download unter www.biologiezentrum.at

Die Entwicklung der Wirbelsäule bei der Ringelnatter.

Von **Erna Brünauer.**

(Mit 3 Tafeln und 2 Textfiguren.)

A. Historischer Überblick.

Wir finden über die Entwicklung der Wirbelsäule bei Reptilien eine reiche Literatur, da in dieser Gruppe einige neue Momente in die Entwicklung eingeführt werden, die sie mit den übrigen Amnioten in einen gewissen Gegensatz zu den Anamniern treten läßt: so die Präformierung der knöchernen Wirbelsäule durch eine knorpelige, der geringe Anteil der Chorda an der Wirbelbildung, die Ausbildung der gelenkigen Verbindung zwischen den Wirbeln, um die wichtigsten Punkte herauszugreifen.

Unter den älteren Autoren, die sich mit diesem Thema beschäftigt haben, ist RATHKE (14) zu nennen, der in seinem großen Werk über die Entwicklung der Natter auch die Bildung der Wirbelsäule bespricht. Er schildert, wie eine die Chorda umhüllende Substanz sich in einzelne Tafeln gliedert, die ober- und unterhalb der Chorda miteinander verwachsen und so die Anlage der Wirbelkörper bilden. Die Verknöcherung geht vor sich, indem sich die Knochensubstanz zu einem Ring vereinigt, der durch Ansatz von äußeren Lamellen an Dicke zunimmt, während die eingeschlossene Knorpelsubstanz von Knochenerde durchdrungen wird. Allmählich verengt sich durch neuen Absatz zuerst von Knorpel, dann von Knochen, die Höhle des Ringes, wodurch der Rest der Chorda abgeschnürt wird. Intervertebral dagegen bleibt ein Chordarest übrig, der die Gelenkpfanne bildet, während sich schon vor der vollständigen Verknöcherung an der rückwärtigen Seite des vorhergehenden Wirbels ein Gelenkkopf ausgebildet hat.

Die Entstehung des Wirbels aus dem axialen Bindegewebe ist hier im allgemeinen richtig, wenn auch nicht detailliert, ge-

download unter www.biologiezentrum.at

schildert. Bei der Verknöcherung scheinen mir zwei Punkte unrichtig dargestellt, nämlich die Beschreibung der inneren Verknöcherung und der Intervertebralbildung. Die Höhle des Ringes wird nicht alternierend mit Knorpel und Knochen erfüllt, sondern der vorhandene Knorpel wird durch die Bildung des Markraumes aufgelöst. Daher erhält sich die Chorda vertebral am längsten und wird intervertebral am frühesten abgeschnürt.

Remak (15) beschäftigt sich damit, die Verhältnisse der Wirbel zu den Urwirbeln zu erforschen und stellt den Begriff einer „Neugliederung" der Wirbelsäule auf. Nach seiner Darstellung scheiden die Urwirbel ein Blastem aus, das als kontinuierliche Schichte die Chorda umgibt und aus dem sich die primitive Wirbelsäule bildet. Die Grenzen dieser primitiven Wirbelkörper entsprechen aber nicht den bleibenden, sondern sind um ein halbes Segment verschoben. Die Neugliederung soll dadurch entstehen, daß die Grenzen des ursprünglichen Blastems verschmelzen und sich sekundär neue Grenzen bilden. Der Ausdruck „Neugliederung" bedeutet also eigentlich nur die Segmentierung des von den Urwirbeln ausgeschiedenen Blastems. Wie wir sehen werden, ist es nicht notwendig, so komplizierte Vorgänge zur Bildung der Wirbelsäule anzunehmen.

Ebner (3 und 4) hat in zwei Arbeiten im Anschluß an Remak die Gesetze, nach welchen sich die Gliederung des Bindegewebes vollziehen soll, klargelegt. Er weist an Frontalschnitten durch sehr junge Stadien von Ringelnatterembryonen eine doppelte Segmentierung nach: erstens eine Segmentierung des Bindegewebes, die den Muskelsegmenten entspricht (hier werden die Grenzen durch die Interprotovertebralgefäße deutlich sichtbar) und zweitens eine Abteilung, die in der Mitte eines jeden solchen Bindegewebsabschnittes oder Sklerotoms gelegen ist und von der Mitte des Muskelsegments nach einwärts gegen das Rückenmark zieht. Da diese Abteilungen ihrer Lage nach unzweifelhaft den späteren Grenzen der definitiven Wirbel entsprechen, so wurden sie von Ebner als Intervertebralspalten bezeichnet. Er beschreibt sie als Spalten, zu deren beiden Seiten die Zellen sich aneinander schließen, während in dem hell erscheinenden Zwischenraume kein Formelement zu entdecken ist. Durch das Auftreten dieser Spalten wird die Gliederung der Wirbelsäule angebahnt. Die Spalte soll im kontinuierlichen Zusammenhange mit der Urwirbelhöhle stehen und sich schon zu einer Zeit vorfinden, wo die Urwirbel noch selbständige Komplexe von Embryonalzellen darstellen, sich also die Segmentierung nicht, wie Remak behauptet, an einem gleichförmigen Blastem vollzieht. Die

download unter www.biologiezentrum.at

Intervertebralspalte wurde auch von anderen Autoren bestätigt, so von CORNING bei der Blindschleiche, von KOLLMANN (12) beim Menschen, von MÄNNER bei *Lacerta*.

Obgleich CORNING (2) das Auftreten der Intervertebralspalte bestätigt, so leugnet er deren Bedeutung für die Wirbelanlage. Vielmehr soll diese durch die Verschmelzung der Anlagen von Querfortsatz und oberen Bogen zustande kommen. Die Segmentierung wird durch früh auftretende intervertebrale Chorda-Einschnürungen angedeutet. An der Chorda unterscheidet er eine äußere und innere Chordascheide; mit ersterer verschmelzen die Ausbreitungen der Bogenbasen zum Wirbelkörper.

EBNER polemisiert in einer zweiten Abhandlung gegen CORNING. Daß die Intervertebralspalte unzweifelhaft mit der Bildung der Zwischenwirbelgelenke in Beziehung stehe, wird auf späteren Stadien zur Gewißheit. Die Spalte selbst wird zwar verengt und verschwindet endlich, doch tritt an ihre Stelle ein dichterer Gewebestreifen. CORNING macht nun einen Unterschied zwischen Urwirbelspalt und Intervertebralspalte, obgleich beide einander entsprechen. Die Tatsache, daß sich Querfortsatz und oberer Bogen als erste Anlagen des Achsenskeletts ausbilden, wäre kein Beweis gegen die Bedeutung der Intervertebralspalte. Nun sieht man zu beiden Seiten der Chorda lateral verlaufende, dichte Zellstreifen, die längs der Intervertebralspalte verlaufen und sich dann zwischen die Myosepten schieben. Diese Streifen, die von FRORIEP (5) bei Hühner- und Säugetierembryonen beobachtet und als primitive Wirbelbögen gedeutet wurden, bezeichnet CORNING als Anlage der Querfortsätze und oberen Bogen. EBNER will sie dagegen nur als Anlage der Querfortsätze gelten lassen, da die oberen Bogen selbst zur Seite des Rückenmarkes zu suchen seien und sich hier auch zu einer späteren Zeit noch keine Differenzierungen im Mesoblastgewebe bemerkbar machen sollen.

Als primär bezeichnet also EBNER den verdichteten Zellstreifen, den er „Vertebralstreifen" benannt wissen will, während dagegen als erkennbare, deutlich abgegrenzte Skelettstücke die Wirbelkörper früher auftreten als irgend ein anderer Teil des Achsenskelettes. Die von CORNING beschriebenen Chordaeinschnürungen sollen nicht mit den bleibenden identisch sein, sondern vertebral liegen, während die definitiven intervertebralen erst sekundär durch Bildung des Gelenkkopfes entstehen.

Mit dieser Ansicht stützt sich EBNER auf die Befunde von GEGENBAUR (7), der in seinem großen Werk über die Wirbel-

download unter www.biologiezentrum.at

säule der Amphibien und Reptilien die Entwicklung einiger Typen bespricht. Er gibt an, daß bei den jüngsten von ihm untersuchten Embryonen von *Anguis* die Chorda von einem kontinuierlichen Knorpelrohr umgeben wird, das nur durch die aufsitzenden Bogenstücke eine Gliederung erfährt. Als Primordialwirbel wird ein Chordaabschnitt bezeichnet, der von einer Knorpelleiste umgeben wird und dem die Bogen anliegen. Eine Differenzierung des Knorpels in der Intervertebralregion bildet sich erst allmählich aus, indem sich spindelförmige Zellen anlegen, die ein Intervertebralligament formieren. Durch das Wachstum des Intervertebralringes wird die Chorda von außen her verdrängt und schrumpft zu einem dünnen, fadenförmigen Strang zusammen. Vorher hat schon die Verkalkung die Zellen in der Umgebung der Chorda ergriffen und schreitet bis dicht unter die Wirbeloberfläche vor. Der Intervertebralknorpel trennt sich nun und bildet rückwärts den Gelenkkopf, im vorderen Teil die Gelenkpfanne. Im mittleren Teil des Wirbelkörpers findet das Wachstum derart statt, daß die Bogenbasen in ihn eingehen. Der knöcherne Wirbel entsteht durch Überlagerung des Knorpels durch Periostlamellen an der Außenfläche, während im Innern die Verkalkung von innen nach außen vorgeschritten ist. Die Knochenschichten sind ventral am mächtigsten entwickelt und gehen kontinuierlich vom Wirbelkörper auf die Bogen und Fortsätze über. Die Chorda verschwindet schließlich auch vertebral durch die Veränderung des verkalkten Knorpels, der in Markräume und schließlich in Markkanäle umgewandelt wird. Die Markkanäle durchbrechen die Periostlamelle und durch die so entstandenen Lücken treten Blutgefäße ein. Ähnlich geht die Verknöcherung an den Bogen und Fortsätzen vor sich, nur die Gelenkflächen bleiben knorpelig.

Im Verlauf seiner Arbeit bespricht Gegenbaur auch die Wirbelbildung der *Ascalaboten*, nach ihm der primitivsten Reptilienform, welche die Brücke zu den Amphibien bildet. Es findet sich hier keine Gelenkbildung, sondern die einzelnen Wirbel werden durch eine Bandmasse von knorpelähnlichem Charakter verbunden. Die Wirbelkörper zeigen die primitive Form der amphicoelen Doppelkegel. Die Knorpelschichte um den Primordialwirbel ist ganz dünn und die Bildung der Faserknochenschichte erfolgt dicht an der Chorda. Hier zeigt sich am engsten der Anschluß an die Amphibien, wo wir gleichfalls die Bildung einer Knochenhülse dicht an der Chorda sehen. Dagegen zeigen die *Ascalaboten* durch Bildung von Markräumen und Verkalkung der dünnen Knorpelschichte einen Fortschritt gegenüber den Salamandrinen.

download unter www.biologiezentrum.at

GOETTE (8 und 9) führt ein neues Moment in die Betrachtung der Reptilienwirbelsäule ein, indem er annimmt, daß die Bildung vollständiger Wirbel in der Reihe der *Amiaden* und *Stegocephalen* mit der embolomeren Form, d. h. mit der Ausbildung von doppelten Wirbeln in jedem Segment begonnen habe und diese Doppelbildung auch als das ursprüngliche bei allen jetzt lebenden Digitaten anzusehen sei.

Am Beginn seiner Arbeit stellt er zunächst einen Unterschied zwischen primärem und sekundärem Wirbelkörper fest, letzterer entsteht, indem die Bogenbasen in den primären Wirbelkörper einwachsen. Intervertebral ist die früheste Bildung ein faseriger Intervertebralring, der unter entsprechender Formveränderung mit dem vorausgehenden Wirbel zum Gelenkkopf verschmilzt. GOETTES Kritik der EBNERschen Auffassung beruht auf der irrigen Meinung, daß dieser die Bildung des Wirbels aus Perichordalschichte und Bogenbasen leugnet.

Nach der weiteren Schilderung von GOETTE bildet sich nur an der Gelenkpfanne und am Gelenkkopf sowie in den Bogen außerhalb der Basen wirklicher Hyalinknorpel, vertebralwärts davon kommt die Verkalkung diesem Stadium zuvor. Gleichzeitig bildet sich die periostale Knochenlamelle ventral und dorsal am Wirbelkörper. Später kommt es zur Bildung von Markhöhlen und im Periostknochen erscheinen Lücken, die den Eintritt von Blutgefäßen gestatten. Die Wirbelbogen sollen noch durch längere Zeit von dem primären Wirbelkörper zu unterscheiden sein. An mazerierten Schwanzwirbelsäulen von *Lacerta* fand GOETTE jene Doppelanlagen, die ihn zur Aufstellung der früher erwähnten Theorie veranlaßten. Jeder Wirbelbogen wird durch zwei getrennte Spangen angelegt. Die vordere entwickelt sich früher und vollkommener als die rückwärtige. Sie besteht aus einem gekrümmten Stamm mit kurzem vorderen und längerem hinteren Schenkel und einem medialen Fortsatz. Die zweite Spange verstärkt als eine halb rudimentäre Bildung einen Teil des Gerüstes. Sie wächst in die Höhe und erreicht den hinteren Schenkel des ersten Bogens. Die ursprünglich noch sichtbare Öffnung zwischen den beiden Teilen verengt sich bis zu einem Spalt, der schon am dritten Schwanzwirbel verwachsen ist. Die folgenden Wirbelbogen sind zwar einfach, zeigen aber die Breite jener doppelt angelegten Bogen. Die definitiven Wirbelbogen sind also aus zwei hintereinanderliegenden zusammengesetzt, einem vollständigen vorderen und einem rudimentären rückwärtigen Bogen. Die Verbindung zwischen den rechts

download unter www.biologiezentrum.at

und links vom Rückenmark gelegenen Wirbelbogen geschieht durch Verschmelzung zwischen den medialen oder Dornfortsätzen. Die unteren Bogen sitzen dem Intervertebralring auf und finden sich nur im Schwanz. Bei *Anguis* kann man die Doppelanlage bei den Seitenfortsätzen beobachten. GOETTE untersucht noch einige andere Reptilienformen auf ihre Doppelbildungen hin und findet bei Schlangen einen senkrechten Kanal als Grenzfurche zwischen den doppelten Bogenanlagen.

Auf Grund einer ausführlichen, paläontologischen Untersuchung werden bei den *Stegocephalen*, den Vorläufern der *Amnioten*, doppelte Wirbelkörper in jedem Segment nachgewiesen. Diese sollen sich durch paarweise Verschmelzung, nach Reduktion des hinteren Wirbels, in einfache verwandeln.

MÄNNER (13) bemüht sich, schon in den frühesten Stadien zwei verschiedene Anteile des Sklerotoms als bestimmend für die Wirbelbildung anzusehen. Er geht dabei auf die Arbeit von SCHULTZE (19) zurück, der diese Verhältnisse bei Säugetierembryonen klargelegt hat. Dieser unterscheidet in einem Sklerotom einen hellen, kaudalen und dunkeln, kranialen Teil, von dem die Anlage der primitiven Wirbelbogen ausgeht. Die Verknorpelung beginnt in der zwischen den primitiven Wirbelkörpern gelegenen Schichte. MÄNNER weist auch bei Reptilien die zwei verschiedenen Teile des Sklerotoms nach. Er unterscheidet bis zur Bildung der Wirbelsäule drei Stadien. Im ersten Stadium sind die Sklerotomzellen schon differenziert, indem sie in der Nähe der Chorda locker mit Fortsätzen, lateral dagegen rundlich sind. Im zweiten Stadium hat das Myotom die Form des Ursegments, die Sklerotome sind durch die Intervertebralspalte halbiert. Im hellen Teil liegt das Spinalganglion. Ventral von der Chorda findet sich eine Zellbrücke zwischen heller und dunkler Schichte, die Anlage der Hypochordalspange. Im dritten Stadium werden durch das Herunterwachsen der Myotome die Hälften zweier Sklerotome gegeneinander gedrängt, und zwar je ein heller und ein dunkler Teil. Der dunkle Teil hat den Hauptanteil an der Bogenbildung. Gegen die Chorda hin verjüngen sich die Bogen und es wandern Zellen in die Perichordalschichte aus. Die Intervertebralspalte verschwindet zu dieser Zeit. Die Wirbelkörperanlage erscheint durch Differenzierung der Perichordalschichte. Jetzt geht die Wirbelsäule vom primitiven in den definitiven Zustand über.

In der Intervertebralgegend bildet sich das Gelenk. Die Bogenbasen umfassen den Körper seitlich und der definitive Wirbel-

download unter www.biologiezentrum.at

körper entsteht durch Verschmelzung. Die Verschmelzung nimmt ihren Ausgang in der Perichordalschichte und gleichzeitig am dunklen Sklerotomteil. Im Schwanz von *Lacertiden* wird im hellen Teil des Sklerotoms eine Nebenbogenanlage nachgewiesen, die später mit der Hauptbogenanlage im dunkeln Teil verschmilzt. Es wird vermutet, daß die von GOETTE beschriebenen Doppelanlagen von den verschiedenen Anteilen des Sklerotoms an der Bogenbildung herrühren. Wo immer GOETTE Doppelbildungen nachweist, zeigt sich die das Ganglion enthaltende, helle Schicht stärker entwickelt.

Im Anschluß an die Arbeiten von EBNER ist die Arbeit von BALDUS (1) zu erwähnen, der bei *Hemidactylus* die Intervertebralspalte als Fortsetzung der Urwirbelhöhle ins Sklerotom nachweist. Er unterscheidet gleichfalls zwischen primären und sekundären Wirbelkörpern, da sich die Bogenanlage von der Perichordalschichte des Wirbelkörpers unterscheiden läßt.

GADOW (6) läßt den Reptilienwirbel aus drei Elementen hervorgehen: den Basidorsalia, Basiventralia und dem Zentrum.

Zentrum und Basidorsalia oder Bogenbasen liefern den Wirbelkörper. Die Basiventralia sind im Rumpf zu einer Intervertebralscheibe reduziert, an der sich ein geringer, ossifizierender Anhang, das Interzentrum, vorfindet. Die Rippen sollen ursprünglich mit den Basiventralia in Zusammenhang gewesen sein, haben aber ihre Einlenkung nach rückwärts auf das Zentrum oder das Basidorsale verlegt. Die Interzentra stellen ventrale Fortsätze vor.

HOWES und SWINNERTON (11) geben an, daß der Knorpel bei *Hatteria* zuerst als paariges Zentrum und paariges Interzentrum angelegt wird. Die Interzentra sollen in den Wirbeln 13—25 verschwinden — eine Angabe, die bis jetzt mit denen aller übrigen Autoren im Widerspruch steht und nicht bestätigt worden ist.

Eine zusammenfassende Darstellung der Entwicklung der Wirbelsäule gibt SCHAUINSLAND (17 und 18). Bei der Schilderung der Reptilien stützt er sich auf seine Arbeit über *Hatteria*, die als primitiver Typus eine Übergangsform zwischen den niedrigen und höheren Reptilien darstellt. Die Entwicklung der Wirbelsäule von den Fischen angefangen bis zu den Säugetieren ist in seinem großen Werk in übersichtlicher Weise zusammengefaßt.

Wenn wir die Hauptergebnisse der Literatur zusammenfassen, so finden wir folgenden Stand der Frage: Die Bedeutung der Chorda für den Aufbau der Reptilienwirbel ist gering. Ein Chordaknorpel ist nur bei *Ascalaboten* und *Hatteria* entwickelt. Den Hauptanteil an der Bildung haben die Segmente des Bindegewebes, die durch

download unter www.biologiezentrum.at

die Intervertebralspalte geteilt werden. Ein Wirbel entwickelt sich aus den Hälften zweier verschiedener Sklerotome. Die erste Knorpelanlage wird entweder in den Wirbelkörper, von anderen Autoren (SCHAUINSLAND) in die Bogenbasen oder oberen Bogen verlegt. Die Verknöcherung erfolgt sowohl periostal als auch enchondral. Die unteren Bogen sind intervertebral angesetzt. Die Rippen sollen nach der Ansicht vieler Autoren zum unteren Bogensystem gehören und erst sekundär auf die Neuralbogen verschoben worden sein.

B. Eigene Befunde.

Es ist Zweck meiner Arbeit, eine übersichtliche Darstellung der Entwicklung von den ersten Verdichtungen im Bindegewebe bis zur erfolgten Verknöcherung kurz vor dem Ausschlüpfen zu geben. Die Untersuchung wurde an Embryonen von *Tropidonotus natrix* durchgeführt. Die stark gekrümmten Embryonen wurden so orientiert, daß der Kopf nach vorne zu liegen kam und quer getroffen, während die erste Windung des Rumpfes in der Mitte zwar quer, an den beiden Enden jedoch rein frontal getroffen wurde. Bei der Schilderung der Entwicklungsvorgänge im Rumpf beziehe ich mich auf Schnitte durch die erste Windung, weil hier die Entwicklung am weitesten vorgeschritten ist.

Im jüngsten Stadium erstreckt sich die Chorda kontinuierlich ohne regelmäßige Einschnürungen durch den ganzen Embryo; es kommt nur zur Ausbildung einer einzigen Chordascheide. Auf Frontalschnitten in der Höhe der Chorda sind die Myotome deutlich zu unterscheiden. Das Bindegewebe, das sich zwischen der Chorda und den Myotomen ausbreitet, ist diesen entsprechend in einzelne Abschnitte gegliedert, die wir als Sklerotome bezeichnen und deren Grenzen durch die Interprotovertebralgefäße scharf markiert werden. Innerhalb eines solchen Sklerotoms machen sich bereits Differenzierungen des Bindegewebes bemerkbar, indem streifenförmige Verdichtungen auftreten, die von der Chorda in lateraler Richtung gegen die Myotome ziehen. Sie liegen zum größten Teil segmental, nur ihre äußersten lateralen Fortsätze schieben sich zwischen die Myotome und kommen so septal zu liegen. Eine kontinuierlich dichte Zellschichte um die Chorda ist nicht zu sehen. In der Höhe des Rückenmarkes liegen die Spinalganglien und zwischen ihnen Verdichtungen des Bindegewebes, die das Material für die Bildung der oberen Bogen liefern.

Eine deutliche Spalte, die das Sklerotom in der Art, wie es EBNER schildert, in zwei Hälften zerlegt, konnte ich in diesem

download unter www.biologiezentrum.at

Stadium nicht mehr beobachten. Eine Gliederung des Bindegewebes ist hier nur durch die Aufeinanderfolge von hellen und dunkeln Schichten angedeutet. Von einer deutlichen Abgrenzung der einzelnen Teile des Achsenskeletts kann hier noch nicht die Rede sein, doch ergibt sich im Vergleich mit späteren Stadien, daß die verdichteten Streifen das Zellmaterial für die Bildung der Querfortsätze und Rippen, respektive der Bogenbasen liefern. Sie als Anlagen der oberen Bogen zu bezeichnen, wie dies von FRORIEP und CORNING geschieht, scheint deshalb nicht richtig zu sein, weil auf Schnitten in der Höhe der Chorda, wo diese Verdichtungen am besten zu sehen sind, der obere Bogen nicht in seiner ganzen Ausdehnung, sondern eben nur an seiner Basis getroffen sein kann (Fig. 1, Taf. I). Die Anlagen der oben genannten Gebilde sind also zu einer Zeit differenziert, wo von einer Anlage des Wirbelkörpers noch nicht gesprochen werden kann. Doch schon im folgenden Stadium sieht man eine kontinuierliche Schichte von ziemlich dicht gedrängten Zellen um die Chorda ausgebildet. Ob diese Perichordalschichte, in der sich die Wirbelkörper anlegen, als Wucherung der verdichteten Zellstreifen anzusehen ist oder ob sie lokal selbständig aus dem Bindegewebe entsteht, kann ich nicht sicher feststellen; doch spricht für die zweite Ansicht die Tatsache, daß man auf Querschnitten einen deutlichen Unterschied zwischen der perichordalen Schichte, die aus langgestreckten, spindelförmigen Zellen besteht, und den rundlichen Zellen der Bogenbasen sehen kann. Der Wirbelkörper in seinem primitiven Zustand scheint also eine selbständige Bildung darzustellen, die im Verlauf der Entwicklung von den Bogenbasen umwachsen wird und mit ihnen verschmilzt. Durch das Herunterwachsen der Myotome ist der verdichtete Zellstreifen beinahe in seinem ganzen Verlauf in eine septale Lage gedrängt worden, nur dort, wo er mit verbreiteter Basis der Chorda aufsitzt, liegt er zum Teil innerhalb des Segments. In der Perichordalschichte macht sich um diese Zeit eine Gliederung bemerkbar, indem an der vorderen Grenze der Zellverdichtungen ein Gewebsstreifen von regelmäßig angeordneten, dichten Zellen auftritt. Er entspricht seiner Lage nach der von EBNER in viel jüngeren Stadien nachgewiesenen Intervertebralspalte. Da diese Grenze dem künftigen Gelenk entspricht, so scheint mit ihrem Auftreten die definitive Gliederung der Wirbelsäule vollzogen zu sein. Eine Neugliederung im Sinne REMAKS findet also nicht statt, da die beschriebene Gliederung überhaupt den allerersten Anstoß zur Bildung einer Wirbelsäule im eigentlichen Sinne gibt (Fig. 2, Taf. I).

download unter www.biologiezentrum.at

Die beiden Textfiguren sollen die Lagerung des Wirbels und die Verschiebungen in bezug auf den Urwirbel näher erläutern. Wir sehen in der ersten Figur die Gliederung der Sklerotome, die in ihrer Lage den Myotomen entsprechen, in einem Sklerotom sehen wir die Aufeinanderfolge eines vorderen hellen und rückwärtigen

Fig. 1.

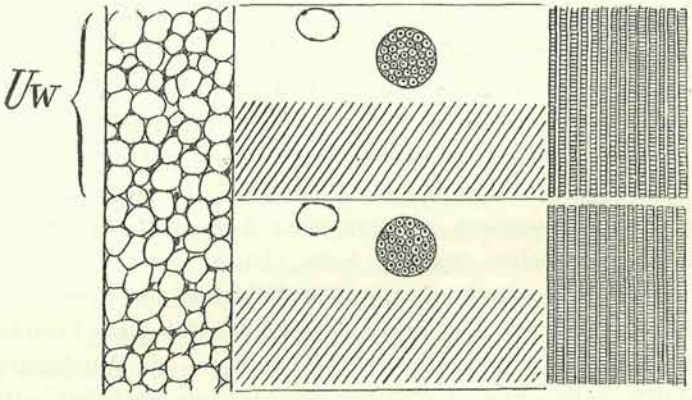
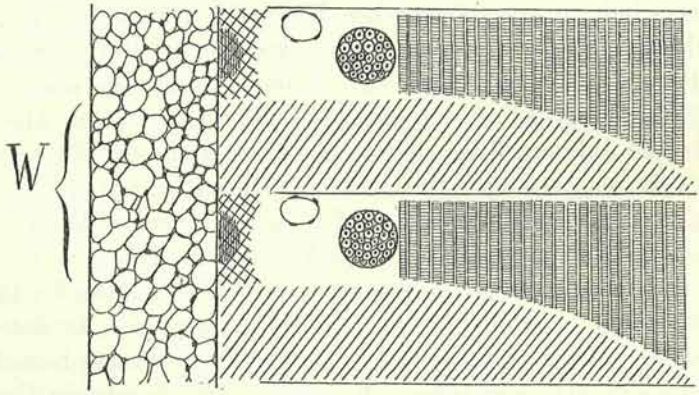


Fig. 2.



dunklen Teiles. Im hellen Teil liegt das Ganglion. In der unteren Figur sehen wir bereits die Perichordalschicht angelegt und die Grenzen eines Wirbelkörpers bestimmt: er besteht aus einem vorderen dunkeln und rückwärtigen hellen Teil (letzterer in der Textfigur 2 kreuzweise schraffiert), die zwei benachbarten Sklerotomen angehören. Da durch die Ausbreitung des Myotoms der dunkle Teil des Sklerotoms in eine mehr septale Lage gedrängt wird, erscheint der Hauptteil, in welchem der erste Knorpelherd auftritt (der senkrecht

download unter www.biologiezentrum.at

schraffierte Halbkreis dicht an der Chorda), nicht intersegmental, sondern sozusagen segmental, da er in seiner Lage dem lateral davon befindlichen Myotomanteil entspricht. Es sind eben durch die hier ablaufenden Wachstumsvorgänge die ursprünglichen Segmentgrenzen teilweise verschoben, so daß wir eigentlich die jetzige Segmentierung nicht ganz streng mit der ursprünglichen identifizieren können. Die Intervertebralgrenze entspricht gerade der Mitte eines Sklerotoms.

Die fernere Entwicklung des Wirbelkörpers geht in der Perichordalschichte vor sich, die in diesem und dem nächstfolgenden Stadium noch deutlich von den Bogenbasen zu unterscheiden ist. In dieser Zeit verläuft die Chorda ganz ohne regelmäßige Einschnürung. Die septalen Anlagen der Rippen befinden sich im kontinuierlichen Zusammenhang mit dem Querfortsatz.

Die Schilderung der Entwicklung gilt für den Rumpf; im Schwanz zeigen sich andere Verhältnisse, da die Entwicklung hier stark zurückgeblieben ist und die Wiederholung von viel jüngeren Stadien aufweist.

Die nächste bedeutende Veränderung zeigt sich in der Perichordalschichte, und zwar an der Stelle, die dem Zentrum eines Wirbelkörpers entspricht. Hier entsteht ein Knorpelherd, indem im Bindegewebe deutliche Zellgrenzen auftreten. Die Bogenbasen und Rippen verharren dagegen noch im bindegewebigen Zustande. Da der Knorpelring, wie auch aus Querschnittserien hervorgeht, sich zuerst im Wirbelkörper anlegt, während in den Bogenbasen noch nichts von Knorpel vorhanden ist, scheint mir der Ausdruck „basogener Wirbel" in diesem Fall nicht angemessen. Denn keineswegs ist hier der Wirbelkörper, wenigstens was den knorpligen Zustand anbelangt, aus einer Ausbreitung der Bogenbasen hervorgegangen. Es ist dagegen nicht anzunehmen, daß die Knorpelbildung vom Wirbelkörper aus auf die Bogenbasen übergeht, sondern wir finden in den oberen Bogen in der Höhe des Rückenmarkes beiderseits einen selbständig entstandenen Knorpelherd, von dem sich die Verknorpelung nach unten ausdehnen dürfte. Das um die Chorda entstandene Knorpelrohr wird durch die scharf markierten Intervertebralstreifen gegliedert und ist also auch in diesem Stadium nicht kontinuierlich entwickelt. In der Chorda treten regelmäßige Einschnürungen auf, die der intervertebralen Gegend entsprechen (Fig. 3, Taf. I, Fig. 6, Taf. II).

In einem nächsten Stadium ergibt sich die Ausbildung eines gleichmäßigen Knorpelgewebes im Wirbelkörper, Bogenbasen, oberen Bogen und Rippen. Die Verschmelzung der „primären" Wirbelkörper mit den Bogenbasen ist jetzt erfolgt und auf Querschnitten ist keine deutliche Trennung der beiden Gewebsschichten mehr zu

download unter www.biologiezentrum.at

konstatieren. Die Rippen, die ursprünglich im Zusammenhang mit den Querfortsätzen angelegt waren, sind jetzt durch eine unverknorpelte, bindegewebige Schichte von diesen getrennt. Gegen den Intervertebralstreifen zu wird der Knorpel, der im Zentrum des Wirbelkörpers ziemlich großzellig und etwas heller gefärbt ist, kleinzellig. Ebenso zeigt sich gegen die Bogenbasen zu eine kleinzellige Schichte. Die Chordaeinschnürungen sind unverändert erhalten geblieben (Fig. 4, Taf. I und Fig. 7, Taf. II).

Schon zu einer früheren Zeit konnte man ventral unterhalb der Chorda eine Verdichtung des Bindegewebes beobachten. Diese zeigte sich auf Querschnitten als eine Bindegewebsbrücke, welche die beiden Querfortsätze miteinander verbindet und die Vertebralgefäße überbrückt. Sie wurde schon von Froriep bei Vogel- und Säugetierembryonen beobachtet und als „hypochordale Spange" bezeichnet. Die unterhalb der Chorda gelegene Partie dieser Zellbrücke ist besonders ausgebildet und es bildet sich an dieser Stelle in späteren Stadien durch Anlage eines Knorpelherdes ein Interzentrum, das schließlich verknöchert. Auf die Beziehung dieses Interzentrums zu den im Schwanz entwickelten unteren Bogen werde ich bei der näheren Besprechung der Schwanzregion eingehen. In diesem Stadium zeigen sich im Schwanz noch ganz primitive Verhältnisse, da noch keine Andeutung einer Knorpelbildung zu erkennen ist. Hinter der Kloake zeigen sich bereits untere Bogen ausgebildet, die mit ihrer Basis der Intervertebralregion aufsitzen.

Wenn wir die Entwicklung im Rumpf weiter verfolgen, so finden wir im Zentrum des Wirbelkörpers eine Veränderung des Knorpelgewebes, das hier in einen scharfen Kontrast zu seiner Umgebung tritt. Die Zellen werden sehr groß und außerordentlich stark färbbar. Sie bieten ein Bild, das einen Degenerationsvorgang des Knorpels einleitet. Gegen die deutlich abgegrenzte Intervertebralzone geht diese Region, die wir als Verkalkungszone auffassen können, in kleinzelligen Knorpel über. In den Bogenbasen und Rippen findet sich gleichfalls kleinzelliger Knorpel. Zwischen Querfortsatz und Rippe persistiert die unverknorpelte, gelenkige Verbindung. In den Neuralbogen sind die Zellen größer mit deutlich unterscheidbaren Grenzen, doch ohne die starke Färbbarkeit und eigentümliche Struktur jener Zellen zu zeigen, die im Wirbelkörper die Verkalkungszone ergeben haben. Der Schluß der Neuralbogen über dem Rückenmark ist noch nicht erfolgt. Ob sich in dieser Zeit in dem Perichondrium, das die Wirbelsäule umgibt, schon Bildungen von Osteoblasten zeigen, kann nicht mit Sicher-

download unter www.biologiezentrum.at

heit ermittelt werden. Aus Querschnitten ergibt sich, daß die Verkalkungszone kreisförmig um die Chorda gelagert ist. Es scheint also im Wirbelkörper, bevor es noch zur Ausbildung eines typisch großzelligen Knorpels kommt, eine Degeneration einzusetzen, die der Entwicklung eines Markraumes vorausgeht. Die intervertebralen Chorda-Einschnürungen haben sich auch in diesem Stadium erhalten, so daß GEGENBAURS Annahme, daß sich nämlich die Einschnürungen erst nach bereits erfolgter Ossifikation durch Anwachsen des Gelenks entwickeln, unrichtig zu sein scheint (Fig. 8, Taf. II). Die Verknöcherung entwickelt sich nun durch Ablagerung einer ventralen Lamelle am Wirbelkörper, der bald eine dorsale Lamelle folgt. Ebenso legen sich an den oberen Bogen je eine äußere und innere Knochenlamelle an. Die Lamellen verschmelzen erst allmählich zu einem einheitlichen Knochenbelag. Die Osteoblasten dringen von außen zwischen diese Knochenlamellen ein. Unterdessen ist die Veränderung des Knorpels innerhalb des Wirbelkörpers weiter vorgeschritten. Durch die Bildung einer Markhöhle im vorderen Teil des Wirbels wird der verkalkte Knorpel zerstört, während wir in der Umgebung der Markhöhle noch jenen stark färbbaren Kalkknorpel finden, der schon in einem früheren Stadium gesehen wurde. Es ist hier schon zur Ausbildung eines Gelenkes gekommen, indem der rückwärtige Teil des Wirbels zum Gelenkkopf wird, während der vordere Teil des nächstfolgenden Wirbels mit der faserigen Intervertebralschichte zur Gelenkpfanne verschmilzt. (Die Trennung durch die Gelenkhöhle ist noch nicht erfolgt.) Bemerkenswert ist das Verhalten der Chorda, die innerhalb des Gelenkes bis auf einen dünnen Strang völlig abgeschnürt, vertebral aber noch in ziemlicher Ausdehnung erhalten ist. Die Stelle der größten Breite der Chorda entspricht derjenigen Stelle, an der auch auf früheren Stadien die größte Ausdehnung der Chorda zu sehen war. Die frühen Einschnürungen der Chorda, die mit der deutlichen Differenzierung des vertebralen Knorpels gegen das intervertebrale Fasergewebe zugleich auftraten, sind also der Anfang von jenem Prozeß, der schließlich zur Abschnürung der Chorda führt. Die Ausbildung eines Chordaknorpels, wie sie für *Amphibien* und für *Hatteria* beschrieben wurde, ist hier nicht zu konstatieren, vielmehr fallen die Chordazellen ganz der Zerstörung anheim (Fig. 5, Taf. I).

In den oberen Bogen, die sich oberhalb des Rückenmarks geschlossen haben und in die Spina dorsalis endigen, hat die enchondrale Verknöcherung durch Bildung einer Markhöhle gleichfalls begonnen. Wie wir auf einem älteren Stadium sehen, vergrößern sich

download unter www.biologiezentrum.at

die Markräume und fließen endlich mit den im Wirbelkörper entwickelten zusammen. Dabei haben sich in die ventrale und dorsale Knochenlamelle je zwei symmetrisch gelegene Öffnungen hineingefressen, die den Eintritt von Blutgefäßen vermitteln. In dem Maße, als sich von außen neue Schichten an die Knochenlamellen anlegen, werden sie im Innern durch die Bildung des Knochenmarkes wieder aufgelöst. Im Dornfortsatz entwickelt sich ein gesonderter Markraum, der durch periostale Knochenlamellen von dem der oberen Bogen geschieden ist. In den Rippen hat gleichfalls nach Ablagerung einer periostalen Schichte die enchondrale Verknöcherung begonnen. Durch die Öffnungen des Markraumes treten Markzellen nach außen in den Raum zwischen Wirbelkörper und Rückenmark (Fig. 9, Taf. III).

Wie man auf einem Sagittalschnitt am besten erkennen kann, ist die Zerstörung des gesamten Knorpels noch nicht erfolgt, sondern es hat sich noch ein Rest desselben erhalten. Die Gelenkbildung hat sich gegen das frühere Stadium nicht wesentlich verändert, nur ist durch das Auftreten eines Spaltes zwischen Gelenkkopf und Gelenkpfanne die Entwicklung der Gelenkhöhle angebahnt. Die Chorda ist jetzt auch vertebral beinahe ganz abgeschnürt, da man nur eine ganz enge Spalte als letzte Spur finden kann; innerhalb des Gelenks ist sie gänzlich verschwunden (Fig. 11).

Auf einem Querschnitt, der durch den mit Knorpel erfüllten Teil des Wirbelkörpers geht und auf dem der äußere Rand des Gelenkknorpels getroffen ist, sehen wir unterhalb des Wirbelkörpers das Interzentrum, in dem sich ein Knorpelherd gebildet und die Verknöcherung durch Ablagerung von äußeren Knochenlamellen begonnen hat. Es erscheint hier als ein Fortsatz, der kranialwärts auf den Wirbelkörper hinauf verschoben ist und zum Ansatz von Muskeln dient. Die Querfortsätze sind durch eine dünne Leiste von kleinzelligem Knorpel von den Bogenbasen abgegliedert. Die hypochordale Zellenspange, welche die Querfortsätze verbindet, persistiert in bindegewebigem Zustand (Fig. 10).

Im weiteren Verlauf des Embryonallebens ergeben sich in der Ausbildung der Wirbelsäule keine weiteren Veränderungen von prinzipieller Bedeutung. Die letzten Reste des Knorpels werden zerstört und die Markräume werden durch Ausbildung von Knochenbrücken zu Markkanälen reduziert. Das Gelenk verändert sich nur durch schärfere Ausprägung der Gelenkhöhle.

Wie schon früher erwähnt wurde, findet man im Schwanz immer viel primitivere Verhältnisse als im Rumpf. Auf einem

download unter www.biologiezentrum.at

jungen Stadium, das im Schwanz eine gleichmäßige Verknorpelung der Wirbelsäule zeigt, finden wir in der Gegend der Kloake am Übergang zwischen Rumpf und Schwanzregion unterhalb des Wirbelkörpers eine hypochordale Zellenspange, welche die beiden Vertebralgefäße überbrückt und die Querfortsätze verbindet, in derselben Art ausgebildet, wie wir sie schon im Rumpf beobachtet hatten. Der Schnitt trifft die faserig ausgebildete Intervertebralregion. Die Rippen sind vollkommen entwickelt (Fig. 12).

Weiter rückwärts treffen wir auf eine Stelle, wo die reduzierte Zellenspange sich mit beiden Enden nach abwärts zu biegen beginnt und so den Übergang zu den paarigen, unteren Bogen darstellt (Fig. 13). Diese sind in diesem Stadium noch bindegewebig und nicht zu einem geschlossenen Bogen vereinigt. Den Beginn der Knorpelbildung sieht man in der Mitte der Zellbrücke unterhalb der Chorda, wo sich ein unpaarer Knorpelherd entwickelt, der im weiteren Verlauf zu dem unpaaren knorpeligen und endlich auch knöchernen Interzentrum auswächst, das schon öfters erwähnt wurde (Fig. 14). Die ursprüngliche Zellenbrücke, die kontinuierlich zwischen den Querfortsätzen verlief, wird später rückgebildet, doch bleiben bindegewebige Stränge als ihr Rest erhalten. So ist sie noch auf Figur 10 ganz erhalten, obgleich die Verknöcherung des Interzentrums hier schon weit vorgeschritten ist.

An der Übergangsstelle, wo sich die hypochordale Zellenspange nach unten zu biegen beginnt, sieht man zwei Knorpelherde an den Umbiegungsstellen ausgebildet. Diese paarigen Knorpelherde bringen den Übergang des Interzentrums in die unteren Bogen am deutlichsten zur Anschauung (Fig. 15). Auf einem viel älteren Stadium mit weit vorgeschrittener Ossifikation sieht man die unteren Bogen in voll entwickeltem Zustand. Nachdem sich in jedem Bogenschenkel, wie schon gesagt wurde, ein selbständiger Knorpelherd gebildet hat, legt sich beiderseits eine periostale Lamelle an. Die enchondrale Ossifikation erstreckt sich vom Wirbelkörper aus auf die unteren Bogen, so daß ein einheitlicher Markraum entsteht. Der Gang der Verknöcherung entspricht also ganz dem Verlauf bei den oberen Bogen. In diesem Stadium ist vertebral noch ein Chordarest erhalten, ebenso ein großer Teil des verkalkten Knorpels. Man kann die Lage der unteren Bogen hier nicht als intervertebral bezeichnen, sondern sie gehen vom Zentrum des Wirbelkörpers selbst aus. Ich konnte auf keinem Schnitt ein völliges Zusammenwachsen der unteren Bogen oder gar die Bildung eines Dornfortsatzes kon-

download unter www.biologiezentrum.at

statieren; sie berühren einander mit ihren hier noch bindegewebigen Spitzen, ohne indessen ganz zu verschmelzen (Fig. 16).

Die Rippen kommen mit Ausnahme der letzten Wirbel neben den unteren Bogen im Schwanz vor. In der Gegend der Kloake findet sich eine Gabelung der Rippe in zwei Teile, die eigentliche Rippe und eine seitliche Spange, die dachartig über das Lymphherz gelagert sind. Diese seitlichen Spangen sind in der Literatur unter dem Namen „Lymphapophysen" beschrieben worden. Salle (16) hat diese Lymphapophysen bei Schlangen und Sauriern ausführlich beschrieben. Er unterscheidet kostale, die mit den Rippen, und transversale, die mit dem Querfortsatz zusammenhängen. Ihr Auftreten soll durch Rudimente von Gliedmaßen veranlaßt werden. Die kostalen Lymphapophysen besitzen zwischen Capitulum und den zwei Schenkeln noch ein Halsstück, während sich bei den transversalen die Schenkel an der Basis des Querfortsatzes ansetzen. Die Schenkel dienen zum Ansatze von Muskeln. Sie wachsen von einer gemeinsamen Basis aus, werden knorpelig und ossifizieren schließlich. Die hier gelegenen Apophysen spalten sich direkt an der Basis des Querfortsatzes, scheinen also zu den transversalen zu gehören (Fig. 17).

In den allerletzten Wirbeln treten keine Rippen mehr auf, sondern nur stark entwickelte Rudimente von Querfortsätzen. Die Wirbelsäule ist bis an das Ende vom Schwanz entwickelt, so daß ich die Angabe von Schauinsland, daß die Chorda länger sei als die Wirbelsäule und dem letzten Wirbel als knopfartige Verdickung aufsitze, nicht bestätigen kann.

C. Zusammenfassung und Kritik.

Die ersten Vorgänge, die mit der Bildung der Wirbelsäule in Zusammenhang gebracht werden können, sind von Remak und Ebner in noch viel jüngeren Stadien beobachtet worden, als ich sie gesehen habe. Die Darstellung von Remak ist eine viel zu komplizierte Erklärung für die Tatsache, daß die Wirbel in ihrer Lage nicht den Urwirbeln entsprechen, sondern gegen sie um ein halbes Segment verschoben sind. Das von den Urwirbeln gelieferte, axiale Bindegewebe, welches das Material für die Wirbelsäule bietet, wird durch Segmentierung, wie früher geschildert wurde, in die einzelnen Wirbel zerlegt. Es findet also nur eine einmalige Gliederung statt, da ja die ursprünglichen Segmente, die Sklerotome, durchaus nicht als primäre Wirbelsäule bezeichnet werden können, wie dies

download unter www.biologiezentrum.at

von REMAK geschieht. Da ich keine so jungen Stadien wie EBNER beobachtete, konnte ich die Intervertebralspalte nicht in der Art sehen, wie sie auf seinen Abbildungen auftritt. Auf späteren Stadien war, wie schon erwähnt, keine Spalte, wohl aber an einer ihr entsprechenden Stelle eine intervertebrale Abgrenzung zu sehen. Die Deutung des „Vertebralstreifens", wie EBNER den dunklen Sklerotomteil bezeichnet, stimmt mit meiner Auffassung überein. CORNING berücksichtigt bei der Entstehung der Wirbelkörper zu wenig die selbständige Perichordalschichte, wenn er die Wirbelkörper nur aus der Verschmelzung der Querfortsätze hervorgehen läßt, obgleich er in seinen Abbildungen den frühesten Knorpelherd in das Wirbelkörperzentrum und allerdings im gleichen Stadium in die Rippe verlegt. An letzterer Stelle konnte ich Knorpel erst zu einer späteren Zeit sehen, nachdem die Abgliederung der Rippe vom Querfortsatz schon erfolgt war. EBNER sieht gleichfalls bei *Tropidonotus* den ersten Knorpelherd im Wirbelkörper, behauptet aber, daß zu dieser Zeit die oberen Bogen noch nicht einmal bindegewebig vollständig differenziert seien, was mit meinen Befunden nicht übereinstimmt. Denn ich sehe bald nach dem Auftreten des Knorpels im Wirbelkörper auch beiderseits in der dorsalen Partie der oberen Bogen je einen Knorpelherd auftreten. Was die Gliederung der Wirbelsäule durch die Einschnürungen der Chorda anbelangt, so muß ich mich der Auffassung von CORNING anschließen, der diese schon bei ihrem ersten Auftreten als intervertebral beschreibt, während EBNER angibt, daß sie zuerst vertebral auftreten, dann wieder verschwinden und erst durch Entwicklung des Gelenks intervertebral erscheinen. Eine innere Chordascheide, von der CORNING im Gegensatze zu einer äußeren spricht, konnte ich bei *Tropidonotus* nicht beobachten. Zwar wird von anderen Autoren, so von GOETTE und SCHAUINSLAND, die Perichordalschichte mit dem Ausdruck „äußere Chordascheide" bezeichnet, doch immer mit dem Zusatz, daß sie nicht von der Chorda ausgeschieden werde, sondern von dem axialen Bindegewebe gebildet wird.

Die Scheidung in einen hellen und dunklen Sklerotomteil, wie sie von SCHULTZE und MÄNNER angenommen wird, tritt auch bei vorliegendem Objekt auf, wie wir bereits gesehen haben. Der verdichtete Zellstreifen entspricht dem hellen, kranialen Teil und die dazwischenliegende dunkle Partie dem kaudalen.

Die Folgerungen, welche MÄNNER und SCHAUINSLAND in bezug auf die von GOETTE beschriebenen Doppelanlagen daran knüpfen, kann ich nicht bestätigen. Ich konnte überhaupt derartige

download unter www.biologiezentrum.at

Doppelbildungen weder in jungen noch in vorgerückten Stadien sehen. Die Behauptung, daß die Bogen sich aus dem hellen und dunklen Teil eines Sklerotoms zusammensetzen und die Doppelbildung auf einer unvollkommenen Verlötung der beiden Teile beruhe, ist für *Tropidonotus* zumindest nicht zutreffend. Denn ich sehe ganz deutlich die Anlagen der oberen Bogen als Verdichtungen zwischen den Spinalganglien, die im hellen Teil gelagert sind. Dieser ist an der Bogenbildung gar nicht beteiligt und ebensowenig an der Bildung der Querfortsätze und Rippen. Alle diese Skelettteile entstehen nur von der dunklen Partie. Doch gibt auch MÄNNER an, daß bei *Tropidonotus* nur die dunkle Partie an der Bogenbildung beteiligt sei, während bei *Lacerta* sich ein Anteil von beiden Sklerotomteilen an der Bogenbildung nachweisen ließ. Auch GOETTE stützt seine Untersuchungen hauptsächlich auf *Lacerta*, obgleich er auch bei Schlangen einen senkrechten Kanal als Furche zwischen den doppelten Bogen erwähnt, den ich nirgends beobachten konnte. Obgleich SCHAUINSLAND die Beobachtungen GOETTES bestätigt, so schließt er sich doch nicht der Auffassung an, daß die ursprüngliche Anzahl der Wirbel in jedem Segment eine doppelte gewesen sei, sondern begründet die Doppelbildungen rein ontogenetisch durch die nicht vollkommene Verlötung der beiden Sklerotomteile.

Die Unterscheidung eines primären und sekundären Wirbelkörpers, wie sie von GOETTE angenommen wird, stimmt mit meinen Befunden überein. Die ontogenetisch selbständige Entstehung des primären Wirbelkörpers ist bei *Tropidonotus* durch die von den Bogenbasen unabhängige Verknorpelung besonders ausgeprägt. Die Verschmelzung mit den Bogenbasen findet statt, nachdem die ganze Wirbelsäule aus dem bindegewebigen in den knorpeligen Zustand übergeführt worden ist, und es können dann die beiden Schichten nicht mehr deutlich voneinander unterschieden werden. Die frühe Degeneration des Knorpels im Wirbelkörper, bevor es noch zur Ausbildung eines typisch großzelligen Korpels kommt, wurde von GOETTE gleichfalls beobachtet.

GEGENBAUR begann seine Untersuchungen erst an späteren Stadien, so daß ein bindegewebiges Stadium der Wirbelsäule von ihm gar nicht beschrieben worden ist und er von der Annahme ausging, daß sich ursprünglich um die Chorda ein kontinuierliches Knorpelrohr befunden habe, das erst durch späteres Auftreten eines Intervertebralligamentes gegliedert worden sei. Wie wir aber gesehen haben, war die Intervertebralgrenze schon in ganz jungen Stadien angelegt und zur Zeit der Verknorpelung deutlich ausge-

download unter www.biologiezentrum.at

bildet. GEGENBAUR nimmt gleichfalls den Begriff eines primären oder „Primordialwirbels" an, der aus dem die Chorda umhüllenden Knorpelring besteht und in den die Bogenbasen zur Herstellung des definitiven Wirbelkörpers eingehen. Die periostale Verknöcherung soll sich nach seinen Angaben vom Wirbelkörper aus auf die oberen Bogen verbreiten, während ich eine getrennte Anlage der Knochenlamelle am dorsalen Teil der oberen Bogen gesehen habe, die erst später mit der Wirbelkörperlamelle verschmilzt. Dagegen erstreckt sich die enchondrale Ossifikation vom Wirbelkörper aus in die oberen Bogen und wir finden nur in der Spina dorsalis einen gesonderten Markraum. Die Wirbel der niedersten Reptilien, der Ascalaboten (von GOETTE und GEGENBAUR beschrieben), stellen eine Übergangsform zwischen den Amphibien und den höheren Reptilien dar. Die Chorda ist noch von größerer Bedeutung, da sie sich zeitlebens erhält und ein Teil der Chordazellen an der Stelle, wo sich die Knochenhülse an die Chorda anlegt, in Knorpel umgewandelt wird. Die Verengung der Chorda erfolgt nicht intervertebral, sondern vertebral, entsprechend der amphicölen Form des Wirbels. Der primäre Wirbelkörper ist hier sehr deutlich zu sehen, da die Verschmelzung mit den Bogenbasen unvollkommen ist und sich auch im verknöcherten Zustand eine deutliche Grenze nachweisen läßt. Die Intervertebralbildung ist ganz primitiv, da kein Analogon zur Gelenkbildung der höheren Formen gegeben ist, sondern die Verbindung zwischen den Wirbeln nur durch Faserringe gebildet wird, die den frühesten Intervertebralbildungen der höheren Formen entsprechen. Doch schiebt sich hier der Intervertebralring in die vertebrale Partie zwischen die Chorda und die auf ihr lagernde Knochenhülse hinein. *Hatteria* schließt sich an die Ascalaboten an, da die Schwanzwirbel eine rein amphicöle Form zeigen, während die Chorda im Rumpf fast zylindrisch verläuft und nur durch den Chordaknorpel eingeengt wird. Nach der Schilderung von SCHAUINSLAND scheinen die ersten Entwicklungsvorgänge ähnlich wie bei *Tropidonotus* zu verlaufen. Er unterscheidet außer einem kranialen und kaudalen Sklerotomteil noch einen dritten, medialen, von dem die Entwicklung des Intervertebralringes ausgehen soll. Doch finde ich die Zellen der Intervertebralschichte von jenen der wirbelbildenden ursprünglich nicht verschieden, sondern sie nehmen nur dadurch einen besonderen Charakter an, daß sie im Gegensatz zu den anderen unverknorpelt bleiben.

Bei *Hatteria* bleibt der Intervertebralring erhalten und wird nicht durch die Gelenkbildung umgewandelt. Während sich im

download unter www.biologiezentrum.at

Schwanz die Knochenhülsen direkt auf die Chorda ablagern, findet im Rumpf eine knorpelige Präformierung der Wirbelsäule statt.

SCHAUINSLAND nimmt an, daß sich an der Bogenbildung zwei Sklerotomteile beteiligen und beschreibt daher für jeden Sklerotomteil einen gesonderten Knorpelherd, also im ganzen vier Anlagen, die aber bald paarweise verschmelzen. Im primären Wirbelkörper findet gleichfalls eine Verknorpelung statt. Zwischen Bogenbasen und Wirbelkörper persistiert anfangs eine dünne, unverknorpelte Schichte. Die Verknorpelung im primären Wirbelkörper soll von den Enden desselben ausgehen, während ich sie vom Zentrum ausgehend beobachtet habe.

Der Gang der Verknöcherung, sowohl der periostalen als auch der enchondralen, mit Durchbrechung der Knochenlamelle an vier Stellen wird ähnlich beschrieben, wie ich es bei *Tropidonotus* gesehen habe.

Intercentra, die am Intervertebralring angeheftet sind, werden für *Hatteria* beschrieben und von SCHAUINSLAND als Rudimente der unteren Bogen erklärt. Wie schon erwähnt, sind bei der Ringelnatter die unteren Bogen kranialwärts verschoben. Ihre Verknorpelung und Ossifikation wurde schon beschrieben und entspricht den Vorgängen bei den oberen Bogen. Die unteren Bogen der Reptilien sind von den Fischrippen abzuleiten (HATSCHEK [10]), während die Vierfüßerrippen von den meisten Autoren als Abgliederungen des Systems der unteren Bogen angesehen werden. Ontogenetisch ist jede Andeutung eines solchen Zusammenhanges verschwunden.

Die Fortsetzung der unteren Bogen in den Rumpf, die als Verschmelzung der rudimentär gewordenen Basalstümpfe auftritt, wird auch von GOETTE für die *Ascalaboten* konstatiert. GADOW beobachtet das Interzentrum, als Anhang des zum Intervertebralring reduzierten Basiventrale. Nach seiner Auffassung bildet sich der Wirbelkörper aus zwei Stücken, dem Zentrum und den Basidorsalia, was dem primären Wirbelkörper und den Bogenbasen entspricht, die von den anderen Autoren als Bildungselemente des Wirbelkörpers bezeichnet werden.

Als Hauptergebnisse meiner Arbeit fasse ich folgende zusammen:

1. Die erste Anlage des Achsenskeletts erscheint in der Form von streifenförmigen Verdichtungen, welche die Anlagen der Bogenbasen, Querfortsätze und Rippen bilden.

download unter www.biologiezentrum.at

2. Die Wirbelkörper entstehen aus der Perichordalschichte und sind in frühen Stadien von den Bogenbasen zu unterscheiden, mit denen sie später verschmelzen.

3. Die Verknorpelung geht von drei Knorpelherden aus, von denen sich der erste im Zentrum des Wirbelkörpers, die beiden andern im dorsalen Teil der Neuralbogen entwickeln.

4. Die Verknöcherung wird durch die Degeneration des Knorpels im Zentrum des Wirbelkörpers eingeleitet.

Die Ablagerung von Knochenlamellen geht von der Ventral- und Dorsalseite des Wirbelkörpers und von vier Stellen der Neuralbogen aus.

5. Der Intervertebralring erscheint in frühen Stadien als Grenzlinie im Sklerotom. Er besteht aus unverknorpelt gebliebenem, faserigem Bindegewebe, das später in die Gelenkbildung mit einbezogen wird.

6. Die Chorda wird intervertebral eingeschnürt und im Laufe der Entwicklung zuerst innerhalb des Gelenkes, dann auch vertebral fast vollständig abgeschnürt.

7. Im Rumpf erscheinen unpaare Knochenspangen (Intercentra), die sich im Schwanz in die paarigen, unteren Bogen gabeln. Die unteren Bogen werden kranialwärts auf den Wirbelkörper verschoben.

Zum Schlusse meiner Arbeit erlaube ich mir Herrn Professor Dr. Hatschek für Überlassung eines Arbeitsplatzes und Anregung des Themas, Herrn Professor Dr. Schneider und Herrn Privatdozenten Dr. Joseph für ihre Unterstützung meinen Dank auszusprechen.

Wien, am 20. Juli 1908.

download unter www.biologiezentrum.at

Erklärung der gebrauchten Abkürzungen.

Ch = Chorda.
I = Interprotovertebralgefäß.
N = Nerv.
Ec = Ektoderm.
M = Myotom.
Sd = dunkler Sklerotomteil.
Sh = heller Sklerotomteil.
p = Perichordalschichte.
Ig = Intervertebralgrenze.
C = Costa.
Wk = Wirbelkörper, resp. Knorpelanlage des Wirbelkörpers.
Pt = Processus transversus.
G = Ganglion.
Pl = Periostlamelle.
Mh = Markhöhle.
Hs = Hypochordalspange.
Ic = Interzentrum.
Gk = Gelenkknorpel
HB = Haemalbogen.
Lh = Lymphherz.
Gh = Gelenkhöhle.
Fn = Foramen nutritium.

Tafelerklärung.

Abbildung 1: Frontalschnitt durch den Rumpf in der Höhe der Chorda durch ein sehr junges Stadium.

Abbildung 2: Frontalschnitt in derselben Höhe durch ein etwas älteres Stadium, wo bereits die Perichordalschichte ausgebildet ist.

Abbildung 3: Frontalschnitt durch den Rumpf mit Knorpelanlage im Wirbelkörper.

Abbildung 4: Frontalschnitt durch ein Stadium, in dem die Verknorpelung der Wirbelsäule bereits erfolgt ist.

Abbildung 5: Frontalschnitt durch ein viel älteres Stadium mit ausgebildetem Gelenk und deutlich entwickelter Markhöhle.

Abbildung 6: Übersichtsbild einem Stadium entsprechend, wie es in Fig. 3 im Detail gezeigt worden ist.

Abbildung 7: Übersichtsbild, welches dem in Abb. 4 abgebildeten Detailbild entspricht.

Abbildung 8: Übersichtsbild eines Frontalschnittes, der sich dem Alter nach an Abb. 7 anschließt und jünger ist als der auf Abb. 5 gezeichnete Schnitt. Der Schnitt ist schief geführt, so daß links Rippen und Querfortsätze im Zusammenhang, rechts jedoch die Rippen höher oben nur an ihrem Endteil getroffen sind. Im Zentrum des Wirbelkörpers erscheint die Verkalkungszone.

Abbildung 9: Querschnitt durch ein älteres Stadium mit weit vorgeschrittener Ossifikation. Der Schnitt trifft die Markhöhle und die 4 Foramina nutritia.

download unter www.biologiezentrum.at

Abbildung 10: Querschnitt durch ein gleichaltriges Stadium, in dem der noch unzerstörte Knorpelrest und der Gelenkknorpel getroffen ist.

Abbildung 11: Sagittalschnitt durch einen Wirbelkörper im selben Stadium wie das des vorhergehenden Schnittes.

Abbildung 12: Querschnitt durch die Übergangsregion zwischen Rumpf und Schwanz mit wohl ausgebildeter Hypochordalspange.

Abbildung 13: Übergangsstelle, an der sich die Hypochordalspange beiderseits nach unten zu biegen beginnt.

Abbildung 14: Querschnitt, auf dem sich die erste knorpelige Anlage des Interzentrums zeigt.

Abbildung 15: Querschnitt durch den Schwanz, wo sich die ersten Knorpelanlagen der paarigen, unteren Bogen zeigen.

Abbildung 16: Querschnitt durch die Schwanzregion eines ziemlich alten Stadiums mit wohl ausgebildeten Hämalbogen.

Abbildung 17: Querschnitt durch die Übergangsregion zwischen Rumpf und Schwanz mit Ausbildung der Lymphapophysen.

Literaturverzeichnis.

1. Baldus, Die Intervertebralspalte v. Ebners und die Querteilung der Schwanzwirbel von *Hemidactylus*. Dissertation, Leipzig 1901.
2. Corning, Über die sogenannte Neugliederung der Wirbelsäule und über das Schicksal der Urwirbelhöhle bei Reptilien. Morphologisches Jahrbuch. Band XVII, 1891.
3. v. Ebner, Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften, Wien. Band XCVII. 3. Abteilung, 1888.
4. Derselbe, Dieselbe Zeitschrift, Band CI. 3. Abteilung, 1892.
5. Froriep A., Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1883 und 1886.
6. Gadow, On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota. Transactions of the Royal Society of London. Volume 186, 1896.
7. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.
8. Goette, Über die Zusammensetzung der Wirbel bei den Reptilien. Zoologischer Anzeiger. Bd. 17, 1894.
9. Derselbe, Über den Wirbelbau bei Reptilien und einigen anderen Wirbeltieren. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band 62, 1897.
10. Hatschek, Die Rippen der Wirbeltiere. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft. III. Berlin 1889.
11. Howes und Swinnerton, On the development of the sphenodon punctatum. Transactions of the Zoological Society, London 1901.
12. Kollmann, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.

download unter www.biologiezentrum.at

13. Männer, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule bei Reptilien. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band 66, 1899.

14. Rathke, Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.

15. Remak, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelsäule. Berlin 1855.

16. Salle, Untersuchungen über die Lymphapophysen der Schlangen und Saurier. Göttingen 1881.

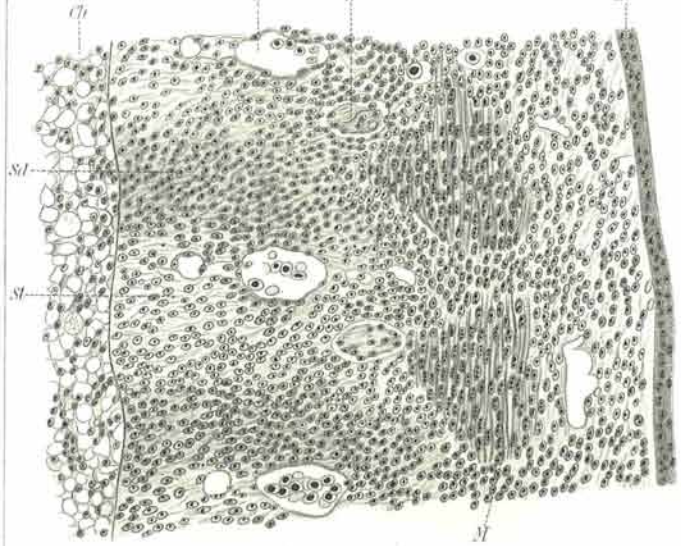
17. Schauinsland, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Hatteria*. Archiv für mikroskopische Anatomie. 56. Band, 1900.

18. Derselbe, Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. Im Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere von O. Hertwig. 3. Band, 2. Abteilung.

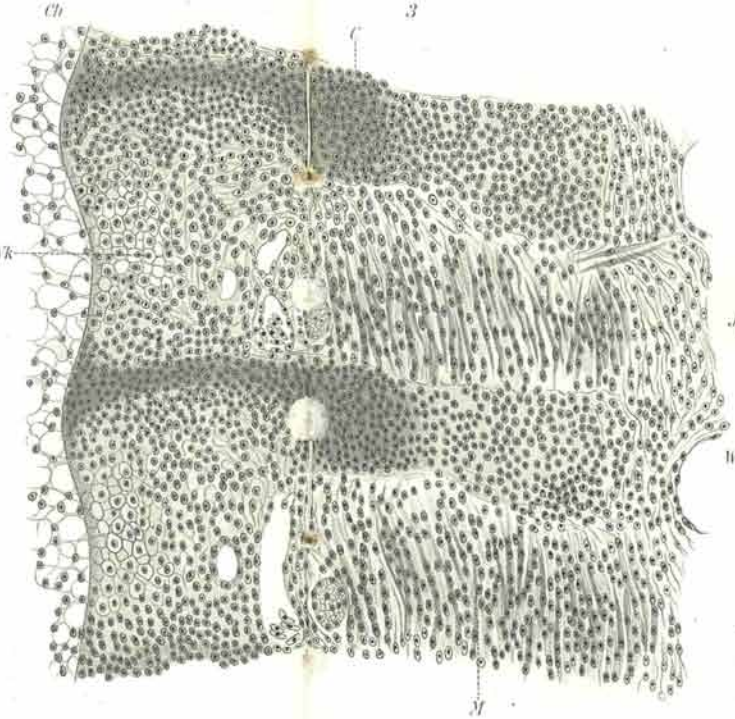
19. Schultze O., Über embryonale und bleibende Segmentierung. Anat. Anzeiger. Ergänzungsband 1896.

download unter www.biologiezentrum.at

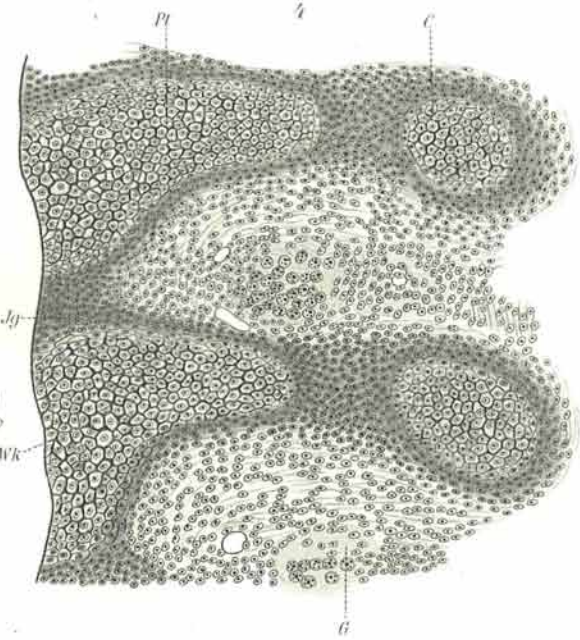
1



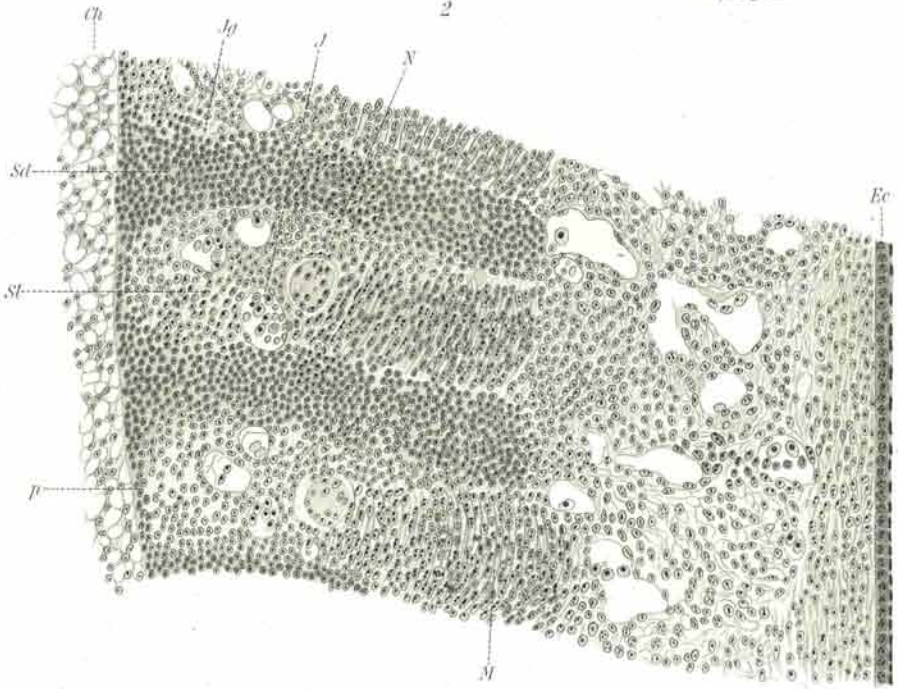
3



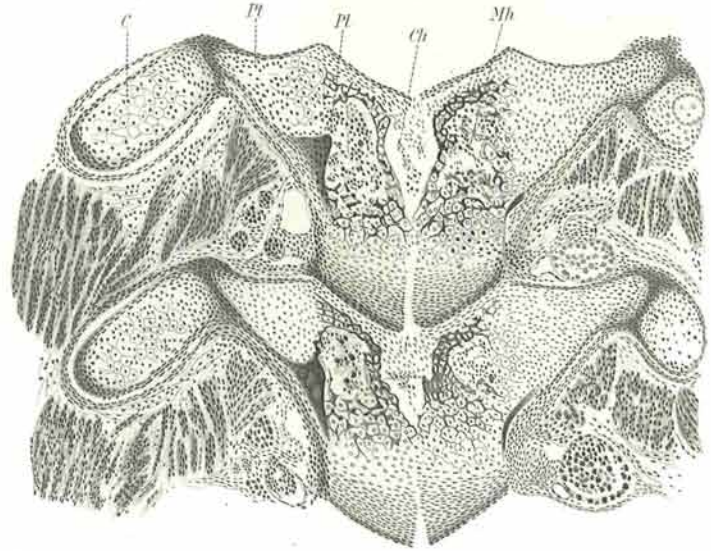
4



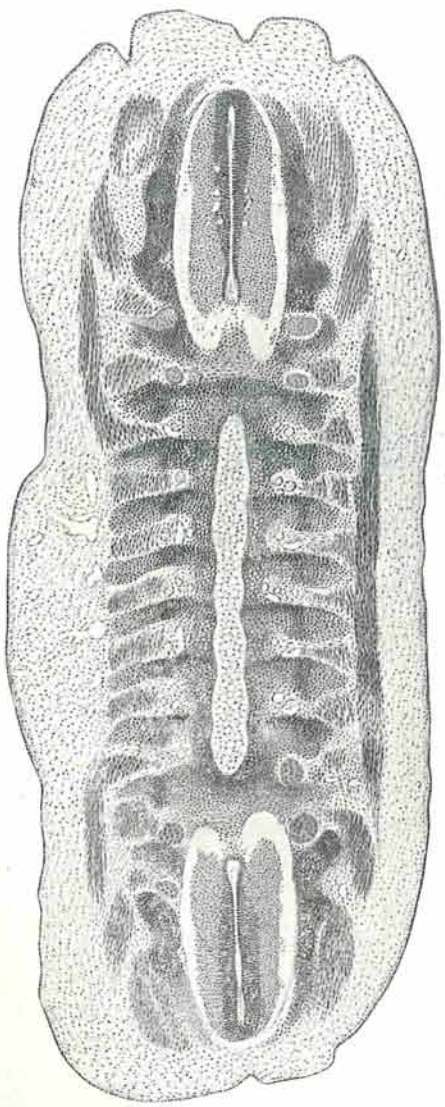
2



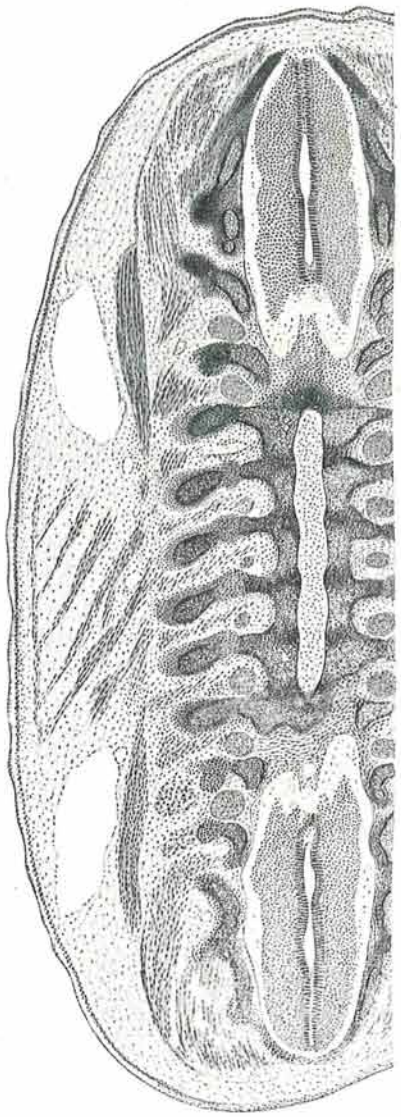
5



download unter www.biologiezentrum.at

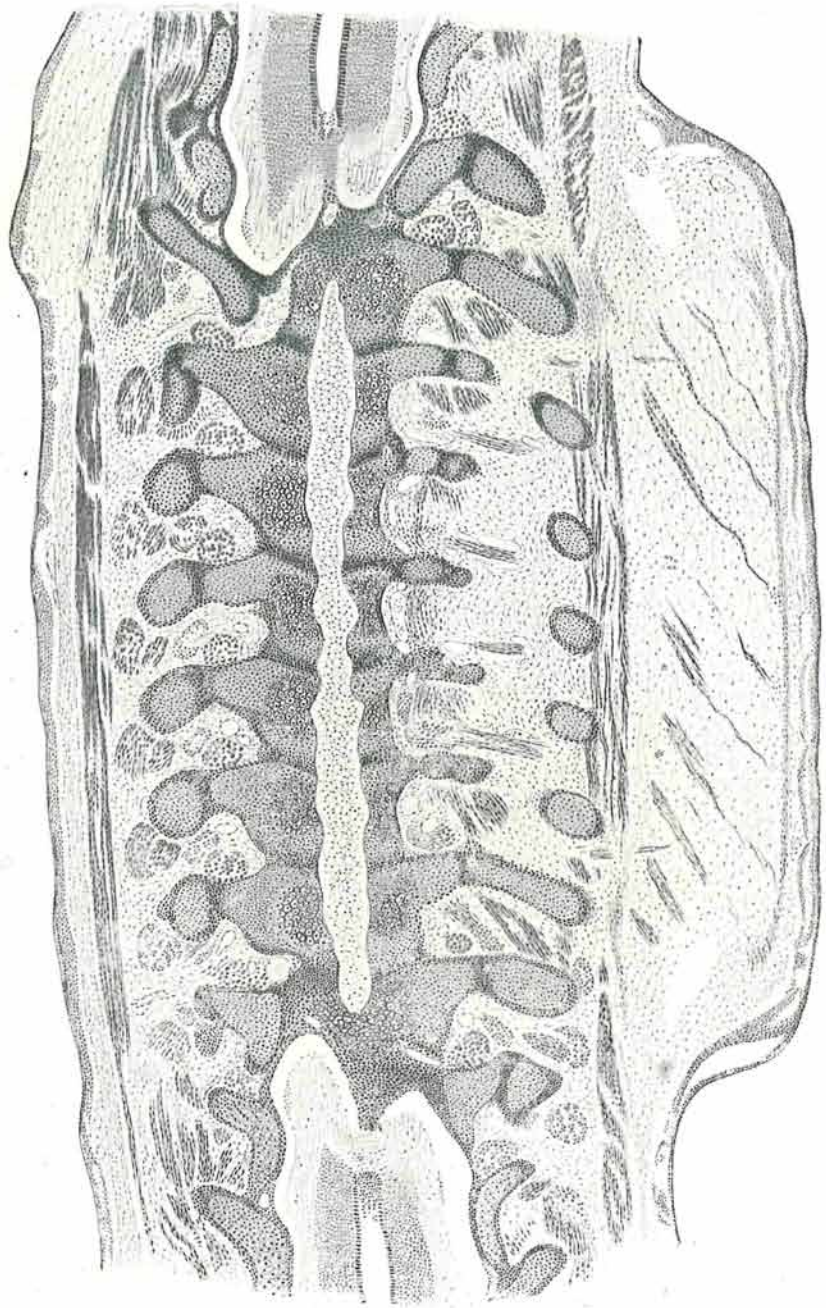


6.



7.

Adolf Kasper del.

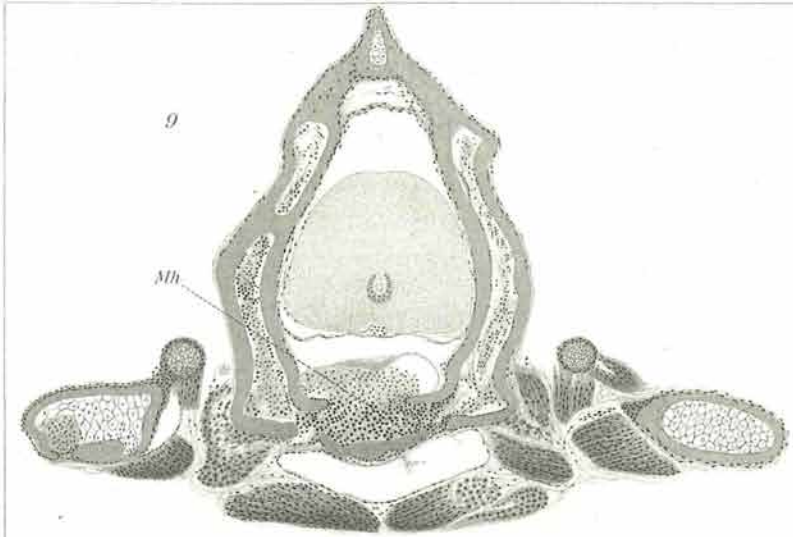


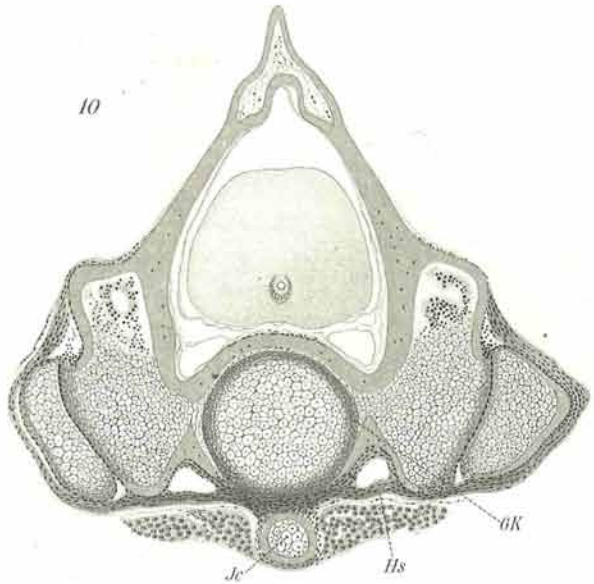
8.

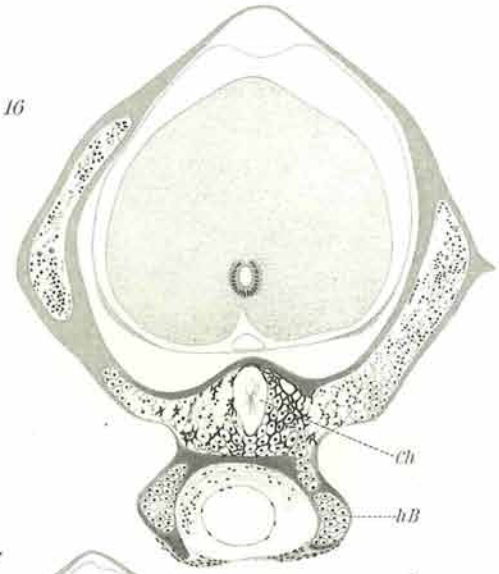
Verlag von Alfred Hölder, k. u. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

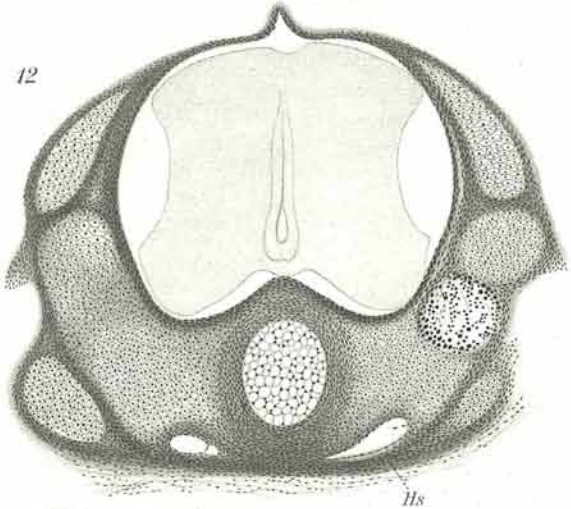
Druck von Gottlieb Gistel & Cie. in Wien

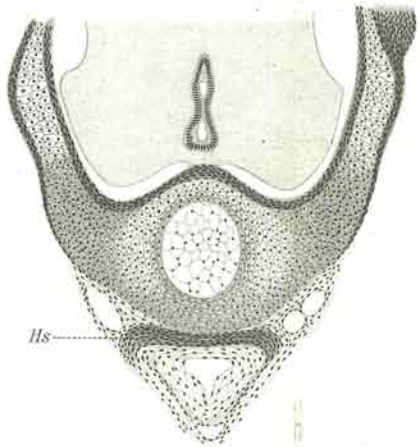
download unter www.biologiezentrum.at

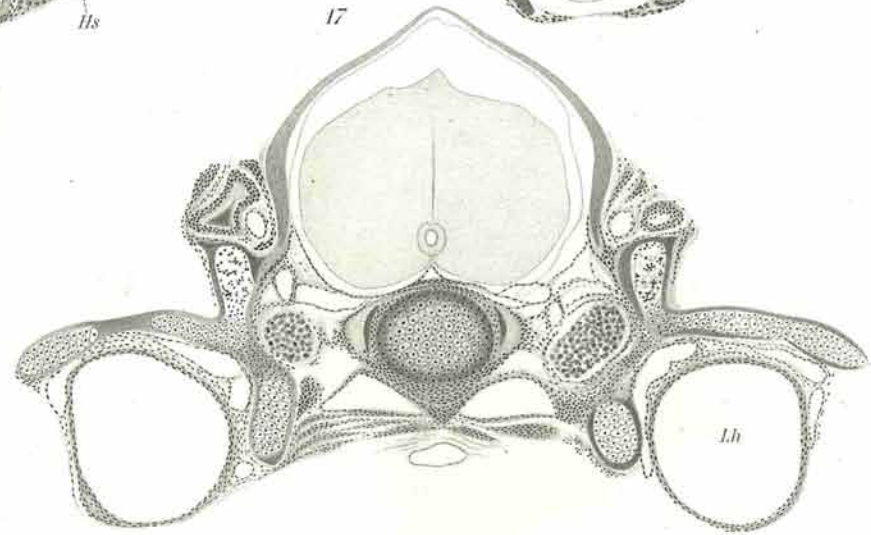


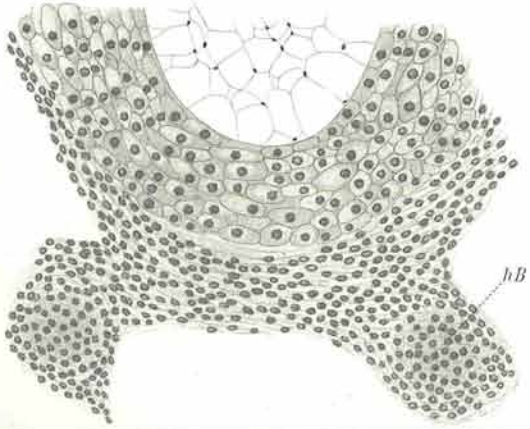


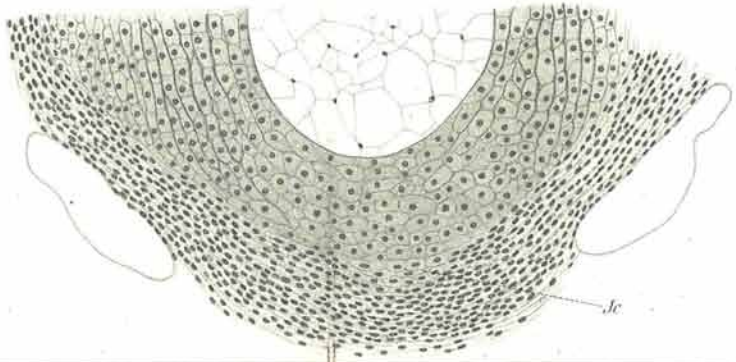


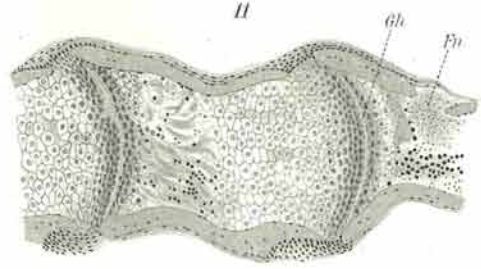












Ad. Kaspar del.
Verlag von Alfred Hölder, k.u.k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien.
Werner & Winter Frankfurt a/M.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 18

Autor(en)/Author(s): Brünauer Erna

Artikel/Article: Die Entwicklung der Wirbelsäule bei der Ringelnatter. 133-156