

## Die Entwicklung der Wirbelsäule von Triton taeniatus.

Erste Abhandlung über die Entwicklung der Wirbelsäule.

Von

C. Hasse.

(Aus der anatomischen Anstalt zu Breslau.)

---

Mit Tafel I—III.

---

Die Wirbelsäule der geschwänzten Amphibien und ganz besonders des Wassersalamanders zum Gegenstande eingehender Betrachtung zu machen, rechtfertigt sich nicht allein durch die Jubelfeier KÖLLIKER'S, welcher neben seinen großen und unvergesslichen Verdiensten auf anderen Gebieten der vergleichenden, der mikroskopischen Anatomie und der Entwicklungsgeschichte auch auf diesem Felde als Erster sich Lorbeeren gesammelt hat, sondern auch darum, weil trotz der Forschungen KÖLLIKER'S, GEGENBAUR'S und einer ganzen Anzahl anderer, ausgezeichneten Forscher eine Übereinstimmung in den Anschauungen und in der Deutung der einzelnen Erscheinungen eben so wenig erzielt ist, wie ein allgemein anerkanntes Zurückführen der die Wirbelsäule zusammensetzenden und sich bildenden Bestandtheile auf die bei anderen Thieren und Thierabtheilungen auftretenden. Die Geschichte des hier abzuhandelnden Themas wird dies, glaube ich, auf das Klarste zeigen.

Ich will zunächst die thatsächlichen Befunde in der geschichtlichen Reihenfolge aufzählen und dann dazu übergehen, die Ansichten über die Deutung derselben darzulegen, wobei ich mich allerdings nicht auf den Wassersalamander allein beschränken kann. Die Forscher sind darüber einig, dass die Verhältnisse im Bau und in der Entwicklung der Wirbelsäule bei den geschwänzten Amphibien im Wesentlichen die gleichen sind, und da mit Rücksicht auf die höheren Thierabtheilungen auch die ungeschwänzten Amphibien von besonderer Wichtigkeit, so können die Verhältnisse dieser nicht unberücksichtigt bleiben.

KÖLLIKER ist meines Wissens der Erste, welcher in seiner Arbeit: »Über die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderer Fische«<sup>1</sup> ausdrücklich des Baues der Wirbel von Triton und der Entstehung derselben erwähnt. Er hebt hervor, dass der Bau und die Entstehung der bei *Siredon pisciformis* gleiche. Jeder Wirbel hat hinten eine tiefe konische Facette, welche wie bei *Siredon* einen schönen Zapfen hyalinen Knorpels enthält. Derselbe verkalkt an der Oberfläche und enthält im Inneren einen Chordastrang, der eine zarte, homogene Hülle wie bei *Siredon* und schöne, kernhaltige Zellen zeigt. Dieser Knorpelzapfen mit der Chorda reicht bis an das solide, gelenkkopfformig abgerundete, vordere Ende des nächststehenden Wirbels und hängt mit diesem, das an der Grenze des Knorpels eine dicke Lage von Knorpelknochen hat, innig zusammen, so dass beim Trennen zweier Wirbel immer die Hauptmasse des Knorpels am hinteren Wirbel sitzen bleibt und fast wie ein halbkugeliges Gelenkknorpel erscheint. Da nach KÖLLIKER die Entstehung die gleiche wie bei *Siredon*, so nimmt er an, dass dieser Knorpel, der Intervertebralknorpel, bei Triton sich nicht aus der Chorda, sondern aus der skeletogenen, um die Chorda und ihre Hülle gelagerten Zellmasse bildet. Die Hülle der Chorda entsteht aus dieser, und zwar aus dem Zelllager der Oberfläche, ist aber nicht als eine einfache Cuticularmembran anzusehen, nicht der *Cuticula chordae* oder der *Elastica interna* der anderen Thiere homolog, sondern gleich dieser und der darauf folgenden Faserlage anderer Thiere. Die knorpeligen Lagen entstehen wie der Intervertebralknorpel selbständig innerhalb des skeletogenen Gewebes, außerhalb der eigentlichen Chordascheide.

GEGENBAUR<sup>2</sup> ist der Nächste, welcher in seiner bekannten Monographie genaue Angaben über den Bau und die Entwicklung der Wirbel des Wassersalamanders macht. Seine Angaben stimmen im Wesentlichen mit denen KÖLLIKER'S überein, übertreffen dieselben aber an Genauigkeit.

Die jüngsten von ihm untersuchten Stadien zeigten die Rückensaite unverändert durch den ganzen Körper hindurchgehend. Dieselbe wird von einer Scheide umgeben, an welcher zwei Lagen zu unterscheiden sind. Die äußere ist eine ausnehmend feine, homogene Membran, die bei der Isolirung sich in viele Falten legt. Sie umfasst die um das Sechsfache dickere, innere Lamelle. Um diese Chordascheide findet sich eine Schicht junger Zellen, die dicht an einander gedrängt

<sup>1</sup> Verhandlungen der Würzburger med.-phys. Gesellschaft. Bd. X. 1860.

<sup>2</sup> Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.

fast wie eine Epithellage sich ausnimmt. Es geht diese Schicht kontinuierlich in eine aus quergestellten, spindelförmigen Zellen zusammengesetzte, den Rückgratkanal umschließende Membran über. In dieser entwickeln sich unmittelbar auf der Chorda in Gestalt von Verdickungen Knorpelspangen, die Anlage der Bogen. Gleichzeitig verdickt sich die Zellmasse zwischen je zwei Bogenstücken zu einem ringförmig um die Rückensaite herumgehenden Wulst, dem Intervertebralknorpel, in dessen Bereich die Rückensaite stärker entwickelt ist, während sie an den Bogenbasen eingeschnürt erscheint. Dann beginnt die Verkalkung unter den Bogenbasen zwischen den Ringwülsten des Intervertebralknorpels in einer homogenen, von der skelettbildenden Schicht um die Chordascheide gebildeten Masse. Diese bildet die Grundlage des eigentlichen bikonkaven Wirbelkörpers. Sie ist zellenlos und zwischen ihr und der Chordascheide bildet sich der Intervertebralknorpel aus, während sich auf ihr die aus den Bindegewebszellen der skeletogenen Schicht entstehenden Knochenlamellen ablagern, wie sich solche auch auf den Bogen entwickeln. Wie es bereits KÖLLIKER beschrieb, verkalkt auch der vordere Theil des Intervertebralknorpels. Gleichzeitig bildet sich in der Chorda Knorpel, welcher von der Peripherie gegen die Mitte vorwächst, bis schließlich die Mitte des Wirbelkörpers durchaus von Knorpel eingenommen wird.

Von den Angaben CARTIER'S<sup>1</sup> in seinen »Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule« wäre nur hervorzuheben, dass er ebenfalls die Chordascheide der Amphibien aus zwei Schichten bestehen lässt, ohne anzugeben, welche die stärkere ist. Seinen Abbildungen nach zu schließen scheint er die innere als die zartere zu betrachten.

Viel eingehendere Beobachtungen verdanken wir GOETTE<sup>2</sup>, welcher, wenn er auch vorzugsweise schwanzlose Amphibien untersuchte, doch ausdrücklich hervorhebt, dass seine Untersuchungen an Salamandern und Tritonen ihn zu demselben Resultat geführt haben. Es ist nicht ganz leicht, sich in seinen Auseinandersetzungen zurecht zu finden, ich glaube aber nicht fehl zu greifen und die Aussprüche des geehrten Forschers nicht falsch zu deuten, wenn ich folgende Darstellung über die Entwicklung und über den Bau der Wirbelsäule auch des Triton, als das Wesentliche seiner Forschungen auf diesem Gebiete enthaltend, bringe. Ich stütze mich dabei gleichzeitig auf seine Abbildungen.

An der Oberfläche der vacuolisirten Chorda bildet sich aus dem dort befindlichen Dottermaterial eine homogene, an Dicke und Kon-

<sup>1</sup> Diese Zeitschrift. Bd. XXV. 1875.

<sup>2</sup> Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*). Leipzig 1875.

sistenz zunehmende Schicht, die später scharfe Querstreifen enthält. Diese nennt er die innere Scheide der Wirbelsaite, und er setzt sie gleich der *Elastica interna*, oder der *Cuticula chordae* der Autoren. Gleichzeitig bildet sich um die innere Chordascheide eine Zellschicht, die äußere Chordascheide, deren Zellen netzförmig zusammenhängen und sich immer mehr abplatteln und schließlich zu einer zusammenhängenden Schicht verschmelzen. Zwischen diesen beiden Chordascheiden erkennt man zu der Zeit, wo dieselben eine gewisse Mächtigkeit erlangt haben, eine äußerst dünne, scheinbar homogene Membran, welche GOETTE jedoch nicht zu isoliren vermochte, und welche er nicht besonders benennt. Er betrachtet sie als ein Bildungsprodukt der äußeren Chordascheide. Weiterhin beschreibt GOETTE Bildungszellen, welche an der Seite des Rückenmarkes, zwischen den Segmentalganglien gelagert, haufenweise auf der äußeren Chordascheide liegen, derselben ansitzen. Das sind die Anlagen der Bogen, welche sich in Knorpel umwandeln. Sie wachsen zu schlanken Spangen aus und entsprechen der Grenze zweier Muskelplatten und verknöchern später an der Oberfläche. Mit der Ausbildung der Bogen gehen gleichzeitig Veränderungen in der äußeren Chordascheide vor sich. Dieselbe wuchert zwischen den Bogenbasen, also intervertebral. Diese Wucherung nennt er Intervertebralwülste. Dieselben verknorpeln in ihrem Inneren und verknöchern an der Oberfläche. Ferner verknöchern, wenn ich GOETTE recht verstehe, die unter den Bogenbasen befindlichen Abschnitte der äußeren Chordascheide und bilden mit den verknöcherten, oberflächlichen Theilen der Intervertebralwülste den knöchernen Doppelkegel. Der knorpelige Theil der Intervertebralwülste liegt dann zwischen diesem und der inneren Chordascheide. Dazu tritt dann noch eine Verknorpelung der Chorda selber, welche aber nach GOETTE nicht allein an der Peripherie, sondern auch im Inneren der Rückensaite auftreten kann.

Weitere Angaben über den Bau und die Entwicklung der Wirbelsäule von Triton sind mir nicht bekannt, wenn ich von den Untersuchungen über die Entstehung und den Bau der Chorda absehe. Wird dieselbe geschildert, so handelt es sich nur um die Wiedergabe der allgemein festgestellten Grundzüge, wie bei BALFOUR<sup>1</sup>, bei WIEDERSHEIM<sup>2</sup> u. A. Ich wende mich daher jetzt zu der Deutung, welche die Befunde erfahren haben.

KÖLLIKER<sup>3</sup> giebt im Allgemeinen an, dass die Amphibien mit den Vögeln und Säugern zu denjenigen Thieren gehören, deren Wirbelkörper

<sup>1</sup> A treatise of comparative embryology. London 1884.

<sup>2</sup> Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1883.

<sup>3</sup> l. c.

einzig und allein aus der äußeren skelettbildenden Schicht entstehen, GEGENBAUR<sup>1</sup> knüpft dagegen allgemeine Betrachtungen an die einzelnen Bestandtheile der Wirbel. Er sagt in seiner ersten Abhandlung, dass die Struktur der Wirbelsäule der Amphibien ein wahres Mittelglied zwischen den Wirbeln der niederen und höheren Vertebraten bilde. Während er die innere Schicht der cuticularen Hülle der Rückensaite als eine den Amphibien allein eigenthümliche ansieht, welche bei den Amnioten wieder verschwindet, betrachtet er die äußere als das eigentliche Homologon der *Elastica interna*, der *Cuticula chordae* der Selachier, Ganoiden und Chimären. Er sagt, den Amphibien fehle sowohl eine *Elastica externa* als eine mittlere, zellenhaltige Chordascheide, welche zwischen den beiden *Elasticae* liegt. Wolle man bei den Amphibien eine der mittleren Chordascheide der Selachier und Chimären entsprechende Gewebspartie annehmen, so könne dies nur eine histologisch gleichartige sein, und als solche wäre nur die Knorpellage zu erachten, welche sich als Intervertebralknorpel um die Chorda entwickelt und nicht selten durch eine fast wie eine homogene Lamelle sich darstellende, zellenlose Grenzschicht gegen den Faserknochen hin abgesetzt ist, so dass man, wenn die Sonderung vollständiger wäre, an eine *Elastica externa* denken könnte. Er giebt diesen Gedanken aber alsbald wieder auf, denn nachdem er hervorgehoben, dass durch die Faserknochenbildung sich die Wirbelsäule der Amphibien der Wirbelsäule der Knochenfische nähere, sagt er, dass allen Amphibien mit dem Auftreten des Intervertebralknorpels ein eigenthümliches Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Fischen gegeben sei. Zugleich wäre mit dieser neuen Bildung eine für die ganze künftige Gestaltung des Wirbelkörpers maßgebende Einrichtung zu Stande gekommen, indem von jetzt an bei den höheren Thieren der intervertebrale Theil der Wirbel, die Peripherie der Wirbelkörper, stärker wuchere und die Chorda verdränge, als der mit den Bogenbasen in Verbindung stehende, centrale Theil derselben (intervertebrale Einschnürung der Rückensaite, gegenüber der vertebralen bei den stundenglasförmigen Wirbeln der Fische). Dadurch, dass sich bei den schwanzlosen Amphibien eine Verbindung des intervertebralen Knorpels mit dem Bogenknorpel und damit eine zusammenhängende Knorpelschicht um die Chorda nachweisen lasse, sei dann ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Selachiern gegeben.

Den Gedanken des Zusammenhanges des Intervertebralknorpels mit dem Bogenknorpel spinnt dann GEGENBAUR<sup>2</sup> in seiner Arbeit: »Über die

<sup>1</sup> l. c.

<sup>2</sup> Jenaische Zeitschrift f. Medicin u. Naturwissenschaften. Bd. III. Jena 1867.

Entwicklung der Wirbelsäule des *Lepidosteus* mit vergleichend anatomischen Bemerkungen« weiter aus. Er verwirft darin die Möglichkeit des stammesgeschichtlichen Zusammenhanges des Intervertebralknorpels mit der zwischen der *Elastica interna* und *externa* gelegenen Wirbelkörperschicht bei den Fischen. Er nimmt an, dass diese mit den beiden Cuticularmembranen von der Chorda gebildet worden sei, und sagt, der Zwischenwirbelknorpel sei ursprünglich mit dem Bogenknorpel eins gewesen, wie sich das bei den Amnioten und den schwanzlosen Amphibien zeigt, und es sei ein Reduktionsvorgang, wenn sich Bogen und Intervertebralknorpel, wie bei den Urodelen, selbständig entwickelten.

Einen anderen Standpunkt nimmt GOETTE in seinen verschiedenen Arbeiten<sup>1</sup> ein. Er verwirft den von GEGENBAUR zuletzt angenommenen Zusammenhang der Bogen mit den Intervertebralwülsten und behauptet, was GEGENBAUR in seiner ersten Arbeit als möglich hinstellt, dass die Intervertebralwülste, nach ihm aber überhaupt die ganze äußere Chordascheide, aus welcher sie hervorgegangen sind, der äußeren Chordascheide der Dipnoer und Selachier, welche zwischen den beiden *Elasticae* liegt und der gleichen Schicht der Teleostier und Knochenganoiden homolog sei. Der Unterschied zwischen den Amphibien und diesen Thieren, namentlich den Selachiern, muss dann darin bestehen, dass bei diesen Thieren die äußere Chordascheide vertebral wuchert, bei den Amphibien dagegen intervertebral sich entwickelt, und dass von den schwanzlosen Amphibien angefangen bis zu den Säugethieren allmählich wieder eine vertebrale Wucherung der äußeren Chordascheide mit dem Aufhören der frühzeitigen Verknöcherung derselben tritt. Nur bei den Cyclostomen und den Stören fehlt nach ihm die äußere Chordascheide, welche durch eine ungemein verdickte *Elastica interna* ersetzt wird.

Ich kann nun nicht weiter gehen, ohne zunächst eines merkwürdigen und überaus wichtigen Fundes zu gedenken, welchen mein verstorbener Freund A. SCHNEIDER<sup>2</sup> machte. Derselbe zeigte an Embryonen von *Acanthias* von 13—20 mm Länge, dass die *Elastica externa* unmittelbar auf der *Cuticula chordae* oder der *Elastica interna* liegt, und dass zwischen diesen beiden Membranen allmählich Zellen auftreten, und zwar zuerst an der ventralen Seite der Chorda, Zellen, von denen SCHNEIDER vermuthet, dass dieselben eingewandert seien. Diese Zellen bilden dann die bei den Elasmobranchiern besonders stark ent-

<sup>1</sup> l. c. Ferner: Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. XV u. XVI. 1878 u. 1879.

<sup>2</sup> Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879.

wickelte Schicht, welche zwischen den beiden *Elasticae* liegt. Die Bogen sitzen nach ihm der *Elastica externa* unmittelbar auf.

BALFOUR, welcher früher<sup>1</sup> der Annahme GEGENBAUR's huldigte, dass die *Elastica externa* an der Außenseite der um die *interna* gelegenen Zellschicht sich bildet, schließt sich in seinem späteren Werke<sup>2</sup> den Anschauungen SCHNEIDER's vollkommen an.

Wenn nun auch RETZIUS, welcher in demselben Jahre seine Arbeit: »Einige Beiträge zur Histiologie und Histochemie der *Chorda dorsalis*«<sup>3</sup> veröffentlichte, die SCHNEIDER'sche Entdeckung nicht erwähnt, so kommt er doch bei seinen Untersuchungen zu demselben Resultat, indem er die bei frühen Embryonen auf der *Cuticula chordae* liegende, schön ausgebildete, elastische Membran als *Elastica externa* ansieht. Freilich vermag er eben so wenig, wie SCHNEIDER und BALFOUR, den Nachweis zu führen, in welcher Weise Zellen zwischen ihr und der *interna* gelangen. Er knüpft aber bei dieser Gelegenheit einige allgemeine Betrachtungen über die *Chorda* und ihre Scheiden an. Seine Untersuchungen betreffen *Petromyzon*, *Acipenser*, *Acanthias*, *Protopterus*, *Ceratodus* und verschiedene Gattungen Amphibien, von diesen namentlich aber *Bufo vulgaris*. Von letzterer behauptet er, dass um die *Cuticula chordae* eine dünne, elastische Membran liege, der außen platte Zellen auflagern. Von diesen nach außen befindet sich dann embryonales Bindegewebe. Seine allgemeinen Betrachtungen gipfeln in Folgendem: die *Cuticula chordae* ist allen Fischen und Amphibien eigenthümlich, allein bei den *Cyclostomen* und den *Knorpelganoiden* verdickt sich dieselbe in außerordentlicher Weise, theils zu einer mehrschichtigen *Cuticula* (*Cyclostomen*), theils zu der bekannten, zellenlosen Faserlage (*Knorpelganoiden*). Die zellenführende Faserlage der *Dipnoi* homologisirt er dann mit der zellenlosen der *Cyclostomen* und *Knorpelganoiden* und hat damit, da die *Elastica externa* dieselbe bedeckt, den Anknüpfungspunkt an die Amphibien gefunden, bei denen ja nach ihm auf der *Cuticularmembran* der *Chorda* die *Elastica externa* liegt. Freilich lässt er es dabei unbestimmt, ob die Abstammung der Faserlage mit und ohne Zellen um die *Chorda* herum aus dieser richtig ist, gegenüber der zwischen den beiden *Elasticae* auftretenden, gleichen Schicht bei den *Elasmobranchiern*, welche nicht *chordalen*, sondern *skeletogenen* Ursprunges ist.

Diese Frage löste ich selber<sup>4</sup> in dem Sinne, dass bei den *Cyclosto-*

<sup>1</sup> A Monograph on the development of elasmobranch fishes. London 1878.

<sup>2</sup> A Treatise of comparative embryology. London 1884.

<sup>3</sup> Archiv für Anatomie und Physiologie. 1884.

<sup>4</sup> Beiträge zur Stammesgeschichte der Wirbelthiere. Jena 1883.

men, den Ganoiden und den Dipnoi die um die Rückensaite gelegene Faserscheide sich aus der Chorda, die gleichgelagerte Schicht bei den Elasmobranchiern aber sich aus der skeletogenen Masse entwickelt.

Gegen diese Annahme wendet sich in der neuesten Zeit LVOFF<sup>1</sup>. Er beschreibt die Verhältnisse bei allen Fischen und Amphibien folgendermaßen:

Um die Chorda und einem an der Oberfläche sich bildenden Chordaepithel bildet sich die Cuticula chordae, oder die *Elastica interna*. Um diese lagert sich eine bindegewebige Scheide, welche weder eine Cuticularbildung, noch aus der Rückensaite entstanden ist. Dieselbe ist aus dem perichordalen, skeletogenen Bindegewebe entstanden und, so weit sie rings die Chorda umgiebt, von der *Elastica externa* umschlossen. Diese Scheide enthält entweder reichlich oder sparsam Zellen, und zwar je nach der häufigeren oder selteneren Durchbohrung der *Elastica externa*. Dabei hebt er von den Amphibien, von denen er Siredon untersuchte, hervor, dass diesen Thieren eine Cuticula chordae fehle. Dem entsprechend deutet er die beiden die Rückensaite unmittelbar umgebenden Lagen als Faserlage und *Elastica externa* und behauptet in der Faserlage Zellen gesehen zu haben, welche durch die *Elastica* gewandert sind.

Bevor ich nun zu meinen eigenen Beobachtungen übergehe, möchte ich Folgendes bemerken. Ich habe von der Anfertigung sagittaler Längsschnitte beinahe gänzlich abgesehen, weil bei solchen die Bogenanlagen weniger vollkommen zu Gesicht kommen. Statt dessen habe ich neben senkrechten Querschnitten Diagonalschnitte angefertigt. Die Präparate waren dabei so orientirt, dass gleichzeitig die Basen der oberen und der unteren Bogen und die volle Ausdehnung der Chorda und der sie umgebenden Hüllen getroffen wurden. Ganz besonders werthvoll, namentlich für das Studium der Hüllen der Rückensaite, waren mir Horizontalschnitte parallel der Längsachse des Thieres, und ich verfuhr gewöhnlich so, dass ich den Rumpf und den Schwanz in drei Stücke zerlegte und das vordere horizontal, das mittlere diagonal und das hintere quer durchschnitt. Nur bei kleineren Thieren begnügte ich mich mit einer Zweitheilung des Rumpfes und Schwanzes und zerlegte dann die vordere Hälfte in Horizontal-, die hintere in Querschnitte.

Auf die erste Entwicklung der Chorda erstreckten sich meine Untersuchungen nicht, da diese, sowie die Umbildung der Chordazellen in hervorragender Weise von früheren Forschern klar gestellt worden ist. Meine Beobachtungen beziehen sich vor allen Dingen auf die Ent-

<sup>1</sup> Vergleichend-anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheiden. Bulletin de la société imp. des naturalistes de Moscou. 1887.



wicklung der Chordascheiden, und ihnen lagen Thiere von 6—28 mm Körperlänge zu Grunde. Die Ausschlag gebenden Entwicklungsstadien liegen dabei zwischen 8 und 13 mm Körperlänge. Ich bedauere, dass mir wegen der vorgertückten Jahreszeit keine jüngeren Stufen zur Verfügung standen, und dass ich somit namentlich die wichtige Frage nach der Entstehung und vor Allem der Umbildung des subchordalen Stranges, welche GOETTE und BALFOUR zum Theil gelöst zu haben glauben, nicht selber zu lösen vermochte, allein ich hoffe, dass sich im weiteren Verlaufe der Forschung dazu noch Gelegenheit genug bieten wird. Ich will aber von vorn herein hervorheben, dass bei den Wassersalamandern, eben so wie bei anderen Wirbelthieren, die Entwicklungsstufen sich nicht unbedingt mit ganz bestimmten Körperlängen decken. Es kommt vor, dass bei gleicher Körperlänge die Entwicklung der in Frage stehenden Theile bei dem einen Thiere mehr vorgeschritten ist, als bei dem anderen, wenn auch nicht so große Unterschiede vorkommen, wie in anderen Thierabtheilungen.

Bei den jüngsten von mir untersuchten Entwicklungsstufen von 6 bis etwa 11 mm Länge erstreckt sich die Rückensaite ohne Einschnürung nach hinten zu allmählich spitz auslaufend durch den Körper. Die Vacuolisirung ist bei 6 mm Länge (Fig. 1) bereits vor sich gegangen, nur auf der Oberfläche der Chorda zeigt sich ein mit Dotterkörnchen vollgepfropft Lager von Zellen, welche in ziemlich gleichen Abständen von einander liegen, das Chordaepithel (Fig. 1 u. 2 *ch.ep*). Die Zellen sind mäßig abgeplattet, polygonal und mit großen, dunklen, ovalen Kernen versehen, deren längste Achsen concentrisch um die Rückensaite in der Frontalebene liegen. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung platten sich die Zellen immer mehr ab (Fig. 10, 11, 12, 13 *ch.ep*) und dabei erscheinen die Kerne auf dem Querschnitt manchmal fädchenartig dünn. Zu gleicher Zeit rücken die Kerne aus einander, und zwar in durchaus ungleichmäßigen Abständen, jedoch so, dass dieselben ventral und unter den Bogenanlagen oft (Fig. 11 *ch.ep*) dichter zusammengedrängt liegen, als an den übrigen Stellen der Oberfläche. Die Dotterkörnchen verschwinden dabei sehr bald, und die Zellen werden vollkommen hell und durchsichtig, ohne nennenswerthe Trübungen ihres Zelleibes. Das Auseinanderrücken der Kerne geschieht durch eine bedeutende Größenzunahme derselben, die Abplattung ist aber die Folge eines Druckes, welchen die an Dicke wachsende, vacuolisirte Rückensaite auf die Oberflächentheile um desswillen ausübt, weil diese unter einer die Chorda vollkommen einhüllenden, widerstandsfähigen, elastischen Membran liegen. Die Ursache der Größenzunahme und der ungleichen Größe der Zellen des Chordaepithels liegt darin,

dass die Vermehrung der Zellen nicht gleichen Schritt hält mit der Größenzunahme der vacuolisirten Chorda, und dass es nur an einzelnen Stellen gelingt, sparsame Kerntheilungsfiguren nachzuweisen.

Um dieses Chordaepithel herum befindet sich eine ursprünglich recht dünne, homogene Cuticularmembran (Fig. 1 u. 2 *c.ch*), die *Cuticula chordae* oder die *Elastica interna* aut., welche von den Zellen desselben gebildet wurde. Dies lässt sich noch daran erkennen, dass die Zellen zuweilen in Vertiefungen des Häutchens gelagert sind, so dass es auf dem Querschnitt oftmals den Anschein hat, als lägen Kerne innerhalb der Cuticula. Ursprünglich ist sie überall gleich dick, später wird sie jedoch in den Zwischenwirbelräumen stärker (Fig. 19 u. 22 *c.ch*) und erreicht in der Mitte derselben, also dem Ende der Wirbel entsprechend, ihre größte Dicke, während sie dagegen vertebral dünn bleibt (Fig. 22). Dort wo sie am dicksten ist, zeigt sie denn auch oftmals concentrische Streifen, als Ausdruck einer Schichtenlagerung. Von einer Faserung habe ich in derselben niemals etwas zu entdecken vermocht. Übrigens will ich dabei die Bemerkung nicht unterlassen, dass die Dicke der Membran je nach den angewandten Reagentien schwankt und eben so nach der Zeit, welche zwischen dem Tode des Thieres und seiner Aufbewahrung bis zum Zerschneiden verflossen ist. Schrumpfung ist nicht gar selten nachzuweisen, und dann gelingt es oft nur mit Mühe die Anwesenheit derselben nachzuweisen.

Dieser *Cuticula chordae* dicht angelagert findet sich dann zuerst bei Tritonen von 7—8 mm Länge nachweisbar eine zweite, anfänglich etwas dünnere Cuticularmembran, die *Cuticula sceleti*, oder die *Elastica externa* aut. (Fig. 3, 6, 7, 13 *c.sc*). Dieselbe ist durchaus nicht mit der eigentlichen Chordascheide, der *Cuticula chordae*, verwachsen, sondern hebt sich, namentlich dann, wenn Schrumpfungen und damit Faltungen an der Oberfläche der Rückensaite entstehen (Fig. 3 *c.sc*), leicht von derselben ab. Sie zerreißt dann oft (Fig. 3), ein Zeichen, dass ihre Festigkeit, ihre Elasticität zu dieser Zeit eine weit geringere ist. Die Dicke derselben ist überall die gleiche, sie verdickt sich aber im Laufe der Entwicklung. In jüngeren Stadien stellt sie eine zweite, äußere, cuticulare Hülle der Rückensaite dar.

Es ist mir gelungen, die Bildung derselben in durchaus unanfechtbarer Weise aufzuklären. Sie ist ein Produkt von Zellen, welche sich ursprünglich auf der *Cuticula chordae* befinden (Fig. 3 *i.z.sch*) und dem sogenannten skeletogenen Gewebe, nicht aber der Rückensaite angehören. Diese Zellen bilden ein epithelartiges Lager auf der Chorda. Sie stellen die äußere, zellhaltige Chordascheide nach GOETTE dar, welche ich aber innerer Zellschicht des skeletogenen Gewebes nenne

(Fig. 1 *i.z.sch*). Die Cuticula sceleti ist eine cuticulare Umwandlung der inneren Oberfläche der Zelleiber dieses Epithels, in welchem man, als Ausdruck eines lebhaften Wachstumsprocesses, oftmals Kerntheilungsfiguren trifft (Fig. 6 *i.z.sch*).

Damit bin ich denn zu dem Bestandtheile der Wirbelsäule gekommen, welcher im Aufbau derselben die größte Rolle spielt, zum skeletogenen Gewebe, und ich hoffe, recht wichtige Beiträge zur Kenntnis desselben bringen zu können, wenn ich auch, wie ich bereits vorhin andeutete, nicht Alles so vollkommen aufzuklären vermag, als es wohl wünschenswerth wäre.

Die Untersuchungen heben mit den 6 mm langen Wassersalamandern an, und bei diesen Thieren zeigt sich Folgendes, ganz gleichgültig, ob man den Rumpf oder den Schwanz untersucht. Im Bereiche der Zwischenräume zwischen den Myomeren, dorsal und ventral in der Mittellinie, von vorn nach hinten gleichmäßig sich ausdehnend, seitlich dagegen vollkommen metamer, zeigt sich um die Cuticula chordae, um das Rückenmark und bis an den Darm gelagert eine Schicht embryonaler, ovaler, zuweilen heller, zuweilen mit Dotterkörnchen vollgepfropfter Zellen (Fig. 1 *i.z.sch*), welche wohl an einander stoßen, sich berühren, aber durchaus nicht nach Art eines Epithels mit einander verbunden sind. Ihre Kerne sind verhältnismäßig klein, rund und auffallend gekörnt. Sie gleichen durchaus den embryonalen Zellen, welche sich im Inneren der Gefäße befinden (Fig. 17 *a*). An dem dorsalen und ventralen Abschnitte der Seitenfläche des Rückenmarkes (Fig. 2), sowie an der ventralen Fläche der Rückensaite sind sie am größten und oft kugelförmig.

Woher stammen nun diese embryonalen Zellen des skeletogenen Gewebes? Darauf vermag ich dies Mal leider keine bestimmte Antwort zu geben, da mir wie gesagt das Material an jüngeren Thieren fehlte, Thatsache aber ist, dass sich an der ventralen Fläche der Rückensaite (Fig. 1 u. 2), zwischen den beiden Muskelhälften des Körpers, die größte Anhäufung derselben findet, und in dieser, welche sich durchaus zusammenhängend von vorn nach hinten erstreckt, befindet sich in der Medianebene gelagert der rundliche subchordale Strang (Fig. 1 und 2 *sch.str*), dessen rundliche, sonst ganz gleich aussehende Zellen dicht gedrängt sich gegenseitig an einander abplatten und somit auf der Flächenansicht ein epithelartiges Ansehen darbieten (Fig. 4 *sch.str*). Ob nun diese subchordale, embryonale Zellmasse aus den hellglänzenden Zellen des subchordalen Stranges entsteht, vermag ich nicht zu sagen, da es mir niemals gelang, Kerntheilungsfiguren innerhalb der Zellen desselben zu sehen, während solche in der Umgebung desselben reich-

lich vorhanden waren. Somit zweifle ich vorläufig daran und neige mich mehr der Ansicht zu, dass sie den Gefäßen ihre Entstehung verdanken. Eben so muss ich es vorläufig dahin gestellt sein lassen, obgleich es mir im höchsten Grade wahrscheinlich erscheint, ob die zwischen den Muskelsegmenten bis in die dorsale Mittellinie eingelagerten, embryonalen Zellmassen des skeletogenen Gewebes sich aus dieser subchordalen Zellanhäufung gebildet und ventrodorsal vorgeschoben haben. Es wird nicht ganz leicht sein, diesen Punkt zu entscheiden. In dem Maße aber, wie aus uns unbekanntem Gründen die Muskelsegmente in ihrer Mitte von der Rückensaite und dem Rückenmarke, denen sie ursprünglich dicht anlagen (Fig. 2), abrücken, rücken die metameren Zellmassen des skeletogenen Gewebes nach, treffen dann, der Mitte der Muskelsegmente entsprechend, von vorn und hinten her kommend zusammen und bilden um das Rückenmark und um die Rückensaite ein zusammenhängendes Zellager epithelialen Charakters, an welchem man keine Spur der ursprünglichen Gliederung mehr entdecken kann. In demselben Augenblicke nenne ich diese Lage innere Zellschicht des skeletogenen Gewebes (Fig. 2 *i.z.sch.*). Das Rückenmark wird aber bei diesem Bildungsvorgang nicht allein umhüllt, sondern dasselbe geschieht auch mit den Spinalganglien (Fig. 5 *gl.*), und zwar ordnen sich die Zellen sowohl außen, wie innen um dieselben herum, scheiden sie ein. Damit ist denn die Grundlage der bindegewebigen Umhüllung der Ganglien gegeben. Ist nun die innere Zellschicht des skeletogenen Gewebes eine vollständige, zusammenhängende Scheide geworden, dann beginnt einmal die Bildung der Cuticula sceleti oder der *Elastica externa*, zweitens aber platten sich die Zellen, welche seitlich zwischen dem Rückenmark, der Rückensaite und den Muskelsegmenten liegen (Fig. 4, 5), ab, während die, welche in den Zwischenmuskelräumen liegen (Fig. 5), ihren ursprünglichen embryonalen Charakter einstweilen beibehalten. Diese Abplattung der Zellen und Kerne beruht wohl auf einem Druck, welchen das wachsende Rückenmark und die wachsende Chorda auf dieselben ausüben können, da sie zwischen diesen Organen und den Innenflächen der Myomeren liegen. Mit dieser Abplattung geht zu gleicher Zeit eine Formänderung derselben Hand in Hand, die Zellen bilden ein Epithel und erscheinen an der Rückensaite groß und polyedrisch (Fig. 9 *i.z.sch.*).

Bilden nun ursprünglich die Zellen dieser Schicht ein ziemlich gleichmäßiges Lager, in welchem die Kerne in ziemlich gleichen Abständen liegen, so ändert sich dies alsbald. Der jetzt zu schildernde Bildungsprozess zeigt sich in seinen ersten Anfängen bereits bei Thieren von 8 mm Länge. Die Zellen beginnen der Mitte der Muskelseg-

mente entsprechend zu wuchern und bilden allmählich bei 8 mm Länge ein dicht gedrängtes Lager (Fig. 8 *iv*), in welchem die Kerne quer zur Längsachse der Rückensaite stehen und in welchem die Zellen schmale, unregelmäßige Polyeder darstellen (Fig. 9 *iv*). Ursprünglich einschichtig, werden diese Zellen alsbald zwei-, ja mehrschichtig (Fig. 10 *iv*). Diese Wucherungen erscheinen in regelmäßiger Aufeinanderfolge zuerst in der ventralen Mittellinie (Fig. 8 *iv*) und zu beiden Seiten der dorsalen, entsprechend den Stellen, wo in den Zwischenräumen der Muskelsegmente die Bogenanlagen entstehen (Fig. 10 *iv*). Ich nenne dieselben *Intervertebralwülste* oder *Zwischenwirbelknorpelanlagen*, weil damit die Grundlage zur Bildung des *Intervertebralknorpels* gegeben ist. Ob nun aber der ventrale Wulst früher entsteht, als die dorsalen, das muss ich dahin gestellt sein lassen, jedenfalls sehen wir mit dem Beginn dieser Wucherungen wichtige Veränderungen an der *Cuticula sceleti* vor sich gehen.

Diese Membran ist ja ursprünglich eine eben so zusammenhängende Scheide, wie die *Cuticula chordae*, allein sie schmilzt an den Stellen, wo die *Intervertebralwülste* sich zu bilden anfangen (Fig. 6, 7, 10 *iv* und *c.sc*), also *intervertebral*. Es entstehen in ihr Löcher (Fig. 7 *iv*), deren Ränder oft wie angefressen aussehen. Dieser Schwund schreitet in demselben Maße fort, wie die *Zwischenwirbelwülste* sich um die Rückensaite herum ausdehnen und verschmelzen (Fig. 10 *iv*). Dabei kommen dieselben unmittelbar auf der *Cuticula chordae* zu liegen (Fig. 10, 12 *iv*), und wenn dann, wie es geschieht, die *Intervertebralwülste* rings um die *Chorda* zur Vereinigung kommen, so ist die *Cuticula sceleti* oder die *Elastica externa* in regelmäßig auf einander folgende, den späteren Wirbeln entsprechende Stücke zerfallen, und zwischen ihnen bilden die *Zwischenwirbelwülste* regelmäßige, ringförmige Zellmassen. Trotzdem lässt sich an den letzteren noch eine Zeit lang der gesonderte Ursprung nachweisen (Fig. 11, 13, 19 *iv*), in so fern man dieselben ventral und zu beiden Seiten der dorsalen Mittellinie am stärksten entwickelt findet. Ist nun die *Cuticula sceleti* oder die *Elastica externa* *intervertebral*, der Mitte der Muskelsegmente entsprechend, geschmolzen (Fig. 11), so schieben sich die Zellen der Anlagen der *Zwischenwirbelknorpel* zwischen die beiden *Cuticularmembranen* (Fig. 12, 13 *iv*) und heben die *Cuticula sceleti* von der *Cuticula chordae* ab (Fig. 13). Das geschieht durch ein Auswachsen nach vorn und hinten, und die Segmente der *Cuticula sceleti* werden dadurch zu *amphicölen*, stundenglasförmigen, *bikonkaven* Doppelkegeln (Fig. 22 *c.sc*). Damit ist dann die eigentliche Grundlage der *Wirbelkörper* gebildet. Das Wachstum dieser nach vorn und hinten gleichmäßig keilförmig

sich vorschiebenden Intervertebralmassen erfolgt anfänglich ebenfalls ventral und zu beiden Seiten der dorsalen Mittellinie (Fig. 13 *iv*), später aber dehnen sie sich auch seitwärts aus und umfassen dann auch im Bereich der Mitte der Wirbelkörper, ohne jedoch vollkommen die Mitte zu erreichen, die Chorda. Gleichzeitig verkorpeln die zwischen die Cuticularmembranen eingewucherten Zellen (Fig. 19 u. 22 *iv*), und damit bilden sich die Zwischenwirbelknorpel, welche sich auf zwei Wirbelhälften vertheilen. Die Segmente der Cuticula sceleti oder der *Elastica externa* verkalken später und bilden dann den centralen, bikonkaven Wirbelkörper. Auch die vorderen Theile der Zwischenwirbelknorpel unterliegen dem Verkalkungsprocess. Mit diesen Vorgängen verknüpft sich die bekannte, vertebrale Wucherung des Chordaepithels, die Bildung des Chordaknorpels, welcher den vacuolisirten Theil der Rücken- saite in der Mitte derselben zu einem *Funiculus chordae* zusammen- drängt. Während aller dieser Vorgänge bleibt der Theil der inneren Zellschicht des skeletogenen Gewebes, welcher das Rückenmark um- giebt, als eine dicht an dasselbe sich anschmiegende Zellscheide be- stehen (Fig. 15, 16, 17), dagegen machen sich sowohl um die Chorda, wie um das Rückenmark und deren Hüllen, als um die Gefäße Bil- dungsvorgänge geltend, zu deren Beschreibung ich mich jetzt wende.

Bei Thieren von 8—9 mm Körperlänge wiederholen sich die Bil- dungsvorgänge der inneren Zellschicht des skeletogenen Gewebes. Es zeigen sich abermals Wucherungen embryonaler Zellen, welche, wie ich aus der Menge der an den Wänden der Gefäße auftretenden Kern- theilungsfiguren schließen muss, von der subchordalen Zellmasse aus- gehen (Fig. 13), ohne dass ich mit Bestimmtheit eine Betheiligung des subchordalen Zellstranges (Fig. 15 *sch.str*), welcher mit 12—13 mm Körperlänge vollkommen verschwunden ist, zu behaupten oder zu ver- neinen im Stande bin. Diese embryonalen Zellmassen, deren Aussehen dasselbe ist (Fig. 14 *a.z.sch*), wie das der inneren Zellschicht des ske- letogenen Gewebes, lagern sich (Fig. 14) sowohl dorsal wie ventral in die Zwischenräume der Muskelsegmente, verhalten sich also dort ebenfalls vollkommen metamer. Sie lagern sich dabei nicht allein seitlich an die Chorda und das Rückenmark, sondern auch seitlich an die Wand der Bauchhöhle (Fig. 14). An der Seite des dorsalen Ab- schnittes der Wirbelsaite und des ventralen Abschnittes des Rücken- markes wuchern dieselben ganz besonders auf der inneren Zellschicht (Fig. 14 *a.z.sch*). Sie stellen in ihrer Gesammtheit die äußere Zellschicht des skeletogenen Gewebes dar, und bilden an der zuletzt genannten Stelle (Fig. 15, 18 *ba*) und ventral die Bogenanlagen.

Wie die inneren, so benutzen auch die äußeren Zellen des skeleto-

genen Gewebes die Lücken der benachbarten Körperteile, um sich in ihnen als in den *Loci minoris resistentiae* auszubreiten. Da das nicht allein die großen, über den ganzen Körper, von vorn nach hinten sich ausdehnenden Zwischenräume zwischen der rechten und der linken Muskulatur, sondern auch die metameren Zwischenräume zwischen den Muskelsegmenten sind, so begreift sich, wie hier zuerst die Entwicklung und die Ausbreitung des skeletogenen Gewebes stattfindet. Von den Zwischenmuskelräumen sowohl im Bereich des Rückenmarkes, als der Chorda breiten sich dann diese Zellen zunächst in einfacher Schicht (Fig. 15 *a.z.sch*) nach vorn und hinten hin aus. Das geschieht in demselben Augenblicke, wo zwischen den Muskelsegmenten der Rückensaite und dem Rückenmarke Platz geschaffen wird, und zwar wahrscheinlich dadurch, dass die Muskelsegmente, welche zuerst (Fig. 16) der inneren Zellschicht, wie früher der *Cuticula chordae*, dicht anliegen, von derselben abrücken. Welche Gründe dabei ins Spiel kommen, vermag ich leider nicht anzugeben. Am spätesten erfolgt dieses Auswachsen an der Mitte der Seitenfläche der Chorda (Fig. 15), da hier das Anliegen der Muskelsegmente am längsten dauert. Ist diese Umwachsung vollendet, dann beginnen die vorhin erwähnten Bogenanlagen, welche den Zwischenräumen zwischen den Myomeren entsprechend gelagert sind, besonders zu wuchern und gleichzeitig beginnt dann in der Mitte derselben, unmittelbar auf der Rückensaite (Fig. 18 *ba*), sowohl seitwärts vom Rückenmark, wie am Schwanze, seitlich von den großen, in der Mittellinie gelegenen Gefäßen die Umwandlung einzelner Zellen zu Knorpelzellen. Damit ist die Bildung der knorpeligen Neur- und Hämaphysen eingeleitet. Die Bogenanlagen und mit ihnen die central gelegenen Knorpel wachsen dann (Fig. 22 *nap.hap*) um das ganze Rückenmark, beziehungsweise um die Gefäße herum, unter steter Vermehrung ihrer Zellen, deren Theilungsfiguren man häufig findet (Fig. 18). Gleichzeitig verdichten sich die an der Oberfläche der Knorpel befindlichen Zellen zum Perichondrium, während die peripheren, inneren am Rückenmark zur bindegewebigen Rückenmarkshülle (Fig. 17) und die peripheren, äußeren zu lockerem Bindegewebe auswachsen. Die zwischen den Bogenanlagen (Fig. 22) gelegenen Massen der äußeren Zellschicht des skeletogenen Gewebes machen einen ähnlichen Bildungsprocess durch, nur dass es in ihnen nicht zur Bildung von Knorpelmassen kommt, welche sonst den *Intercalaria* der Fische entsprechen würden. Sie bilden mit ihren Zellen, die den Bogenknorpeln entsprechen, die Zwischenbogenbänder.

Nach diesen Entwicklungsvorgängen beginnt dann an den Zellen des Perichondrium, sowie an den Zellen der äußeren Zellschicht des

skeletogenen Gewebes, welche der Außenfläche der Cuticula sceleti anliegen, und zwar zunächst an der ventralen Oberfläche derselben die Verknöcherung (Fig. 20 k), welche allmählich rings um die Zellen vorschreitend bewirkt, dass diese innerhalb der Knochensubstanz lagern. Es bildet sich der perichondrale oder Belegknochen. Sowie dieser Verknöcherungsprocess vorschreitet, verschwindet die Grenze gegen die Cuticula sceleti, den centralen Doppelkegel mehr und mehr (Fig. 21), und schließlich lässt sich keine Spur derselben mehr nachweisen.

Dies meine Beobachtungen über die nach meiner Ansicht wichtigsten Vorgänge bei der Entwicklung der Wirbelsäule des Wassersalamanders, welche vor Allem auch in dem Nachweis metameren Verhaltens des skeletogenen Gewebes gipfeln. Im Übrigen entfernen sie sich, wie man finden wird, nicht so sehr von denen, welche andere Forscher gemacht haben, am meisten allerdings von denen LvOFF's. Das Meiste haben bereits KÖLLIKER, GEGENBAUR, GOETTE etc. gesehen, nur die Deutung der Thatsachen musste vielfach in anderer Richtung erfolgen und Dinge, auf welche die früheren Untersucher nur geringen Werth legten, mussten in den Vordergrund des Interesses gerückt werden. Von diesen will ich das Wichtigste gleich von vorn herein hervorheben, und das ist die Cuticula sceleti, oder die *Elastica externa*. Diese wurde bisher in ihrer Bedeutung entweder nicht gehörig erkannt, oder sogar verkannt, und doch ist sie es, welche neben der Metamerie des skeletogenen Gewebes in vergleichend anatomischer Beziehung die größte Bedeutung besitzt und zur Aufstellung folgenden Satzes nöthigt:

Die geschwänzten Amphibien gehören zu den Wirbelthieren, welche eine *Elastica externa*, und welche eine zwischen *Elastica externa* und *interna*, oder wie ich sie nenne *Cuticula sceleti* und *chordae* gelegene, aus dem skeletogenen Gewebe, aber nicht aus der *Chorda* entstandene Scheide der Wirbelsaite besitzen. Diese wird von den Autoren als *Intervertebralknorpel* bezeichnet.

Diesen Satz, wenn auch nicht zuerst aufgestellt, so doch streng bewiesen zu haben, glaube ich, darf ich mir zum Verdienst anrechnen, und nachdem der einmal gesichert ist, so wird es in Zukunft darauf ankommen nachzuweisen, bei welchen Thieren eine solche *Cuticula sceleti* vorkommt und wo sie fehlt. Wenn LvOFF rundweg behauptet, sie käme allen Fischen und Amphibien zu, so ist diese Behauptung recht kühn, und zwar um desswillen, weil er wohl einzelne Entwicklungsstufen in den verschiedenen Fisch- und Amphibienabtheilungen untersucht hat, aber nur nicht die, auf welche es vor allen



Dingen ankam, die frühen, und auch diese nicht in zusammenhängender Reihe. Dieser Vorwurf trifft aber nicht LVOFF allein, er trifft auch mich, weil meine Beobachtungen seiner Zeit eben so lückenhaft waren. In Folge dessen mussten meine Schlussfolgerungen allgemeiner Natur auf unsicherem Boden stehen. Mit der Schaffung einer festen Unterlage für ein sicheres Urtheil über die Bedeutung der Chordascheiden bei den Wirbelthieren bin ich jetzt beschäftigt, und ich hoffe diese Beobachtungen in nicht zu ferner Zeit beenden zu können, wenn es mir nur gelingt, geeignete Entwicklungsstufen von *Acipenser* und von den *Dipnoi* zu bekommen. Ich wage es hiermit, meinen Fachgenossen die Bitte vorzulegen, mich mit solchem Material freundlichst unterstützen zu wollen, wäre es auch nur durch Übersendung von Schwanzstücken.

Ich möchte nun noch zum Schluss die Funde meiner Vorgänger mit meinen eigenen in Einklang zu bringen suchen.

Leider ist mir dies bei LVOFF fast unmöglich, da er nicht allein entgegen meinen Angaben, sondern auch entgegen denen der übrigen Autoren den Amphibien eine *Cuticula chordae* abspricht und ihnen nur eine äußere zellhaltige Faserschicht und um diese herum eine *Elastica externa* zuschreibt. Betrachte ich seine Abbildungen genau, so kann ich mich des Verdachtes nicht erwehren, dass er wohl das Richtige gesehen, aber dasselbe falsch gedeutet hat. Seine Fig. 48 und 49, älteren Thieren entnommen, zeigen die Faserschicht so, wie sich die *Cuticula chordae* im weiteren Verlaufe der Entwicklung darstellt, wenn die Streifung auch nicht immer bei den Salamandern so ausgeprägt ist. Die *Elastica sceleti* ist richtig gezeichnet und als *Elastica externa* gedeutet. Dass seine Faserschicht, die ich als *Cuticula chordae* deute, Zellen enthält, folgert er aus dem Verhalten der Chordascheide eines sehr jungen, 4,5 cm langen Axolotls, welchen er in seiner Fig. 20 darstellt. Auf beiden Seiten einer Membran lagern Zellen, und die Membran deutet er schlankweg als *Elastica externa*. In einem so jungen Stadium, welches etwa der Entwicklungsstufe eines 5—6 mm langen Triton entsprechen würde, sind entweder beide *Cuticulae* noch nicht gebildet, sondern nur die *Cuticula chordae*, oder dieselben sind so dünn und zart, dass sie leicht als eine einfache Cuticularmembran imponiren, auf deren Unterfläche dann das Chordaepithel, auf deren Außenfläche dagegen die Zellen der skelettbildenden Schicht haften. Ich halte mich zu diesen Zweifeln berechtigt, weil, so weit meine eigenen, wenn auch nicht sehr ausgedehnten Untersuchungen reichen, dieselben zeigen, was auch die Beobachtungen anderer Forscher, die sich eingehend mit dem Axolotl beschäftigt haben, lehren, dass der Bau und

die Entwicklung der Wirbelsäule der sämtlichen Urodelen im Wesentlichen gleich ist.

Am nächsten von Allen steht mir in den Beobachtungen GOETTE, und eigentlich scheidet uns hinsichtlich der Thatsachen nichts. Nur die Deutungen stimmen nicht überall überein. GOETTE hat klar und scharf die Bedeutung seiner äußeren zellhaltigen Chordascheide, meiner inneren Zellschicht des skeletogenen Gewebes, welche auf der *Cuticula sceleti* oder der *Elastica externa* liegt, hervorgehoben. Darin freilich geht er zu weit, dass er gegenüber GEGENBAUR, welcher den Zusammenhang derselben mit dem embryonalen Bindegewebe, meiner äußeren Zellschicht des skeletogenen Gewebes, behauptet, eine strenge Sonderung dieser beiden Lagen durchführt. Ich bin der Ansicht, dass GEGENBAUR durchaus Recht hat. Übrigens gießt auch GOETTE schließlich Wasser in seinen Wein, indem er sagt, er habe nichts dagegen, wenn man beide Lagen als Bestandtheile einer skeletogenen Schicht betrachte. Damit steht er denn im Grunde auf demselben Boden, auf welchem GEGENBAUR und eigentlich auch alle übrigen Forscher stehen. Die Bedeutung der *Cuticula sceleti*, welche er wohl gesehen hat, hat er weder in ihrer Bildung, noch in ihrer Umbildung völlig erkannt. In dieser Beziehung ist GEGENBAUR ihm vorausgeeilt, wohl aber hat er sich dadurch ein Verdienst erworben, dass er die in der ersten Arbeit von GEGENBAUR aufgestellte Hypothese, welche er in der zweiten vollkommen aufgab, von der Bedeutung des Zwischenwirbelknorpels nicht allein wieder aufnahm, sondern dass er zugleich nachwies, dass der Zwischenwirbelknorpel zu der bei den Elasmobranchiern und den Dipnoi zwischen den beiden *Cuticulae* befindlichen Zellmasse in Beziehung stände. Diese Gleichheit, welche vor allen Dingen auch RETZIUS annimmt, ist freilich so lange noch nicht streng bewiesen, als der Bildungsprocess dieser Zellmassen bei den Haien, den Rochen und den Dipnoi noch nicht in lückenloser Reihenfolge erkannt worden ist, allein ein Verdienst GOETTE's ist es, und kein unerhebliches, diese Gleichheit wahrscheinlich gemacht zu haben. Hätte GEGENBAUR an den Aufstellungen seiner ersten Arbeit festgehalten, so wäre dasselbe ihm unzweifelhaft zuzuerkennen.

Die Aufgabe der Zukunft, mit deren Lösung ich jetzt beschäftigt bin, wird es demnach sein, durch Untersuchung lückenloser Entwicklungsreihen festzustellen, in welcher Weise bei den Fischen die zwischen den beiden *Cuticularscheiden* der *Chorda* befindliche Gewebsmasse entsteht und wie weit sich die Bildung zweier *Cuticulae* um die Rückensaite in der Wirbelthierreihe erstreckt. Dabei kommt die Frage dann auch zur Lösung, ob die beiden Membranen in derselben Weise

gebildet werden, wie das vor Allem von SCHNEIDER für die Elasmobranchier und ferner für die Urodelen nachgewiesen ist.

Breslau, September 1894.

## Erklärung der Abbildungen.

### Buchstabenerklärung.

*a*, Aorta.

*ba*, Bogenanlage.

*c.ch*, Cuticula chordae s. *Elastica interna*.

*ch.ep*, Chordaepithel.

*c.sc*, Cuticula sceleti s. *Elastica externa*.

*gl*, Spinalganglien.

*hap* Hämapophysenknorpel.

*iv*, Intervertebralgewebe.

*a.z.sch*, äußere Zellschicht des sceletogenen Gewebes.

*i.z.sch*, innere Zellschicht des sceletogenen Gewebes.

*k*, Wirbelknochen.

*nap*, Neurapophysenknorpel.

*Rm*, Rückenmark.

### Tafel I.

Fig. 1. Querschnitt durch den Rumpfabschnitt der Wirbelsäule eines 6 mm langen Triton taeniatus. Präparat aus Chromsäure, FLEMMING'scher Lösung und Hämatoxylin im Bereich des Zwischenmuskelraumes.

Fig. 2. Querschnitt durch den Rumpftheil der Wirbelsäule eines 6 mm langen Triton taeniatus. Präparat aus Chromsäure, FLEMMING'scher Lösung und Hämatoxylin im Bereich der Mitte der Muskelsegmente.

Fig. 3. Theil eines Querschnittes des Rumpftheiles der Wirbelsäule eines 8 mm langen Triton taeniatus. Präparat aus Chromsäure und Boraxkarmin.

Fig. 4. Horizontalschnitt durch den ventralen Theil des Rumpfes eines 8 mm langen Triton taeniatus. Präparat aus Chromsäure und Hämatoxylin.

Fig. 5. Horizontalschnitt durch den dorsalen Theil des Rumpfes eines 8 mm langen Triton taeniatus. Präparat aus Chromsäure, Hämatoxylin und EHRLICH'schem Gemisch.

Fig. 6. Horizontalschnitt durch den dorsalen Theil des Rumpfes eines 8 mm langen Triton taeniatus, um die Einschmelzung der Cuticula sceleti zu zeigen. Präparat aus Chromsäure und Boraxkarmin.

Fig. 7. Theil des obigen Präparates bei stärkerer Vergrößerung.

### Tafel II.

Fig. 8. Horizontalschnitt durch den ventralen Theil des Rumpfes eines 44 mm langen Triton taeniatus. Präparat aus Chromsäure und Boraxkarmin.

Fig. 9. Die Zellen der inneren Zellschicht des skeletogenen Gewebes und die Zellen des Intervertebralschwammes, mit durchschimmernden Kernen des Chordaepithels, von einem 44 mm langen Triton taeniatus. Präparat aus Chromsäure und EHRLICH'schem Gemisch.

Fig. 10. Dorsaler Theil eines Querschnittes durch die Rumpfwirbelsäule eines 44 mm langen *Triton taeniatus*. Präparat aus Chromsäure und Boraxkarmin.

Fig. 11. Querschnitt durch den Rumpftheil der Wirbelsäule eines 43 mm langen *Triton taeniatus*, um die Verschmelzung der Intervertebralwülste zu zeigen. Präparat aus Chromsäure und Hämatoxylin.

Fig. 12. Theil eines Diagonalschnittes durch die Rumpfwirbelsäule eines 43 mm langen *Triton taeniatus*, um das Einwuchern der Intervertebralwülste zu zeigen. Präparat aus Chromsäure und Hämatoxylin.

Fig. 13. Querschnitt durch den Rumpftheil der Wirbelsäule eines 43 mm langen *Triton taeniatus*, im Bereich der Mitte eines Wirbelkörpers. Präparat aus Chromsäure und Hämatoxylin.

Fig. 14. Senkrechter Längsschnitt tangential zum dorsalen Theil der Seitenfläche der Wirbelsäule eines 9 mm langen *Triton taeniatus*. Präparat aus Chromsäure und Boraxkarmin.

### Tafel III.

Fig. 15. Querschnitt durch den Rumpftheil der Wirbelsäule eines 9 mm langen *Triton taeniatus*, im Bereich des Zwischenraumes zwischen zwei Myomeren. Präparat aus Chromsäure, FLEMMING'scher Lösung und Hämatoxylin.

Fig. 16. Querschnitt durch den Rumpftheil der Wirbelsäule eines 9 mm langen *Triton taeniatus*, im Bereich der Mitte eines Muskelsegmentes. Präparat aus Chromsäure, Hämatoxylin und KLEINENBERG'scher Lösung.

Fig. 17. Querschnitt durch den Schwanzabschnitt der Wirbelsäule eines 42 mm langen *Triton taeniatus*, im Bereich des Zwischenraumes zwischen zwei Myomeren. Präparat aus Chromsäure, Hämatoxylin und KLEINENBERG'scher Lösung.

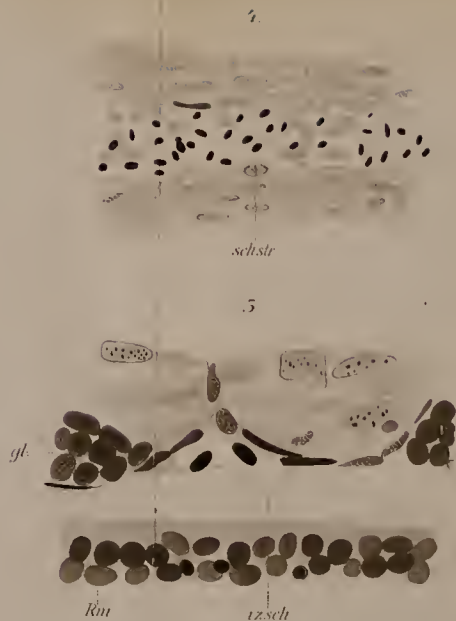
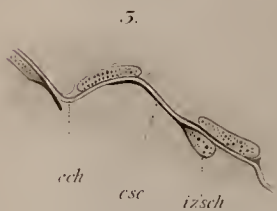
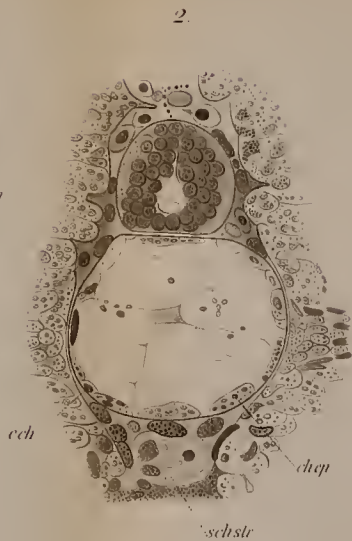
Fig. 18. Querschnitt durch den Schwanzabschnitt der Wirbelsäule eines 43 mm langen *Triton taeniatus*, mit der ersten Bildung der Neurapophysenknorpel. Präparat aus Chromsäure und Hämatoxylin.

Fig. 19. Querschnitt durch den Rumpftheil der Wirbelsäule eines 4,9 cm langen *Triton taeniatus*, im Bereich des Zwischenwirbelknorpels. Präparat aus Chromsäure, FLEMMING'scher Lösung und Hämatoxylin.

Fig. 20. Stück eines Querschnittes durch den dorsalen Theil der Wirbelsäule eines 4,9 cm langen *Triton taeniatus*, um den Beginn der Verknöcherung zu zeigen. Präparat aus Chromsäure, FLEMMING'scher Lösung und Hämatoxylin.

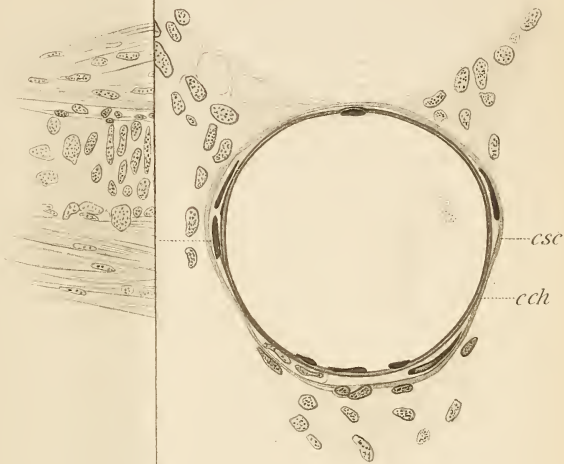
Fig. 21. Theil eines Diagonalschnittes durch die Rumpfwirbelsäule eines 2,2 cm langen *Triton taeniatus*, um die Verschmelzung der verknöcherten *Elastica sceleti* mit dem Belegknochen des Wirbels zu zeigen. Präparat aus Chromsäure, FLEMMING'scher Lösung und Hämatoxylin.

Fig. 22. Diagonalschnitt durch einen Theil der Schwanzwirbelsäule eines 4,9 cm langen *Triton taeniatus*. Präparat aus Chromsäure, FLEMMING'scher Lösung und Hämatoxylin.

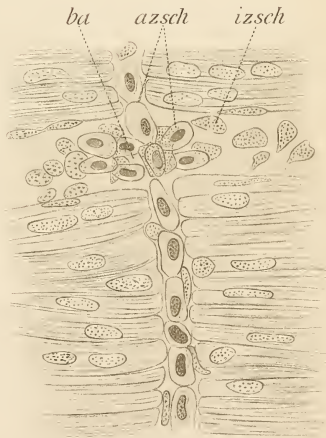




13.



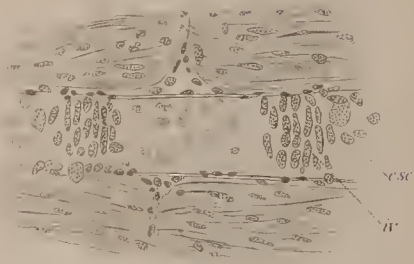
14.



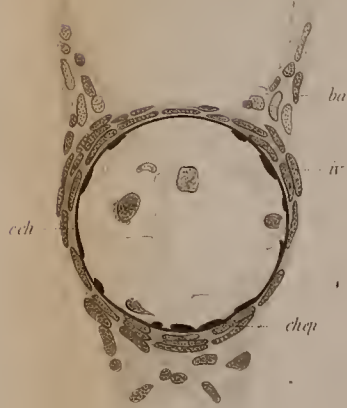




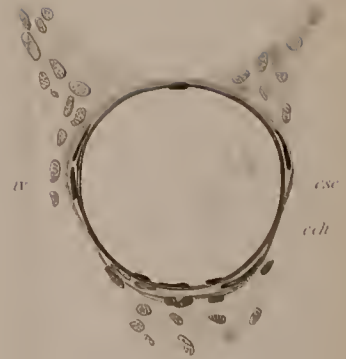
8.



11.



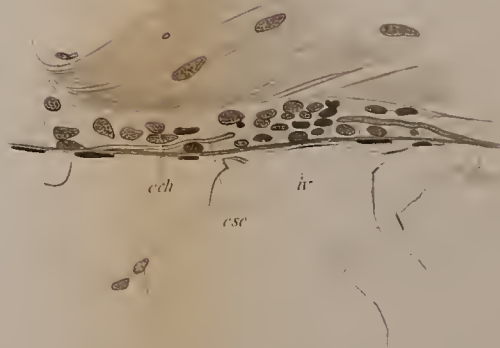
15.



9.

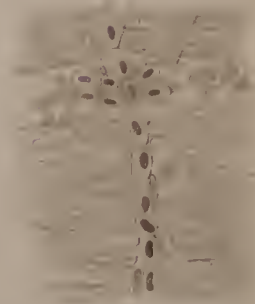


12.

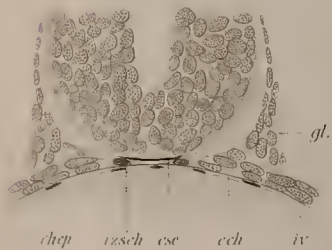


14.

ba izsch izsch



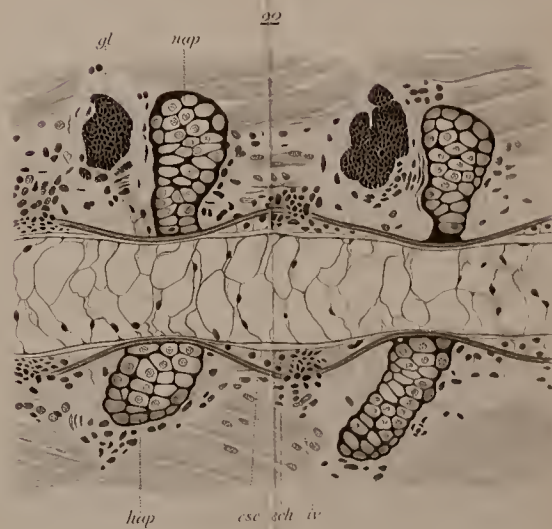
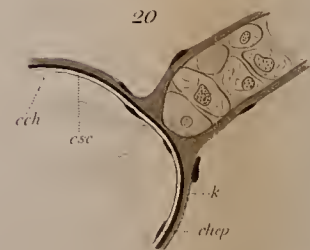
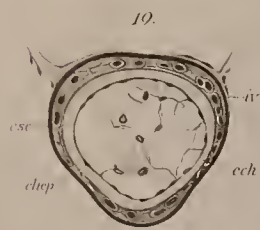
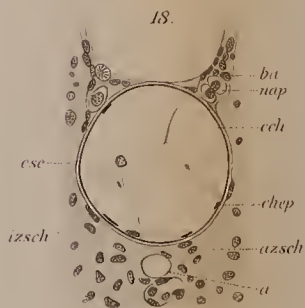
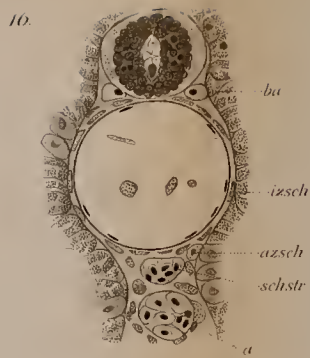
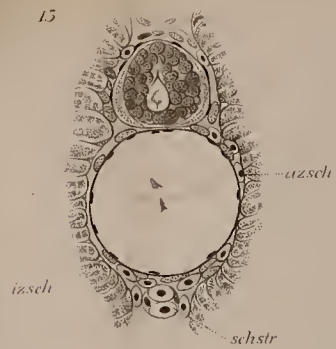
10.











# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [53\\_Supp](#)

Autor(en)/Author(s): Hasse Carl

Artikel/Article: [Die Entwicklung der Wirbelsäule von Triton taeniatus. Erste Abhandlung über die Entwicklung der Wirbelsäule. 1-20](#)