© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

DIE MORPHOLOGIE DER AMPHIBIENRIPPEN

VON

DR. E. GÖPPERT
PRIVATDOCENT UND ASSISTENT AM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU HEIDELBERG.

MIT TAFEL I—II UND 10 FIGUREN IM TEXT.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

EINLEITUNG.

Die vorliegende Arbeit stellt sich die Aufgabe, das Verhältniss der Amphibienrippen zu denen der Fische eingehender zu erörtern als es bisher geschehen ist*).

Eine Reihe von Untersuchungen, in erster Linie diejenigen Goette's (Litteraturverzeichniss 17), haben erwiesen, dass man bei Fischen zwei Arten von Rippen zu unterscheiden hat: obere und untere, welch' letztere auch als Pleuralbögen bezeichnet worden sind. Beide Rippenformen gehören zum unteren Bogensystem der Wirbelsäule und sind, wie die Entwickelungsgeschichte lehrt, als abgegliederte Fortsätze oder Verlängerungen der primitiven Basalstümpfe (Basalfortsätze) aufzufassen.

Ihre Anordnung ist bestimmt durch diejenige der Seitenmuskulatur, in deren Dienst sie stehen. Sie liegen in den transversalen Myosepten, und zwar die unteren Rippen in deren medialen Rändern, die oberen an ihren Kreuzungen mit dem Horizontalseptum jeder Seite. Bei dem ventralen Zusammenschluss der Muskulatur beider Körperhälften am Anfang des Schwanzes vereinigen sich die unteren Rippen sammt ihren Basalstümpfen zur Bildung der Hämalbögen**). Die oberen Rippen dagegen betheiligen sich nirgends an deren Aufbau. Im Rumpfende rudimentär werdend, finden sie sich vielfach im vordersten Abschnitt der Schwanzwirbelsäule noch als seitliche Anhänge der Hämalbogenbasen vor. Ihre Ursprungsstelle kann hier durch einen seitlichen Fortsatz des Bogens ausgezeichnet sein.

Voraussichtlich fand im Laufe der Phylogenese zuerst die Ausbildung der unteren Rippen statt. Die Dipnoer und die meisten Ganoiden erhielten sich auf jener ursprünglichen Stufe. Erst später kamen die oberen Rippen hinzu, sodass damit jedes Rumpfsegment zwei Rippenpaare enthielt. Die Crossopterygier sowie

*) Die Arbeit schliesst sich unmittelbar an eine Untersuchung der Fischrippen an, die im XXIII. Band des Morphol. Jahrbuchs erschienen ist (Litteraturübersicht 14). Ein Theil ihrer Resultate ist bereits in einer vorläufigen Mittheilung veröffentlicht (13).

**) Nur die Teleostier machen hiervon eine Ausnahme, indem ihre caudalen unteren Bögen unter Ausschluss der unteren Rippen von den Basalstümpfen allein gebildet werden (vergl. 14).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einige Teleostier (Salmoniden, Clupeiden*) bieten Beispiele für dieses Verhalten. Weiterhin trat aber bei manchen Formen, in Zusammenhang mit Umgestaltungen der Muskulatur, eine Rückbildung der unteren Rippen ein. Calamoichthys calabaricus repräsentirt den Beginn dieses Vorgangs. Bei den Selachiern ist er vollendet. Wir treffen dann nur noch obere Rippen an (vergl. 14).

Die Rippen der Amphibien werden nun wohl von der Mehrzahl der Forscher als Homologa der oberen Rippen der Fische aufgefasst. Wie diese finden sie sich ja dem Horizontalseptum angeschlossen und zeigen keinen direkten Antheil am Aufbau der unteren Bögen des Schwanzes. Das Verhalten der Amphibien würde sich also hierin an Zustände angliedern lassen, die bei den Selachiern repräsentirt sind**). Zwischen der oberen Fischrippe und der Amphibienrippe zeigen sich aber erhebliche Unterschiede, die einer Erklärung bedürfen, bevor die Homologie gesichert erscheinen kann.

Einen Differenzpunkt bildet zunächst die Befestigungsweise der Amphibienrippen an der Wirbelsäule. Dass hier der primordiale Zustand des Skelets an erster Stelle in Betracht gezogen werden muss, ist selbstverständlich. Für die Urodelen und Anuren wissen wir nun bisher, dass die Rippen durch knorpelige Querfortsätze den oberen Bögen angeschlossen sind (Goette [17]), während sie doch bei den Fischen sich unteren Bogenbildungen angliedern.

Scheinbar verwandte Verhältnisse treffen sich aber auch bei manchen Fischen, so z. B. bei dem Cyprinoiden Rhodeus amarus. Auch hier tragen die Neuralbögen querfortsatzartige Stücke, denen die (unteren) Rippen angeheftet sind. Diese Querfortsätze rücken jedoch in den hinteren Theilen des Rumpfes von den oberen Bögen auf die Wirbelkörper herab und werden endlich zu den Hämalbögen der Schwanzwirbelsäule. Die Querfortsätze der oberen Bögen im Vorderrumpf sind also dorsal verlagerte Basalstümpfe.

Die knorpeligen Querfortsatzbildungen der Urodelen gehen dagegen, soweit bekannt, am Schwanz nicht in die Hämalbögen über (Claus [4]). Sie finden sich hier vielmehr gleichzeitig mit diesen vor und entspringen dabei an derselben Stelle der Neuralbögen wie in den vorderen Theilen des Körpers (Fig. VI). Die knorpeligen Querfortsätze der Urodelen sind also nicht einfach als dorsal verschobene Basalstümpfe anzusehen.

Ferner wissen wir durch Knickmeyer (22), dass ontogenetisch die Querfortsätze der Urodelen zwar in Anlehnung an die Neuralbögen, aber doch unabhängig von

*) Es ist selbstverständlich, dass bei den Teleostiern die oberen Rippen nicht mit den Seitengräten verwechselt werden dürfen, die zuweilen, wie z. B. bei Sygnathus, bei den Cottiden u. a. sehr stark entwickelt sind. Die ersteren gehören dem primordialen Skelet an und sind dargestellt durch die sog. Cartilagines intermusculares Bruch's (3 u. 14). Die Seitengräten dagegen sind einfache Sehnenverknöcherungen ohne knorpelige Grundlage. Beide Theile kommen bei den Clupeiden gleichzeitig in einem Segment vor.

**) Von einer direkten Ableitung der Amphibien von den Selachiern kann natürlich keine Rede sein. Ausser anderem zeigt das schon ein Blick auf die typische Verschiedenheit im Aufbau der Wirbelkörper beider Gruppen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ihnen entstehen. Sie sind also auch nicht als einfache Auswüchse der oberen Bögen aufzufassen. Ihrer Genese nachzuforschen, muss demnach einen wesentlichen Theil unserer Aufgabe bilden.

Bei der Prüfung dieser Frage wird sich voraussichtlich auch entscheiden lassen, ob die Querfortsätze der Anuren denen der Urodelen homolog sind oder anders beurtheilt werden müssen. Bei den Gymnophionen endlich ist das primordiale Verhalten der Rippenbefestigung noch nicht festgestellt und wird uns also im Folgenden beschäftigen.

Eine zweite Reihe von Fragen schliesst sich an die Zweiköpfigkeit der Rippen an. Bei den Urodelen, Gymnophionen und auch fast durchweg bei den Stegocephalen (12) entsendet bekanntlich die Rippe in der Nähe ihres proximalen Endes eine dorsale Spange, die sich selbstständig mit einem Theil der Wirbelsäule verbindet.

Die nächstliegende und wohl auch verbreitetste Auffassung sieht in der dorsalen Spange einfach ein verlängertes Tuberkulum der Rippe, eine Apophysenbildung, die eine festere Anheftung der Rippe an die Wirbelsäule ermöglicht.

Eine grössere Bedeutung misst ihr nun aber Goette (17) bei. Er sah nämlich in einigen Fällen bei jungen Salamandern und Tritonen, dass sie sich zwar an den Haupttheil der Rippe anlegt, aber dabei ihre Selbstständigkeit nicht ganz einbüsst, sondern distal mit einem freien Ende ausläuft. Auf Grund dieser Beobachtungen fasst er die Amphibienrippe als eine Doppelbildung auf. Eine Bestätigung dieser Ansicht könnte man in den Ergebnissen der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung Knickmeyer's (22) finden. Nach diesem Autor erfolgt nämlich das erste Auftreten hyaliner Grundsubstanz in der Anlage der oberen Spange getrennt von dem Knorpelgewebe der eigentlichen Rippe.

Die Beobachtungen beider eben genannten Untersucher sind nun unzweifelhaft richtig. Sie gelten aber, wie mich auch meine eigenen Erfahrungen lehren, nur für einzelne, nicht für alle Rippen. Ob daher Zusammenhang oder Trennung der oberen und unteren Spange das Ursprüngliche vorstellt, ist durch eine erneute Prüfung zu entscheiden. Auch die Zweiköpfigkeit der Amphibienrippe wird uns beschäftigen müssen.

Wenn wir nun versuchen, den eben kurz gekennzeichneten Hauptfragen nachzugehen, so wird sich die Untersuchung nicht auf die Skelettheile selbst beschränken dürfen, sondern wird auch die Weichtheile der Nachbarschaft zu berücksichtigen haben. Die erste Stelle nimmt unter diesen naturgemäss die Muskulatur ein, denn sie ist als der bestimmende Faktor für das spezielle Verhalten der Rippen anzusehen. Ferner wird nicht allein der fertige Zustand der Theile, sondern auch ihre Ontogenese herangezogen werden müssen. Das Verhalten der letzteren zur Entwickelungsgeschichte der Selachierrippe verlangt dabei eine besondere Prüfung.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

I. Urodelen.

1.

Wir beginnen mit der Untersuchung der Rippenbefestigung bei den Urodelen und wollen uns zunächst den Bau des knöchernen Wirbels vergegenwärtigen. Alle für uns wesentlichen Thatsachen sind bereits zur Genüge bekannt. Abgesehen von anderen Forschern finden wir besonders in einer Untersuchung von Mivart (23) über das Axenskelet der geschwänzten Amphibien eine klare, mit guten Abbildungen versehene Beschreibung der einschlägigen Verhältnisse.

Als Beispiel wählen wir einen der opisthoeoelen vorderen Rumpfwirbel einer ausgewachsenen Salamandra maculosa. Beim ersten Blick fallen die stark entwickelten flügelartigen Querfortsätze in die Augen, die an der Seite des Wirbels, schräg nach hinten und aussen gerichtet, hervorragen. Sie stellen ziemlich breite, auch dorso-ventral entfaltete Knochenlamellen vor. An ihrer vorderen wie hinteren Fläche zeigt sich, dicht an der Basis beginnend, eine lateralwärts verlaufende Furche, die einen starken ventralen und schwächeren dorsalen Balken als Theile des Querfortsatzes unterscheiden lässt. Beide Balken verbindet eine, den Grund jener Furchen bildende dünne Knochenschicht. Die lateralen Enden beider Knochenbalken sind hohl. Sie sind hier mit Knorpelgewebe ausgefüllt, das ihre Verbindung mit dem entsprechend gebauten proximalen Ende der Rippe und deren dorsaler Spange vermittelt. Der Haupttheil der Rippe schliesst sich an den ventralen, die dorsale Spange an den dorsalen Balken an.

Betrachten wir jetzt die Querfortsatzbasis genauer, so finden wir sie in ihrem ventralen Theil von einem Kanal durchbrochen, der für den Durchlass der longitudinal verlaufenden Arteria vertebralis collateralis und der entsprechenden Venen bestimmt ist. Das Bestehen dieses Kanals lässt eine ventrale und eine dorsale Querfortsatzwurzel unterscheiden. Die erstere entspringt vom Wirbelkörper und stellt eine schmale und dünne Knochenspange vor. Die dorsale geht vom Neuralbogen aus, der bekanntlich bei den Urodelen in cranio-caudaler Richtung stark in die Länge entfaltet ist. Von den beiden oben unterschiedenen Balken des Querfortsatzes gehört der dorsale ganz zur dorsalen Wurzel, am ventralen dagegen haben beide Wurzeln Antheil.

Gegen den Schwanz zu vereinfacht und verkleinert sich der Querfortsatz. Am Schwanz selbst interessirt uns der Umstand, dass die ventrale Querfortsatzwurzel nicht mit den Hämalbögen in Zusammenhang steht. Zu betonen ist endlich, dass, soweit bekannt, nur die dorsale Wurzel des Querfortsatzes zu der knorpeligen Anlage dieses Gebildes gehört, während die ventrale gleich als eine dünne Knochenspange in Erscheinung tritt (Goette [17]).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Einige Abweichungen von dem soeben geschilderten Verhalten der Querfortsätze bei Salamandra bietet Menobranchus lateralis. Auffallend ist zunächst die grosse Länge der Querfortsätze. Dann tritt der dorsale Theil des Querfortsatzes nicht so deutlich als ein Balken hervor, wie bei Salamandra und entbehrt auch hier der distalen Höhlung, da die dorsale Rippenspange den direkten Anschluss an den Querfortsatz nicht erreicht. Ferner ist die starke Entwickelung der ventralen Querfortsatzwurzel bemerkenswerth, die hier eine breite Platte bildend fast in der ganzen Länge des Wirbelkörpers entspringt. Auch hier stellt sie die ventrale Begrenzung des Kanals für die Vasa vertebralia vor. Von Bedeutung ist nun aber, dass diese ventrale Wurzel an den vorderen Schwanzwirbeln mit der Basis der unteren Bögen verschmilzt (STANNIUS [30], MIVART [23]). Hiermit zeigt sich jetzt die Möglichkeit, dass die ventrale Querfortsatzwurzel in genetischer Beziehung zum unteren Bogensystem steht, dass also die Befestigung der Rippen doch an Theilen erfolgt, die wenigstens theilweise dem unteren Bogensystem zugehören. Die Entscheidung kann nur die Untersuchung von Larven von Menobranchus bringen, der wir uns jetzt zuwenden. Das hierzu nothwendige Material verdanke ich der Güte des Herrn Professor Dr. H. VIRCHOW.

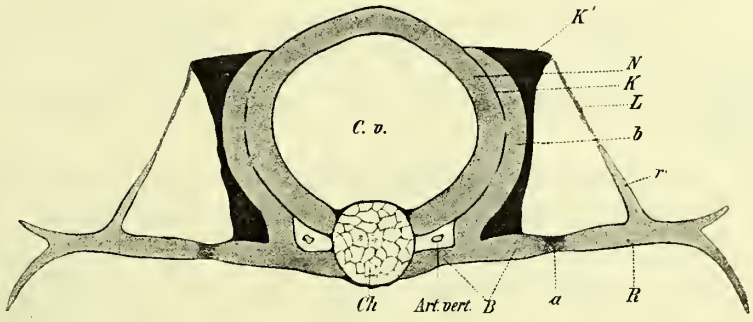


Fig. I.

Menobranchus lateralis. Larve 43 mm. 3. Rumpfwirbel. Flächenprojektion 60 : 1. *L* Ligament zwischen der dorsalen Rippenspange (*r*) und der knöchernen Verbreiterung (*K'*) des Rippenträgers. Sonstige Bezeichnungen s. am Schluss der Arbeit.

Als ein besonders günstiges Stadium erwies sich für uns eine Menobranchus-Larve von 43 mm Länge. Die Ausbildung des knorpeligen Skelets hatte hier ihren Höhepunkt erreicht. Es war durch die Entwickelung des Knochengewebes noch nicht in erheblicher Weise angegriffen.

Wir untersuchen zunächst einen vorderen Rumpfwirbel, wie ihn uns Fig. I und Fig. 10, Taf. II vor Augen führt. Annähernd in der Mitte des ausgesprochen sanduhrförmigen Wirbels erhebt sich der knorpelige obere Bogen (*N*). Auffallend erscheint seine Schmalheit (Fig. 10). Die langgestreckte Tunnelform des fertigen Neuralbogens kommt also erst durch Knochenansatz an den cranialen und den caudalen Rand der knorpeligen Anlage zu Stande. Von den dorsalen Theilen des Neuralbogens ziehen die beiden langen knorpeligen Processus articulares anteriores (*Prc art. a*) cranialwärts. In entgegengesetzter Richtung ragt ein langer Fortsatz

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hervor, der in einen unpaaren Processus spinosus (*Prc. spin.*) und zwei seitlich von jenem gelegene Processus articulares posteriores (*Prc. art. p.*) ausläuft.

Ventral von der Neuralbogenbasis geht von dem Wirbelkörper ein Knorpelstab aus, der lateral- und etwas caudalwärts gerichtet ist (*B*). Er ruht ebenso wie der Neuralbogen der Elastica chordae auf. Sein distales Ende erreicht das zugehörige transversale Myoseptum am medialen Rand des Horizontalseptums und liegt im Niveau der ventralen Hälfte der Chorda dorsalis. Ihm fügt sich die Rippe an (*R*). Beide Theile hängen kontinuirlich zusammen. Nur ist an ihrer Grenze die Intercellularsubstanz des Hyalinknorpels schwächer entwickelt und die Elemente selbst sind etwas kleiner als lateral und medial von dieser Stelle. Ganz entsprechende Verhältnisse zeigt die Basalstumpf-Rippenverbindung bei älteren Embryonen von Selachiern (14, Taf. XVI. Figg. 14 und 16). Etwa in der Mitte seiner Länge sendet der beschriebene Knorpelstab einen Fortsatz dorsalwärts (*b*), der nach kurzem freien Verlauf die Aussenfläche des lateralwärts ausbiegenden Neuralbogens (*N*) erreicht, sich ihm anlagert und an seiner Aussenfläche bis etwa zum Ende des dritten Viertels seiner Höhe emporzieht. Dieser dorsale Theil verläuft dabei etwas schräg caudalwärts und erreicht mit seinem oberen Ende den hinteren Rand des Neuralbogens. Seine Lage entspricht genau dem medialen Rand des zugehörigen Transversalseptums. Er erfährt eine nicht unbeträchtliche Verbreiterung durch eine gegen das transversale Myoseptum vorragende Knochenlamelle (*K'*), die ventral auf dem distalen Theile des vorher beschriebenen Knorpelstabs ruht und mit ihrem dorsalen Theile deutlich lateralwärts vorspringt.

Der ganze eben geschilderte Rippenträger entspricht dem Querfortsatze des fertigen Thieres. Der Raum zwischen ihm, der Neuralbogenbasis und dem Wirbelkörper birgt die Arteria vertebralis collateralis (Fig. I *Art. vert.*) sammt zugehörigen Venen. Die ventrale Abgrenzung dieses kurzen Kanals, vom Rippenträger gebildet, entspricht der ventralen Querfortsatzwurzel, die wir am fertigen Wirbel kennen lernten. Wir sehen also, dass diese hier eine knorpelige Anlage besitzt. Zugleich wird es wahrscheinlich, dass der ganze als Knorpelstab bezeichnete Abschnitt (*B*) des Rippenträgers, vom Wirbelkörper bis zum Anfange der Rippe reichend, dem Basalstumpf der Selachier entspricht.

Gehen wir nun allmählich caudalwärts (Fig. 2, Taf. I), so sehen wir, dass der basale Abschnitt des fraglichen Knorpelstabs zu den Hämalbögen des Schwanzes auswächst (*H*). Sein distaler Theil erscheint dann hier als ein lateraler Vorsprung (*B''*) der Basis des unteren Bogens, der gegen das Horizontalseptum vorragt. Die knorpelige Verbindung mit der Aussenseite des Neuralbogens ist gleichzeitig verloren gegangen (vergl. 13 Fig. 4).

Durch dieses Verhalten zeigt der Knorpelstab des Rippenträgers von Menobranchus (Fig. I. *B*) eine im Wesentlichen völlige Uebereinstimmung mit dem Basalstumpf der Selachier*). Er ist ihm

*) Augenscheinlich sind die Hämalbögen der Amphibien ebenso wie die der Selachier homolog denen der Ganoiden und Dipnoër, d. h. sie enthalten eine den unteren Rippen (Pleuralbögen) entsprechende Komponente.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

homolog und soll in Zukunft auch als Basalstumpf bezeichnet werden. Die Rippen von Menobranchus stehen also mit Theilen des unteren Bogensystems genau ebenso in Verbindung, wie die oberen Rippen der Fische.

Der Basalstumpf ist aber nur ein Theil des Rippenträgers. Die Komplikation des letzteren erfordert eine Erklärung und zwingt uns zu einer eingehenden Untersuchung.

Von besonderem Interesse ist zunächst das Verhalten des Rippenträgers zum Neuralbogen. Sein dorsaler Theil (*b*) liegt letzterem zwar unmittelbar an; an mehreren Wirbeln trennte aber der Knochenüberzug des oberen Bogens das Knorpelgewebe beider Theile völlig von einander (Fig. II). An anderen Wirbeln wies diese knöcherne Scheidewand ein oder mehrere, meist kleine Löcher auf, die einen Zusammenhang des Rippenträger- und Neuralbogenknorpels gestatteten (Fig. I). Auch an diesen Stellen waren aber gelegentlich die Elemente beider Theile derart angeordnet, dass eine Lamelle von Knorpelgrundsubstanz das Fenster der Knochenscheide einnahm und dadurch eine Grenze bildete. Das ganze Verhalten zeigt jedenfalls, dass die dorsale Rippenträgerspange keinen integrirenden Bestandtheil des oberen Bogens bildet. Sie erscheint vielmehr als eine jenem ursprünglich fremde, ihm erst sekundär angeschlossene Bildung.

Andererseits hängt in der grossen Mehrzahl der Fälle der dorsale Theil des Rippenträgers mit dem Basalstumpf kontinuirlich zusammen. Der Rippenträger bildet also ein einheitliches und selbstständiges Skeletstück. Nur an einzelnen Wirbeln der hinteren Rumpfregion fanden sich Ausnahmen. Der bereits vom Knochengewebe umschlossene dorsale Theil des Rippenträgers zeigte sich dicht an seinem ventralen Ende eingeschnürt. Hier war auch die Knorpelgrundsubstanz verändert. Sie färbte sich mit Carmin dunkler, als in den übrigen knorpeligen Theilen, und glich darin mehr der Intercellularsubstanz des Knochengewebes. Es liegt nahe, den Grund hierfür in einer Verkalkung der Grundsubstanz zu suchen. In anderen Fällen fand sich an der entsprechenden Stelle kein Knorpel, sondern Knochengewebe, das den Zusammenhalt des Basalstumpfantheils mit dem dorsalen Theil des Rippenträgers vermittelte. Augenscheinlich ist diese Durchtrennung der Einheit des Rippenträgers auf eine Zerstörung des Knorpels durch Knochengewebe zurückzuführen. Die Unterbrechung der Kontinuität ist als sekundär zu betrachten. Ein ganz analoges Verhalten zeigte sich übrigens auch an zwei Wirbeln im Bereich des dorsalen, dem Neuralbogen angeschlossenen Rippenträgertheils.

Das oben geschilderte allgemeine Verhalten der vorderen Rippenträger ändert sich ein wenig in den hintersten Rumpfabschnitten: Der Basalstumpf entfernt sich etwas von der Basis des Neuralbogens und rückt mehr auf die ventrale Seite des Wirbelkörpers. Ferner verkürzt sich der dorsale Theil des Rippenträgers (b). Am letzten Rumpfwirbel erreicht er zwar noch die Aussenseite des Neuralbogens, er zieht aber nur ein ganz unbedeutendes Stück an ihm empor.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Im Gegensatz zu diesen schwächer entwickelten Rippenträgern zeigt sich der ganze Apparat auffallend stark ausgebildet am Sakralwirbel (Fig. II). Dies steht natürlich in Zusammenhang mit der mächtigen Entwickelung der Sakralrippe (*R*) und der dieser zufallenden Leistung als Stütze des Beckengürtels (*Jl*). Der sehr massiv gebaute Rippenträger erstreckt sich aber doch nicht soweit am Neuralbogen herauf, wie es an den vorderen Rumpfwirbeln der Fall war. Die Basis seines Basalstumpfantheils (*B*) ist auch durch einen ziemlich grossen Abstand von der Neuralbogenbasis getrennt. Von dem oberen Bogen (*N*) war sein dorsaler Theil (*b*) durch Knochengewebe völlig getrennt. Er selbst war aber vollständig einheitlich. Besonders bemerkenswerth ist eine Eigenthümlichkeit, die ihn von den übrigen Rippenträgern

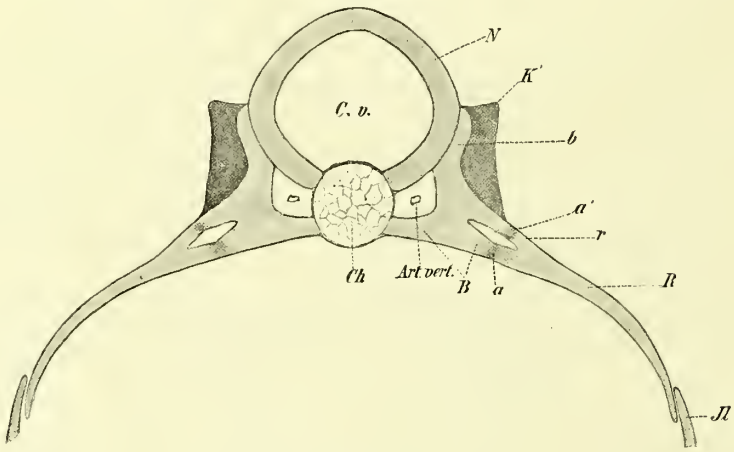


Fig. II.

Menobranchus lateralis. Larve 43 mm. Sakralwirbel. Flächenprojektion 60 : 1. *Jl* Becken, dem Ende der Sakralrippe angefügt. Sonstige Bezeichnungen s. am Schluss der Arbeit.

unterscheidet. Dicht über dem lateralwärts vorragenden Basalstumpfende (*B*) springt nämlich von dem frei auf den Neuralbogen zustrebenden Theil des Trägers (*b*) ein Höcker nach aussen vor, etwa in der Höhe der Arteria vertebralis (*Art. vert.*). Er dient der Befestigung der kurzen oberen Spange (*r*) der Sakralrippe.

Am Schwanz tritt an den beiden ersten Wirbeln wieder eine wesentliche Vereinfachung des Rippenträgers ein. Es sind dies übrigens die letzten Wirbel, die Rippen aufweisen, und zwar in Gestalt von kurzen Rudimenten. Hämalbögen fehlen hier noch. Der dorsale Theil des Rippenträgers ist auf ein einfaches Knorpelstück reduzirt, das sich zwischen Aussenseite des Neuralbogens und Basalstumpfmitte einschiebt. In beiden ersten Schwanzwirbeln war es einseitig ganz vom oberen Bogen durch dessen Knochenschale getrennt, während auf der anderen Seite in beiden Fällen eine kleine Lücke beide Theile in Zusammenhang brachte. Ferner bildete an beiden Wirbeln der Rippenträger linkerseits ein einheitliches Knorpelstück. Rechts trennte Knochengewebe seinen dorsalen Theil in ein kleineres ventrales Stück, das mit dem Basalstumpf zusammenhing, und ein grösseres dorsales Stück, das sich an den Neural-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bogen anlegte. Für dieses Verhalten gelten wohl auch die oben gemachten Bemerkungen, die eine Zerlegung des Rippenträgers, wie sie hier vorliegt, als die Folge einer Zerstörung des Knorpels durch Knochengewebe beurtheilten. Endlich sei noch erwähnt, dass die Basalstumpfbasis eines Wirbels auf einer Seite durch einen Ast der Aorta caudalis durchbohrt wurde, der zur Arteria vertebralis zog.

Am dritten und den folgenden Schwanzwirbeln finden sich geschlossene Hämalbögen vor (Fig. III). Dass diese eine Bildung der Basalstümpfe sind, ist oben bereits ausgeführt worden. Ebenso ist schon mitgetheilt, dass den lateralen Theilen der Basalstümpfe der vorderen Wirbel seitliche Vorsprünge an der Hämalbogenbasis entsprechen, die gegen das Horizontalseptum vorragen (Fig. 2 Taf. I *B''*). Von dem dorsalen Theil der vorderen Rippenträger fand sich am dritten Schwanzwirbel auf der einen Seite gar nichts mehr vor. Seine Stelle war eingenommen von einem Knochenstab (Fig. 2 *L*), der von der Knochenrinde des oberen Bogens zu der des Basalstumpfs zog und den Eindruck eines verknöcherten Ligaments machte. Auf der anderen Seite sass an der Stelle, die am vorhergehenden Wirbel das obere Ende des dorsalen Rippenträgertheils einnahm, ein kleines Knorpelstück dem Knochenbelag des Neuralbogens auf. Vom Knorpel des letzteren war es völlig getrennt. Eine dicke Knochenschicht umhüllte es und liess einen Bindegewebszug entspringen, der die ganze Bildung mit dem Hämalbogen verband (Fig. 2).

Es ist nun wohl nicht anzunehmen, dass hier in einem früheren ontogenetischen Stadium eine vollständige knorpelige Verbindung zwischen Neural- und Hämalbogen resp. Basalstumpf vorhanden war, die der Rückbildung anheimfiel. Wohl aber scheint mir der letztbeschriebene Befund dafür zu sprechen, dass in früheren phylogenetischen Stadien an diesem Wirbel ein vollständiger Rippenträger bestand, der im Laufe der Stammesentwickelung seinen dorsalen Theil eingebüsst hat. Diese Vorstellung würde das Vorkommen des oben beschriebenen isolirten Knorpelstücks als eines Rudiments des dorsalen Rippenträgertheils verständlich machen. Es fragt sich aber, ob zur Zeit eines derartigen Zustandes der betreffende Wirbel wie jetzt den dritten Schwanzwirbel vorstellte, oder ob er nicht vielmehr noch im Bereich des Rumpfes lag, um erst unter Verkürzung des Rumpfes und Verlagerung des Beckens nach vorn zum Schwanzwirbel zu werden. Der damit eintretende Zusammenschluss beider Basalstümpfe im Hämalbogen würde die Rückbildung ihrer dorsalen Befestigung am Neuralbogen erklären.

Mit diesem Gedankengang befinden wir uns aber auf ausserordentlich schwankendem Boden. Wir wissen sicher, dass bei den Amphibien Veränderungen in der Längenausdehnung des Rumpfes unter Beckenverlagerung stattgefunden haben. Wir wissen ferner, dass bei bestimmten Formen eine Rumpfverkürzung eingetreten ist (Anuren), während bei anderen mit ausserordentlich hoher Rumpfwirbelzahl und schlangenförmigem Körperbau (Amphiuma, Siren) eine Verlängerung des Rumpfes sich erkennen lässt (Claus [4]). Auch für die nach ihrer Rumpfwirbelzahl in der Mitte stehenden Formen wissen wir durch Davidoff's Untersuchung (5), dass bei ihnen eine Veränderung der Rumpflänge unter Verschiebung des Beckens vor sich geht. Es

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fehlen aber vor der Hand die Kriterien, die die Richtung dieser Verlagerung erkennen lassen. Mir scheint nun der Befund am dritten Schwanzwirbel der Menobranchuslarve dafür zu sprechen, dass hier wenigstens ein Uebertritt früherer Rumpfwirbel auf den Schwanz, also eine Rumpfverkürzung und eine Vorschiebung des Beckens, stattgefunden hat.

Hinter dem dritten Schwanzwirbel fehlte jede Spur des dorsalen Rippenträgertheils. An jener Stelle fand sich nur ein schwacher Bindegewebszug vor. Endlich zeigte hier an einzelnen Wirbeln der Hämalbogenknorpel eine Trennung in zwei Theile, die beide vom Wirbelkörper ausgingen, aber durch einen schmalen von Knochen eingenommenen Raum von einander gesondert waren (Fig. III); der eine Theil bildete den seitlichen Vorsprung (*B''*), der andere den eigentlichen Hämalbogen (*H*). Diese Trennung, die für das Verständniss der Zustände bei den Salamandrinen werthvoll ist, wird jedenfalls als eine sekundäre zu betrachten sein.

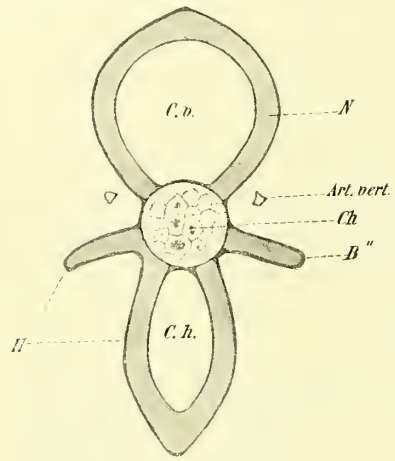


Fig. III.

Menobranchus lateralis. Larve 43 mm. Wirbel der vorderen Schwanzhälfte. Flächenprojektion 60 : 1. *B''* seitlicher Fortsatz des Hämalbogens (*H*), von dem Haupttheil des letzteren rechts durch Knochengewebe getrennt. Sonstige Bezeichnungen s. am Schluss der Arbeit.

Wenn wir oben den ventralen Theil des Rippenträgers als Basalstumpf bezeichneten (*B*), so kennzeichneten wir hierdurch den ganzen dorsalen Theil (*b*) des Skeletstückes als eine Neuerwerbung der Amphibien, denn bei Fischen findet sich nirgends eine entsprechende Anhangsbildung. Den Beweis hierfür ergiebt die Untersuchung einer jüngeren Menobranchuslarve von 23 mm Länge. Während die vorderen Rumpfwirbel derselben Zustände zeigten, die von denen der älteren Larve nicht wesentlich abwichen, finden sich weiter hinten jüngere Entwickelungsstadien vor (Fig. 1, Taf. I, und 13, Figur 3). Die Neuralbögen (*N*) und die als Basalstumpf (*B*) gekennzeichneten Theile des Rippenträgers bestehen schon aus wohl entwickeltem hyalinem Knorpel. Dagegen findet sich an Stelle der dorsalen Spange des fertigen Rippenträgers ein Gewebsstrang, der noch nicht den Charakter hyalinen Knorpels trägt (*b*). Er besteht aus Elementen mit meist ovalen, grossen Kernen, zwischen denen eine trübe Grundsubstanz liegt. Ausser durch das Fehlen der Homogenität unterscheidet sich diese von der Intercellularsubstanz des Hyalinknorpels dieses Stadiums dadurch, dass sie sich mit Borax-Karmin nicht färbt, während die Grundsubstanz der Neuralbögen und der Basalstümpfe eine schwach röthliche Färbung annimmt. Der beschriebene Zellstrang, der wohl als vorknorpelig zu bezeichnen ist, wird vom Knorpel des Neuralbogens durch dessen eben in Entwickelung begriffene Knochenscheide getrennt, dagegen geht er in das Knorpelgewebe des Basalstumpfes ohne Grenze über.

Dieses Verhalten zeigt, dass der dorsale Rippenträgertheil ontogenetisch jünger ist, als der eigentliche Basalstumpf und beweist damit auch sein geringeres

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

phylogenetisches Alter. Es zeigt ihn ferner schon in diesem frühen Stadium unabhängig vom Neuralbogen, aber in Kontinuität mit dem Basalstumpf. Dadurch wird es wahrscheinlich gemacht, dass die dorsale Spange genetisch zum Basalstumpf gehört, der also durch sie eine sekundäre Verbindung am Neuralbogen erwarb.

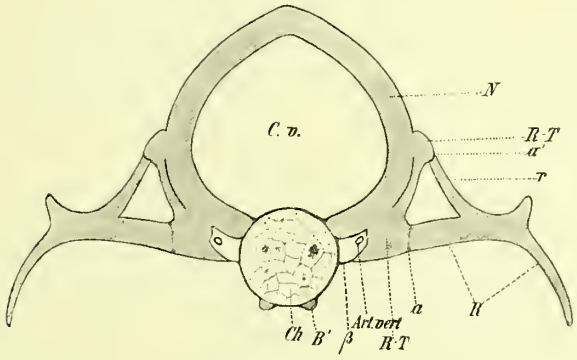


Fig. IV.

Salamandra maculosa. Neugeborene Larve. 4. Rumpfwirbel. Flächenprojektion 60 : 1. *B'* dem primitiven Basalstumpf zugehöriges Knorpelstück.

An den bei Menobranchus beschriebenen Zustand des Rippenträgers schliesst sich das Verhalten an, den dieser Theil bei jüngeren Larven von Salamandra maculosa aufweist (Fig. IV und Fig. 3, Taf. I, R—T).

In erster Linie sehen wir, dass der dem Wirbelkörper unmittelbar aufsitzende Theil des Basalstumpfs (*B*) von Menobranchus (= ventrale Querfortsatzwurzel) bei Salamandra durch eine dünne Knochenspange vertreten wird (*β*), die im Allgemeinen keine knorpelige Anlage besitzt. Ihre Befestigung am Wirbelkörper liegt an den vorderen Wirbeln im Niveau des Vorderrandes des schmalen knorpeligen Neuralbogens, an den hinteren Wirbeln etwas vor jenen. Charakteristisch ist ihre Lage ventral von der Arteria vertebralis (*Art. vert.*). Von dem medialen Theil des primitiven Basalstumpfs erhält sich bei Salamandra ziemlich allgemein ein kleines Stück als ein vom Rippenträger ausgehender Knorpelzapfen, der, cranial- und medianwärts gerichtet, die laterale Ansatzstelle der beschriebenen Knochenspange (*β*) bildet (Fig. IV). In einzelnen Fällen findet sich aber der mediale Theil des knorpeligen Basalstumpfs vollständig erhalten vor. Der Menobranchuszustand tritt also gelegentlich auch bei Salamandra auf. Die wiederholt erwähnte knöcherne Spange (*β*) wurde von GOETTE (15) längst dargestellt, aber naturgemäss als eine sekundäre Knochenbildung beurtheilt, da das Verhalten von Menobranchus und die nicht gerade häufigen Befunde bei Salamandra, die zuletzt erwähnt wurden, nicht bekannt waren.

Weiter sehen wir den bei Menobranchus gut entwickelten lateralen Theil des Basalstumpfs (Fig. I) bei Salamandra stark verkürzt. Die Ansatzstelle der Rippe (*a*) kommt damit viel näher an den Wirbelbogen heran, als bei Menobranchus. Sie liegt hier auch höher als dort, etwa in der Höhe der dorsalen Hälfte der Chorda dorsalis (*Ch.*)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Durch diese Verhältnisse wird das Bild des alten Basalstumpfs verwischt, der dorsale (sekundäre) Theil des Rippenträgers bildet den Haupttheil des Rippenbefestigungsapparates. In ihm ging der primitive Basalstumpf, soweit er nicht rückgebildet wurde, auf.

Der Rippenträger reicht bei Salamandra nicht ganz so weit dorsalwärts hinauf wie bei Menobranchus. Er erreicht etwa die Mitte der Neuralbogenhöhe. An seinem dorsalen Ende zeigt er eine leichte Anschwellung, an der sich die dorsale Rippenspange befestigt. Beide Theile stehen hier ebenso in kontinuirlichem Zusammenhang mit einander (a'), wie der Haupttheil der Rippe mit dem ventralen Theil des Rippenträgers.

Auch bei Salamandra besteht aber kein vollkommener Anschluss des Rippenträgers an den oberen Bogen. Auch hier erscheint der Rippenträger (R-T) mehr als eine dem oberen Bogen (N) nur angelehnte Leiste (Textfig. IV u. Fig. 5 Taf. I). Beide werden grösstentheils durch den Knochenüberzug des Neuralbogens von einander getrennt. Fast überall aber finden sich Fenster in der trennenden Knochenschicht in annähernd regelmässiger Anordnung. Ein grösseres lässt den ventralen Theil des Rippenträgerknorpels mit dem Neuralbogenknorpel in Verbindung treten, ein meist kleineres, oft ganz unbedeutendes Fenster leistet dasselbe für den dorsalen Theil des Rippenträgers.

In den hinteren Theilen des Rumpfes nimmt der Rippenträger allmählich an Höhe ab. Er bildet schliesslich nur noch ein kurzes Knorpelstück, das dem basalen Theil des Neuralbogens angeschlossen ist und nur dem ventralen Abschnitt der vorderen Rippenträger entspricht. Erheblichere Ausdehnung gewinnt der Rippenträger aber wieder am Sakralwirbel, wo er die starke, zweiköpfige Sakralrippe trägt. An den ersten beiden Schwanzwirbeln finden wir dagegen an seiner Stelle wieder einen einfachen kurzen, knorpeligen Querfortsatz an der Basis des Neuralbogens, der schräg gegen den medialen Rand des Horizontalseptums hinabzieht. Sein Verhalten zum Knorpel des oberen Bogens ist verschiedenartig. Beide können durch eine Knochenschicht getrennt sein, die gelegentlich auch eine Oeffnung aufweist, oder sie stehen in breitem unmittelbarem Zusammenhang. Auch hier besteht noch die Knochenspange (vergl. Fig. VI β) zwischen Rippenträger und Wirbelkörper. Sie befestigt sich am letzteren getrennt von den unteren Bogenbildungen, die der Ventralseite der beiden ersten Schwanzwirbel ansitzen. Am dritten Schwanzwirbel, der zuerst einen geschlossenen Hämalbogen aufweist, fand sich nur noch einseitig ein kleines, vom Neuralbogen durch dessen Knochenscheide getrenntes Knorpelstück als Rest eines Rippenträgers vor.

Im Verhalten der knorpeligen Schwanzwirbelquerfortsätze zeigt sich also ein erheblicher Unterschied zwischen Menobranchus und Salamandra. Die Querfortsätze bei Menobranchus liegen ventral von der Arteria vertebralis und hängen mit dem unteren Bogensytem zusammen (Fig. 2 Taf. I). Die Querfortsätze von Salamandra liegen dorsal und nach aussen von der genannten Arterie und befestigen sich am

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

oberen Bogen (ebenso wie in Fig. VI). Dieser Unterschied klärt sich nach den obigen Ausführungen leicht auf. Bei Menobranchus liegen am Schwanz noch die primitiven, von den Fischen übernommenen Zustände vor. Bei Salamandra dagegen besteht nur das laterale Ende des knorpeligen caudalen Querfortsatzes von Menobranchus sammt einer sekundären Verbindung mit dem Neuralbogen. Seine ursprüngliche Kontinuität aber mit dem Hämalbogen ist verloren gegangen. Die caudalen knorpeligen Querfortsätze bei Menobranchus sind also denen von Salamandra nicht komplet homolog. Die Richtigkeit dieser Beurtheilung wird dadurch nicht in Frage gestellt, dass bei Salamandra die Knochenbrücke (β) zwischen Querfortsatz und Wirbelkörper, die doch den hier rückgebildeten Theil des caudalen Querfortsatzes von Menobranchus ersetzen soll, nicht mit den Bestandtheilen des unteren Bogensystems in Verbindung steht, sondern getrennt von ihnen am Wirbelkörper endet. Dieses Verhalten fanden wir ja schon bei Menobranchus vorbereitet. Wir sahen hier verschiedentlich eine Zerlegung des Hämalbogens in zwei neben einander am Wirbelkörper wurzelnde Theile (Fig. III), von denen der eine (ventrale) den Bogen darstellt, der andere einen Querfortsatz (B'') bildet. Dem grössten Theil des letzteren entspricht aber die fragliche Knochenspange (β) bei Salamandra.

Finden wir also bei Salamandra am Schwanz Rippenrudimente in Verbindung mit Theilen, die den oberen Bögen ansitzen, neben Hämalbögen vor, so handelt es sich dabei um ein vom Ursprünglichen weit entferntes Verhalten, das nicht gegen die Zugehörigkeit der Rippen zum unteren Bogensystem, sondern bei richtigem Verständniss für dieselbe spricht.

Das verhältnissmässig einfache Verhalten des Rippenträgers bei jüngeren Larven erfährt im späteren Larvenleben eine Komplikation, die, wie ich gleich betonen will, für Salamandra charakteristisch zu sein scheint. Wenigstens ist sie mir bei Triton und Pleurodeles nicht begegnet. Untersuchen wir z. B. ein unmittelbar nach der Metamorphose stehendes Thier (Fig. 5 Taf. I), so sehen wir der Aussenseite des noch knorpeligen Rippenträgers (R—T) ein diesem parallel laufendes, dünnes Knorpelstück angeschlossen (r—t), an dessen Stelle in früheren Stadien indifferent erscheinende Zellen lagen (Fig. 3). Da der obere Theil des Rippenträgers als eine sekundäre Bildung beurtheilt wurde, werden wir den neu hinzugekommenen Theil als „tertiäre Knorpelspange“ bezeichnen müssen. Sie verbindet den Vorsprung des Rippenträgers, dem sich der Haupttheil der Rippe anheftet, mit dem verdickten oberen Theil desselben. Ihre Zellen sind etwas kleiner als die Knorpelzellen der übrigen Theile der Wirbelsäule. Die tertiäre Spange verhält sich zum Rippenträger sehr ähnlich, wie dieser zum Neuralbogen (Fig. 5), d. h. sie erscheint bis zu einem gewissen Grade selbstständig von ihm, da Knochengewebe sich zwischen beide trennend einschiebt. So gut wie immer stand sie aber mit dem dorsalen und ventralen Theil des Rippenträgers in Kontinuität. Gelegentlich besass sie auch in ihrem mittleren Theil direkten Zusammenhang mit dem Rippenträgerknorpel. Nur einmal fand ich die Spange auch an ihrem ventralen Ende durch eine Knochenschicht vom Rippenträger getrennt. Sie bildet eine nicht unbedeutende Verstärkung des ursprünglichen Rippenträgers.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Eine besondere, soviel ich sehe, noch nicht beschriebene Eigenthümlichkeit der Salamanderlarven besteht darin, dass sich hier an der Ventralseite der Rumpfwirbel dem unteren Bogensystem zugehörige Knorpelstücke finden. Sie sitzen bei jungen Thieren als kleine rundliche Höcker der Chorda an (Textfig. IV und Fig. 4, Taf. I *B'*). Zuweilen finden sich je zwei vor, die die Aorta zwischen sich fassen. Meist aber sind sie in der Einzahl vorhanden und liegen dann entweder rechts oder links von der Aorta, seitlich von der Medianebene. Diese Störung der Symmetrie ist mit Sicherheit auf den hier eingetretenen Ausfall eines zweiten Knorpelstückes zurückzuführen. Wie sagittale Längsschnitte zeigen, liegen die Knorpel gerade der Mitte der Wirbelkörper an. Sie nehmen in den hinteren Theilen des Rumpfes an Länge etwas zu. Am Schwanz bilden die Hämalbögen ihre Fortsetzung. Sie stehen mit der Knochenspange des Rippenträgers (Fig. IV *β*) in keiner Verbindung. Diese Trennung beider Theile wird ebenso als sekundärer Zustand zu beurtheilen sein, wie das entsprechende Verhalten der Hämalbögen an der Schwanzwirbelsäule (s. o.). Ob die beschriebenen Knorpelstücke ein regelmässiges Vorkommniss bilden, kann ich nicht sagen. Ich fand sie bei zwei neugeborenen Larven an dem grössten Theile der Rumpfwirbel. Jedenfalls werden sie frühzeitig durch die fortschreitende Knochenbildung zerstört. Bei älteren Larven habe ich nie mehr etwas von ihnen wahrnehmen können.

Nachdem wir uns eben eingehend mit dem Rippenträger von Salamandra beschäftigt haben, können wir uns bei der Darstellung der entsprechenden Verhältnisse von Triton alpestris kurz fassen. Der Rippenträger ist auch hier, wie Fig. V zeigt, als ein leistenartiger Vorsprung der Aussenseite des Neuralbogens (*N*) angeschlossen (*R—T*) (vergl. Knickmeyer [22]) und entspricht dem medialen Rand des zugehörigen transversalen Myoseptums. Er zeichnet sich vor dem von Salamandra durch die mächtige Entfaltung seines dorsalen Theiles aus. Mit letzterem überragt er den oberen Bogen nach hinten zu (Fig. 7 Taf. II). Hier ist ihm die obere Spange der Rippe angeschlossen (*r*). Wie bei Salamandra dient ein kurzer lateral- und etwas caudalwärts gerichteter Vorsprung seines ventralen Theiles dem Haupttheil der Rippe zur Befestigung (Fig. V *a*). Von diesem Theil, meist von einem Knorpelvorsprung desselben, geht wie bei Salamandra eine dünne Knochenspange (*β*) aus, die ventralwärts von der Arteria vertebralis (*Art. vert.*) nach vorn und medianwärts verläuft und sich am Wirbelkörper ansetzt, und zwar an der Grenze seines vorderen ersten und zweiten Viertels. Sie entspricht natürlich auch hier der Basis des primi-

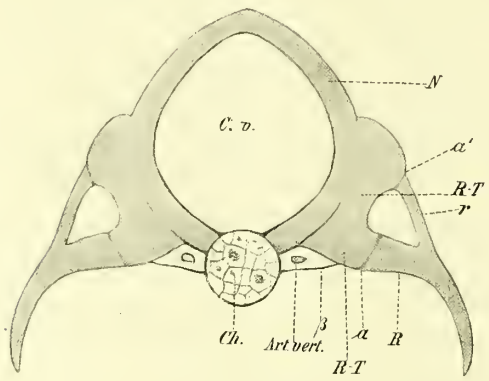


Fig. V.

Triton alpestris. Larve 23 mm. Zweiter Rumpfwirbel. Flächenprojektion 60 : 1. Bezeichnungen siehe am Schluss der Arbeit.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tiven Basalstumpfes und damit der sogenannten ventralen Querfortsatzwurzel des fertigen Wirbels. Nur einmal fand ich sie durch einen Knorpelbalken vertreten. Auch bei Triton trifft man demnach gelegentlich wenigstens Rückschläge in ein Menobranchusstadium. Am Schwanz bestanden Rippenträger an den ersten beiden Wirbeln. Sie verhielten sich ganz entsprechend wie bei Salamandra, sodass von einer besonderen Schilderung Abstand genommen werden kann. (Fig. VI.)

Auch bei Triton ist also der basale Theil des knorpeligen Basalstumpfes, wenigstens der Regel nach, verloren gegangen. Der laterale Theil, bei Menobranchus weit vorragend, hat sich verkürzt. In dem dadurch erheblich vereinfachten knorpeligen Rippenträger erscheint der noch erhaltene Rest des alten Basalstumpfes nicht mehr als ein besonderer, deutlich abgegrenzter Bestandtheil, wie es bei Menobranchus der Fall war.

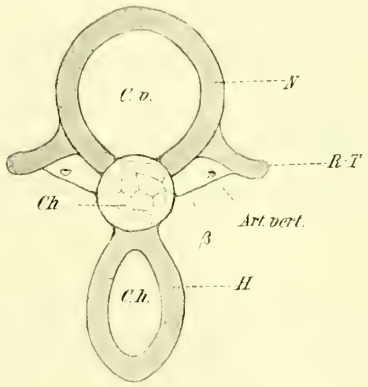


Fig. VI.

Triton alpestris. Larve 23 mm. Zweiter Schwanzwirbel. Flächenprojektion 60 : 1. Bezeichnungen s. am Schluss der Arbeit.

Von Bedeutung ist nun, dass besonders an den vorderen Wirbeln der Zusammenhang zwischen Rippenträger und Neuralbogen ein weit ausgiebigerer ist, als bei Salamandra (Fig. V). In vielen Segmenten hängen beide in langer Linie unmittelbar mit einander zusammen; nur dorsal und ventral greift vom Ueberzug des Neuralbogens her eine kurze Knochenlamelle zwischen beide ein. Auf horizontalen Längsschnitten (Fig. 7 Taf. II) zeigt sich allerdings zwischen Neuralbogen (*N*) und Rippenträger (*R.-T.*) oft vorn wie hinten eine seichte Furche, die beider Grenze andeutet. Ferner finden sich die Knorpelzellen beider Theile zuweilen derart angeordnet, dass eine Scheidewand von Knorpelgrundsubstanz zwischen ihnen besteht. An vielen Schnitten aber könnte man entschieden den Eindruck bekommen, dass der Rippenträger zum oberen Bogen gehört (Fig. 7). Da wir nun durch die bereits zitirte Untersuchung Knickmeyer's (22) und auch aus unserer bisherigen eigenen Erfahrung wissen, dass Rippenträger und Neuralbogen ursprünglich nur einander angelehnt, aber nicht mit einander verschmolzen sind, so können wir bei Triton von dem Fortschritt einer Assimilirung des Rippenträgers an den oberen Bogen sprechen, die sich schon bei Menobranchus und Salamandra angebahnt zeigt. Ein weiterer Fortgang dieses phylogenetischen Vorganges könnte zu einem völligen Anschluss des Rippenträgers an den Neuralbogen, d. h. zu der Umbildung desselben in einen Querfortsatz des oberen Bogens führen. Dass damit der Zustand erreicht wäre, den die Saurier aufweisen, liegt auf der Hand.

Einige Besonderheiten zeichnen den Rippenträger von Pleurodeles Waltlii aus (Fig. 6 Taf. I), von welcher Art eine 3,5 cm lange Larve untersucht wurde. Im Grossen und Ganzen finden sich allerdings dieselben Verhältnisse wie bei den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vorher behandelten Salamandrinen. Die vorspringende Befestigungsstelle der unteren Rippenspange am ventralen Ende des Trägers liegt aber etwas höher als es dort der Fall war, etwa im Niveau der Dorsalfläche der Wirbelkörper. In dieser Beziehung liegt also ein Fortschritt in der von den vorher untersuchten Formen eingeschlagenen Richtung vor. Andererseits bleibt Pleurodeles in der Innigkeit des Anschlusses des Rippenträgers (*R.-T.*) an den Neuralbogen (*N*) hinter Triton zurück. An den vorderen Rumpfwirbeln fand sich ein Zusammenhang zwischen beiden nur im Bereich des obersten Theiles des Rippenträgers an der etwas verstärkten Stelle, welche die dorsale Rippenspange aufnimmt. In den hinteren Theilen des Rumpfes wurden beide Theile zuweilen in ganzer Ausdehnung durch Knochengewebe von einander getrennt (vergl. Fig. 6 *b*); an anderen Stellen fanden sich in der Knochenscheidewand mannigfaltig angeordnete kleine Verbindungsöffnungen vor (vergl. Fig. 6 *a*). Fast überall aber lehnte sich der Rippenträger nur mit einem verhältnissmässig kleinen Theil seiner Oberfläche an den oberen Bogen an (Fig. 6) und zeigte dadurch seine Selbstständigkeit von jenem.

Wir schliessen jetzt die Prüfung der Rippenträger der Urodelen ab. Die Schwierigkeiten, die sich ihrer Beurtheilung entgegenstellten, wenn man sie mit den bei Fischen bekannten Verhältnissen verglich, sind gehoben. Auch bei den Urodelen werden die Rippen ursprünglich (Menobranchus) von vollkommen erhaltenen knorpeligen Basalstümpfen getragen, welche am Schwanz in die Hämalbogenbildungen übergehen*). Die Basalstümpfe gewinnen aber eine sekundäre Verbindung mit den Neuralbögen durch ein dorsalwärts aufsteigendes, sich letzteren anschliessendes Knorpelstück. Der Rippenträger der Urodelen baut sich also aus zwei sehr verschieden alten, aber unmittelbar zusammenhängenden Theilen auf. Das sekundäre Knorpelstück wird nun bei den Salamandrinen allmählich zum Haupttheil des Rippenträgers; der proximale Theil des knorpeligen Basalstumpfes geht verloren und wird durch eine Knochenspange ersetzt; der laterale Theil des Basalstumpfs verkleinert sich, sodass schliesslich sein, die ventrale Rippenspange tragender Rest nicht mehr als ein besonderer Theil des Rippenträgers in die Augen fällt.

2.

Wir kommen nunmehr zur Untersuchung der Rippen der Urodelen selbst und zwar in erster Linie ihres knorpeligen Zustandes.

*) In seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie (2. Auflage) beschreibt Wiedersheim den Querfortsatz des ausgebildeten Urodelenwirbels als aus zwei Wurzeln zusammengesetzt, einer ventralen, die vom Wirbelkörper und einer dorsalen, die vom oberen Bogen entspringt. Ich hebe nun besonders hervor, dass Wiedersheim die ventrale Wurzel ein „Homologon des Basalstumpfes der Ganoiden und Selachier“ nennt. Wiedersheim hat damit bereits einen sehr wesentlichen Punkt der obigen Ausführungen kurz bezeichnet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Rippen der 43 mm langen Menobranchus-Larve sollen an erster Stelle behandelt werden. Dass sie ebenso wie die der übrigen Urodelen den Transversalsepten eingelagert und gleichzeitig dem Horizontalseptum angeschlossen sind, ist selbstverständlich. Wie eine genauere Prüfung zeigt, liegt der basale Theil der Rippen der Unterseite der horizontalen Scheidewand an, ragt also wesentlich in das zugehörige ventrale Transversalseptum ein; die lateralen Theile springen gleichmässig in das dorsale und ventrale Transversalseptum vor.

Die vordersten Rippen erreichen mit ihrem distalen Ende die Oberfläche der Muskulatur am Grunde der Längsfurche, die den dorsalen und ventralen Theil derselben, der Seitenlinie entsprechend, äusserlich scheidet. Nur die erste Rippe zeigt hier eine terminale Gabelung (Fig. I. pag. 399 [7]). Ein kurzer Ast steigt dorsalwärts an. Er folgt dabei dem lateralen Rand des dorsalen Transversalseptums, das an der Oberfläche der Muskelmasse zum Vorschein kommt. In entsprechender Weise ist dem lateralen Rand des ventralen Transversalseptums der untere, etwas längere Gabelast eingelagert, von dem ein schwacher, zur Skapula ziehender Muskel entspringt. Auffallend ist übrigens die ventrale Lage des dorsalen Skapularandes, wenn man sie mit der hohen Stellung bei den Salamandrinen vergleicht.

Nach dem Schwanz zu nehmen die Rippen ganz allmählich an Länge ab. Bemerkenswerth ist dabei, dass dem lateralen Ende der zweiten Rippe einer Seite ein kleines, ganz selbstständiges Knorpelstück angelagert war. Die letzte Rumpfrippe stellt ein ganz kurzes Stäbchen vor, das gerade nur in die Muskulatur hineinragt. Es mass etwa ein Sechstel der Länge der vordersten Rippe. Im Gegensatz hierzu zeigt die Sakralrippe eine auffallende Entwickelung, die nicht hinter der der vordersten Rumpfrippe zurückbleibt (Fig. II pag. 402 [10] *R.*) Anders als jene schliesst sie sich aber nur in ihrem Anfangstheil an das horizontale Myoseptum an, dann senkt sie sich, nach unten abbiegend, tief in das ventrale Transversalseptum hinein. Sie erreicht schliesslich die Aussenfläche der Muskulatur in einem Niveau, das um den doppelten Betrag des Chordaquerdurchmessers ventral von der Wirbelsäule liegt. Hier verbindet sie sich mit dem dorsalen Theil des Beckengürtels (*Il*), der demgemäss eine sehr tiefe Lage einnimmt. Hinter dem Sakralwirbel fanden sich nur noch zwei Paare ganz unbedeutender Rippenrudimente vor.

Dass die Rippen mit dem Basalstumpfende in Kontinuität stehen, ist bereits oben dargestellt worden (pag. 400 [8]).

Auch bei Menobranchus tritt die Zweiköpfigkeit der Urodelenrippe in Erscheinung. Am ersten Rippenpaare ist die dorsale Spange am stärksten entwickelt (Fig. I *r.*). Sie geht etwa in der Mitte des Horizontalseptums von der Rippe (*R*) ab. Im dorsalen Transversalseptum gelagert, zieht sie nach vorn und medianwärts auf das obere Ende des Rippenträgers zu. Sie erreicht dasselbe aber nicht, sondern wird durch ein Ligament (*L*) an der knöchernen Verbreiterung (K') des Rippenträgers und zwar an deren oberen lateralen Vorsprung befestigt. Die Verbindung der dorsalen Spange mit dem Haupttheil der Rippe ist dagegen eine kontinuirliche. Sie bildet eine einfache Abzweigung derselben. Die gleichen Verhältnisse zeigte das zweite Rippenpaar.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nur war hier die dorsale Rippenspange ein erhebliches Stück kürzer als vorn. An der dritten Rippe der einen Seite war nichts mehr von einer dorsalen Spange zu bemerken, während auf der anderen Seite ein kleiner Höcker an der Dorsalseite der Rippe ihre Stelle andeutet. Beiderseits war das Ligament, das in den vorderen Segmenten dorsale Rippenspange und Rippenträger miteinander verband, bis zum Haupttheil der Rippe selbst verlängert und vertrat damit die hier fehlende dorsale Spange. Es fand sich auch in den folgenden Segmenten noch vor. Erwähnt muss werden, dass dicht an der vierten Rippe der einen Seite in seinem ventralen Ende eine Gruppe isolirter Knorpelzellen eingelagert war, zwischen denen sich Spuren hyaliner Grundsubstanz zeigten. Ausgebildete Zweiköpfigkeit weist dann wieder die Sakralrippe auf (Fig. II). Dicht an ihrer proximalen Ansatzstelle (*a*) erhebt sich von ihrer dorsalen Seite ein kurzer, medianwärts gerichteter Höcker (*r*). Ein kurzes Band (*a'*) verbindet ihn mit dem oben beschriebenen zweiten Vorsprung an der Aussenseite des Rippenträgers (s. pag. 402 [10]). An beiden Enden gehen die Fasern dieses Bandes in die Grundsubstanz der miteinander verbundenen Knorpelstücke über. Zwischen ihnen finden sich einzelne oder in Gruppen angeordnete Knorpelzellen mit spärlicher hyaliner Grundsubstanz.

Einige Abweichungen von den Verhältnissen bei Menobranchus zeigen die Rippen der Larven von Salamandra maculosa. Wir finden hier die Zweiköpfigkeit viel weiter ausgebildet als dort (Fig. IV pag. 405 [13]). An den vorderen Wirbeln wenigstens erreicht die dorsale Spange (*r*) den oberen Theil des knorpeligen Rippenträgers (*R.-T.*) und hängt mit ihm ebenso kontinuirlich zusammen wie der Haupttheil der Rippen mit dem ventralen Theil des Trägers. Weiter caudalwärts werden die oberen Spangen allmählich kürzer und stehen dann, wie diejenigen von Menobranchus, nur noch durch ein Band mit dem Rippenträger in Verbindung. Schliesslich schwinden sie ganz. In gleichem Maasse verkürzen sich die Rippen selbst und stellen schliesslich nur noch ganz kleine Knorpelstücke vor. Die Sakralrippe ist im Gegensatz zu ihnen wieder mächtig entwickelt und ausgesprochen zweiköpfig. Beide Köpfe sind dem Rippenträger in gleicher Weise angeschlossen, wie die vorderen Rippen. Die erste Schwanzrippe entspricht dann wieder an Kleinheit etwa der letzten Rumpfrippe.

Die genaue Lage der Rippen zum Horizontalseptum ist nicht leicht festzustellen, da jenes hier, wie überhaupt bei den Urodelen, ausserordentlich zart ist. Soviel ich erkennen konnte, liegt die Rippe in ihrem grössten Theil der Dorsalseite des Septums angeschlossen, also etwas anders als bei Menobranchus. Dabei dient sie natürlich auch der Festigung der ventralen Myosepten, deren Fasern von der Bauchseite her sich an die Rippen anheften.

Bekannt ist die terminale Gabelung der Rippen: Die vorderen gelangen ebenso wie bei Menobranchus bis zur Seitenfurche zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur. Hier tritt der Haupttheil in das ventrale Transversalseptum ein und zieht dessen Aussenrand eingelagert ein Stück ventralwärts (vergl. Fig. 9 Taf. II). Der dorsale

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gabelast, etwas kürzer und dünner als der ventrale, nimmt die entsprechende Lage im dorsalen Transversalseptum ein. Der ventrale Ast erfährt, wie bekannt, an den beiden ersten Rippen eine plattenartige Verbreiterung, von der ein Muskel entspringt, um zur Scapula zu ziehen. Letztere reicht hier, anders als bei Menobranchus, weit dorsalwärts hinauf in die Höhe der Dorsalseite der Neuralbögen. Die ventralen Endäste der übrigen Rippen dienen den oberflächlichen Lagen der Bauchmuskulatur zur Befestigung (Rectus lateralis, Obliquus externus superficialis) (vergl. F. Maurer [24]). Erwähnenswerth ist endlich, dass die Sakralrippe hier nicht wie bei Menobranchus tief in die ventrale Muskulatur eindringt, sondern ebenso, wie die vorderen Rippen, annähernd horizontal nach aussen zieht, um am lateralen Rand des Horizontalseptums, etwa in der Höhe des transversalen Chordadurchmessers sich durch Bindegewebe mit dem Becken zu verbinden. Das etwas nach der Ventralseite umgebogene Ende der Rippe ist an der Aussenseite der Muskulatur sichtbar. Aehnlich wie den Schultergürtel sehen wir also auch den Beckengürtel bei Salamandra ein erhebliches Stück höher emporragen als bei Menobranchus.

Wir untersuchen jetzt die obere Rippenspange genauer. Wie schon in der Einleitung hervorgehoben wurde, zeigen Goette's Abbildungen (17) die obere Rippenspange zwar in Verbindung mit dem Haupttheil der Rippe, an der Verbindungsstelle weisen sie aber eine Einschnürung oder Furche auf, die eine Grenze zwischen beiden Theilen andeutet. Andere Figuren zeigen, wie die dorsale Rippenspange sich an den Haupttheil der Rippe anlegt, ihr ein Stück parallel vorläuft und dann von ihr divergirt, um frei zu enden. Beides scheint eine Gleichwerthigkeit beider Theile der Rippe anzudeuten.

Bei neugeborenen Salamanderlarven fand ich nun die obere Spange der Rippe stets in völligem Zusammenhang mit dem Haupttheil derselben; sie erscheint als ein integrirender Bestandtheil desselben, indem sie an ihrem ventralen Ende ohne die geringste Andeutung einer Grenze in ihn übergeht (Fig. IV). Die distalen Theile der vorderen Rippen sind jenseits der Anheftungsstelle der dorsalen Spange etwas verbreitert. Ihre Querschnitte zeigen aber deutlich, dass es sich hier um ganz einheitliche Bildungen handelt, dass die Verbreiterung nicht etwa durch die Aneinanderlagerung zweier parallel laufender Stücke zu Stande kommt. An den hinteren Rippen fehlt diese Verbreiterung; der Querschnitt der Rippe ist lateral von der dorsalen Spange ebenso rund gestaltet, wie medial von ihr. Vielleicht verdient Erwähnung, dass sich gelegentlich lochförmige Durchbohrungen für Gefässe in den Rippen zeigen. Ein derartiges Loch fand ich an dem lateralen verbreiterten Theil einer vorderen Rippe, während ein anderes den ventralen Theil einer dorsalen Spange durchsetzt. Die Verschiedenheit ihrer Lokalisirung zeigt, dass ihnen keine besondere morphologische Bedeutung zukommt, wie etwa dem Foramen thyreoideum am Schildknorpel des Säugethierkehlkopfes.

Bei älteren Thieren, z. B. bei dem schon oben untersuchten eben metamorphosirten Salamander finden sich zum Theil dieselben Verhältnisse, wie bei der jungen Larve, d. h. in einer grossen Reihe von Fällen stellt die dorsale Rippenspange ein-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fach eine dorsale Abzweigung der Rippe vor. Beide Theile sind übrigens hier in ihrer knorpeligen Anlage noch völlig erhalten. In anderen Segmenten dagegen zeigen sich ähnliche Verhältnisse wie sie Goette abbildete. Die dorsale Spange steht hier zwar in kontinuirlichem Zusammenhang mit der Rippe, von ihrem ventralen Ende sendet sie aber einen kurzen, oft unregelmässig gestalteten Fortsatz aus, der an der Dorsalseite der Rippe lateralwärts zieht. An seinem Ende entfernt er sich in einzelnen Fällen etwas von der Rippe und kommt dadurch mehr in das Innere des dorsalen Transversalseptums zu liegen. In seiner ganzen Länge verbindet ihn Knochengewebe mit dem knöchernen Ueberzug der Rippe. In einem Fall endlich fand ich die dorsale Spange von dem Rippenknorpel ganz durch eine dünne Knochenschicht getrennt.

Die Rippen der Larven von Triton alpestris stimmen in ihrem Verhalten derart mit denen von Salamandra überein, dass ich von einer allgemeineren Schilderung Abstand nehmen kann, um gleich die uns besonders interessirenden Verhältnisse darzustellen. Meist bildet die dorsale Spange eine einfache Abzweigung des Haupttheils der Rippe (Fig. V pag. 408 [16]). Häufig finden sich aber auch Abweichungen von diesem Verhalten. In einem Fall besass die dorsale Spange an einem der vordersten Rippenpaare eine besondere Verstärkung. Von ihrem mittleren Theil ging hier ein Knorpelstab aus, der ventralwärts zog und sich mit der Rippe medial von der Ansatzstelle der dorsalen Spange selbst verband. Er bildete eine Art von Stützpfeiler zwischen beiden, durch ihn verbundenen Theilen. Auf der einen Seite war dieser Pfeiler dicht vor seinem ventralen Ende noch gegabelt. Weiter findet sich gelegentlich in den hinteren Theilen des Rumpfes die dorsale Spange getrennt vom Haupttheil der Rippe. Sie hängt hier auch nicht mehr direkt mit dem Rippenträger zusammen. Einmal reichte dabei die dorsale Spange noch unmittelbar an die Rippe heran. In einem anderen Segment vertrat sie ein kleines, ganz isolirtes Knorpelstück, das von Rippenträger und Rippe gleichweit entfernt war.

Bedeutsam ist ferner, dass auch an dem Haupttheil der Rippe selbst Unregelmässigkeiten vorkommen. Vom Ende der dritten Rippe einer Seite war bei einer jungen Larve der dorsale Gabelast völlig getrennt. Die siebente Rippe eines anderen Thieres war einseitig, lateral von der Ansatzstelle der dorsalen Spange auf einer kurzen Strecke derartig verdünnt, dass man bei Untersuchung mit schwacher Vergrösserung die Rippe hier unterbrochen glauben konnte.

Die Untersuchung der Larve von Pleurodeles Waltlii ergab keine für unsere Fragen wesentlichen Resultate.

Ueberblicken wir noch einmal das Verhalten der Urodelenrippen, so finden wir sie zunächst, ebenso wie die Rippen der Fische den Basalstümpfen resp. deren Resten verbunden. Ferner nehmen sie dieselbe Lage wie die oberen Fischrippen ein, nämlich die Kreuzungslinien der transversalen und des horizontalen Transversalseptums. Geringfügige Abweichungen finden sich hier allerdings zwischen den Ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hältnissen bei Menobranchus und bei den Fischen einerseits, bei den Salamandrinen andererseits. Wenn wir aber entsprechende Schwankungen auch innerhalb der Fische selbst wahrnehmen, so werden wir ihnen keine wesentliche Bedeutung beilegen können (vergl. 14, Textfig. VII u. III). Ob also die Rippe der Dorsal- oder Ventralseite des Septum horizontale angelagert ist, kommt für ihre Beurtheilung nicht in Betracht.

Wenn wir bei den Urodelen die Rippe mit ihrem Ende in die ventrale Muskulatur mehr oder weniger tief eindringen sehen, so finden wir auch diese Verhältnisse bereits bei den Fischen vorbereitet. Bei Calamoichthys gehört das Ende der oberen Rippe der ventralen Muskulatur an (vergl. 14). Bei einem Squaliden: Scyllium canicula ist dies Verhalten besonders ausgeprägt; hier ragt der laterale Theil der Rippe nicht unerheblich in die ventrale Muskelmasse ein und entfernt sich damit vom horizontalen Septum (vergl. 14, Textfig. III und XIX.). Beachtenswerth ist, dass auch in den Fällen, in denen bei den Urodelen die Rippen am weitesten in die ventrale Muskulatur eingreifen, sie doch hier ganz anders gelagert sind, als die speziell der ventralen Rumpfmuskulatur angehörigen unteren Rippen (Pleuralbögen) der Fische. Während diese den medialen Rand der ventralen Transversalsepten einnehmen (vergl. 14, Textfig. X, XI, XII) liegen jene in den äusseren Theilen dieser Septen eingeschlossen.

Auch die terminale Gabelung der Urodelenrippen besitzt bei den Fischen eine Analogie: Bei einigen Teleostiern finden sich knorpelige Reste oberer Rippen vor, in Gestalt der sog. Cartilagines intermusculares Bruch's (s. 14). Bei den Clupeiden haben sich nun die lateralen Enden von oberen Rippen erhalten, und diese zeigen eine ausgesprochene Gabelung (14, Textfig. IV und XII).

Was nun die proximale Gabelung betrifft, so bildet in der Mehrzahl der Fälle die dorsale Spange eine einfache Abzweigung der Rippe, die entweder kontinuirlich mit dem oberen Theil des Rippenträgers zusammenhängt oder durch Bindegewebe mit ihm verbunden ist. Sie liegt im dorsalen Transversalseptum*). Von diesem einfachen Verhalten finden sich nun Abweichungen nach zwei verschiedenen Richtungen. Zuweilen ist die dorsale Spange durch besondere Fortsatzbildungen vergrössert. Diese können entweder von dem ventralen Ende der Spange ausgehen und, der Dorsalseite der Rippe angeschlossen, diese lateralwärts begleiten, oder sie bilden Pfeiler, die zwischen der dorsalen Spange und dem medialen Theil der Rippe ausgespannt sind. In anderen Fällen finden sich Verkleinerungen der knorpeligen dorsalen Spange. Sie erreicht dann die Rippe selbst nicht; auch mit dem Rippenträger ist sie in diesen Fällen nur durch Bindegewebe verbunden. Es braucht sich hierbei nicht um eine Verringerung der Leistungsfähigkeit des ganzen Apparates zu handeln, wenn nämlich dorsale Spange und Rippe durch Knochengewebe zusammenhängen. Eine geringere funktionelle Bedeutung der dorsalen Spange liegt aber dann vor, wenn sie nur durch ein kleines isolirtes Knorpelstück gebildet wird.

*) Wenn Rabl (27 p. 112) bei den Amphibien eine proximale Spaltung des Horizontalseptums annimmt und meint, dass zu dem dorsalen Theil desselben die dorsale Rippenspange gehört, so stimmt diese Annahme mit den bestehenden Verhältnissen nicht überein.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es ist nun wohl von vornherein wahrscheinlich, dass es sich in den letzterwähnten Fällen um rückgebildete, nicht etwa erst in Ausbildung begriffene Theile handelt. Dann müssen sich aber noch andere Symptome einer Rückbildung im Bereich der Rippen erkennen lassen. Als ein solches ist zunächst jedenfalls das oben erwähnte Vorkommen kleiner selbstständiger Knorpelstücke zu betrachten, welche in der Fortsetzung der distalen Rippenenden liegen. Sie weisen auf eine früher erheblichere Ausdehnung der Rippen hin. Dann gehört hierher die streckenweise Verdünnung des Rippenknorpels, die oben (pag. 414 [22]) beschrieben wurde.

Auch das Verhalten der Sakralrippe scheint mir für eine ursprünglich allgemein grössere Länge der Rippen zu sprechen. Wir haben auf die bekannte Thatsache hingewiesen, dass die Sakralrippe die Nachbarrippen ganz erheblich an Länge überragt. Man könnte diesen Unterschied damit erklären, dass von den ursprünglich kurzen hinteren Rippen des Rumpfes ein Paar sich verlängerte und mit dem Beckengürtel in Verbindung trat. Für einen derartigen Vorgang würde aber keine Veranlassung sich erkennen lassen, wenn man nicht etwa das Endresultat desselben, die Fixirung des Beckengürtels als solche gelten lassen wollte. Die einzig mögliche Erklärung der fraglichen Verhältnisse ist vielmehr die, dass die hintersten Rippen ursprünglich eine annähernd gleichmässige und zwar erheblichere Länge besassen, als es jetzt der Fall ist, sodass an eines ihrer Paare die Anheftung des Beckengürtels erfolgen konnte. In Folge dieser besonderen Inanspruchnahme erhielt sich dann die betreffende Rippe, als Sakralrippe, in starker Ausbildung und überragt nun die sich allmählich verkürzenden Nachbarrippen beträchtlich an Länge.

Die geringe dorsale Entfaltung des Iliums von Menobranchus muss als ein ursprünglicher Zustand gelten. Sie entspricht dem Verhalten des Beckengürtels bei den Fischen noch am meisten (vergl. auch Wiedersheim [33 und 34]). Das Becken erfährt innerhalb der Urodelen eine Vergrösserung in dorsaler Richtung. Das Gleiche gilt übrigens auch für den Schultergürtel. Da die Länge der Sakralrippe von der Lage des dorsalen Endes des Darmbeins abhängt, wird die starke Längenausdehnung der Sakralrippe von Menobranchus einen ursprünglicheren Charakter darstellen, als ihre geringere Länge bei den Salamandrinen. Daraus ergiebt sich, dass die hinteren Rumpfrippen der Vorfahren unserer Urodelen in einem bestimmten phylogenetischen Stadium mindestens die Länge der jetzigen Sakralrippe von Menobranchus besassen.

Wenn nun diese Annahme berechtigt ist, so folgt weiter, dass in jenem Stadium die vorderen Rumpfrippen ganz erheblich länger gewesen sein müssen, als es jetzt der Fall ist, denn wir sehen ja überall, dass die Länge der Rippen innerhalb des Rumpfes von hinten nach vorn stark zunimmt.

Damit tritt eine Beziehung der Rippen zu den bekannten Sternalbildungen der Amphibien in den Bereich der Möglichkeit, wie sie bereits Gegenbaur (12) und Ruge (28) auf Grund Goette'scher Untersuchungsresultate angenommen haben: Sowohl bei Anuren (Bombinator igneus) als bei Urodelen sind Bauchrippen nachgewiesen, d. h. Knorpelstücke, die in der Gegend des Schultergürtels in den ventralen Enden eines (Bombinator) oder auch mehrerer Paare von Transversalsepten (Menopoma und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Menobranchus, Wiedersheim [33]) eingelagert sind. Sie hängen entweder paarweise mit einander in der Mittellinie zusammen oder bleiben hier getrennt. Zu demselben System von Skelettheilen rechnet übrigens Goette noch das Epipubis der Urodelen und von Dactylethra (Xenopus), (Cartilago ypsiloides). Alle diese Theile liegen, was hervorgehoben zu werden verdient, in den oberflächlichsten Schichten der Bauchmuskulatur, also ebenso wie die distalen Enden der Rippen selbst.

Es hat sich nun im Laufe der letzten Jahre immer mehr herausgestellt, dass knorpelige Theile nicht ohne Weiteres im Bindegewebe zu entstehen pflegen, um in irgend einer Weise Stützapparate zu bilden, sondern dass auch in den Fällen, die anfänglich hierfür zu sprechen schienen, das Knorpelgewebe von einem älteren bereits ausgebildeten Skelettheil stammt. Die Knorpel des Kehlkopfskelets und die Rippen bilden gute Beispiele für jene Art phyletischer Entwickelung. Diese Ergebnisse stellen einen nicht unerheblichen Fortschritt unserer Erkenntniss vor. Bei der Annahme autochthoner Entstehung knorpeliger Skelettheile konnten wir den ersten kleinen Anfängen derselben keinerlei Leistung zuerkennen und entbehrten damit eines Verständnisses für ihre weitere Ausbildung. Nunmehr sehen wir, dass bereits der erste Beginn einer Ausbildung der betreffenden Theile von funktionellem Werth für den Organismus gewesen sein muss, da sie eben von bereits leistungsfähigen Theilen ausging. Damit verstehen wir jetzt auch die Thatsache ihrer allmählich fortschreitenden Entwickelung. Das erste Auftreten hyalinen Knorpels wird also auf immer frühere Epochen der Stammesgeschichte zurückverlegt werden müssen.

Erkennt man die Berechtigung der obigen Sätze an, so wird man es nicht für wahrscheinlich halten, dass die Sternalbildungen der Amphibien, wie sie jetzt bestehen, in loco entstandene Theile bilden, sondern wird sie mit primitiveren Bildungen in Zusammenhang zu bringen suchen. Als solche stellen sich aber eben mit Wahrscheinlichkeit die Rippen dar.

Fassen wir alles zusammen, so werden wir die Rippen der Amphibien für rückgebildete Theile ansehen müssen*). Isolirte Stücke, die an Stelle der dorsalen Rippenspange liegen, werden also in Zusammenhang damit als Rudiment früher stärker entwickelter Bildungen aufzufassen sein. Damit sind wir aber noch immer nicht über die Phylogenese der dorsalen Spange im Klaren. Wir können jedoch auch hierüber von einer Prüfung der Ontogenese Aufschluss erhoffen und wenden uns ihr jetzt zu.

3.

Die Entwickelungsgeschichte der Urodelenrippe ist durch die bereits citirte Untersuchung Knickmeyer's (22) aufgeklärt worden, welcher die Ergebnisse einer Arbeit von Eugen Fick (9) und die kurzen Angaben Goette's (15. 17) in

*) Als rückgebildet fasste auch Wiedersheim zeitweilig die Urodelenrippen auf (32), nahm aber neuerdings (33) diese Anschauung zurück.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wesentlichen Punkten ergänzte. Wir wissen jetzt, dass die Anlagen von Rippenträger (Querfortsatz) und Rippe bei Triton im vorknorpeligen Stadium zusammenhängen und eine Einheit bilden (Fig. 8, Taf. II. *Rt-R*). Dabei lehnt sich der Rippenträger in Form einer Zellleiste an die Aussenseite des Neuralbogens (*N*) nur an, geht nicht aus jenem hervor und zeigt dadurch seine Unabhängigkeit von ihm*). Die unmittelbare Fortsetzung seines ventralen Endes bildet die Rippenanlage. Die gesammte Anlage besteht aus dicht angeordneten Elementen. Von einer dorsalen Rippenspange ist noch nichts wahrzunehmen.

Der Uebergang des „häutigen" Zustandes der Anlage in den hyalinknorpeligen geht in den verschiedenen Segmenten verschieden von statten. Der erste Ort, an dem gewöhnlich hyaline Grundsubstanz zuerst auftritt, ist das ventrale Ende des Rippenträgers, das ja, dem alten Basalstumpf zugehörig, den ältesten Bestandtheil des Trägers bildet. Später wandeln sich auch die dorsalen Theile seiner Anlage in Hyalinknorpel um. Im Bereich der späteren Rippe tritt in den vordersten Rumpfsegmenten hyaline Grundsubstanz in dem distalen Ende der Anlage zuerst auf. Dies erfolgt hier sogar vor der Ausbildung hyalinen Knorpels im Rippenträger. Die Umbildung der Rippenanlage schreitet dann medianwärts fort. In manchen Rippenanlagen kommt zu dem distalen Knorpelherd noch ein solcher in ihrem proximalen Theil hinzu, während in anderen die Ausbildung von hyalinem Knorpel im proximalen Theil der Anlage beginnt und von hier sich über die lateralen Theile ausbreitet. Diese Verschiedenheit der Rippen unter einander lässt dem Ort des ersten Auftretens von hyaliner Grundsubstanz innerhalb der vorknorpeligen Anlage keine wesentliche Bedeutung beimessen. Von Wichtigkeit ist aber, dass der Grenzbezirk zwischen Rippe und Träger eine Zeit lang auf dem Vorknorpelstadium stehen bleibt, während die durch ihn zusammengehaltenen Theile bereits hyalinknorpelig sind. Erst etwas später tritt auch zwischen den Zellen dieser Zone hyaline Grundsubstanz auf, die mit derjenigen des Rippenträgers und der Rippe kontinuirlich zusammenhängt. Hier bleibt aber die Intercellularsubstanz stets schwächer entwickelt. Auch die Elemente selbst sind etwas kleiner, als die des Hyalinknorpels der Nachbarschaft. Sie zeigen ausserdem vielfach längliche Form und stellen sich dann mit ihrer Längsaxe in die spätere Trennungsebene zwischen Rippe und Träger ein. Trotz dieser Eigenheiten des Grenzbezirkes müssen wir doch einen hyalinknorpeligen Zusammenhang von Rippe und Rippenträger feststellen.

Soweit wir bisher, im Anschluss an die Knickmeyer'sche Arbeit, die Entwickelung der Urodelenrippe kennen lernten, finden wir sie in Uebereinstimmung

---

*) Wenn wir später Rippenträger und Neuralbogen durch dünne Knochenlagen getrennt finden, so erklärt sich dies offenbar dadurch, dass schon vor dem Auftreten der Rippenträgeranlage Osteoblasten der Oberfläche des Neuralbogens anlagern. Die Fenster, die sich in der Knochenscheidewand finden, kommen entweder dadurch zu Stande, dass in ihrem Bereich von vornherein Knochengewebe nicht zur Ausbildung kam, oder dass Osteoblasten und dünne Knochenschichten durch die jungen Knorpelelemente zerstört wurden. Dass eine derartige Leistung jungen Knorpelzellen zugetraut werden kann zeigt die Erfahrung bei der Entstehung der chordalen Wirbel der Selachier. Hier wird die Elastica chordae (die primäre Chordascheide) von den Zellen der knorpeligen Bögen durchlöchert, sodass sie jenen den Eintritt in die Chordascheide gestattet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit der Entwickelung der Selachierrippe (14). Bei den Selachiern hängt die erste Anlage der Rippe vollständig zusammen mit der des Basalstumpfs (l. c. Taf. XIV. Fig. 8), genau wie bei Triton. Der ventrale Theil des Rippenträgers der Salamandrinen stellt ja den Rest des Basalstumpfes vor. Auch bei den Selachiern unterbleibt wie bei Triton eine Zeit lang die Ausbildung hyaliner Grundsubstanz an der späteren Abgliederungszone, nachdem sie schon in Basalstumpf und Rippe selbst eingetreten ist (14. Taf. XIV Fig. 11 und Taf. XVI Fig. 15) Erst später bildet sich auch hier homogene Knorpelgrundsubstanz aus (14. Taf. XVI Fig. 14 u. 16). Wir führten bei den Selachiern das zeitweilige Zurückbleiben des späteren Trennungsbezirkes in der Entwickelung auf dieselben Faktoren zurück, welche endlich die Abgliederung der Rippen bewirken, d. h. auf den Einfluss der Muskelbewegungen, die ja bereits beim Embryo ausgiebig stattfinden. Es ist verständlich, dass an der Stelle, an welcher die Rippe gegen den Basalstumpf bewegt wird, feste Grundsubstanz später auftritt, als in den übrigen Theilen der Anlage, und sich auch nicht zu einer Stärke ausbildet, die Bewegungen der Rippe hemmen könnte. Dieselbe Erklärung werden wir auch auf die entsprechende Erscheinung bei Triton anwenden. Wenn also Knickmeyer, dessen Beobachtungen wir bisher folgen konnten, aus dem zeitweisen Fehlen hyaliner Grundsubstanz im Grenzbezirk zwischen Rippenträger und Rippe schliesst, dass beides streng gesonderte Bildungen sind, so müssen wir dem auf Grund der obigen Ausführung widersprechen. Ebenso wie die Selachierrippe ist die Rippe der Urodelen ein abgegliederter Theil des primitiven Basalstumpfes und gehört also auch genetisch zum unteren Bogensystem.

Wie entsteht nun die dorsale Rippenspange? Durch Knickmeyer wissen wir, dass in den dorsalen Transversalsepten junger Tritonlarven eine Gewebsverdichtung sich findet, die Dreiecksgestalt besitzt. Eine Seite des Dreiecks wird von dem dorsalen Theil des Rippenträgers begrenzt, eine andere fällt mit dem unteren Rand des dorsalen Transversalseptums zusammen, in der dritten nach aussen und etwas dorsal gerichteten findet sich die Anlage der dorsalen Rippenspange. Wir untersuchen zuerst das zweite Rippenpaar einer 17 mm langen Larve von Triton alpestris (Fig. 9, Taf. II). Die Rippe selbst (*R*) ist hier bereits hyalin-knorpelig. Zwischen ihr und dem Knorpel des Rippenträgers besteht aber eine ziemlich breite Zone, in welcher hyaline Grundsubstanz noch fehlt. Auch der dorsale Theil des Rippenträgers ist noch im Stadium des Vorknorpels. Vom distalen Theil der Rippe aus geht nun ein kurzer Strang von dicht an einander gedrängten Zellen in das dorsale Transversalseptum hinein (*r*). Die Kerne desselben sind mehr oder weniger kugelig und unterscheiden sich dadurch von den länglichen Kernen der oben erwähnten dreieckigen Gewebsverdichtung, dessen lateralem Rand sie zugehören. Dieser Zellstrang bildet die Anlage der dorsalen Rippenspange. Er reicht etwa bis zur Mitte zwischen Rippe und Rippenträgerende empor. Obwohl hyaline Grundsubstanz noch in ihm fehlt, hängt er doch kontinuirlich mit der Rippe zusammen.

Die nächstalte untersuchte Larve von Triton alpestris, von 18 mm Länge, zeigt die dorsale Spange der zweiten Rippe schon bis zum Dorsalende des hier fertig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ausgebildeten Rippenträgers fortgesetzt und mit ihm in kontinuirlichem Zusammenhang. Sie war in ganzer Ausdehnung hyalinknorpelig. Wir sehen aber, dass in ihrem ventralen, von der Rippe ausgehenden Theil die Zellen grösser sind und eine grössere Menge hyaliner Grundsubstanz entwickelt haben als weiter dorsalwärts. Je mehr wir uns dem Rippenträger nähern, desto kleiner werden die Elemente und desto geringer die Masse der Grundsubstanz, die schliesslich eben erst in Spuren zu erkennen ist. Auch durch geringere Tingirbarkeit zeigt sie hier ihr jüngeres Alter an.

Bei älteren Larven fehlt der eben erwähnte Unterschied im Verhalten der Intercellularsubstanz der dorsalen Spange. Auch in dem oberen Theile derselben findet sich wohl ausgebildete Grundsubstanz. Die Zellen selbst sind aber in den oberen Theilen der Spange etwas kleiner als in den ventralen. Am kleinsten sind sie im Grenzbezirk gegen den dorsalen Theil des Rippenträgers. Hier ist auch die Grundsubstanz nur schwach entwickelt, ähnlich wie an der Grenze zwischen Rippenträger und Haupttheil der Rippe.

Wir sehen also, dass die dorsale Spange als ein kleiner Fortsatz der Rippe auftritt und erst später, sich dorsalwärts ausdehnend, den Rippenträger erreicht, dass ferner in gleicher Richtung auch die Ausbildung der vorknorpeligen Anlage in Hyalinknorpel vor sich geht, sodass die ventralen Theile den dorsalen in jeder Beziehung vorangehen. Wir erkennen damit, dass dem unmittelbaren Zusammenhange des Rippenträgers mit der dorsalen Rippenspange eine ganz andere Bedeutung zukommt, als seiner Kontinuität mit dem Haupttheil der Rippe. Der erstere ist sekundärer, die letztere primärer Natur*).

Knickmeyer beschreibt nun, dass das erste Auftreten hyaliner Grundsubstanz in der Anlage der dorsalen Spange getrennt erfolgt von dem Haupttheil der Rippe, wenn auch in dessen Nähe, und dass der kontinuirliche hyalin-knorpelige Zusammenhang beider erst später sich ausbildet. Die Richtigkeit der Einzelbeobachtungen, die jener Auffassung zu Grunde liegen, ist ohne Weiteres anzuerkennen. Im Laufe meiner Untersuchung fand ich, wie mitgetheilt, wiederholt die dorsale Spange getrennt von der Rippe. Dass aber dieser Zustand regelmässig auftritt und dem Zusammenhang beider Theile vorausgeht, muss ich auf Grund meiner Erfahrungen bestreiten. Sah Knickmeyer obere Spange und Rippenhauptheil getrennt von einander, so handelte es sich um jene Fälle von Rückbildung, die im vorhergehenden Theil meiner Arbeit erörtert wurden. Fanden wir andererseits den Knorpel der oberen Rippenspange und des Haupttheils der Rippe zwar von einander gesondert, aber durch Knochengewebe zusammengehalten, so liegt hier jedenfalls eine theilweise Zerstörung und Ersetzung von Knorpelgewebe durch Knochen innerhalb einer ursprünglich einheitlichen Anlage vor.

Nach allem scheint mir also die Frage der Zweiköpfigkeit der Urodelenrippen endgültig dahin entschieden zu sein, dass die dorsale Spange auch phylogene-

*) Noch bei einem erwachsenen Triton alpestris fand ich die Rippe in kontinuirlichem Zusammenhang mit ihrem Träger. Die Verbindung vermittelte Knorpelgewebe, dessen Intercellularsubstanz nicht etwa einen fibrillären Zerfall aufwies. Aehnlich hing auch die dorsale Spange mit den Rippenträgern zusammen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tisch einen einfachen Auswuchs der Rippe vorstellt, der im Dienst einer sekundären Befestigung derselben an der Wirbelsäule entstanden ist. Dass dieser Fortsatz auch seinerseits Vorsprünge und Ausläufer entsenden kann, wie oben geschildert wurde, kann diese Beurtheilung in keiner Weise stören*).

4.

Die Untersuchung der Fische ergab, dass hier das Vorkommen oberer Rippen bei gleichzeitigem Fehlen unterer Rippen sich dann findet, wenn die ventrale Muskulatur schwach, die dorsale stark entwickelt ist und in Folge dessen das Horizontalseptum tief steht (14). Es wird sich nun fragen, ob auch im Verhalten der Muskulatur ein direkter Anschluss der Urodelen an die Fische zu erkennen ist.

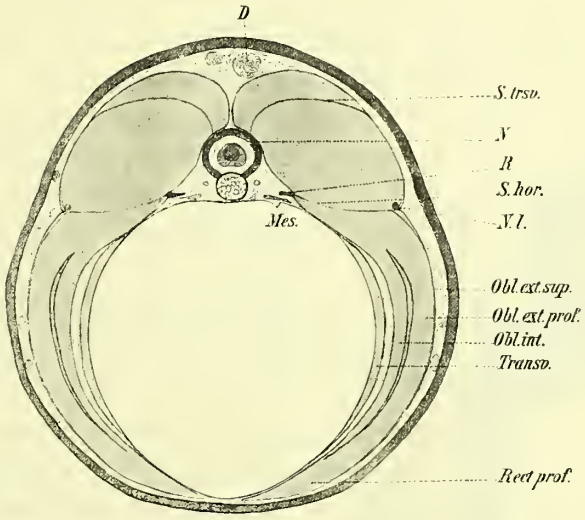


Fig. VII.

Menobranchus lateralis. Larve 43 mm. Querschnitt durch den Anfang der hinteren Rumpfhälfte 18 : 1. *D* Drüsen. *Mes* Mesenterium. *Obl. ext. sup.* und *prof.* Musculus obliquus abdominis externus superficialis und profundus. *Obl. int.* Musculus obliquus abdominis internus. *Transv.* Musc. transversus abdominis. *Rect. prof.* Musc. rectus abdominis profundus.

Wir untersuchen an erster Stelle die Menobranchuslarve von 43 mm Länge und zwar zunächst einen Querschnitt durch den Hinterrumpf (Fig. VII), in welchen

*) Eine besondere Auffassung über die Zweiköpfigkeit der Amphibienrippen äusserte Dollo (7). Die zweiköpfigen Amphibienrippen sind nach ihm entstanden durch Verbindung der unteren und oberen Fischrippen jederseits zu einem einheitlichen Skeletstück (citirt nach Baur [1]). Der ventrale Gabelast würde also zur unteren, der dorsale zur oberen Rippe gehören. Der erstere liegt aber nun innerhalb der Muskulatur genau ebenso wie der proximale Theil der oberen Fischrippe, nämlich am Horizontalseptum. Der ihm entsprechende Theil der caudalen Rippen behält diese Lage bei und stimmt damit auch wieder mit der oberen Fischrippe überein. Es ist also nicht abzusehen, warum der ventrale Gabelast sammt seiner Fortsetzung in den Haupttheil der Rippe etwas anderes sein soll als eben ein Homologon der oberen Fischrippe. Dass in keiner Beziehung eine wesentliche Differenz zwischen beiden besteht, habe ich oben zeigen können. Dass endlich die dorsale Rippenspange der ventralen nicht gleichwerthig ist, sondern eine sekundäre Bildung vorstellt, hat sich eben noch ergeben. Damit ist, wie ich glaube, die Dollo'sche Ansicht als irrig erwiesen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gerade die medialen Enden der Rippen fallen. Wir finden den inneren Rand des Horizontalseptums (*S. hor.*) mit den Rippenanfängen (*R.*) in der Höhe der Unterfläche des Wirbelkörpers. Von hier zieht das Septum annähernd horizontal, nur ein wenig ventralwärts abfallend, nach aussen. Vor und hinter dem Basalstumpf tritt die Muskulatur dicht an den Wirbelkörper heran, während sie im Niveau des Basalstumpfs erst etwas lateral von jenem beginnt; gleichzeitig liegt hier ein grösserer Theil des Chordaquerschnitts im Bereich der ventralen Muskulatur als dort. Dies beruht zum Theil auf einer leichten Hebung des inneren Randes des Septums in den intervertebralen Partien, zum anderen Theil aber auf der hier eintretenden Vergrösserung des Wirbelkörperquerschnittes, die der Sanduhrform des Wirbels entspricht.

Die gleiche Differenz zwischen dem Verhalten der Muskulatur im Querschnittsniveau des Basalstumpfes und Rippenanfanges und den vor und hinter dasselbe fallenden Transversalebenen, ist auch im ganzen übrigen Körper anzutreffen.

Im Anfangstheil des Schwanzes finden wir das Horizontalseptum in derselben Lage, wie eben dargestellt wurde (vergl. 13, Fig. 4). In der vorderen Hälfte des Rumpfes tritt aber kopfwärts allmählich eine Aenderung ein. Einmal hebt sich der mediale Rand des Horizontalseptums um ein Geringes. Die Anfangsstücke der Rippen bekommen dadurch eine etwas höhere Lage. Dicht hinter dem Kopf liegen sie etwas über dem Niveau der Unterfläche des Wirbels. Verhältnissmässig noch deutlicher ist eine Hebung des lateralen Randes des Septum horizontale. Letzteres steigt hier nach aussen zu etwas an und zwar bis zur Höhe der dorsalen Theile des Wirbelkörpers. Gleichzeitig tritt eine Verschmälerung der Seitenmuskulatur und damit auch des Horizontalseptums ein.

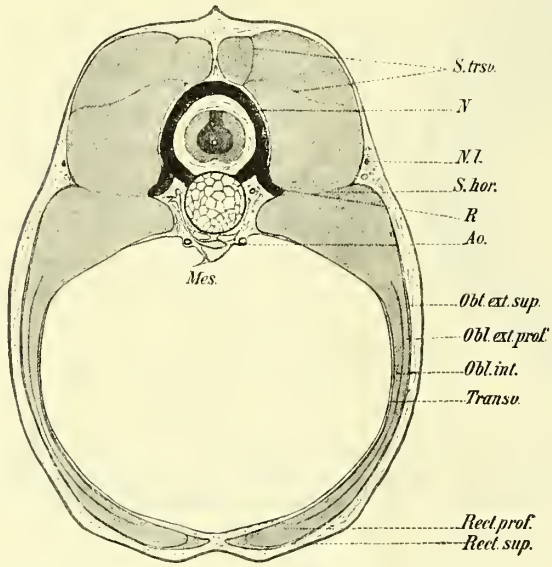


Fig. VIII.

Salamandra maculosa. Neugeborene Larve. Querschnitt durch die Rumpfmitte. 30 : 1. *Rect. sup.* Musculus rectus abdominis superficialis. Sonstige Bezeichnungen s. Erkl. zu Fig. VII und pag. 434. Links ist die Verbindung der Aorta (*Ao*) mit der Arteria vertebralis collateralis dargestellt.

Bei den Salamandrinen finden wir das Septum horizontale in bedeutend höherer Lage als bei Menobranchus. Rabl (27) erwähnt die Hochstellung des Septums bereits und führt darauf auch die Befestigung der Rippen am oberen Bogen zurück (vergl. pag. 431 Anm.).

Im Rumpf einer jungen Larve von Salamandra maculosa (Fig. VIII) liegt das Horizontalseptum mit seinem medialen Rand etwas über dem Niveau des Chordaquerdurchmessers. Damit liegen die proximalen Rippenenden (*R.*) in der Höhe der dorsalen Hälfte des Chordaquerschnitts. Lateral steigt das Horizontalseptum (*S. hor.*) etwas dorsalwärts an. Während in der Querschnittsebene des Rippenanfanges die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Muskulatur etwas von der Wirbelsäule entfernt ist, tritt sie vor und hinter dieser Stelle unmittelbar an den Wirbelkörper heran, ohne dass jedoch der mediale Rand des Horizontalseptums hier eine höhere Stellung einnimmt. Das Gleiche wie am Rumpf findet sich auch am Schwanz. Der Innenrand des Horizontalseptums fällt hier annähernd in die Höhe des transversalen Chordadurchmessers.

Sehr ähnliche Verhältnisse wie Salamandra weist die Larve von Triton alpestris auf. Einen Fortschritt dagegen findet sich bei der Larve von Pleurodeles Waltlii (3,5 cm). Hier liegt nämlich der mediale Rand des Septum horizontale in der Höhe der Dorsalfläche der Wirbel, also ein erhebliches Stück weiter dorsal als bei den beiden vorher erwähnten Arten. Der laterale Rand des Septums dagegen nimmt eine etwas tiefere Lage ein; er liegt in der Höhe des Chordaquerdurchmessers.

Die Salamandrinenlarven stehen also im Verhalten ihrer Muskulatur weit ab von denjenigen Fischen, mit denen sie den Besitz oberer, das Fehlen unterer Rippen gemein haben. Dort findet sich Tiefstand, hier Hochstand des Horizontalseptums. Ersteres bedeutet Schwäche, letzteres Stärke der ventralen Muskulatur (vergl. 14). Beide Zustände sind aber mit einander verknüpft durch den Befund bei der Larve von Menobranchus. Hier können wir noch von einem Tiefstand des horizontalen Septums sprechen, der sich direkt anschliessen lässt an die Verhältnisse bei den in Betracht kommenden Fischen (vergl. 14 Fig. VII). Jedenfalls bietet uns Menobranchus also auch hierin primitivere Verhältnisse als Salamandra und Triton.

Die ventrale Lage des Septum horizontale bei Menobranchus äussert sich in der tiefen Stellung des Rippenanfanges. Dies bewirkt andererseits, dass sich hier in der Befestigungsweise der Rippe noch ursprüngliche Zustände erhalten haben, dass der alte Basalstumpf noch in ganzer Ausdehnung besteht. Auf der dorsalen Verschiebung des Septums und damit auch des proximalen Rippenendes beruht dagegen die besondere Ausbildung des Rippenträgers und die theilweise Einschmelzung des Basalstumpfes bei den Salamandrinen.

Wir haben nun aber auch bei Menobranchus nicht mehr ganz ursprüngliche Verhältnisse. Man kann sagen, dass auch hier schon die Dorsalverschiebung des Horizontalseptums begonnen hat. Sie äussert sich in geringem Maassstab in den vorderen Theilen des Rumpfes, aber auch in jedem Segment vor und hinter dem Querschnittsniveau des Rippenträgers und proximalen Rippenendes (s. o.). Es hat den Anschein, als wenn der Befestigungsapparat der Rippen der Verschiebung der Muskulatur ein Hinderniss bereite, das erst allmählich unter Veränderungen des Skelets überwunden werden konnte.

Nach allem besassen demnach, ebenso wie die nur mit oberen Rippen (resp. Seitengräten) ausgestatteten Fische, auch die Vorfahren der heutigen Urodelen ein tiefgelagertes Horizontalseptum, d. h. auch bei ihnen überwog für die Bewegungen des Axenskelets die dorsale Muskulatur den ventralen Theil derselben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wir schliessen hiermit die Untersuchung der Urodelenrippen ab. Es hat sich in jeder Beziehung der direkte Anschluss derselben an die Verhältnisse der oberen Fischrippen darthun lassen.

II. Gymnophionen.

Wir wenden uns jetzt den Rippen der Gymnophionen zu. Die Möglichkeit, auch diese in den Kreis der Betrachtung zu ziehen, verdanke ich Herrn Professor Dr. Rudolph Burckhardt, der mir Theile von Larven von Ichthyophis glutinosus aus dem von P. und F. Sarasin gesammelten Material zur Verfügung stellte.

Es ist bekannt, dass die beiden Gabeläste der Rippen eines ausgebildeten Exemplares von Ichthyophis nicht an einem einheitlichen Rippenträger befestigt sind, wie bei den Urodelen, sondern sich zwei von einander getrennten Querfortsätzen anschliessen, die als ein oberer und unterer bezeichnet werden (Wiedersheim 31.) Der Processus transversus superior trägt die dorsale Rippenspange und ist bei Ichthyophis auf einen schwachen Höcker an der Aussenseite des vorderen Gelenkfortsatzes reduzirt. Der letztere entspringt am cranialen Rand des tunnelartig langgezogenen, knöchernen Neuralbogens. Der Processus transversus inferior entspringt am gleichen Rand des Neuralbogens, aber an dessen Basis und gleichzeitig von dem benachbarten Stück des Wirbelkörpers selbst. Er zieht vorwärts und etwas ventral und bildet mit seinem Gegenstück eine Gabel, welche den caudalen Theil des nächstvorderen Wirbels von hinten her umfasst. Seine Aussenseite trägt eine kleine mit Knorpel überzogene Erhebung zur Befestigung der unteren Rippenspange *).

Die Untersuchung einer jungen Larve, bei der die Knochenbildung eben erst eingesetzt hat, giebt uns Aufschluss über die primordiale Anlage dieser Theile**). Betrachten wir ein Plattenmodell eines vorderen Rumpfwirbels, wie es Fig. 11 Taf. II darstellt, so fällt in erster Linie die Schmalheit des knorpeligen Neuralbogens auf (*N*). Genau wie bei den Urodelen kommt die langgestreckte Form des oberen Bogens im fertigen Zustand erst durch ausgedehnten Knochenansatz an die knorpelige Anlage zu Stande. Die letztere trägt ein Paar vorderer und ein Paar hinterer Gelenkfortsätze (*Prc. art a.* und *p.*)

Den Processus transversus inferior des ausgebildeten Wirbels erkennen wir ohne Schwierigkeit wieder in einem langen rundlichen Knorpelstab (*B*), der von

---

*) Die Ansatzstelle der unteren Rippenspange erscheint bei manchen Gymnophionen als ein Höcker an der Aussenseite des oben beschriebenen nach vorn gerichteten Fortsatzes. In einer genauen Beschreibung der Gymnophionenwirbel, die K. Peter gab (26), werden daraufhin diese kleinen Höcker als die Processus transversi inferiores bezeichnet, während die vorderen Fortsätze selbst als Processus inferiores anteriores unterschieden werden. Die Untersuchung von Larven zeigt jedoch, dass die Anlage beider Theile ein einheitlicher, einfacher Knorpelstab ist (Fig. 11 *B*). Man thut daher besser, die oben im Text gebrauchte Bezeichnungsweise beizubehalten.

**) Da mir nur Theile von Larven vorlagen, kann ich die Länge der untersuchten Exemplare nicht angeben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den unteren Theilen des Neuralbogens entspringt und von hier vorwärts und etwas nach aussen zieht. Gleichzeitig senkt er sich mit seinem vorderen Ende etwas nach der Ventralseite zu. Der untere Querfortsatz steht mit dem Neuralbogen in kontinuirlichem Zusammenhang. Mit dem Wirbelkörper hat er keine Verbindung. Erst in späteren Stadien der Entwickelung bringt ihn Knochengewebe auch mit dem Wirbelkörper in Zusammenhang. In der Nähe seines cranialen Endes entspringt von ihm die Rippe (*R*). Beide Theile hängen direkt mit einander zusammen. Eine Zone mit schwach entwickelter Intercellularsubstanz lässt sie jedoch gegen einander abgrenzen. Die Rippe zieht, mit dem Querfortsatz einen spitzen Winkel bildend, caudal- und etwas lateralwärts, dabei dorsal ansteigend, und endet etwa in der Querschnittsebene des freien Endes des Processus articularis posterior. Etwas hinter der Mitte ihrer Länge verbindet sie sich mit der dorsalen Rippenspange (*r*), die von der Aussenseite des vorderen Gelenkfortsatzes jeder Seite ausgeht und von hier caudalwärts und etwas nach aussen verlaufend auf den Haupttheil der Rippe zustrebt. Von einem deutlichen Processus transversus superior ist hier nichts zu bemerken. Auch das Knorpelgewebe der oberen Spange und des Gelenkfortsatzes hängen kontinuirlich zusammen. Abgeplattete Knorpelelemente bilden jedoch durch flächenhafte Einstellung eine Grenzschicht zwischen beiden Theilen.

Verfolgen wir das Verhalten der oberen Rippenspange in den hinteren Theilen des Körpers, so finden wir, dass ihr Ursprung den Processus articularis verlässt und allmählich auf die Aussenseite des Neuralbogens selbst übergeht. In den Segmenten unmittelbar vor dem After entspringt sie hier ein erhebliches Stück ventral vom vorderen Gelenkfortsatz. Auch dann besteht noch Kontinuität zwischen ihr und dem Neuralbogen. An dem im Bereich des hintersten Theiles des Afters gelegenen Wirbel lehnt sie sich aber mit ihrem dorsalen Ende nur an die Knochenschale des Neuralbogens an, während sie mit der Rippe selbst in Kontinuität bleibt. Am folgenden Wirbel erreicht sie auf einer Seite den Neuralbogen nicht mehr. Noch weiter nach hinten, an den letzten Rippen fehlt sie gänzlich. Es braucht kaum besonders betont zu werden, dass die dorsale Spange ebenso beurtheilt werden muss wie der homologe Theil der Urodelen, d. h. als ein sekundärer Auswuchs der Rippe.

Während wir bei den Urodelen einen verhältnissmässig komplizirten Apparat antrafen, der beiden Gabelästen des proximalen Rippenendes zur Befestigung dient, finden wir also bei Ichthyophis einen einfachen Fortsatz des Neuralbogens (Processus transversus inferior), der den Haupttheil der Rippe trägt, während die obere Rippenspange am Processus articularis anterior oder am oberen Bogen selbst angeheftet ist. Für die Deutung des unteren Querfortsatzes liegen verschiedene Möglichkeiten vor: Entweder ist er ein direkter Auswuchs des Neuralbogens, oder er ist ein dorsal verschobener Basalstumpf, oder er ist dem ventralen Theil des knorpeligen Rippenträgers von Triton homolog (vergl. Fig. V pag. 408 [16]).

Zur Entscheidung der Frage prüfen wir zunächst das Verhalten des Processus transversus inferior zur Arteria vertebralis collateralis, die auch bei Ichthyophis in longitudinalem Verlauf jederseits die Wirbelsäule begleitet. Die Arterie zieht nun

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

über die Dorsalseite des Querfortsatzes hinweg. Damit ist erwiesen, dass der letztere nicht einfach mit dem knorpeligen Rippenträger von Triton homolog sein kann, denn zu jenem liegt die Vertebralarterie in ventraler Lagerung. Andererseits liegt aber der Processus transversus inferior genau ebenso zur Arterie, wie der Basalstumpf von Menobranchus (vergl. Fig. I pag. 399 [7]).

Beim Verfolg des Verhaltens des unteren Querfortsatzes nach dem Schwanz zu finden sich auch hinter dem After bei der Larve, im Gegensatz zum fertigen Thier (vergl. Peter [26]), eine Reihe gut ausgebildeter Wirbel vor. In der Gegend des Afters werden zunächst die unteren Querfortsätze etwas kürzer. Am ersten Wirbel hinter dem After, den wir als ersten Schwanzwirbel bezeichnen können, rückt der Ursprung des Querfortsatzes auf die Aussenseite der Chorda selbst. Er hängt aber mit der Neuralbogenbasis noch unmittelbar zusammen. Gleichzeitig reicht die Spitze des cranialwärts laufenden Fortsatzes weiter ventral als vorn und zieht gleichzeitig etwas medianwärts.

Am folgenden Wirbel (Fig. IX) ist aus den Querfortsätzen unzweideutig ein Hämalbogen (*H*) geworden, wenn auch hier wie an den folgenden Wirbeln ein ventraler Schluss desselben nicht zu Stande kommt. Ein ganz gleiches Verhalten zeigen übrigens auch die Hämalbögen der Schwanzwurzel von Selachiern. Die Basis jeder Hämalbogenhälfte trägt noch an ihrer Aussenseite ein kurzes Rippenrudiment (*R*). Auch hierin erkennen wir eine Uebereinstimmung mit den Selachiern (vergl. 14, Fig. 17 Taf. XV). Am dritten Schwanzwirbel hängen Hämal- und Neuralbogen nur noch durch eine schmale Knorpelbrücke mit einander zusammen. Am vierten Schwanzwirbel sind beide ganz von einander gesondert. Der Hämalbogen liegt dabei cranial vom zugehörigen Neuralbogen, also ähnlich, wie bei den Reptilien. Gleichzeitig finden wir hier das letzte Rippenrudiment als ein kleines Knorpelstück der Aussenseite des Hämalbogens in der Nähe seiner Basis angeschlossen.

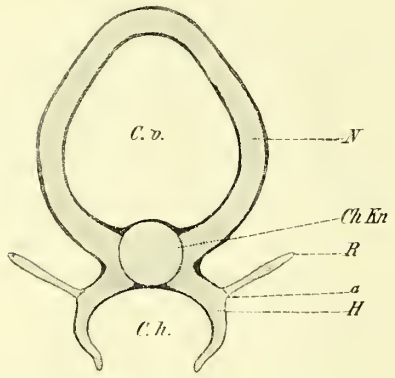


Fig. IX.
Ichthyophis glutinosus. Aeltere Larve. Zweiter Wirbel hinter dem After. Flächenprojektion 100 : 1. *Ch-Kn* Chordaknorpel. Sonstige Bezeichnungen s. pag. 434 (42).

Damit ist der Uebergang des Processus transversus inferior in die Hämalbögen des Schwanzes nachgewiesen. Es kann also nicht mehr daran gezweifelt werden, dass in ihm ein Homologon des Basalstumpfs der Fische vorliegt. Er hat hier seine ursprüngliche Selbstständigkeit aufgegeben und ist auf die Basis des Neuralbogens emporgerückt.

Eigenthümlich sind der cranialwärts gerichtete Verlauf des Basalstumpfs von Ichthyophis und die dadurch bedingte Winkelbildung mit der Rippe (Fig. 11). Untersuchen wir nun aber die Muskulatur, so sehen wir, dass in der Höhe der Wirbelsäule jedes transversale Myoseptum des Rumpfes eine knieartige Einbiegung besitzt, deren Winkel sich caudalwärts öffnet. In dem medialen, von der Wirbel-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

säule ausgehenden und cranial- und lateralwärts gerichteten Schenkel dieses Winkels liegt der Basalstumpf und zeigt infolge dessen auch die eben bezeichnete Orientirung. Seine Verbindung mit der Rippe findet sich gerade an der Umbiegungsstelle des Septums. Die Rippe selbst liegt im lateralen Schenkel des vom Septum gebildeten Knies und zieht demgemäss caudal- und lateralwärts. Die auffallende Verlaufsrichtung des Basalstumpfs findet also offenbar in dem Verhalten der Muskulatur ihre Erklärung.

Dass auch die Rippe von Ichthyophis im horizontalen Myoseptum liegt, ist in den Segmenten des Hinterrumpfs und des vorderen Schwanztheils unzweifelhaft festzustellen. Hier ist das Horizontalseptum als ein breiter Bindegewebszug ausgebildet. Weiter vorn schliesst sich der obere Theil der ventralen Muskulatur so innig an die dorsale Muskulatur an, dass eine Grenze zwischen beiden nicht nachweisbar ist. Auch hier liegen die Rippen aber dort, wo die Grenze, also das Horizontalseptum, gesucht werden musste*).

III. Anuren.

An dritter und letzter Stelle wollen wir die Anuren in den Kreis unserer Betrachtung ziehen. Die thatsächlichen Verhältnisse sind, soweit sie für uns von Interesse sind, genügend bekannt (vergl. A. Goette [15]). Die stark entwickelten

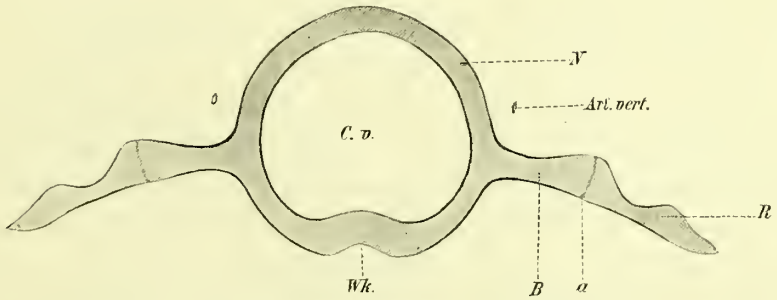


Fig. X.

Bombinator igneus. Junges Thier unmittelbar nach Beendigung der Metamorphose. Dritter Rumpfwirbel. Flächenprojektion 35 : 1. Bezeichnungen s. pag. 434 (42).

Querfortsätze der Rumpfwirbel des fertigen Thiers zeigen sich in knorpeligem Zustand (Fig. X) aus zwei Theilen zusammengesetzt, einem inneren, am Neuralbogen entspringenden Wurzelstück (*B.*) und einem Aussenglied, dem Aequivalent einer Rippe

*) Bei der grossen Komplikation der Seitenrumpfmuskulatur, namentlich auch ihrer ventralen Hälfte, muss man sich hüten, eine der letztere durchziehenden Scheidewände für das Horizontalseptum anzusehen und dasselbe demgemäss zu weit ventral zu suchen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(*R.*). Durch den Mangel einer dorsalen Spange unterscheidet sich letztere von der Rippe der Urodelen und Gymnophionen. Das Knorpelgewebe der Rippe und des Wurzelstücks oder, wie wir besser sagen, des Rippenträgers, hängen kontinuirlich zusammen. An beider Grenze ist aber, wie bereits Goette zeigte, in einer schmalen Zone (*a.*) die Knorpelgrundsubstanz durch stärkere Tingirbarkeit vor der Nachbarschaft ausgezeichnet. Im Bereich dieser nach aussen etwas gewölbten Grenzschichte ist ferner die Intercellularsubstanz nur schwach entwickelt; die Knorpelzellen sind verhältnissmässig klein und vielfach im Sinne der Zwischenzone abgeplattet. Auffallend ist ferner, wie gleichfalls Goette bereits beschrieb, dass die Verbindungsstelle von Rippe und Rippenträger von dem Knochenbelag frei bleibt, der im Uebrigen jene Theile überzieht. Die Rippe ist also offenbar gegen den Rippenträger noch beweglich. In ganz ähnlicher Weise, wie hier fanden wir auch die Verbindung zwischen Rippe und Rippenträger bei den Larven der Urodelen, bei Ichthyophis und auch bei den älteren Embryonen der Selachier (14).

Wenn nun bei den Anuren mit dem Fortschreiten der Verknöcherung Rippenträger und Rippe zu dem einheitlichen Querfortsatz des Neuralbogens verschmelzen, so steht das offenbar in Zusammenhang mit der Art der Ortsbewegung beim fertigen Thier. Sie erfolgt ausschliesslich durch Vermittelung der Extremitäten, nicht mehr wie bei der Larve durch schlängelnde Bewegungen des Körpers. Gerade bei den letzteren, durch die Seitenmuskulatur erzeugten Bewegungen ändert sich aber dauernd die Stellung der Rippe zu ihrem Träger. Die Abgliederung der Rippe ist die Folge hiervon. Hört diese Bewegungsform auf, wie eben bei der Metamorphose der Anuren, so fällt der Grund für die Beweglichkeit der Rippe fort und die Rippe verschmilzt mit ihrem Träger*).

Wenn wir uns jetzt fragen, wie der Rippenträger zu beurtheilen ist, so liegen auch hier wie bei Ichthyophis von vornherein drei Möglichkeiten vor. Die eine derselben, den Träger als einen einfachen Auswuchs des oberen Bogens anzusehen, wird nach unseren bisherigen Erfahrungen bei Fischen und Amphibien von vornherein verworfen werden müssen. Stets fand sich ja die Rippe in Zusammenhang mit dem primitiven Basalstumpf oder wenigstens mit einem Theil desselben. Ernsthaft wird aber erwogen werden müssen, ob der Rippenträger den Basalstumpf selbst vorstellt, der wie bei Ichthyophis auf den Neuralbogen übergegangen ist, oder ob er dem ventralen Theil des knorpeligen Rippenträgers der Salamandrinen homolog ist (vergl. Fig. V pag. 408 [16]). Ein wesentliches Kriterium zur Lösung der Frage fehlt uns bei den Anuren. Die Beziehung des Rippenträgers zu den caudalen Hämalbögen kann bei dem Fehlen der letzteren nicht zur Beurtheilung herangezogen werden. Ob wenigstens das Bestehen eines der Arteria vertebralis collateralis homologen Gefässes die Entscheidung ermöglicht, soll jetzt untersucht werden.

---

*) Auch in der Reihe der Amnioten verliert die Seitenmuskulatur allmählich die lokomotorische Bedeutung, die ihr bei den Fischen, auch bei Urodelen zukommt. Wenn dann doch die Rippen beweglich mit der Wirbelsäule verbunden sind, so steht dies im Dienste der erst von den höheren Formen erworbenen Art der Inspiration unter Erweiterung des Thorax, die ja doch zum grossen Theil durch Hebung der Rippen erfolgt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wohl bei allen Anuren geht, wie bekannt, von jeder der beiden Aortenwurzeln, dort, wo sie die dorsale Rumpfwand erreicht, um caudalwärts weiter zu ziehen, ein als Arteria occipito-vertebralis bezeichneter Ast ab (Ecker [8]). Er entspringt gemeinsam mit der Arteria subclavia derselben Seite oder auch oberhalb derselben (Bufo vulgaris). Die Arterie zieht zur Seite des Atlas zwischen Schädel und Querfortsatz des zweiten Halswirbels dorsalwärts und theilt sich, bedeckt von dem als Longissimus dorsi bezeichneten Muskel, in zwei Endäste. Während der eine als Arteria occipitalis sich am Kopf verbreitet, läuft der andere, die Arteria vertebralis, unter den langen Rückenmuskeln längs der ganzen Wirbelsäule caudalwärts. Sie zieht dicht neben den Gelenkfortsätzen der oberen Bogen vorbei und liegt hier dorsal von den Wurzelstücken der Querfortsätze. Die Arteria vertebralis versorgt die Rückenmuskeln (Rami dorsalis), schickt Aeste in den Vertebralkanal (R. spinales) und in die Interkostalräume, sowie zur Bauchwand (R. intercostalis).

Es fragt sich jetzt, ob die Art. vertebralis der Art. vertebralis collateralis der Urodelen homolog ist. Folgen wir der Darstellung Hyrtl's (21) für Cryptobranchus, so sehen wir die fragliche Arterie jederseits von der Aortenwurzel, dicht vor deren Vereinigung mit der anderseitigen, abgehen. Im Ort ihres Ursprunges stimmt sie im Wesentlichen mit der Art. occipito-vertebralis der Anuren überein. Sie entspringt unterhalb der Carotis und oberhalb der Subclavia. Letzteres fand sich ja auch bei Bufo vor. Ebenso wie die Art. occipito-vertebralis zieht die Vertebralarterie bei Cryptobranchus seitlich vom Atlas dorsalwärts und wendet sich dann zur Seite der Wirbelsäule, wie die Art. vertebralis der Anuren, caudalwärts, um in der oben schon vielfach erwähnten Weise die Querfortsatzwurzeln zu durchsetzen. Die gleichen Verhältnisse zeigen auch die übrigen Urodelen. Die Art. vertebralis coll. versorgt die ganze Nachbarschaft, die Wirbelsäule, den Inhalt des Vertebralkanals, die Muskulatur, gleicht also auch darin der Vertebralarterie der Anuren. Nun steht aber ferner die Art. vertebralis bei Proteus und Siren durch Vermittelung der Interkostalarterien in jedem Segment mit der Aorta in Verbindung und bekommt also auf ihrem Verlauf dauernd Zuschuss (Hyrtl). Die Art. vertebralis collateralis bildet ein Sammelgefäss, augenscheinlich entstanden aus den Anastomosen der Interkostalarterien. Diese Verbindungen mit der Aorta sind bei Cryptobranchus und Menopoma auf einige wenige Segmente beschränkt; dasselbe zeigen auch die Larven von Salamandra und Triton (vergl. Fig. VIII pag. 422 [30] links). Bei ausgebildeten Exemplaren der Salamandrinen fehlen sie aber ganz (Hyrtl). In der Reihe der Urodelen sehen wir also die segmentalen Verbindungen der Aorta mit der Vertebralarterie allmählich schwinden, sodass schliesslich deren Ursprung auf die Aortenwurzel beschränkt wird. Dann zeigt aber die Art. vertebralis collateralis völlige Uebereinstimmung mit der Art. vertebralis der Anuren. An der Homologie der genannten Arterien kann also nicht gezweifelt werden.

Kehren wir jetzt wieder zum Ausgangspunkt der letzten Abschweifung zurück, so sehen wir den Rippenträger der Anuren in derselben Lage zur Art. vertebralis, wie den Basalstumpf von Menobranchus und Ichthyophis zu dem gleichen Gefäss, d. h.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ventral von ihm. Daraus erhellt, dass der Rippenträger der Anuren ein Basalstumpf ist, der nur dorsal verschoben, nur dadurch in Verbindung mit dem oberen Bogen getreten ist.

Der Zusammenhang dieser Verschiebung mit dem Verhalten der Muskulatur ist leicht zu erkennen. Das horizontale Septum, dessen Dorsalseite der Querfortsatz angeschlossen ist, liegt hoch über dem Niveau des Wirbelkörpers.

Schlussbetrachtung.

Wenn wir uns beim Beginn dieser Untersuchung die Aufgabe gestellt hatten, zu untersuchen, wie sich die Rippen der Amphibien zu denen der Fische verhalten, so können wir jetzt die Aufgabe wohl als gelöst betrachten. Es hat sich gezeigt, dass die wesentlichsten Besonderheiten der Amphibienrippen sich zwanglos ableiten lassen von den einfachen Verhältnissen der oberen Fischrippen.

Zunächst ergab sich, dass auch die Rippen der Amphibien, wie die Fischrippen, sich überall mit Basalstümpfen oder doch wenigstens mit Resten von solchen verbinden, dass ferner diese Basalstümpfe, ganz wie bei den Fischen, ursprünglich der Ventralseite des Wirbels resp. der Chorda dorsalis ansitzen und am Schwanz in die Hämalbögen übergehen. Von diesem Urzustand aus wurden nun zwei verschiedene Entwickelungsrichtungen eingeschlagen. Bei Ichthyophis, also wohl allgemein bei den Gymnophionen (Fig. 11 Taf. II), ebenso bei den Anuren (Fig. X) verlagerten die knorpeligen Basalstümpfe im Rumpf ihren Ursprung von der Oberfläche der Chorda auf die Aussenfläche der Neuralbögen. Bei den Gymnophionen nannte man sie: Processus transversi inferiores (31), bei den Anuren: Wurzelstück des Querfortsatzes (15). Es ist wohl anzunehmen, dass beide Ordnungen ähnliche Zustände unabhängig von einander erwarben. Bei den Anuren steht die Wanderung des Basalstumpfursprungs in augenscheinlichem Zusammenhang mit dem Hochstand des Septum horizontale. Bei der Komplikation der Rumpfmuskulatur von Ichthyophis konnte ich eine entsprechende Uebereinstimmung nicht feststellen.

Bei den Urodelen auf der anderen Seite bleibt der Basalstumpf zunächst dem Wirbelkörper selbst angeschlossen. Er entwickelt aber etwa in der Mitte seiner Länge einen Fortsatz, der zur Aussenseite des Neuralbogens emporsteigt und an ihr eine Strecke weit dorsalwärts zieht. Zwischen diesem und dem Knorpel des oberen Bogens bleibt der Knochenüberzug des letzteren zunächst zum grössten Theil wenigstens als eine trennende Wand bestehen. Der Basalstumpf und sein sekundärer Fortsatz bilden die knorpelige Anlage des Querfortsatzes oder Rippenträgers von Menobranchus (Fig. I). Bei den Salamandrinen wird nun der sekundäre Theil des Rippenträgers Haupttheil der ganzen Bildung, während er gleichzeitig immer mehr

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und mehr mit dem Knorpelgewebe des Neuralbogens in kontinuirliche Verbindung tritt. Der proximale Theil des knorpeligen Basalstumpfes kommt dabei bis auf seltene Ausnahmen nicht mehr zur Entwickelung. Seine Stelle vertritt eine Knochenspange. Der distale Theil des alten Basalstumpfes, der den Haupttheil der Rippe trägt, verkürzt sich und ist nicht mehr ohne Weiteres als ein besonderer Bestandtheil des Rippenträgers erkennbar. Der ganze knorpelige Rippenträger macht nunmehr den Eindruck einer Bildung des oberen Bogens, während er thatsächlich ein Produkt des unteren Bogensystems darstellt (Fig. IV und V).

Diese Veränderungen gehen Hand in Hand mit einer dorsalen Verschiebung des Rippenanfanges und sind zurückzuführen auf eine innerhalb der Urodelen nachweisbare dorsale Verlagerung des horizontalen Myoseptums*). Auch in letzterer Beziehung zeigt Menobranchus noch die primitivsten Verhältnisse. Im Tiefstand seines Horizontalseptums gleicht er den nur mit oberen Rippen ausgestatteten Fischen (Fig. VII und VIII).

Bei keinem der heutigen Amphibien finden wir also ganz ursprüngliche Verhältnisse der Rippenbefestigung. Es ist aber noch möglich ohne sonderliche Schwierigkeit einen Urzustand zu rekonstruiren, der allen drei lebenden Amphibienordnungen gemeinsam ist und gleichzeitig bei den Fischen noch jetzt besteht.

Es schien nun nicht aussichtslos, einmal unter den als Stegocephalen zusammengefassten fossilen Amphibien nach jenem Urzustand zu suchen. Wie aus dem Stegocephalenwerk von A. Fritsch (10) hervorgeht, findet er sich in der That bei zwei sonst sehr verschiedenen Formen. Bei Microbrachis mollis Fr. (l. c. Bd. I. 4. Hft. pag. 180) befestigt sich die Rippe an einer deutlich abgesetzten Stelle des Wirbelkörpers, die wohl ohne Zweifel einen kurzen Basalstumpf repräsentirt. Noch klarer liegen die Verhältnisse bei Diplovertebron punctatum Fr., wo wir einen starken ventral- und caudalwärts gerichteten Fortsatz am vorderen der beiden zu einem Segment gehörigen Wirbelkörper als Rippenträger finden (Bd. II. 1. Hft. Taf. 50 Fig. 14). Hier ist ganz sicher der Basalstumpf in seiner primitiven Lage noch vorhanden. Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, dass ich dabei den beiden genannten Stegocephalen keine direkten phylogenetischen Beziehungen zu den heut lebenden Ueberresten der Amphibien zusprechen will.

Was nun die Rippe selbst anlangt, so findet sie sich ebenso wie die obere Fischrippe dem Horizontalseptum der Seitenmuskulatur angeschlossen. Vielfach aber

---

*) Die Verlagerung der Rippen stellt nach dem Obigen einen viel verwickelteren Vorgang dar, als es nach Rabl's „Theorie des Mesoderms" den Anschein hat (27). Rabl's Darstellung erweckt die Vorstellung, dass eine dorsale Verschiebung des Horizontalseptums einfach ein Ueberwandern des Rippenursprunges von den Basalstümpfen auf den Neuralbogen zur Folge haben müsse. Rabl geht dabei von der, wie ich denke, irrigen Ansicht aus, dass Rippen und Basalstumpf genetisch nichts mit einander zu thun haben, dass die Rippe eine selbstständige Bildung des Gewebes der Myosepten wäre.

Thatsächlich verlässt aber das proximale Rippenende bei den Amphibien den Basalstumpf niemals, ebenso wenig, wie bei den Fischen. Auch hierin spricht sich die enge Zusammengehörigkeit beider Theile aus, die ja die Ontogenese unzweideutig erkennen lässt. Diese Untrennbarkeit der Rippe von ihrem Mutterboden, dem Basalstumpf, komplizirt erheblich den Process ihrer Verschiebung, der selbst aber wie Rabl bereits zeigte, eine Folge der Verlagerung des horizontalen Myoseptums ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tritt ihr distales Ende ein erhebliches Stück ventralwärts unter das Niveau des horizontalen Septums. Damit ergeben sich Uebereinstimmungen mit der Amnioterrippe, die reifenartig die Thoraxwand umspannt. Dieses Eindringen des Rippenendes in die ventrale Rumpfmuskulatur ist aber andererseits in den ersten Anfängen bereits bei der oberen Fischrippe zu beobachten (Squaliden, Calamoichthys [14]). Selbst die terminale Gabelung der Amphibienrippe ist schon von Fischen erworben worden. Das zeigt sich noch an den Rudimenten von oberen Rippen, den Cartilagines intermusculares der Clupeiden (14). Wenn wir nun bei Urodelen und Gymnophionen auch das proximale Rippenende sich gabeln sehen, so ergiebt sich, dass die dorsale Spange desselben einen sekundären Auswuchs des Haupttheils der Rippe darstellt, welch' letzterem die ventrale Rippenspange zugehört. Die dorsale Spange ist ein verlängertes Tuberculum, das im Dienst einer ausgiebigeren Befestigung der Rippe steht. Ihre sekundäre Bedeutung äussert sich auch in der Verschiedenheit ihrer proximalen Verbindungsstelle. Sie heftet sich bei den Urodelen an verschiedene Theile des Rippenträgers, bei Ichthyophis an verschiedene Stellen des oberen Bogens selbst.

Ferner hat sich auch durch die Untersuchung der Amphibien, besonders der Urodelen, der genetische Zusammenhang von Rippe und Basalstumpf feststellen lassen, welchen die Entwickelungsgeschichte bei den Fischen zeigt. Die Rippen sind nicht selbstständige Bildungen, die erst sekundär mit Theilen der Wirbelsäule in Verbindung treten, sondern Abgliederungen der Basalstümpfe. Endlich haben sich wenigstens bei den Urodelen Gründe dafür ergeben, dass ihre Rippen rückgebildete Theile darstellen, die früher grössere Länge besassen als jetzt. Das Gleiche gilt auch für die Anuren.

Wenn ich den vorliegenden Beitrag dieser Festschrift übergebe, so hoffe ich damit, Herrn Geheimrath Gegenbaur, ein Zeichen meiner aufrichtigen Dankbarkeit geben zu können. Ihm verdanke ich nicht nur die Anregung zu den Untersuchungen, denen auch diese Arbeit zugehört, sondern ganz allgemein die Einführung in das weite Gebiet morphologischer Forschung. Möge meine Arbeit des Lehrers nicht unwerth erscheinen.

Heidelberg, den 4. November 1895.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Litteratur-Verzeichniss.

(Vergl. das Litteraturverzeichniss in 14.)

1. G. Baur, Ueber Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenklatur. Anat. Anz. Bd. IX, No. 4. Jena 1894.
2. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. VI. Bd. 2. Abth. herausgegeb. von C. K. Hoffmann. Leipzig, Heidelberg 1873—1878.
3. C. Brüch, Vergleichend-osteologische Mittheilungen. III. Ueber eigenthümliche Anhänge der Fischwirbel. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XI. Heft 2. Leipzig 1862.
4. C. Claus, Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten. Sitzungsbericht d. kais. Akad. d. Wiss. Mathem.-naturw. Klasse. LXXIV. Bd. 1876. 1. Abth. Wien 1876.
5. M. Davidoff, Ueber die Varietäten des Plexus lumbo-sacralis von Salamandra maculosa. Morphol. Jahrb. Bd. 9. Leipzig 1884.
6. L. Dollo, Sur la morphologie des côtes. Bulletin scientif. de la France et de la Belgique. T. XXIV. Paris 1892.
7. L. Dollo, Sur la morphologie de la colonne vertébrale. Ibidem T. XXV. Paris 1893.
8. A. Ecker, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864.
9. A. Eug. Fick, Zur Entwickelungsgeschichte der Rippen und Querfortsätze. Arch. f. Anat. u. Phys. Jahrg. 1879. Anatom. Abth. Leipzig 1879.
10. A. Fritsch, Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Bd. I. Prag 1883. Bd. II. 1885.
11. C. Gegenbaur, Ueber die Entwickelung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschrift Bd. III. Jena 1867.
12. C. Gegenbaur, Einige Bemerkungen zu Goette's „Entwickelungsgeschichte der Unke als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere". Morphol. Jahrb. Bd. I. 2. Hft. Leipzig 1876.
13. E. Göppert, Zur Kenntniss der Amphibienrippen. Vorl. Mittheil. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXII. 3. Hft. Leipzig 1895.
14. E. Göppert, Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morphol. Jahrb. Bd. XXIII. 2. Hft. Leipzig 1895.
15. A. Goette, Die Entwickelungsgeschichte der Unke (Bombinator igneus). Leipzig 1875.
16. A. Goette, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. Brustbein und Schultergürtel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14. Bonn 1877.
17. A. Goette, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 15 und 16. Bonn 1878 und 1879.
18. C. Hasse und G. Born, Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Zool. Anz. II. Jahrg. 1879. No. 21. Leipzig 1879.
19. B. Hatschek, Die Rippen der Wirbelthiere. Verhandl. d. Anat. Gesellschaft auf der III. Vers. in Berlin, 10.—12. Oktober 1889. Herausgegeben von K. Bardeleben. Jena 1889.
20. C. K. Hoffmann, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Niederländ. Arch. f. Zool. Bd. IV. Leyden-Leipzig 1877—1878.
21. J. Hyrtl, Cryptobranchus Japonicus. Schediasma anatomicum. Vindobonae 1865.
22. C. Knickmeyer, Ueber die Entwickelung der Rippen, Querfortsätze und unteren Bogen bei Triton taeniatus. Inaug.-Diss. (philos. Fakultät) München 1891.
23. G. Mivart, On the axial skeleton of the Urodela. Proceedings of the Zoolog. Soc. of London for the year 1870. London.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

24. F. Maurer, Der Aufbau und die Entwickelung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln den Selachier und Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII. Leipzig 1892.
25. R. Owen, On the anatomy of vertebrates. Vol. I. London 1866.
26. K. Peter, Die Wirbelsäule der Gymnophionen. Inaug.-Diss. (medizin. Fak.). Freiburg 1894.
27. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. Fortsetzung. Morphol. Jahrb. Bd. XIX. 1. Heft. Leipzig 1892.
28. G. Ruge, Untersuchungen über Entwickelungsvorgänge am Brustbein und an der Sterno-clavicularverbindung der Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. VI. Leipzig 1880.
29. C. Scheel, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Morphol. Jahrb. Bd. XX. Heft 1. Leipzig 1893.
30. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 2. Aufl. Berlin 1854.
31. R. Wiedersheim, Die Anatomie der Gymnophionen. Jena 1879.
32. R. Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 2. Aufl. Jena 1886.
33. R. Wiedersheim, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Aufl. Jena 1893.
34. R. Wiedersheim, Das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere. Jena 1892.

Tafel-Erklärung.

Mehrfach gebrauchte Bezeichnungen (auch für die Textfiguren geltend).

a Verbindung zwischen Rippe und Rippenträger.
a' Verbindung der dorsalen Rippenspange mit dem Rippenträger.
Ao. Aorta.
Art. vert. Arteria vertebralis.
B. Basalstumpf.
b. Dorsaler Fortsatz des Basalstumpfes.
β. Knochenspange an Stelle des proximalen Theiles des Basalstumpfes.
Ch. Chorda dorsalis.
C. h. Hämalkanal.
C. v. Neuralkanal.
H. Hämalbogen.
K. Knochengewebe.
M. Rückenmark.
N. Neuralbogen.
N. l. Ramus lateralis nervi vagi.
R. Rippe
r. Dorsale Rippenspange.
R-T. Rippenträger
S. trsv. Transversales Myoseptum.
S. hor. Horizontales Myoseptum.
Wk. Wirbelkörper.

In allen Figuren, auch in den Textabbildungen ist das Knochengewebe durch dunklere Tönung von dem Knorpelgewebe unterschieden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel I.

Fig. 1. **Menobranchus lateralis.** Larve 22 mm. Hinterer Rumpfwirbel. Querschnitt 115 : 1. Anlage des dorsalen Fortsatzes des Basalstumpfes (*B*) noch nicht hyalin-knorpelig (*b*).

Fig. 2. **Menobranchus lateralis.** Larve 43 mm. Dritter Schwanzwirbel. Querschnitt 100 : 1. Der ventrale Schluss des Hämalbogens (*H*) fällt in die folgenden Schnitte der Serie. *B''* seitlicher Fortsatz des Hämalbogens, entspricht den lateralen Theilen der Basalstümpfe der Rumpfwirbel. Sein freies Ende trägt an den vorderen Schwanzwirbeln das Rippenrudiment. *L* Band zwischen *B''* und dem Neuralbogen (*N*), rechts verknöchert, links mit einem Knorpelstück im oberen Ende.

Fig 3. **Salamandra maculosa.** Neugeborene Larve. Zweiter Rumpfwirbel. Querschnitt 90 : 1. Theilweise Trennung von Rippenträger (*R-T*) und Neuralbogen (*N*) durch eine Knochenlamelle.

Fig. 4. **Salamandra maculosa.** Neugeborene Larve. Dritter Rumpfwirbel. Querschnitt 90 : 1. Der Schnitt geht durch den caudalsten Abschnitt des knorpeligen Neuralbogens (*N*), *B'* den primitiven Basalstümpfen zugehörige Knorpelstücke (vergl. 13 Fig. 2).

Fig. 5. **Salamandra maculosa.** Junges Exemplar, unmittelbar nach Beendigung der Metamorphose. Horizontalschnitt durch die eine Seite des oberen Bogens und den Rippenträger 110 : 1. *K* knöcherne Verlängerung des Neuralbogens in cranialer und caudaler Richtung. *r-t* laterales knorpeliges Verstärkungsstück des Rippenträgers (*R-T*).

Fig. 6 a und b. **Pleurodeles Waltlii.** Larve 35 mm. Horizontalschnitte durch die eine Seite eines oberen Bogens (*N*) und den zugehörigen Rippenträger (*R-T.*), der in der Nähe seiner Mitte getroffen ist 150 : 1. *a* fällt etwas weiter dorsal als *b*.

Tafel II.

Fig. 7. **Triton alpestris.** Larve 22 mm. Horizontalschnitt durch den dorsalen Theil des Vorderrumpfes in der Höhe des Centralkanales des Rückenmarks. Linke Seite 90 : 1. Die getroffenen Neuralbögen (*N*) gehören zum zweiten und dritten Rumpfwirbel. Sie sind beide nicht in genau gleicher Höhe getroffen. An dem einen ist noch die Verbindung der dorsalen Rippenspange (*r*) mit dem Rippenträger (*R-T*) im Schnitt. *G* Spinalganglion. *Srm.* Seitenrumpfmuskulatur.

Fig. 8. **Triton alpestris.** Larve 14 mm. Horizontalschnitt in der Höhe des basalen Theiles des Neuralbogens. Rechte Seite. 190 : 1. *Rt-R* zusammenhängende Anlage für Rippenträger und Rippe. *Srm.* Seitenrumpfmuskulatur. *I-Kn.* Intervertebralknorpel.

Fig. 9. **Triton alpestris.** Larve 17 mm. Querschnitt durch den dritten Rumpfwirbel 190 : 1. Von der einen Seite des Schnittes ist die Nachbarschaft des Horizontalseptums wieder gegeben. Zur Orientirung vergl. Textfig. VIII, pag. 422 (30). Der Schnitt zeigt die Anlage der dorsalen Spange (*r*) der zweiten Rippe (*R*) in ihrer ganzen, in diesem Stadium erreichten Länge. Die Anlage ist deutlich zu unterscheiden von dem Bindegewebe, das im Uebrigen das dorsale Transversalseptum (*S. trsv.*) einnimmt. *R* stellt das freie Ende der Rippe vor. *Ep.* Epidermis. Der Neuralbogen (*N*) fällt nur mit seinem dorsalen Theil in die Schnittebene.

Fig. 10. **Menobranchus lateralis.** Larve 43 mm. Ansicht eines vorderen Rumpfwirbels von rechts und etwas von der Dorsalseite her. Ausser dem Wirbelkörper sind nur knorpelige Theile dargestellt. Nach einem Plattenmodell. 80 : 1. *Prc. art. a* und *p* Processus articularis anterior und posterior. *Prc. spin.* Processus spinosus.

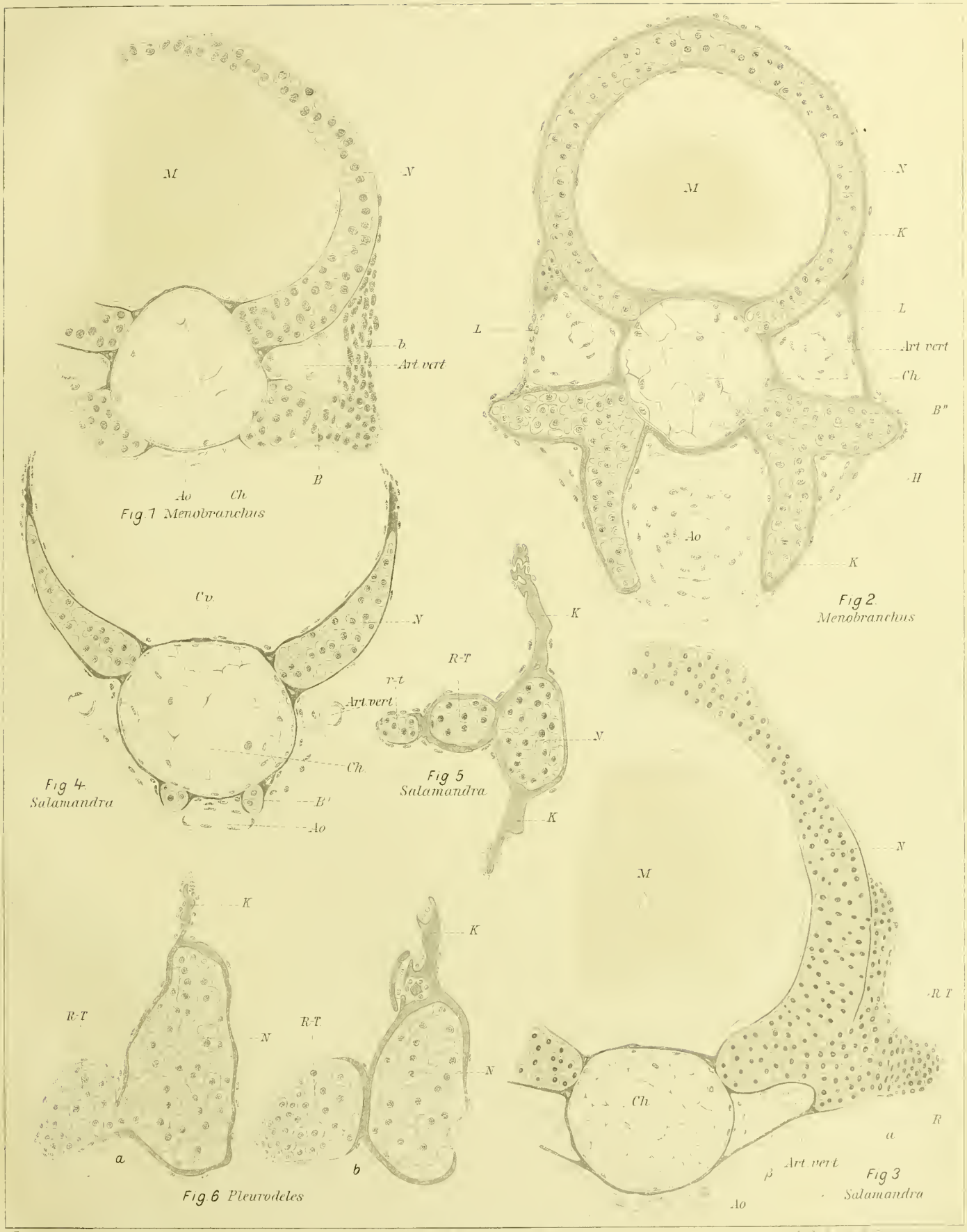
Fig. 11. **Ichthyophis glutinosus.** Junge Larve. Rumpfwirbel von rechts. Nach einem Plattenmodell. 120 : 1. Knorpelige Anlage des Neuralbogens (*N*) und seiner Anhänge incl. der Rippe (*R*). *Prc. art. a* und *p* vorderer und hinterer Gelenkfortsatz.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Inhalts-Uebersicht.

	Seite
Einleitung	395
I. Urodelen	398
II. Gymnophionen	424
III. Anuren	427
Schlussbetrachtung	430
Litteraturverzeichniss	433
Tafelerklärung	434

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



E. Göppert del.

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

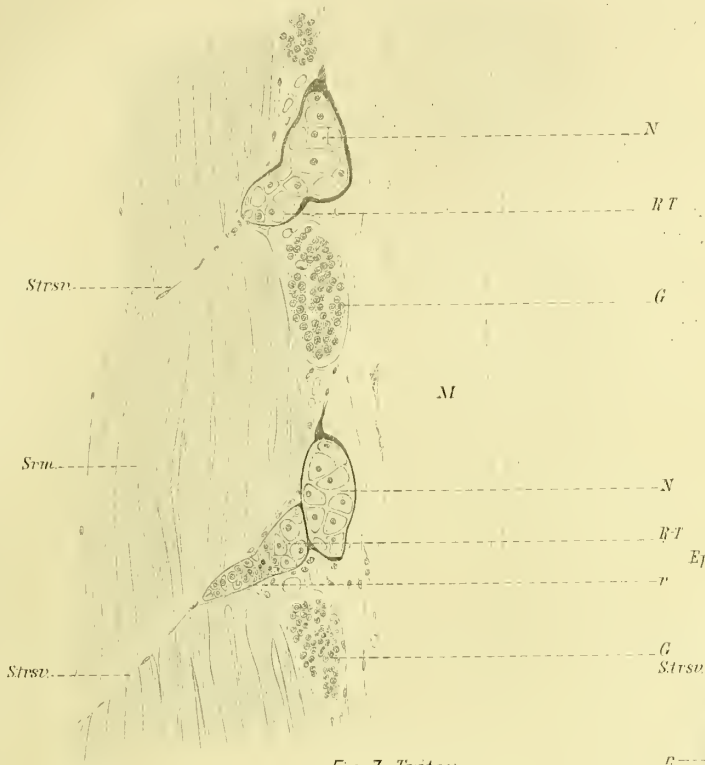


Fig 7. Triton.

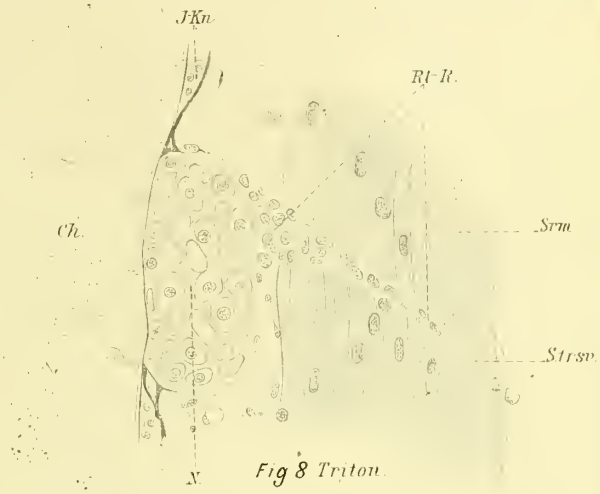


Fig 8 Triton.

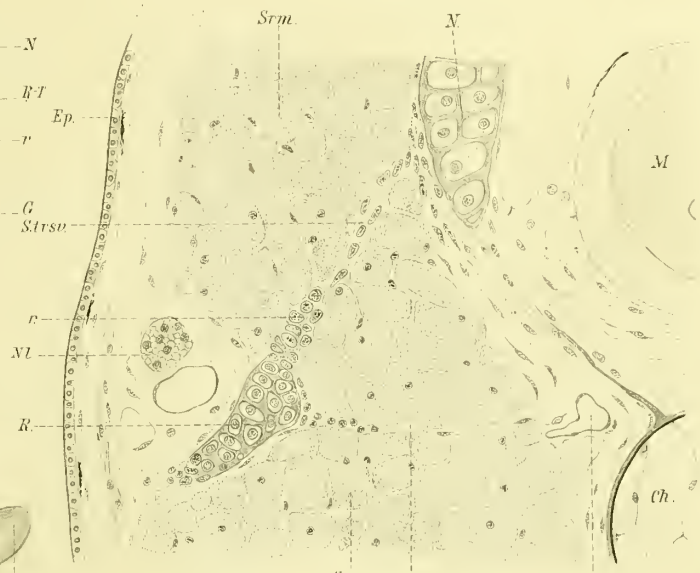


Fig 9. Triton.

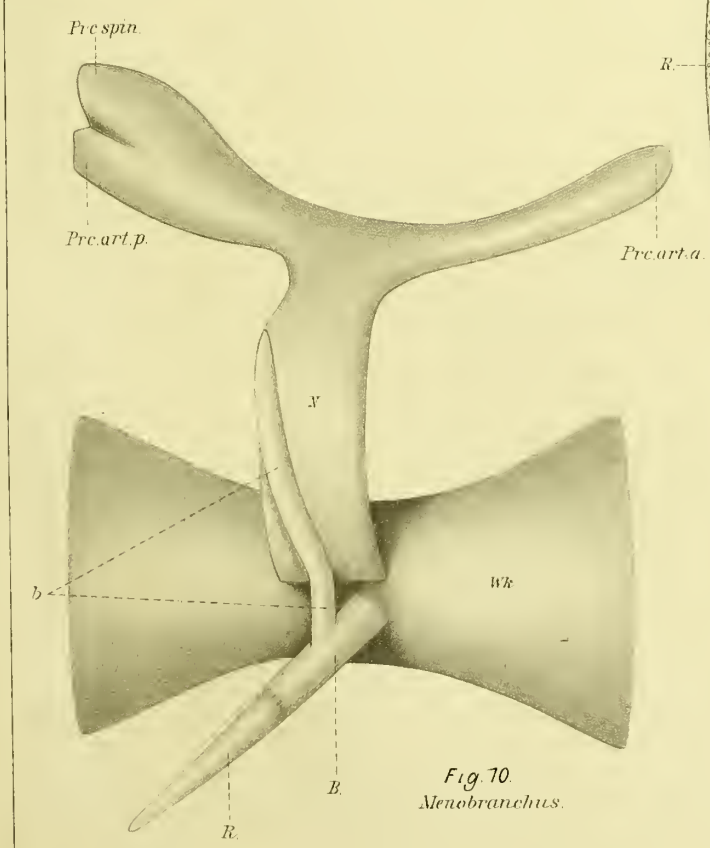


Fig. 10.
Menobranchus.

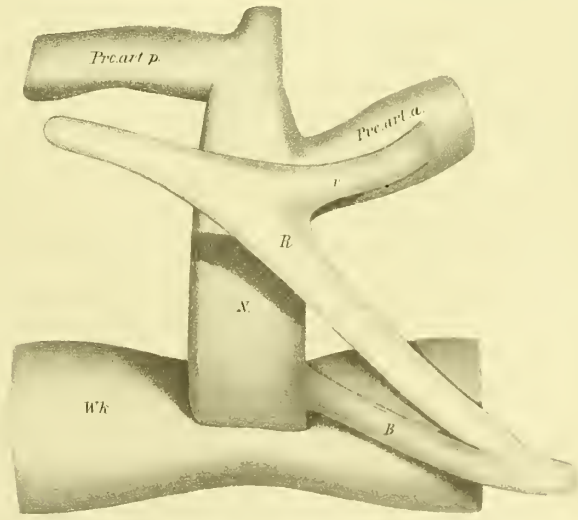


Fig. 11 Ichthyophis.

F. Göppert, del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Monografien Zoologie Gemischt

Jahr/Year: 1834

Band/Volume: 0046

Autor(en)/Author(s): Göppert Ernst

Artikel/Article: Die Morphologie der Amphibienrippen 393-436