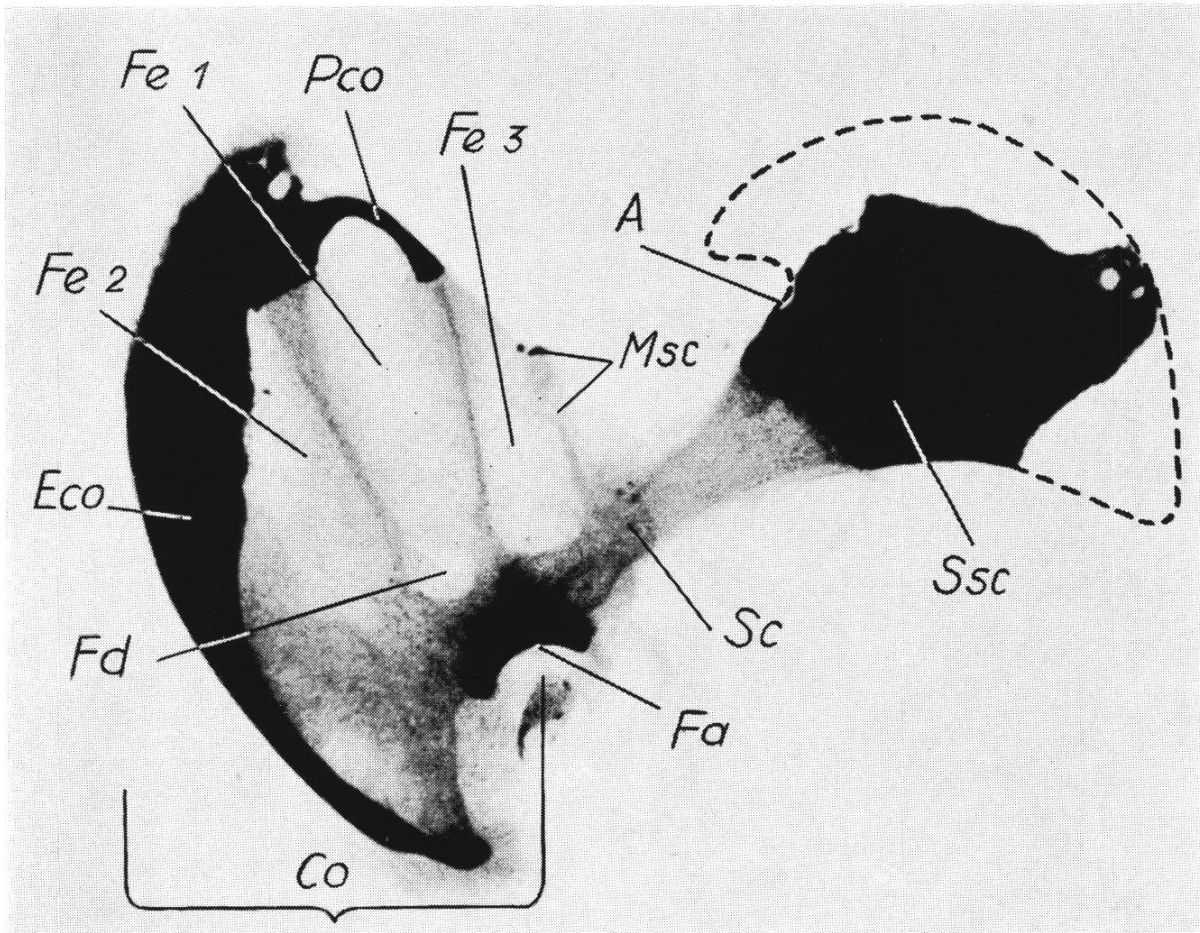
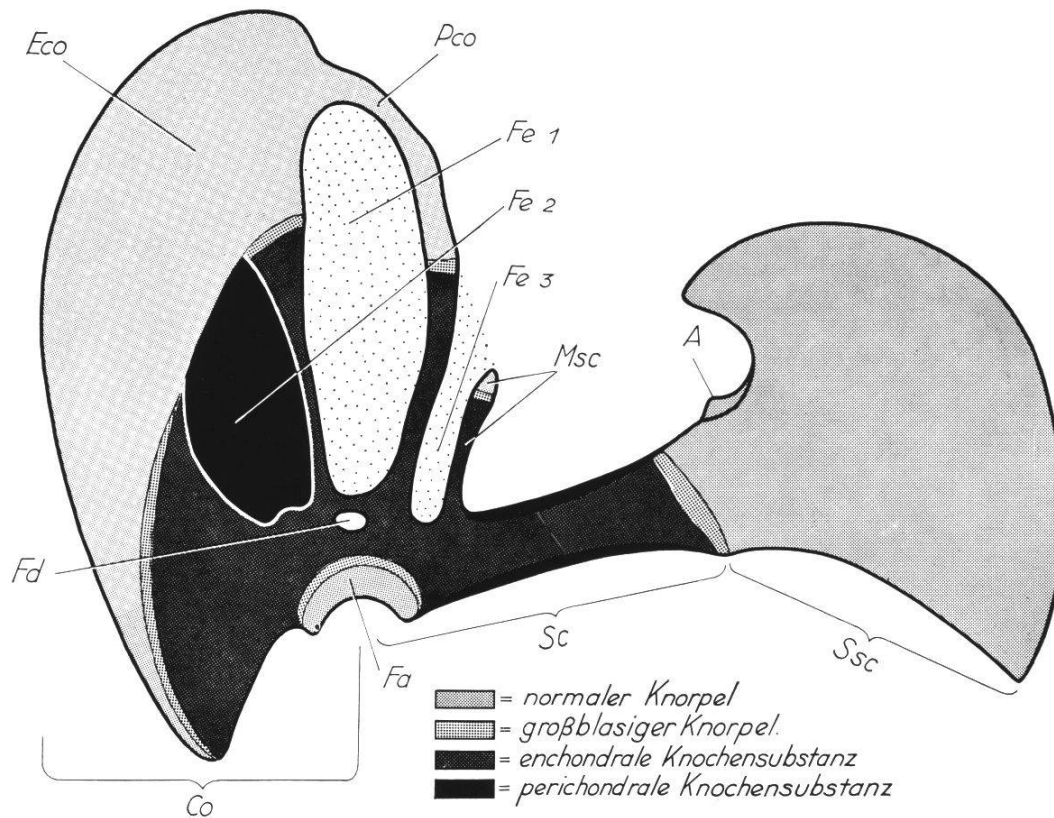


Abb. 3: Verknorpelungs- (dunkel) und Verknöcherungszonen (hell) des linken Scapulocoracoids eines erwachsenen *Hemidactylus brookii* GRAY von ventral, Toluidinblau-Färbung. Vergrößerung 12,5 ×.



b) Untersuchungen über die Embryogenese

Stadium A

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 2,8 mm; Schnittdicke 7 μm .

Die Ausdehnung des *Schultergürtels* macht etwa 50 Schnitte aus, d. h. etwa 350 μm . Die Anlage des Gürtels ist rein mesenchymatös und noch nicht sehr deutlich vom umgebenden Bindegewebe abgegrenzt (Abb. 5). Nur die Zellkerne liegen in der entsprechenden Region dichter zusammen (sogenanntes Skleroblastem). Da, wo die Extremitäten ansetzen, liegen die Kerne am dichtesten. Es handelt sich also hier um das Zentrum der Anlage. *Einzelne Komponenten des Gürtels können noch in keiner Weise unterschieden werden*. Caudal dehnt sich die Gürtelanlage über die Region der spätern Gelenkpfanne für den Humerus aus. Das *Foramen diazonale* (Foramen supracoracoideum), welches dem Durchtritt des *Nervus supracoracoideus* und des gleichnamigen Gefäßes dient, ist schon vorhanden. Die Flächen des Gürtelbezirkes sind annähernd parallel zur Medianebene orientiert.

Außer der paarigen Scapulocoracoidanlage ist auch schon die erste, und zwar selbständig entstehende Anlage eines *Sternalleistenpaares* zu sehen: Am ventromedialen Rand des Schultergürtels liegen zwei Mesenchymverdickungen, aus welchen sich später das *Sternum* entwickeln wird (Abb. 5).

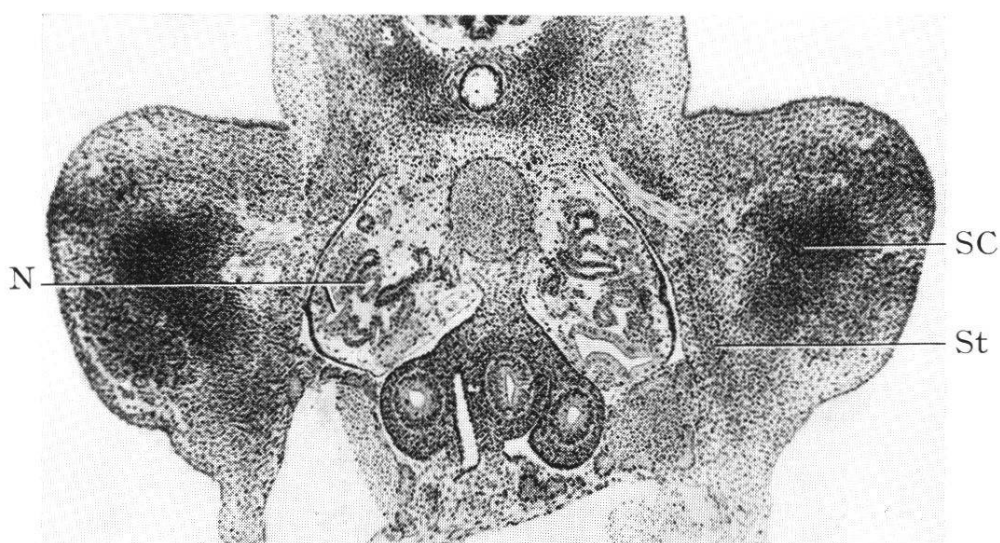


Abb. 5: Stadium A.

Querschnitt im Gebiet der Sternalanlage. Vergrößerung 60 \times .

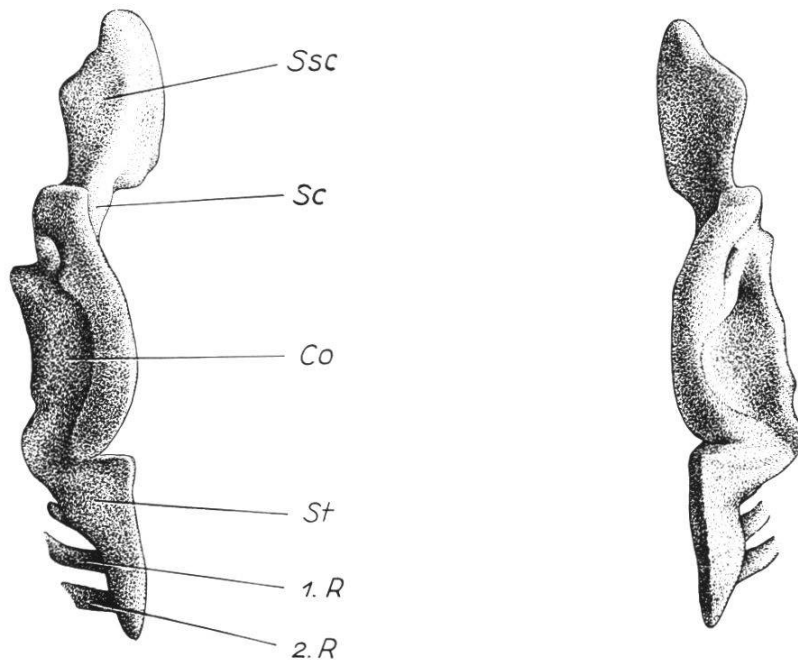


Abb. 6: Stadium B. Rekonstruktion des Brustschulterapparates. Ventralansicht. Vergrößerung 60 ×.

Stadium B

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 3,3 mm; Schnittdicke 10 μm.

Die paarige *Schultergürtelanlage* ist größer geworden. Ihre beiden Hälften liegen noch sehr weit auseinander (Abb. 6 zeigt dies besonders deutlich). Die einzelnen Komponenten des Gürtels können nun schon unterschieden werden. Die meisten, d. h. vor allem die *Suprascapula* und weitgehend auch das *Coracoid*, befinden sich noch auf der Stufe des Mesenchyms. Nur die *Scapula* ist bereits fast völlig vorknorpelig (Abb. 7). In einigen Schnitten sieht man die Anlage von *Membranae obturatoriae* in Fenstern (Abb. 8). Ein Fenster liegt an der Grenze zwischen Pars scapularis und Pars coracoidea. Das zweite liegt in der Pars coracoidea selbst. Die beiden Fenster sind ungleich groß. Das erstere, kleinere, ist FÜRBRINGERS *Fenestra coracoscapularis* = GEGENBAURS Fenster Nummer 3, das zweite, größere, FÜRBRINGERS *Fenestra coracoidea principalis sive anterior* = GEGENBAURS Fenster Nummer 1. Das Verschlussgewebe der Fensteranlagen geht ohne Unterbrechung in die übrige Skelettanlage über. Es ist auf dieser Stufe noch sehr dick,

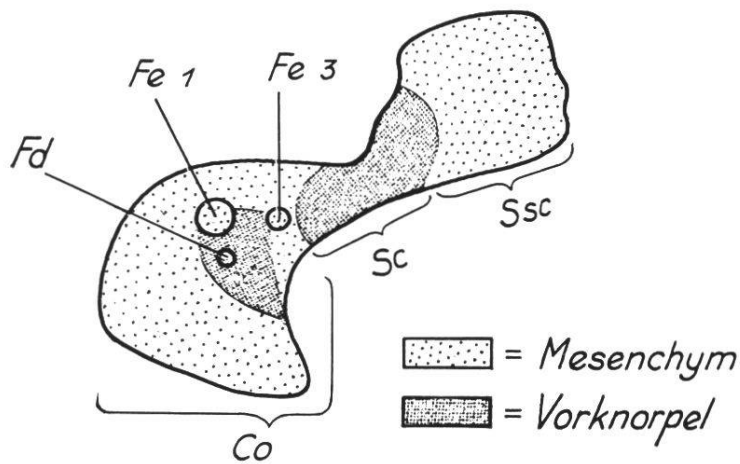


Abb. 7: Stadium B. Graphische Rekonstruktion der linken Scapulocoracoidanlage: Beginn der Verknorpelung. Vergrößerung 50 ×.



Abb. 8: Stadium B. Querschnitt durch die Anlage der Fenestra coracoidea principalis sive anterior (Fe 1) und der Fenestra coracoscapularis (Fe 3). Vergrößerung 105 ×.

während die fertigen Membranen viel dünner als die Skeletteile sind. Das *Foramen diazonale* für den Nervus supracoracoideus und das gleichnamige Gefäß findet sich auf diesem Stadium etwa 30 μm hinter dem Fenster Nummer 1. Die Grenze zwischen den Hauptregionen wird nur durch etwas dichtere Lagerung der mesenchymatischen Zellen angedeutet. Der Gürtel ist relativ breit geworden, trotzdem liegen seine beiden Hälften noch weit auseinander.

Das Gewebe, aus welchem sich die *Thoracalia* (bzw. die Claviculae) später entwickeln werden, erscheint in der craniocaudad verlaufenden Querschnittserie in ca. 10 Schnitten als je ein Fleck aus verdichteten Kernen ventrolateral jeder Suprascapula. Seine Kerne sind fast rund und gleichen in allen Teilen denjenigen des umgebenden Gewebes.

Vom *Episternum* läßt sich noch keine Spur entdecken.

Am ventromedialen Rand jeder der beiden *Partes coracoideae* liegt, durch Kernverdichtung gekennzeichnet, eine der beiden *Sternalleisten*. Ihre Beschaffenheit ist rein mesenchymatös. In einigen Schnitten weisen die Sternalleisten eine allerdings nur schwache (sekundäre) Verbindung mit den *Partes coracoideae* auf. Die ersten zwei Brustrippen haben eine sehr deutliche Verbindung mit den Sternalleisten (Abb. 6). Jedoch ist auch diese, soweit das meine Präparate erkennen lassen, erst sekundärer Natur. Nach der Verbindung mit den 2. Brustrippen verschwinden die Sternalleisten allmählich in der craniocaudalen Querschnittserie.

Stadium C

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 4 mm; Schnittdicke 10 μm .

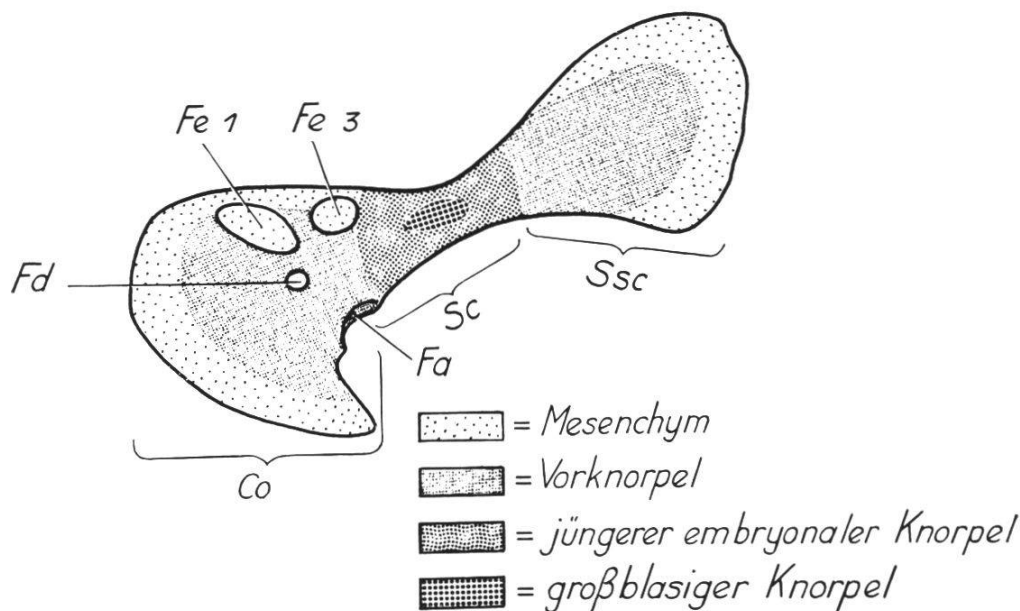


Abb. 9: Stadium C. Graphische Rekonstruktion der linken Scapulocoracoidanlage. Vergrößerung 50 \times .



Abb. 10: Stadium C. Querschnitt durch die Region der Sulci articulares coracoidei. Vergrößerung 60 ×.

Die Differenzierung des *Schultergürtels* hat weitere Fortschritte gemacht. Alle Gürtelregionen sind deutlich unterscheidbar. Die beiden Gürtelhälften nähern sich in ventraler Richtung, sind aber noch getrennt. Der größte Teil des Gürtels besteht nun aus Vorknorpel (Abb. 9). Nur die *Scapula* zeigt knorpeligen Charakter (jüngerer embryonaler Knorpel). Im Zentrum der Scapula findet sich sogar schon degenerierendes, großzelliges Knorpelgewebe. Der ventromediale und der craniale Rand des *Coracoids* (s. l.) und der dorsale Rand der *Suprascapula* werden immer noch aus rein mesenchymatischen Zellen gebildet.

Stadium C ist ein wichtiges Stadium zum Verständnis der Ausbildung der *Thoracalia*: In der Querschnittserie liegt cranial je ein dichter Fleck am ventrolateralen Rand jeder Suprascapula. Aus rein mesenchymatischen Zellen gebildet, stellt er die Verbindung zwischen dem eigentlichen Thoracale und der Suprascapula dar. Seine Kerne sind fast rund und nicht größer als die in dem ihn umgebenden Gewebe. Etwas weiter caudal erkennt man zwischen den zentral gelegenen Zellen dieses dichten Flecks eine mit Azan tiefblau anzufärbende Substanz. Hier beginnt das eigentliche Thoracale. Bei der blauen Substanz handelt es sich um Interzellulärsubstanz mit eingelagerten kollagenen Fibrillen (Osteoid). Die darin eingeschlossenen Zellen sind *Osteoblasten*. Noch weiter hinten nimmt die blaue Farbe mit der Distanz von der Scapula ständig zu. Die beiden Thoracalia bilden je eine Spange, welche

dem cranialen Saum der Schultergürtelanlage entlang zieht und ventral über dessen Rand nicht hervorragt.

Eine *Episternalanlage* läßt sich noch nicht erkennen.

Die paarigen *Sternalleisten* sind mehr differenziert und liegen immer noch parallel in craniocaudaler Richtung. An dem cranialen Rand jeder Leiste befindet sich ein Gelenkfalz für das Coracoid, den man *Sulcus coracoideus* nennt. Der Sulcus trennt Labium dorsale und Labium ventrale der Sternalleiste (Abb. 10). Nach dem Ansatz der 3. Sternalrippen (im Gegensatz zu Stadium B verbinden sich nun schon jederseits 3 Rippen mit dem Sternum) verschwinden die beiden Sternalleisten allmählich in der craniocaudalen Querschnittserie.

Stadium D

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 4,3 mm; Schnittdicke 10 µm.

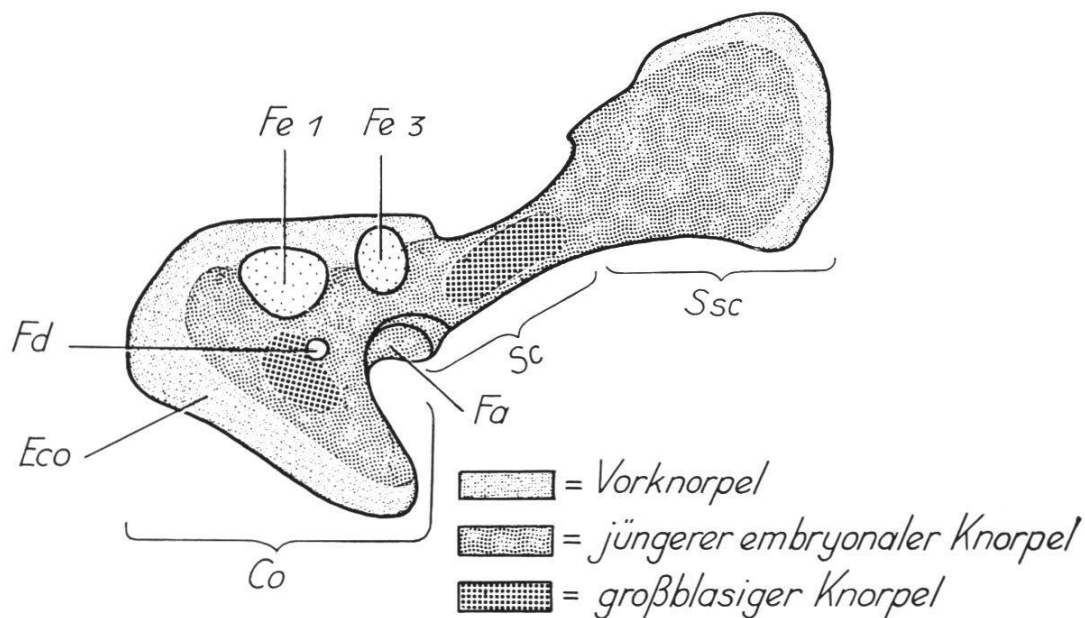


Abb. 11: Stadium D. Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 50 ×.

Das *Scapulocoracoid* besteht in Stadium D zum größten Teil aus jüngerem embryonalen Knorpel mit kleinen, dicht aneinanderliegenden Zellen (Abb. 11). Nur der dorsale Rand der *Suprascapula* und der ventromediale und craniale Rand des *Coracoids* werden aus Vorknorpel aufgebaut. Im Zentrum des Coracoids und der Scapula befindet sich degenerierender, großzelliger Knorpel.

Die *Thoracalia* sind nur wenig weiter entwickelt als in Stadium C. Sie sind höchstens etwas breiter geworden und haben sich einander noch mehr mediad genähert.

Das *Episternum* (auch Interthoracale oder Interclavicula genannt) tritt in der Querschnittserie etwa 120 μm caudal der Thoracalia auf. Es erscheint hier ein unpaares, regelmäßiges, dichtgedrängtes Bindegewebe, welches eine mit Azan intensiv blau gefärbte, linienförmige Stelle in seinem Inneren zeigt. Das ist die erste Anlage des Episternums. Es entsteht also selbständig und besitzt weder mit den Thoracalia noch mit dem Schultergürtel eine Verbindung (Abb. 12).

Die Anlage des *Sternums* beginnt an derselben Stelle wie in Stadium C. Die immer noch relativ weit auseinanderliegenden Sternalleisten sind aber nicht mehr so parallel angeordnet; sie divergieren caudad (Abb. 12). Die Sternalleisten bestehen nun schon überwiegend aus Vorknorpel und verbinden sich mit je 3 Rippen (Abb. 13). Nur

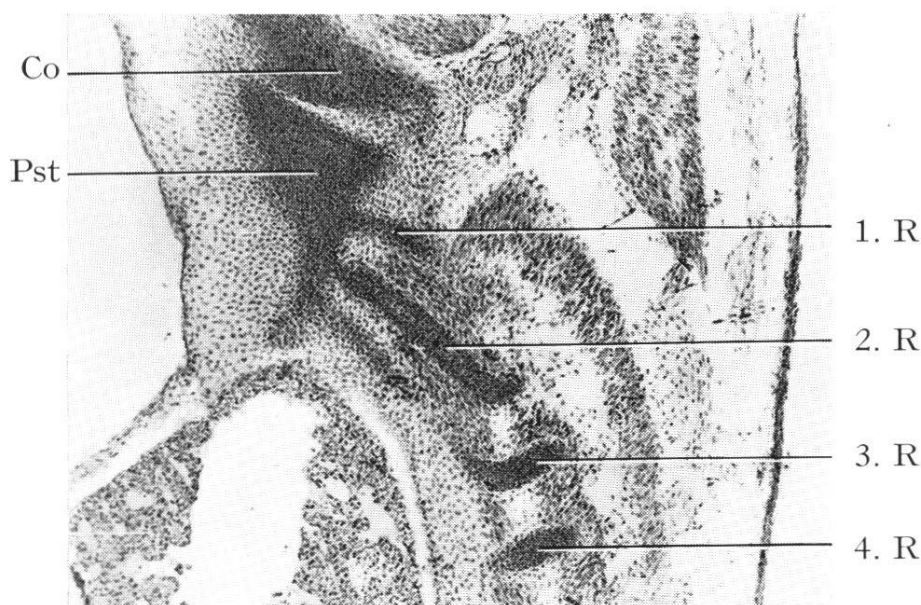


Abb. 13: Stadium D. Längsschnitt durch die Region des Sternums. Vergrößerung 55 \times .

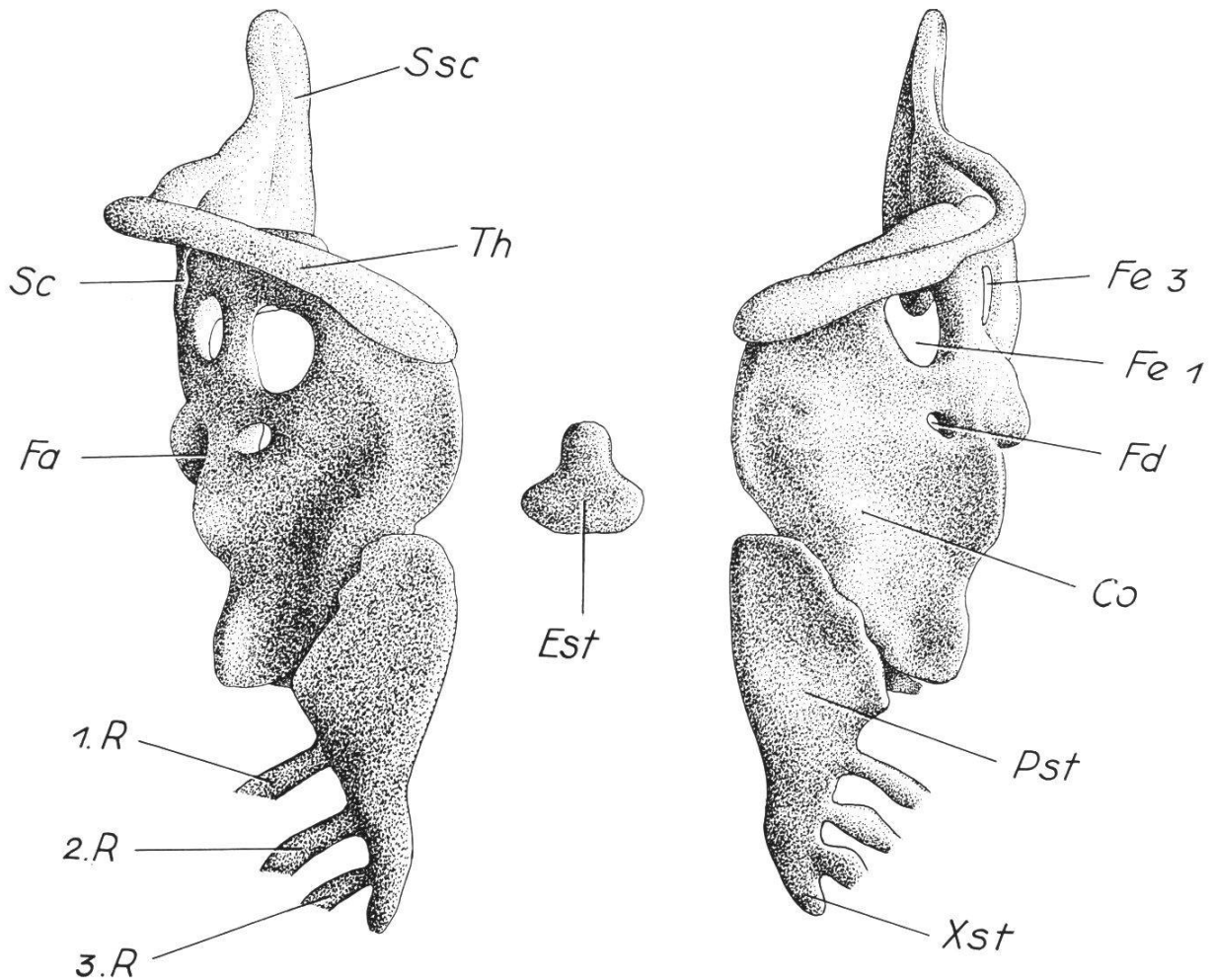


Abb. 12: Stadium D. Rekonstruktion des Brustschulterapparates. Ventralansicht. Vergrößerung 95 ×.

nach dem Ansatz der 3. Brustrippen sind sie noch mesenchymal. Die Sulci articulares coracoidei sind vertieft. Wiederum findet sich eine schwache Verbindung zwischen Sternalleisten und Coracoiden.

Stadium E

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 4,6 mm; Schnittdicke 10 µm.

Der größte Teil der *Suprascapula* besteht aus jüngerem embryonalen Knorpel und nur ihr dorsaler Rand aus Vorknorpel (Abb. 14). In diesem Stadium findet man in der vorderen ventralen Region der *Suprascapula* erstmals einen deutlichen Auswuchs, das *Acromion*

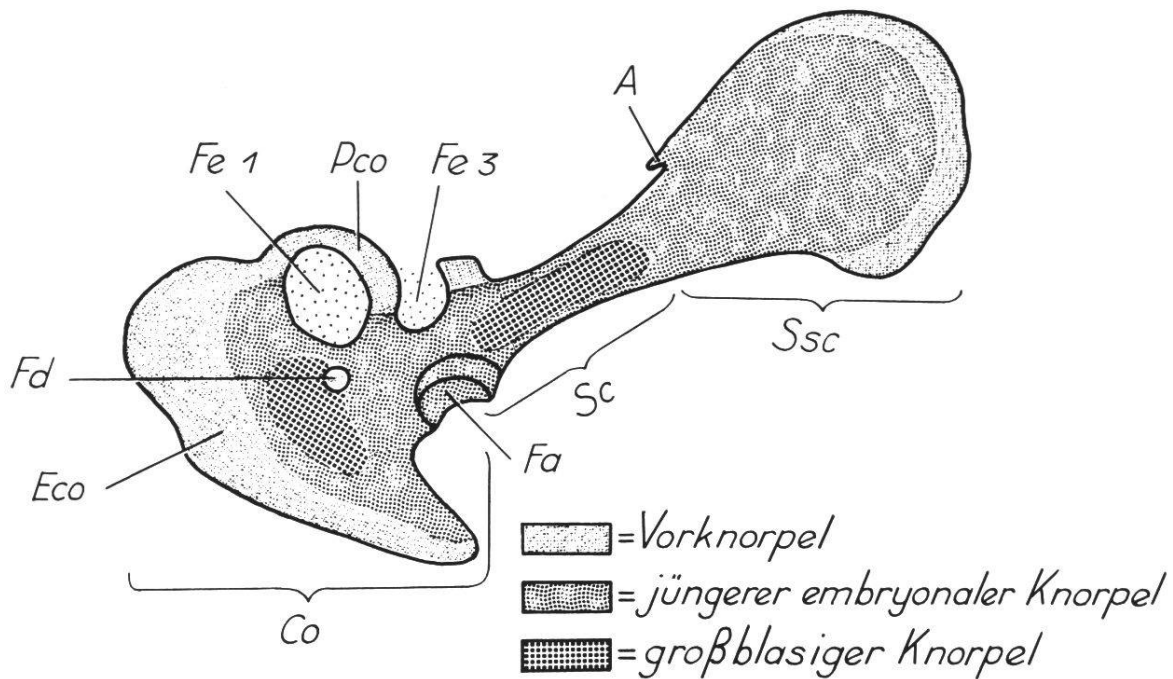


Abb. 14: Stadium E. Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 50 ×.

(in Stadium D ist das Acromion nur leicht angedeutet). Im Vergleich zur Verknorpelung der Suprascapula und des Coracoids ist diejenige der *Scapula* stark vorangeschritten, d. h. die größte Partie der *Scapula* besteht nun aus degenerierendem (großzelligem) Knorpel und nur noch ein kleiner Teil aus jüngerem embryonalen Knorpel. Im Zentrum des *Coracoids* befinden sich etwas mehr degenerierende Knorpelzellen als in Stadium D. Der ventromediale und craniale Rand hingegen bleibt vorknorpelig. Der Durchmesser der Fensteranlagen hat sich vergrößert, die Membranae obturatoriae sind, besonders in der Mitte, dünner geworden (Abb. 15). Fenster Nummer 3 schließt dorsal nicht mehr durch eine Spange ab (sogenannte «Semifenestra», Abb. 14). Es besteht keine deutliche Abgrenzung zwischen *Scapula* und *Coracoid*.

Die beiden *Thoracalia* haben sich mediad etwas mehr genähert und ragen mit ihren freien Enden ventral vor. In ihren ventralen verbreiterten Teilen zeichnet sich je ein Markraum ab. Die Verbindung zur Suprascapula wird immer noch aus rein mesenchymatischen Zellen gebildet. Die Lage der Thoracalia hat nun fast vollkommen die dorso-ventrale Richtung des erwachsenen Zustandes erreicht.

Im Vergleich mit dem Stadium D ist das *Episternum* noch weiter entwickelt. Das unpaare Episternum liegt ventral der Partes coracoidae und cranial des Sternums.

Das *Sternum* ist immer noch paarig, aber die Sternalleisten liegen jetzt ganz dicht nebeneinander (Abb. 16). Kurz nach der 3. Sternalrippe verschwinden die Leisten gänzlich in der Querschnittserie. Im Stadium E bestehen die Sternalleisten (-platten) zum Teil aus jüngerem embryonalen Knorpel, zum Teil aus Vorknorpel und zum Teil aus Mesenchym.



Abb. 15: Stadium E. Querschnitt durch die Region der Fenster. Vergrößerung 70 ×.

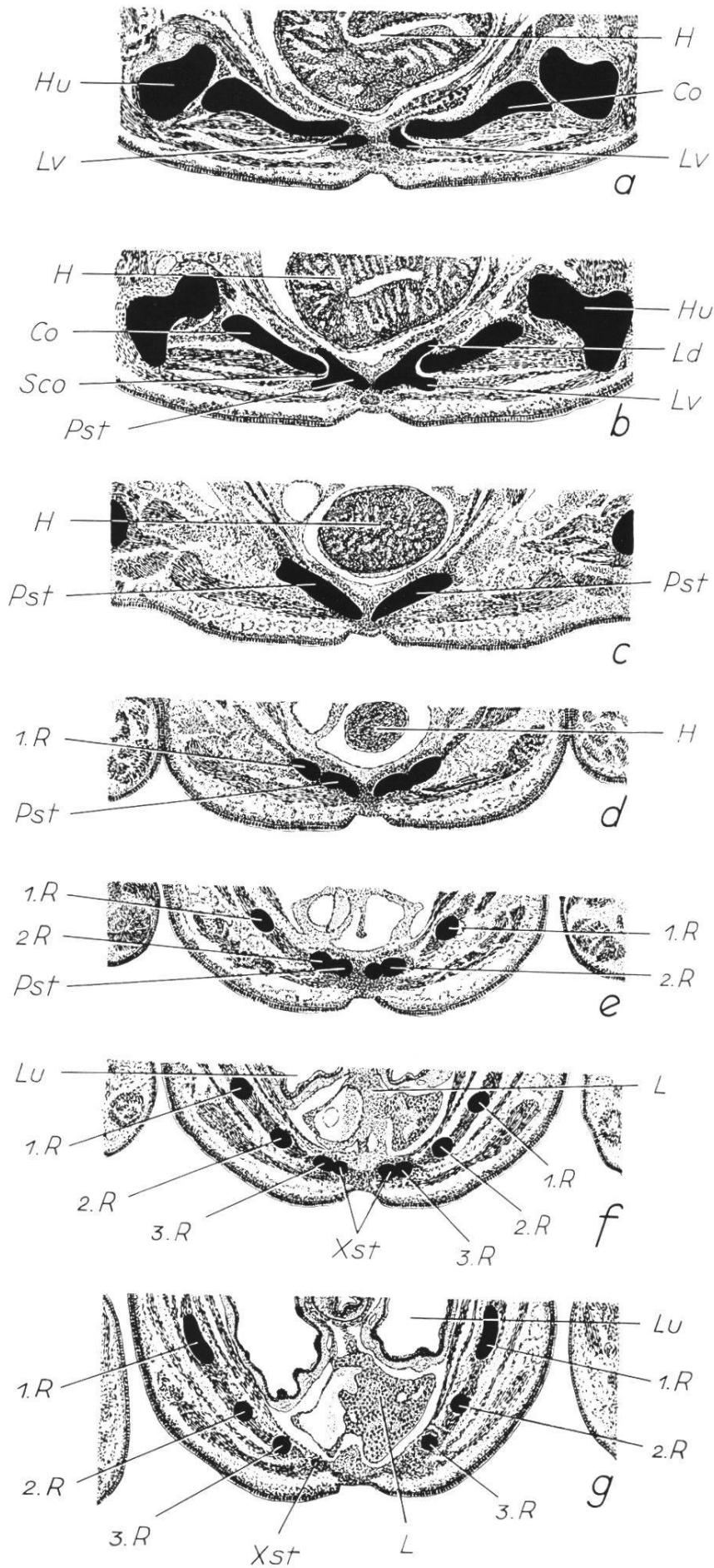


Abb. 16a-g:
 Stadium E.
 Schematische
 Querschnitte
 durch das Sternum.
 Vergrößerung 33 ×.

Stadium F

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 5 mm; Schnittdicke 10 μm .

Der Brustschulterapparat ist in allen seinen Teilen viel mehr differenziert als im vorigen Stadium; die größere Differenziertheit läßt sich besonders bei den Sternalanlagen beobachten.

Die *Scapula* und eine sehr große Partie des *Coracoids* bestehen aus großen, blasigen Knorpelzellen (Abb. 17). Im cranialen Abschnitt der *Partes coracoideae* sieht man leichte *Arcizonie*; die linke Platte liegt ventral der rechten.

Die Stelle der künftigen *Fenestra coracoidea posterior* (Fenster Nummer 2) ist schon als dünner Bezirk (ca. 50 μm lang) zu sehen.

Die Lage und die Ausdehnung der beiden *Thoracalia* weisen gegenüber dem vorhergehenden Stadium keine großen Unterschiede auf; sie sind nur etwas mehr mediad genähert. Ferner haben sich die Markräume stärker vergrößert.

Das *Episternum* kommt nun vorn etwas dorsal über die ventromedialen Enden der beiden *Thoracalia* zu liegen und zeigt eine schwache Kreuzform durch die Entstehung eines Fortsatzes nach rechts und links im vorderen Drittel. Der hinterste Teil des *Episternums* liegt ventral vom Sternum (Abb. 18).

Cranial vom *Sternum* befindet sich ein lockeres, mesenchymatisches Gewebe, das zwischen den ventromedialen Enden der *Partes coracoideae*, erst dorsal von den *Thoracalia*, weiter caudal dorsal vom *Episternum* liegt. Es läßt sich lateral bis in die Seitenrumpfmuskulatur verfolgen. In den weiter caudalen Schnitten wird der mediale Teil dieses Gewebes durch laterale Einbuchtungen, hervorgerufen durch die ventromedialen Ränder der *Partes coracoideae*, dünner und besteht aus einem dorsalen und einem ventralen Gewebeteil. Beide sind durch einen medialen Teil verbunden. Er nimmt vorn die Gestalt einer schiefen Membran an und läuft von links dorsal nach rechts ventral (wegen der *Arcizonie*) (Abb. 31a). In den caudal folgenden Schnitten wird diese Membran kräftiger, bis schließlich das Sternum auftritt (Abb. 31b). Am Sternum macht sich in Stadium F eine Verwachsung der beiden Sternalhälften über eine bedeutende Länge bemerkbar (Abb. 18). Diese Verbindung beginnt etwas vom cranialen Ende entfernt in caudaler Richtung. So entsteht ein (aus embryonalem Knorpel

bestehendes) unpaares Sternum aus den paarigen Sternalanlagen. Die Vereinigung ist ungefähr $200\ \mu\text{m}$ sichtbar (Abb. 18). Nach den Sulci, etwas cranial vom Ansatz der 1. Brustrippe, hört die Verwachsung der Sternalhälften in Stadium F auf. Erst in späteren Stadien geht sie noch weiter caudalwärts. Hinter der 3. Sternalrippe allerdings bleiben die beiden Sternalleisten (auch beim adulten Tier) ständig getrennt. Diesen ständig paarigen Teil des Sternums bezeichnet PARKER als *Xiphisternum*. Caudad gabelt sich jede Hälfte des aus Vorknorpel bestehenden Xiphisternums nochmals. Der äußere Teil geht jederseits in die 4. Brustrippe über, der innere ist ein kurzer Stumpf (hinter der Abzweigung der letzten Rippe ca. $50\ \mu\text{m}$ lang), der keine Verbindung mit der 5. Brustrippe besitzt (Abb. 18). Diese endet distal (ventral) frei als *Costa spuria*.

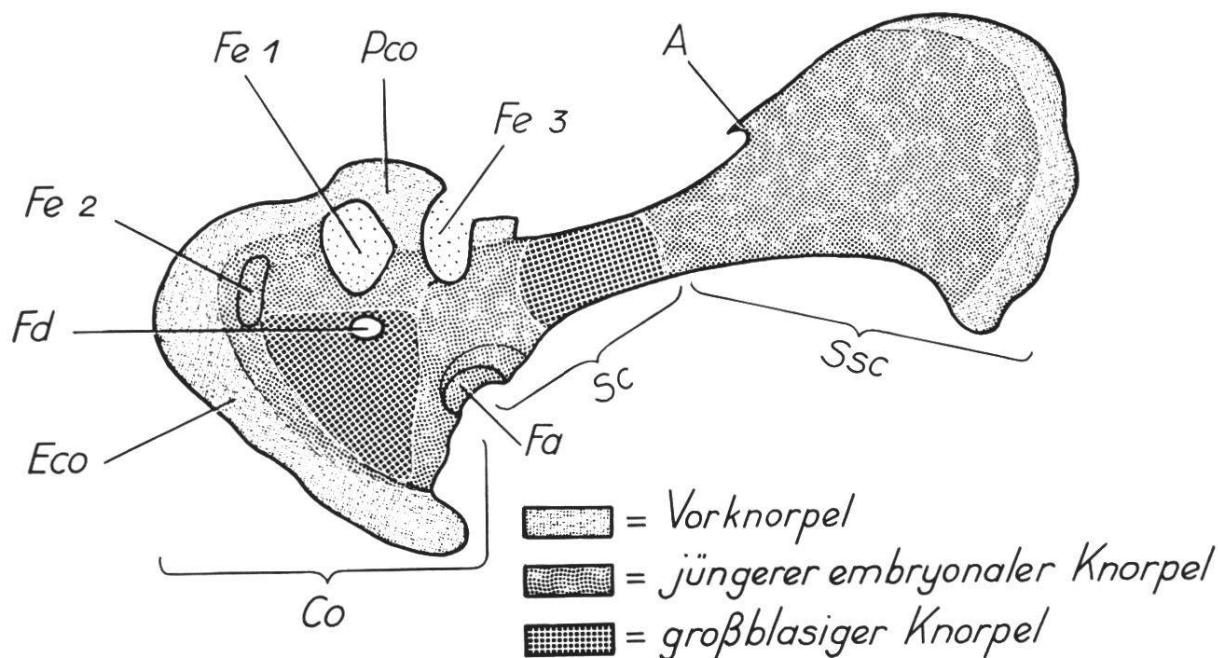


Abb. 17:
Stadium F. Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids;
Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung $50\times$.

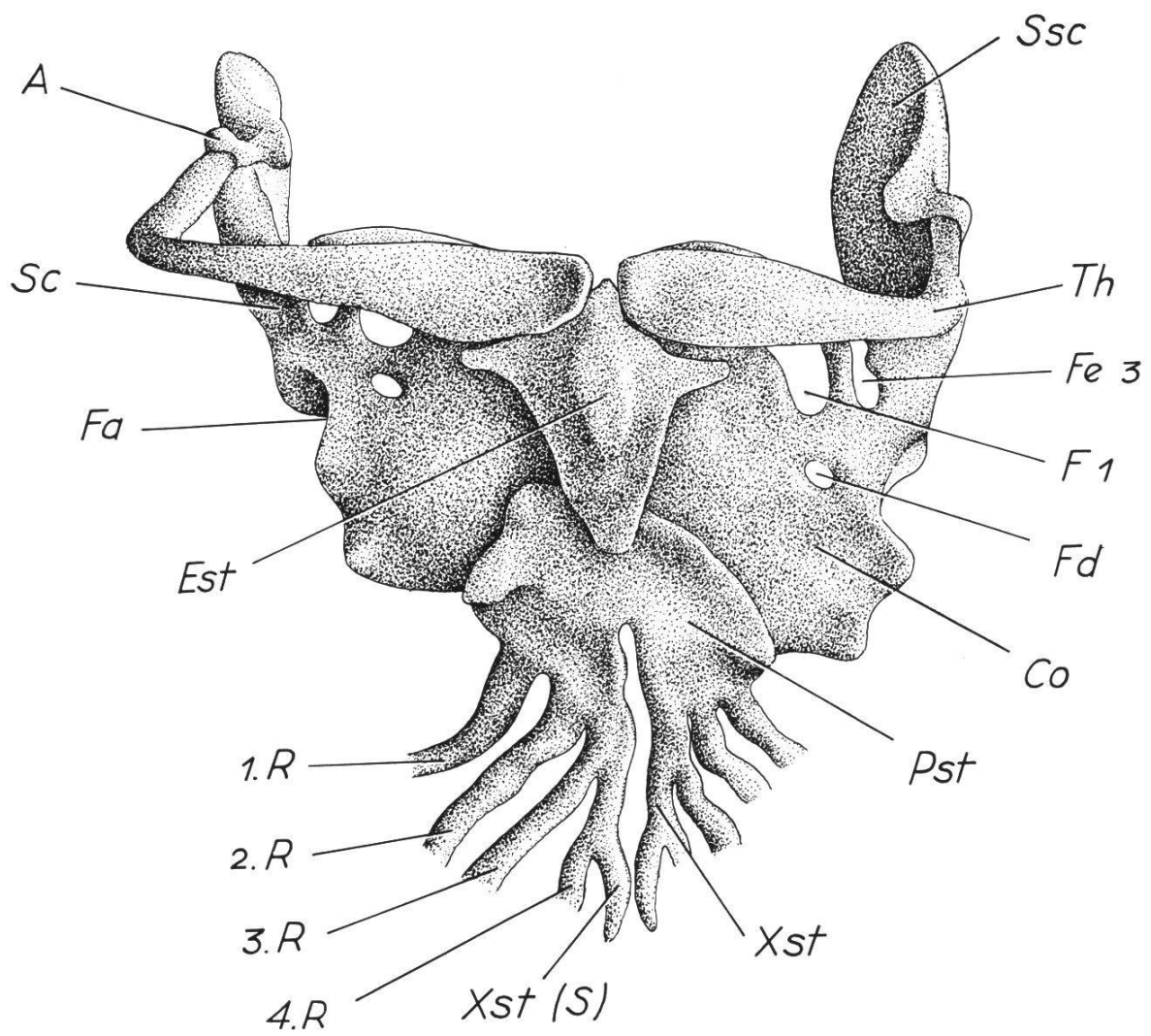


Abb. 18:
 Stadium F. Rekonstruktion des Brustschulterapparates.
 Ventralansicht. Fenster Nummer 2 nicht berücksichtigt.
 Vergrößerung 55 ×.

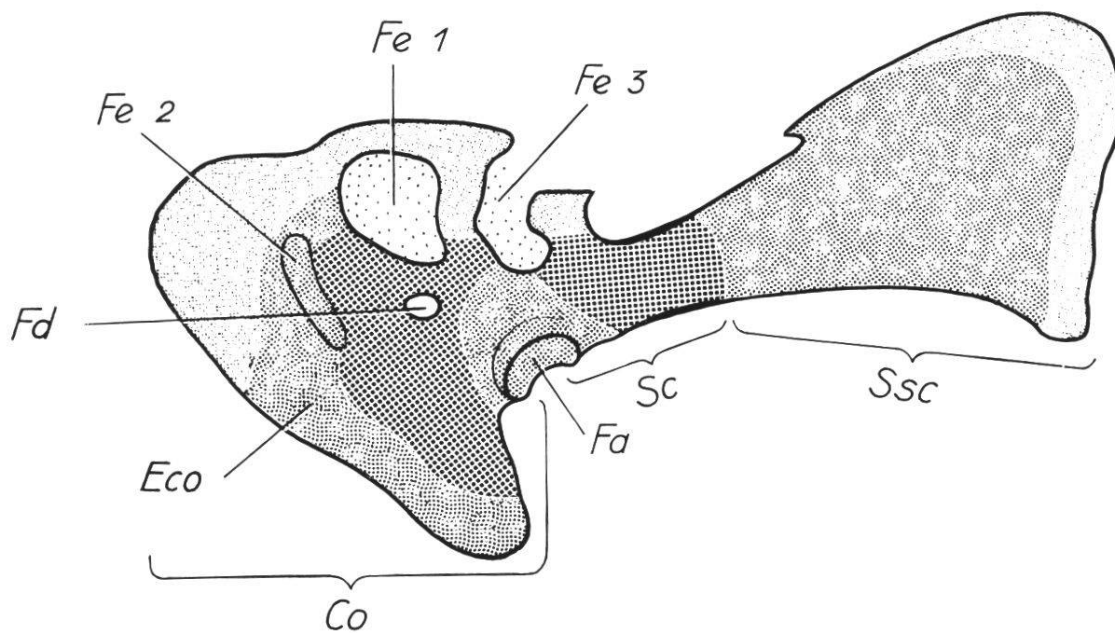


Abb. 19a: Flächenschnitt durch das Innere.

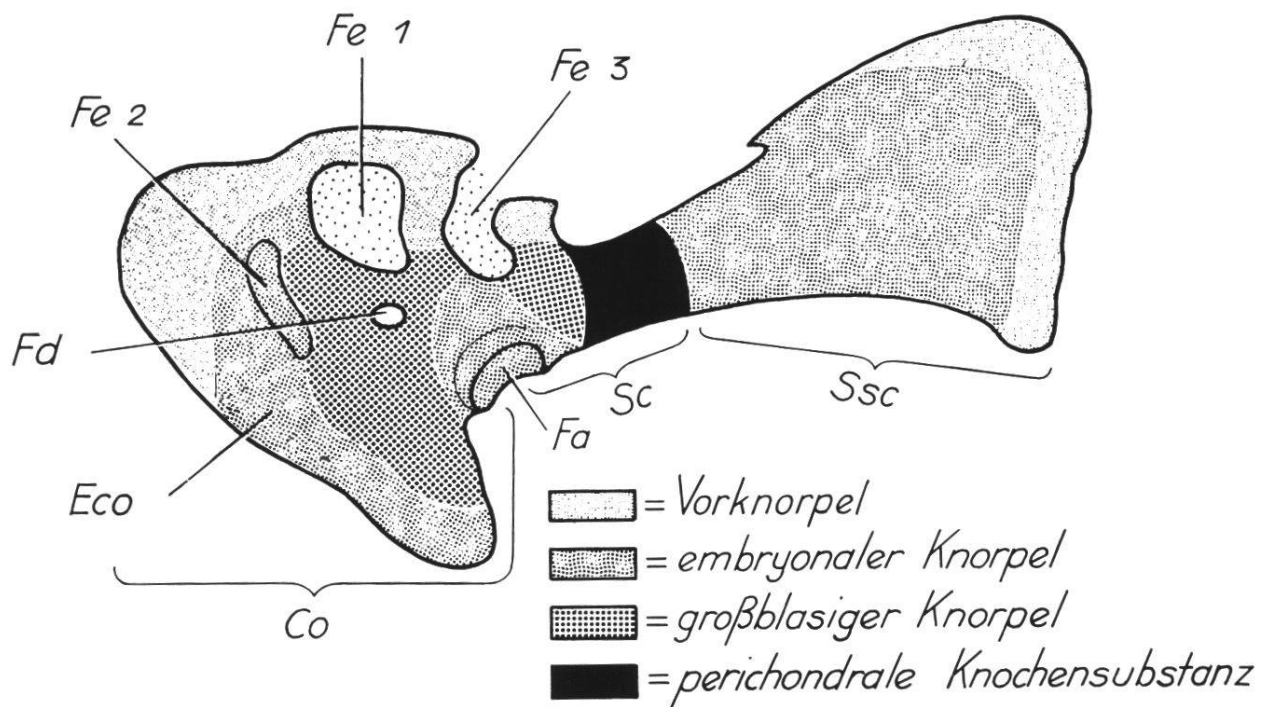


Abb. 19b: Ansicht von außen mit perichondraler Knochensubstanz.

Abb. 19a-b: Stadium G.

Graphische Rekonstruktion des linken Scapulo-coracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 50 ×.

Stadium G

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 5,8 mm; Schnittdicke 10 μm .

Der Schultergürtel besteht nun zu einem Gutteil aus degenerierendem Knorpel; die übrige Partie (außer dem dorsalen Rand der Suprascapula und dem vorderen ventromedialen und cranialen Rand des Coracoids, welche immer noch vorknorpelig sind) wird aus jüngerem embryonalen Knorpel gebildet. Die perichondrale Ossifikation der *Scapula* ist schon bemerkbar (Abb. 19a, b). An den cranialen Enden der *Partes coracoideae* ist die Arcizonie stärker ausgeprägt als im Stadium F. Die Fenestra coracoidea postaeior ist dünner geworden (Ausdehnung jetzt ca. 70 μm cranio-caudad).

Die Verknöcherung der beiden *Thoracalia* hat weitere Fortschritte gemacht, und auch die Markräume sind größer geworden. Die beiden ventromedialen Enden der Thoracalia weisen nun je ein Foramen auf.

Das *Episternum* nähert sich dem definitiven Zustand seiner Kreuzform (Abb. 20); es ist leicht verknöchert, aber es befindet sich nirgends ein Markraum. Die Queräste des Episternums werden von den Thoracalia fast berührt. Die Lage des Episternums bleibt wie im vorigen Stadium.

Die Verwachsung der paarigen *Sternalhälften* reicht caudad bis in die Gegend des Ansatzes der 1. Brustrippen (Abb. 20). Der Stumpf am hinteren Ende jeder Xiphisternum-Hälfte, der nicht mit einer Brustrippe in Verbindung tritt, hat sich auf 140 μm verlängert.

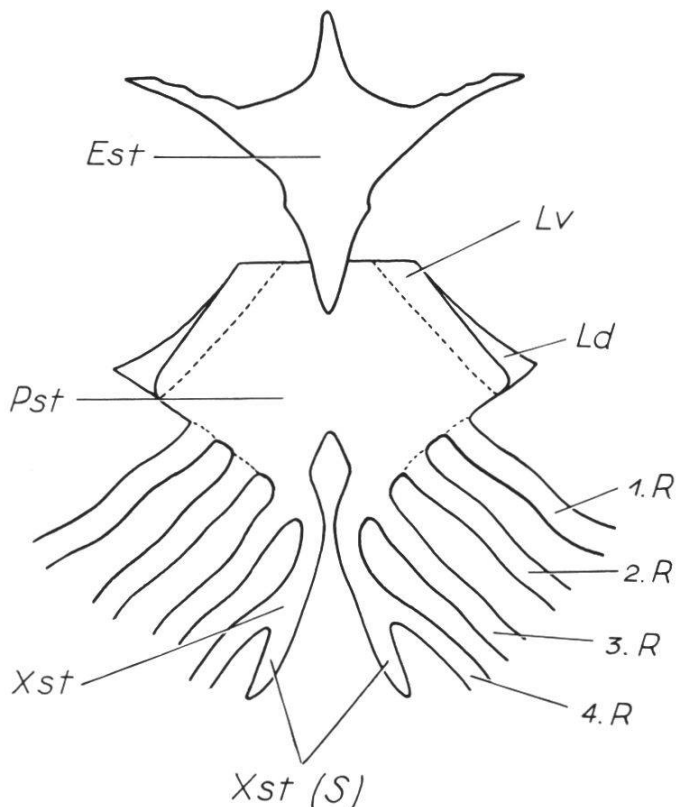


Abb. 20: Stadium G.
Graphische Rekonstruktion
des Episternums
und des Sternums.
Vergrößerung 50 \times .

Stadium H

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten
6,3 mm; Schnittdicke 10 μm .

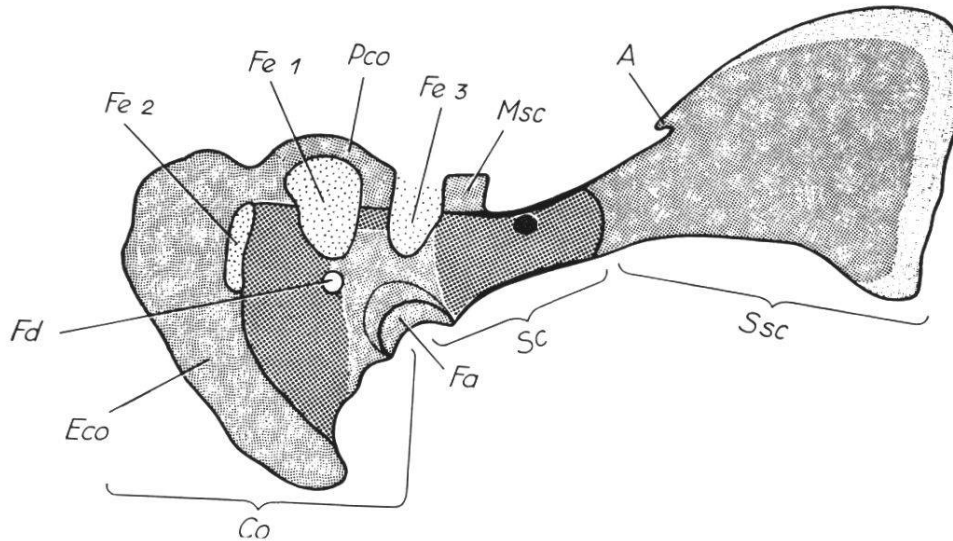


Abb. 21a: Flächenschnitt durch das Innere zur Darstellung der enchondralen Verknöcherung.

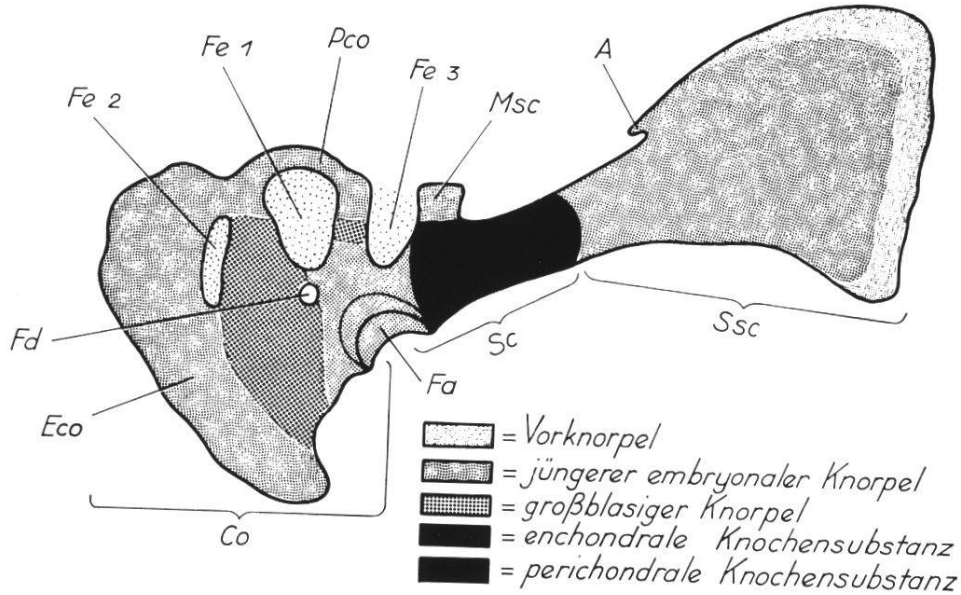


Abb. 21b: Ansicht von außen mit perichondraler Knochensubstanz.

Abb. 21a–b: Stadium H.

Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 33 \times .

Die *Suprascapula* weist denselben Charakter wie in Stadium G auf (Abb. 21). Es hat nur eine Größenzunahme stattgefunden. Während die perichondrale Knochenbildung zunimmt, zeigen sich charakteristische Veränderungen im Zentrum der *Scapula*, welche die enchondrale Knochenbildung einleiten. Degenerierende Knorpelzellen befinden sich nur in der *Scapula* und im *Coracoid*. Im letzteren besteht nur die ventromediale Partie und der craniale Rand vor der Fenestra coracoidea principalis sive anterior aus jüngerem embryonalen Knorpel, d. h. das *Epicoracoid* und das *Procoracoid*. Dazu kommt die *Mesoscapula*, d. h. der dorsale Rand der (Semi-) Fenestra coracoscapularis. Vom *Epicoracoid* ist nun auch der craniale Teil vom Vorknorpel in jüngeren embryonalen Knorpel übergegangen. Vorknorpel gibt es in Stadium H nur noch am dorsalen Rand der *Suprascapula*. Die *Arcizonie* ist vor allem im cranialen Abschnitt der Coracoide, welche durch die *Membrana zonalis* miteinander verbunden sind, noch stärker ausgeprägt. Die Stelle der Fenestra coracoidea posterior ist mit einem dicken membranartigen Gewebe ausgefüllt. Es dehnt sich jetzt etwa 170 μm aus und ist genau so dick wie der danebenliegende Knorpel, hingegen färbt es sich nicht wie derselbe. Seine Kerne sind weder lang noch rund, sondern beinahe oval. Die mit Azan kaum sichtbar blaufärbte Grundsubstanz ist hell. Die dem Perichondrium angehörenden, darumherumliegenden Bindegewebskerne sind hingegen lang. Eng aneinander liegen die Knorpelzellen in der Verbindungszone zwischen den Hauptregionen des Gürtels. Sie sind klein und können durch eine ganze Reihe von Schnitten verfolgt werden.

Alle Merkmale der beiden *Thoracalia* sind noch stärker ausgebildet als in Stadium G, und in ihren den *Suprascapulæ* zu gelegenen Enden weisen sie je einen weiteren Markraum auf. Die Fenster der *Thoracalia* haben sich vergrößert. Ihre ventro-medialen Enden sind ventrad umgebogen.

Die Verknöcherung des *Episternums* hat zugenommen, und es hat seine definitive Form schon erreicht.

Das Gewebe vor dem *Sternum* ist in Stadium H viel kräftiger und blutgefäßreicher geworden. Das *Sternum* selbst besteht nun ganz aus embryonalem Knorpel. Die Verwachsung der Sternalplatten reicht caudad bis über die zweite Brustrippe hinaus. Dahinter teilt sich das *Sternum* in zwei Hälften (= *Xiphisternum*), welche allmählich auseinanderweichen. Die dritten Brustrippen münden an der Stelle

ein, an der die Sternalanlage paarig wird (Abb. 22). Die caudad auseinanderweichenden Brustrippenspitzen zweiteilen sich wieder, wobei der äußere Teil in die vierte Brustrippe übergeht, der innere aber, welcher nun ca. 150 μm lang ist, selbständig bleibt.

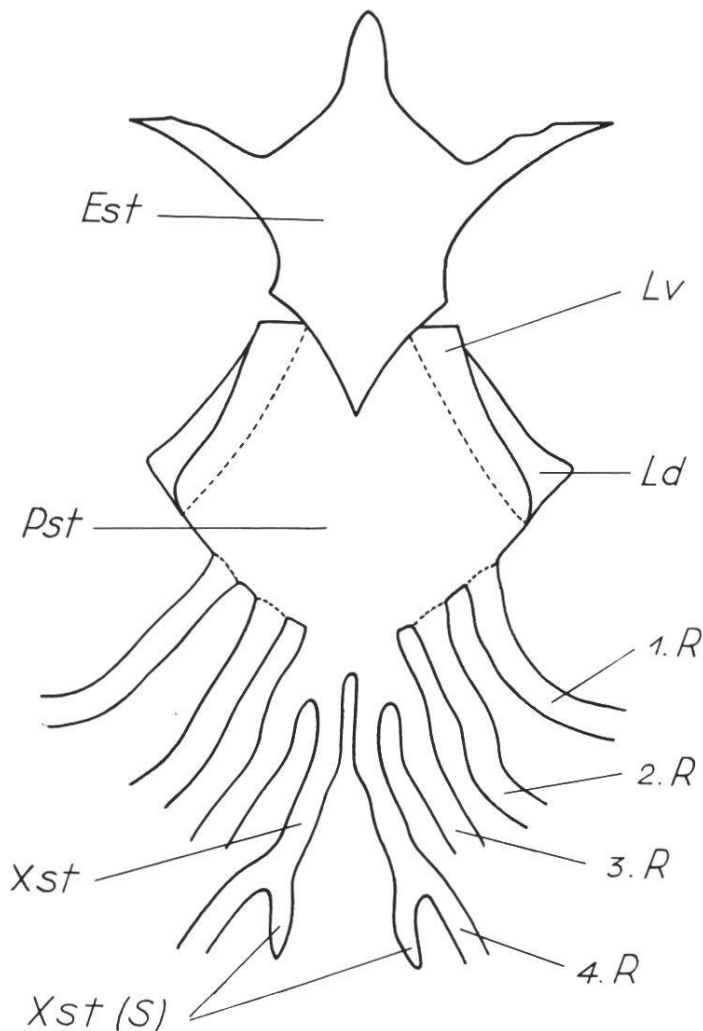


Abb. 22:
Stadium H.
Graphische Rekonstruktion
des Episternums
und des Sternums.
Vergrößerung 50 \times .

Stadium I

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 6,8 mm; Schnittdicke 10 μm .

In diesem Stadium ist auch in der *Suprascapula* der Vorknorpel vollkommen verschwunden (Abb. 23). Ihr cranio-dorsaler Rand besteht jetzt aus jüngerem embryonalen Knorpel, die übrige Fläche aus älterem embryonalen Knorpel. Die Interzellulärsubstanz ist immer noch sehr gering. Die Hauptmasse der *Scapula* besteht aus Knorpelsubstanz. Im Vergleich mit Stadium H sind die perichondralen

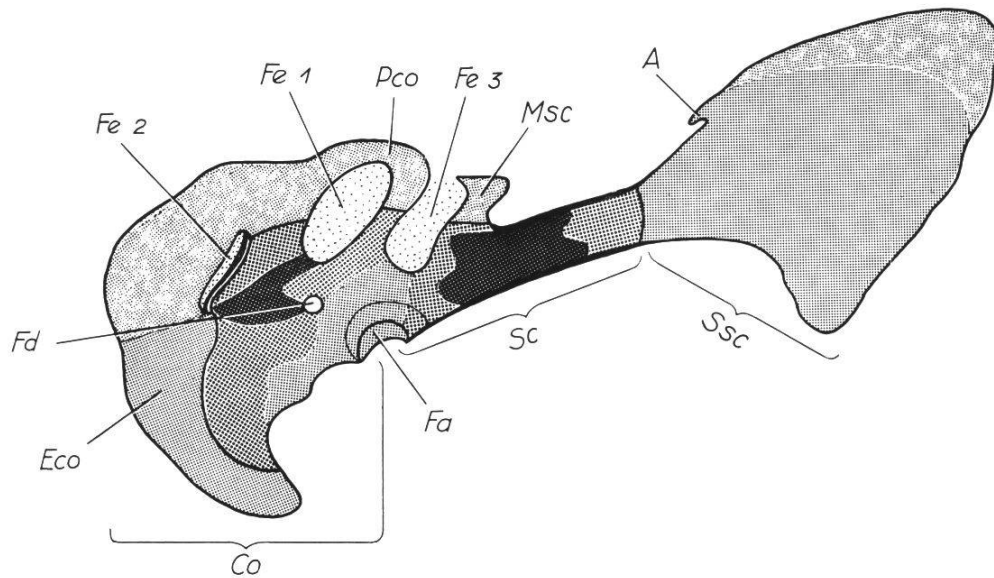


Abb. 23a: Flächenschnitt durch das Innere.

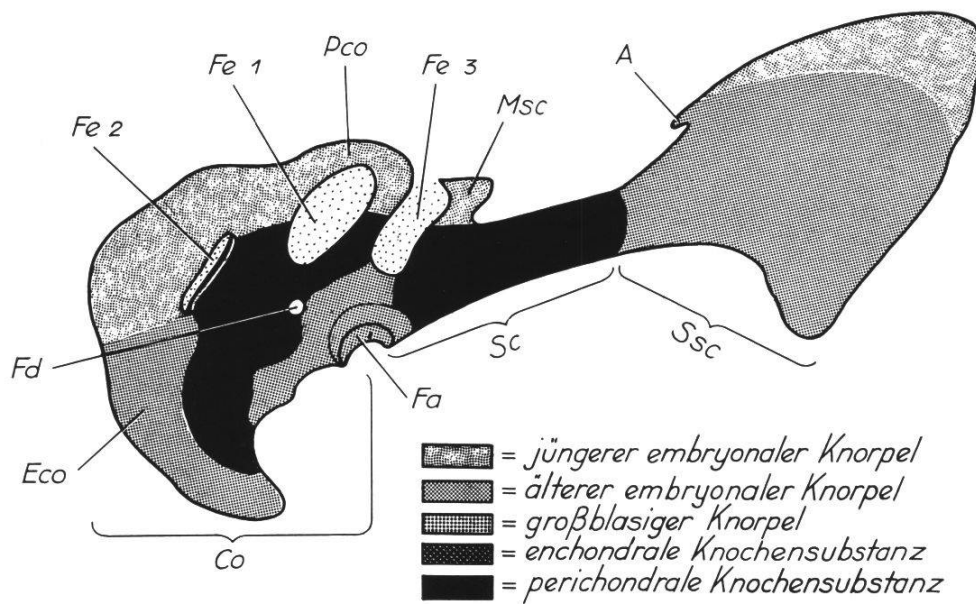


Abb. 23b: Ansicht von außen.

Abb. 23a–b: Stadium I.

Graphische Rekonstruktion des linken Scapulo-coracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 33 ×.

Knochenschichten ihrer Innen- und Außenseite dicker und ausgedehnter geworden. Die mittlere Partie der Scapula zeigt auch mehr enchondrale Knochensubstanz. Ventral und dorsal von ihr befindet sich aber noch großzelliges Knorpelgewebe. Der zwischen den Hauptregionen liegende Knorpelteil besteht aus älterem Knorpel. Das *Coracoid* weist erstmals auch eine Ossifikation auf. Enchondrale Knochensubstanz befindet sich zwischen den Fenstern Nummer 1 und 2 und dem Durchbruch des Nervus supracoracoideus (Abb. 23). Perichondrale Ossifikation ist auf der Innen- wie auf der Außenfläche des Coracoids dort zu bemerken, wo sich im Inneren entweder enchondrale Knochensubstanz oder großblasige Knorpelsubstanz – die sich gegenüber der in Stadium H etwas vermehrt hat – befindet (Abb. 23). Der übrige Teil des Coracoids besteht jetzt aus jüngerem embryonalen Knorpel (cranial) bzw. älterem embryonalen Knorpel (caudal). Die Stelle des Fensters Nummer 2 ist, besonders im cranialen Abschnitt, mit einem dicken, membranartigen Gewebe ausgefüllt. In den caudad folgenden Schnitten wird es von perichondraler Knochensubstanz verdrängt, die von dem verknöchernden Teil des Coracoids lamellenförmig mediad wächst (Abb. 23, 24). Die Arcizonie weist noch stärkere Ausprägung auf. (Auch dies ist auf Abb. 24 sehr gut zu erkennen.)

Die Verknöcherung des *Thoracale* ist noch stärker vorangeschritten. Die beiden ventro-medialen Enden der Thoracalia sind ventrad um-



Abb. 24:
Stadium I. Querschnitt durch die Region der Fenster. Vergrößerung 75 ×.

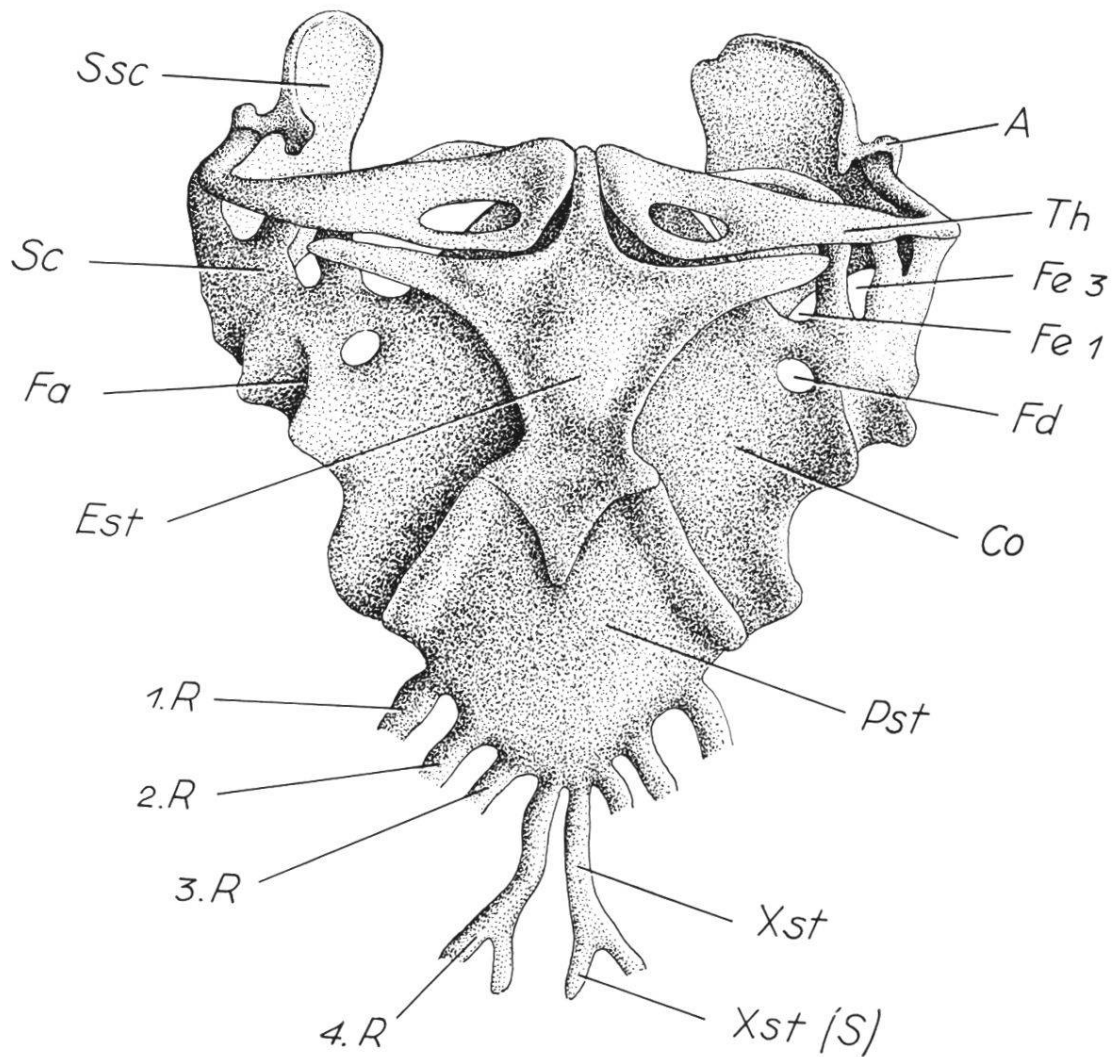


Abb. 25: Stadium I. Rekonstruktion des Brustschulterapparates. Ventralansicht. Fenster Nummer 2 nicht berücksichtigt. Vergrößerung 40 ×.

gebogen (allerdings nicht so stark wie in Stadium H) und von einer gemeinsamen Schicht Bindegewebe umhüllt. Das in jedem Thoracale vorhandene Foramen ist größer geworden.

In der Mitte des die beiden ventromedialen Thoracalia-Enden umhüllenden Bindegewebs liegt dorsal der Thoracalia der mittlere craniale Teil des *Episternums*. Caudal von dieser Region zweigen die Queräste des Episternums ab. Ungefähr die hintersten 23 Schnitte des Episternums kommen ventral des Sternums zu liegen (Abb. 25). Die Verknöcherung hat zugenommen.

Das *Sternum* ist nun fast vollständig differenziert. Die Teilung des Sternums in zwei Hälften, die als Xiphisternum bezeichnet werden, beginnt in der Gegend des Ansatzes der 3. Brustrippen (Abb. 25). Das ganze Brustbein besteht nun aus älterem embryonalen Knorpel.

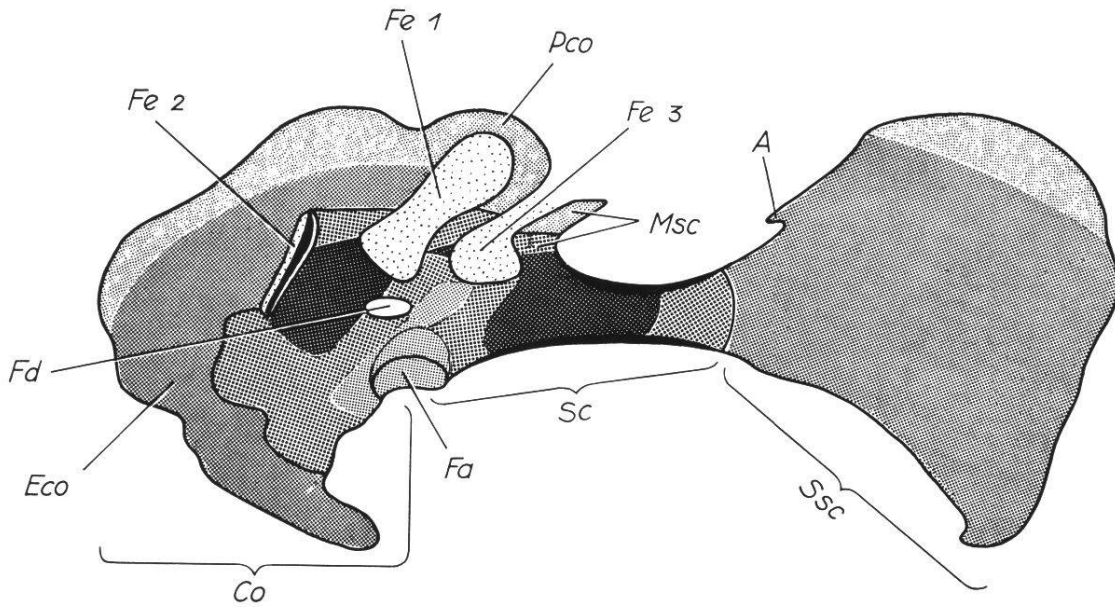


Abb. 26a: Flächenschnitt durch das Innere.

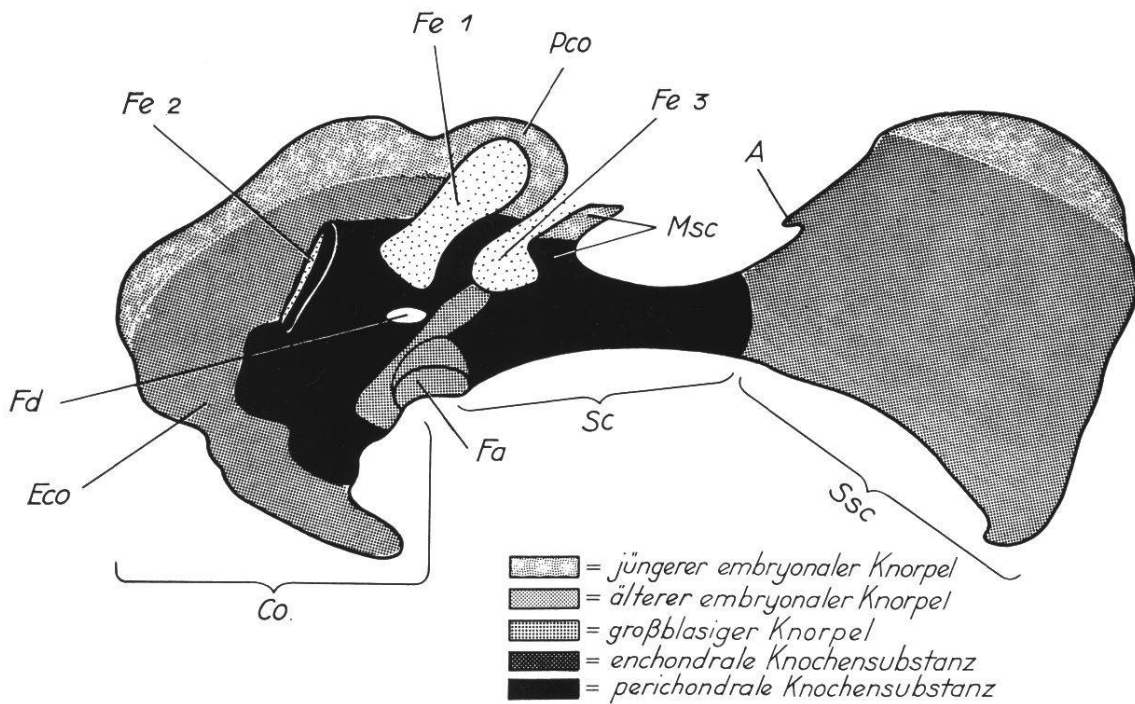


Abb. 26b: Ansicht von außen.

Abb. 26a-b: Stadium J. Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 33 ×.

Stadium J

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 7,3 mm; Schnittdicke 10 μm .

Der größte Teil der *Suprascapula* besteht nun aus älterem embryonalen Knorpel, nur ihr cranialer Rand weist noch jüngeren embryonalen Knorpel auf (Abb. 26). In der mittleren Region der *Scapula* ist die Verknöcherung durch peri- und enchondrale Prozesse stärker geworden als in Stadium I. Ventral und dorsal der enchondralen Verknöcherung bleibt aber immer noch großzelliges Knorpelgewebe erhalten. Die zwischen Fenster Nummer 1 und 2 median vom Foramen diazonale liegende enchondral verknöcherte Stelle des *Coracoids* hat sich vergrößert. Der übrige Rest des zentralen Teils des *Coracoids* besteht weiterhin aus großzelligem Knorpelgewebe; hingegen weist sein ventraler, cranialer und dorsaler Rand noch embryonalen Knorpel auf. Die Ausdehnung der Fenster hat zugenommen. An der cranialsten Stelle von Fenster Nummer 2 findet auf 40 μm keine Verknöcherung statt, caudal davon findet sich die schon in Stadium I erwähnte perichondrale, lamellenförmige Knochensubstanz als Fensterverschluß, die sich nun noch weiter mediad ausgedehnt hat, aber immer noch einen kleinen Rand von Bindegewebe frei läßt (Abb. 26, 27). Das Foramen diazonale wird ständig breiter. Kleinzelliges, älteres embryonales Knorpelgewebe markiert die Grenze zwischen *Scapula* und *Coracoid*.

Die *Thoracalia* sind nun vollständig verknöchert und haben ihre definitive Lage und Ausdehnung fast erreicht. Das in jedem Thoracale vorhandene Foramen weist einen größeren Durchmesser auf.



Abb. 27: Stadium J. Querschnitt durch die Region der Fenster. Vergrößerung 75 \times .

Das *Episternum* ist auch vollständig differenziert und verknöchert.

Das noch größer gewordene *Sternum* weist die gleiche Verwachsung auf wie im vorigen Stadium. Es besteht aus älterem embryonalen Knorpel. Die Stümpfe des Xiphisternums nach dem Ansatz der 4. Brustrippen haben sich noch mehr verlängert.

Stadium K

Länge zwischen den Ansätzen der Vorder- und Hinterextremitäten 9,8 mm; Schnittdicke 10 μm .

Die *Suprascapula* wird nun vollständig aus älterem embryonalen Knorpel gebildet (Abb. 28). Außer einer schmalen dorsalen und ventralen Region und dem cranialen Rand der Mesoscapula besteht die ganze *Scapula* aus Knochensubstanz, die im Inneren Markräume aufweist. Knochensubstanz bildet auch einen Gutteil des *Coracoids*. Dorsal und ventral dieser verknöcherten Stelle findet sich aber auch noch etwas grobzelliges Knorpelgewebe. Der ventromediale Rand (das *Epicoracoid*) besteht aus älterem embryonalen Knorpel, die Spange (das *Procoracoid*), welche Fenster Nummer 1 schließt, aus ebensolchem sowie aus jüngerem embryonalen Knorpel (letzterer mehr dorsal). Fenster Nummer 2 ist in diesem Stadium vollständig verknöchert (Abb. 28, 29), aber nie befinden sich in ihm Markräume. Es erscheint wie eine dünnere Stelle, die nicht mit einer einfachen Membrana obturatoria wie bei den Fenstern Nummer 1 und 3 (Abb. 29!) schließt, sondern mit einer verknöcherten. Die Arcizonie ist sehr stark ausgeprägt, d. h. die cranialen Enden der beiden *Partes coracoideae* überdecken sich zum größten Teil. Eine kleine Stelle aus älterem embryonalen Knorpel grenzt, wie in Stadium J, die Hauptregionen des Schultergürtels, d. h. die *Pars scapularis* und *Pars coracoidea* ab (Abb. 28).

Das *Thoracale* ist etwas größer geworden. Seine Lage und seine Erscheinung im Querschnitt bleiben gleich wie im Stadium J, d. h. es ist vollständig verknöchert und röhrenförmig. Das Foramen des Thoracale weist einen noch größeren Durchmesser auf.

Das *Episternum* dehnt sich caudad nicht einmal bis zum hinteren Ende des *Coracoids* aus. Es liegt hier ca. 400 μm ventral des Sternums. Sein cranio-medialer Teil hingegen befindet sich dorsal von den beiden ventro-medialen Enden der *Thoracalia*. Die Form und die Lage des

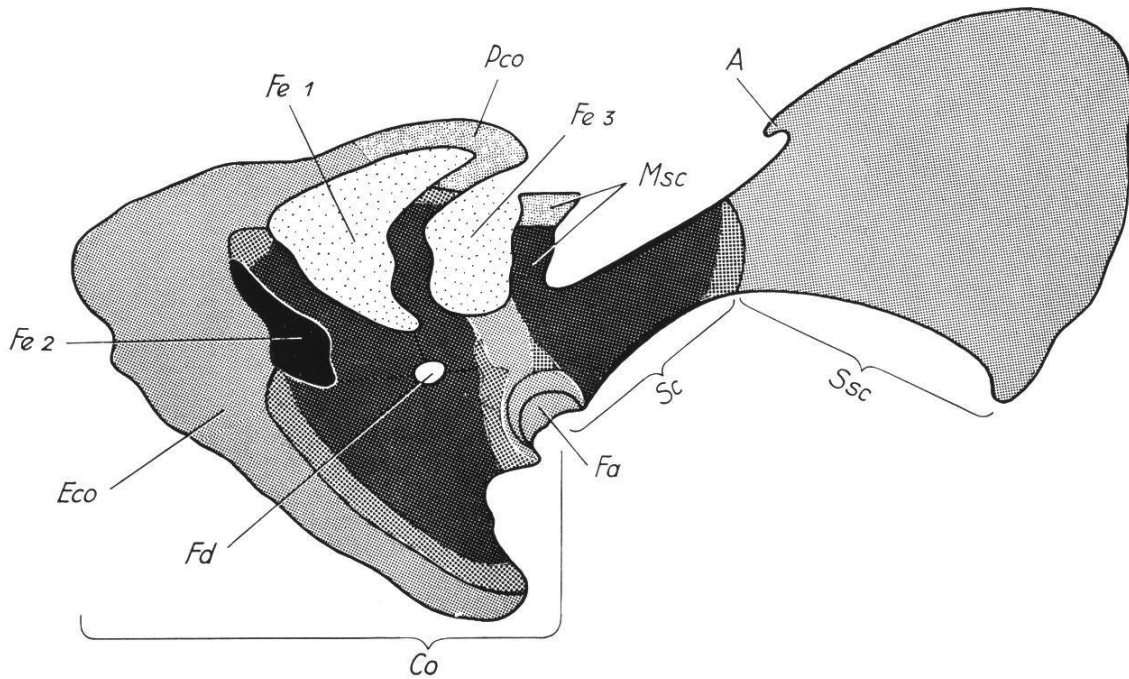


Abb. 28a: Flächenschnitt durch das Innere.

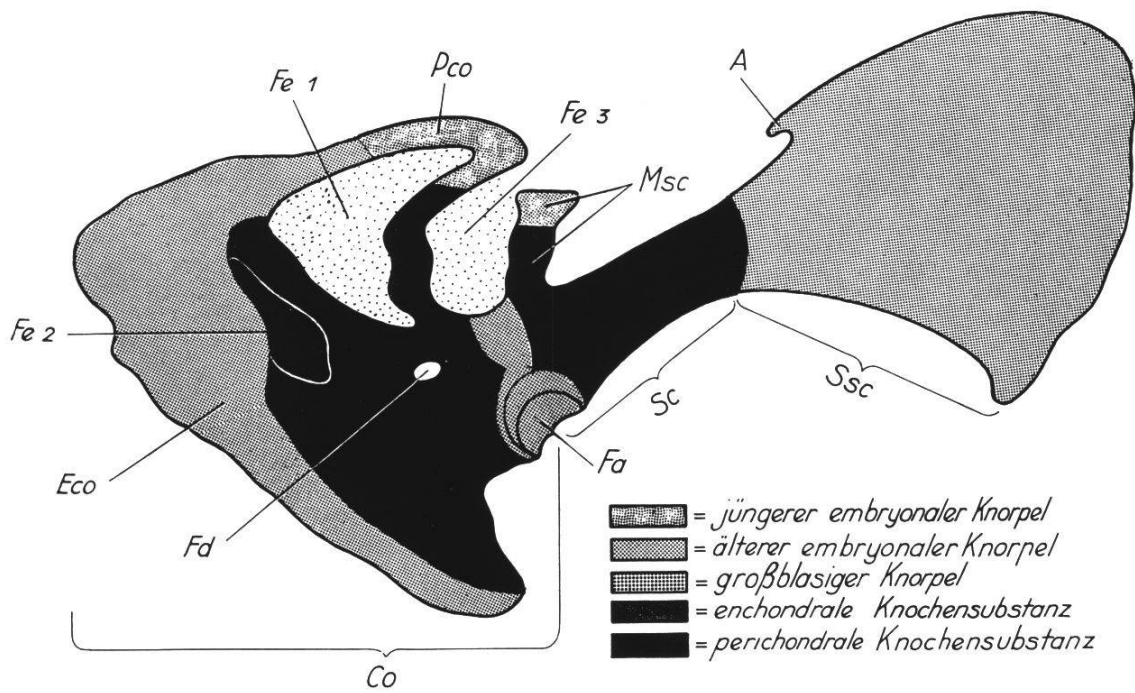


Abb. 28b: Ansicht von außen.

Abb. 28a-b: Stadium K.

Graphische Rekonstruktion des linken Scapulocoracoids; Pars scapularis in gleiche Ebene mit dem Coracoid gebracht. Vergrößerung 33 ×.



Abb. 29: Stadium K.
 Querschnitt durch die Region der Fenster. Vergrößerung 75 ×.

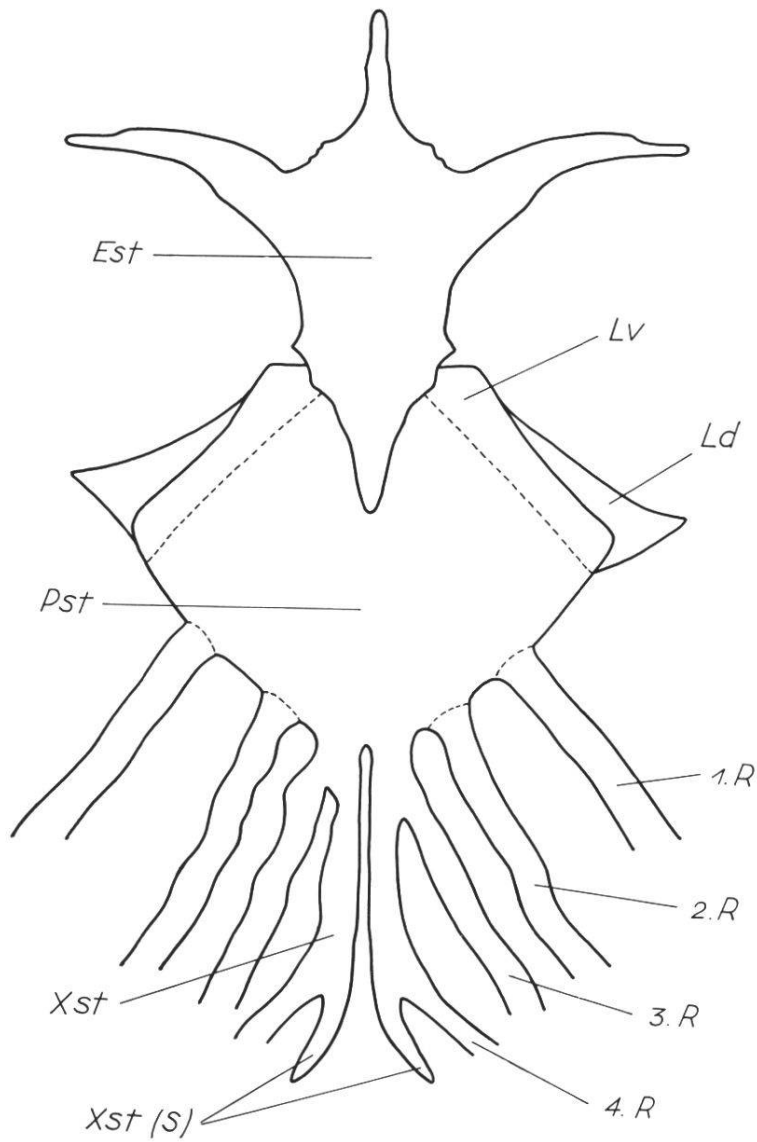


Abb. 30: Stadium K. Graphische Rekonstruktion des Episternums und des Sternums. Vergrößerung 33 ×.

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 schmaler. 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