

Untersuchungen zur Kenntnis des Wirbelbaues von *Amia calva*.

Von

Ludwig Schmidt,

Cand. rer. nat., Hilfsassistent am zoologischen Institute zu Straßburg i/E.

Mit Tafel XXXIV und 5 Textfiguren.

In den zahlreichen Arbeiten über das Skelettsystem von *Amia calva*, dem einzigen recenten Vertreter einer in früheren geologischen Epochen sehr zahlreichen Familie der Knochenganoiden, vermisst man überall ein genaueres Eingehen auf den eigenartigen Bau der Wirbelsäule. Die Autoren lassen es entweder lediglich bei einer Beschreibung der äußeren Verhältnisse bewenden, oder erklären sie in Anlehnung an die Definitionen, welche die Paläontologen für die fossilen Amiaden aufgestellt haben (BAUR).

Dies erklärt sich aber daraus, dass eine Untersuchung mit Hilfe der neuen Schnittmethode bisher noch von keiner Seite unternommen worden ist. Ich bin desshalb meinem verehrten Lehrer und Chef, Herrn Professor GOETTE, zu Danke verpflichtet, dass er mich zu dieser Untersuchung veranlasst und durch Überlassung des im hiesigen zoologischen Institute vorhandenen Materials von *Amia calva* die vorliegende Arbeit ermöglicht hat. Auch sei es mir an dieser Stelle gestattet, demselben für das rege Interesse, welches er meiner Arbeit jederzeit entgegenbrachte, sowie für die durch Rath und That ertheilte Unterstützung hiermit öffentlich zu danken.

Das Material, welches meiner Bearbeitung zur Verfügung stand, war eine macerirte, getrocknete Wirbelsäule und ein in Alkohol konservirtes Exemplar von *Amia calva*.

Die Befunde an dem erstgenannten Objekt waren folgende: die Wirbelsäule zählt 86¹ diskrete Wirbel; von welchen 39 der Rumpf- und 47 der Caudalregion angehören.

¹ Es sind dabei die zwei mit der hinteren Schädelpartie verwachsenen Wirbel nicht mit eingerechnet.

Die beiden vordersten Rumpfwirbel sind schmale Scheiben. Sie lassen sich wegen dieser Modifikation eben so wenig, wie die mit dem Schädel verschmolzenen Wirbel, in einen durchgreifenden Vergleich mit den übrigen Wirbeln setzen.

Im Übrigen kennzeichnen sich die Rumpfwirbel durch ihre Länge und durch den Besitz oberer und unterer Bögen. Die oberen Bögen sitzen auf der hinteren Hälfte der Wirbelkörper auf und greifen mit einem kleinen Fortsatz über den folgenden Wirbel hinüber. FRANQUE und nach ihm SHUFELDT weisen ihnen eine völlig intervertebrale Lage an; nach ihren Abbildungen ruht die Basis eines oberen Bogens zur einen Hälfte auf dem einen ihm eigentlich zugehörigen Wirbelkörper, zur anderen aber auf dem zunächst folgenden, so dass die hintere Kante der Basis mit der vorderen des je folgenden Bogens zusammenstößt. Dies habe ich bei meinem Exemplar nicht finden können; es besteht vielmehr hier ein unverkennbarer Zwischenraum zwischen den einzelnen Bogenbasen. Bei der Besprechung des in Alkohol konservirten Stückes werde ich noch Gelegenheit nehmen, FRANQUE'S Darstellungen einer näheren Kritik zu unterziehen.

Obere Dornfortsätze existiren in der Rumpffregion nicht; die beiden Bogenenden verlaufen neben einander her, ohne eine Verschmelzung einzugehen.

Die unteren Bögen sitzen seitlich und etwas nach unten an den Wirbelkörpern an und bestehen aus einem Basalstumpf und einem freien daran artikulirenden Pleuralbogen. Ich schließe mich mit dieser Bezeichnung an die Untersuchungen GOETTE'S an, wonach die unteren Wirbelanhänge, welche nach innen von der Leibesmuskulatur liegen, nicht, wie von anderen Autoren geschieht, als Rippen zu bezeichnen sind, sondern als untere Bögen.

Die Basalstümpfe sind an dem dritten Rumpfwirbel noch ziemlich kurz, nehmen aber von da bis etwas hinter die Mitte des Rumpfes allmählich an Länge zu und werden dann wieder stetig kleiner, so dass man dieselben an dem letzten Rumpfwirbel auf einen kleinen Fortsatz reducirt findet.

In den Zwischenräumen je zweier auf einander folgender Bogenbasen liegt bei unserem trockenen Skelett jederseits je eine kleine Vertiefung des Wirbelkörpers. Es sind schmale mit Geweberesten erfüllte Löcher, welche in ihrer Ausdehnung ungefähr der einer Bogenbasis gleichkommen. Dieselben scheinen, da keiner der Autoren sie auch nur erwähnt, vollständig übersehen worden zu sein. Gerade aber hierin ist mir für die späterhin zu schildernden Ergebnisse ein wichtiger Aufschluss geworden.

Die Schwanzwirbelsäule (Fig. 4) setzt sich aus 47 Wirbeln zusammen, welche sich vor Allem durch den von den unteren Bögen gebildeten Hämalkanal charakterisiren. Abgesehen von dieser charakteristischen Eigenthümlichkeit, welche sämmtlichen bogentragenden Schwanzwirbeln zukommt, besteht aber sonst eine wesentliche Verschiedenheit unter den einzelnen Wirbeln. Nur die vier ersten Schwanzwirbel sind den Rumpfwirbeln mit Ausnahme der Bildung eines unteren Wirbelkanals gleich. Sie tragen ebenfalls obere und untere Bögen und besitzen auch jene dort vorhandenen Vertiefungen jederseits vor den oberen Bogenbasen. Die unteren Bögen zerfallen bei den sieben ersten bogentragenden Wirbeln in zwei Stücke; die Abgliederung erfolgt dicht vor der Vereinigung zum unteren Dornfortsatz.

Hinter diesen soeben geschilderten Anfangswirbeln der Schwanzwirbelsäule alterniren 16 bogenlose mit 16 bogentragenden Wirbelscheiben; zur besseren Unterscheidung dieser beiden Wirbelformen will ich die bei den Paläontologen dafür gebräuchliche Bezeichnung benutzen und nenne demgemäß den Wirbel ohne Bogen Centrum, den bogentragenden Intercentrum. Von diesen beiden Stücken ist das Centrum stets das vordere, das Intercentrum das hintere. Äußerlich fallen beide Theile durch ihre sehr geringe Länge auf; zwei nehmen ungefähr den Raum eines der ersten Schwanzwirbel oder eines Rumpfwirbels ein.

Das Centrum entbehrt, wie erwähnt, oberer und unterer Bögen, zeigt indessen sonst eine durchaus wirbelähnliche Gestalt. Genau an den Stellen, wo man die Bögen vermisst, bemerkt man Vertiefungen (Fig. 10 v), ihrem Aussehen nach mit jenen bei der Besprechung der Dorsalwirbel geschilderten Gebilden völlig übereinstimmend.

Die Intercentren tragen obere und untere Bögen, deren Basen sich über die ganze Fläche des Körpers erstrecken und dokumentiren sich in allen Stücken als echte Wirbel.

Im Schwanzende finden sich zahlreiche Unregelmäßigkeiten; so besitzt der 37. Wirbel nur obere, der 38. nur untere Bögen. Der 39. ist auffallend länger als die übrigen und trägt obere Bögen auf seiner vorderen, untere auf seiner hinteren Hälfte. Während fernerhin der 40. Wirbel nur obere Bögen aufweist, sehen wir den 41. ungewöhnlich lang und im Besitze von zwei oberen und zwei unteren Bogenpaaren. Der 42. Wirbel hat hinwiederum nur untere Bögen. Die sechs letzten Schwanzwirbel bieten nichts Bemerkenswerthes. Eine genauere Untersuchung der geschilderten Wirbel ergab, dass bei dem 37. Wirbel an der Stelle, wo die unteren Bögen fehlen, zwei Vertiefungen vorhanden sind, und eben so bei dem 38. an der Stelle der fehlenden oberen

Bögen. Der auf diesen folgende, durch seine Länge imponirende Wirbel trägt hinter den oberen Bögen gleichfalls derartige Vertiefungen. Auch am 40. und 42. Wirbel sind an Stelle der je fehlenden Bögen jene Gruben zu konstatiren. Es lässt sich somit für das Schwanzende die Thatsache aussprechen, dass an trockenen Skeletten bei dem jeweiligen Mangel von Bogenelementen stets an deren Stelle jene Vertiefungen anzutreffen sind.

So weit die Betrachtung der macerirten Wirbelsäule. Die Untersuchung des Spiritusexemplars sollte mir, da bei dem erstbeschriebenen Objekt durch die Maceration und nachherige Trocknung eine Verlagerung der Elemente und in Folge dessen eine falsche Deutung nicht ausgeschlossen war, nicht nur zur Kontrolle jener äußeren Befunde dienen, sondern mir auch durch mikroskopische Untersuchung eine Erklärung speciell der Wirbelelemente des Schwanzes ermöglichen.

In der Rumpfregeion dieses zweiten Untersuchungsobjectes entfällt normal auf ein Muskelsegment auch ein einziger Wirbelkörper; dagegen kommen in einer bestimmten Region des Schwanzes immer zwei der Wirbelscheiben, welche ich oben als Centrum und Intercentrum unterschieden habe, auf ein Myomer; und zwar in der Weise, dass das bogenlose Centrum der vordere, das Intercentrum der hintere Theil ist.

Die Wirbel des Rumpfes stimmen in ihrer Gestalt, im Ansitzen der Pleuralbögen, überhaupt in allen wesentlichen Punkten mit denjenigen des vorher geschilderten Skelettes überein. Hervorzuheben ist jedoch, dass vor der Basis der oberen Bögen beiderseits ein kleiner mäßig vorragender Knorpel sitzt. Derselbe ist mit ziemlich breiter Basis in den Wirbelkörper eingelassen und läuft nach oben in eine stumpfe Spitze aus. Die macerirte Wirbelsäule trug an dieser Stelle jene kleinen Vertiefungen, in welchen als vertrocknete Gewebereste noch Spuren des Knorpels vorhanden waren. Der Knorpel sitzt gerade in der Lücke zwischen den beiden Bogenbasen; er erscheint demnach wie eine Fortsetzung der hinteren Kante des vorhergehenden Bogens. Da man die Trennungsfläche zwischen diesem Knorpel und den Bogenbasen erst an Schnitten deutlich erkennt, so mag FRANQUE, welcher derartige Untersuchungsmethoden nicht anwendete, und in Folge dessen die vorliegenden Verhältnisse nicht erkennen konnte, zu der fälschlichen Vermuthung gekommen sein, dass die Bogenbasen je zweier hinter einander stehender oberer Bögen mit einander zusammenstoßen. Die Annahme einer intervertebralen Stellung der oberen Bögen, wie sie FRANQUE für *Amia* angiebt, erscheint also nach meinen Befunden völlig ungerechtfertigt. Ich will

hier gleich vorwegnehmend bemerken, dass das kleine Knorpelstück im Verlaufe meiner Untersuchung sich als ein Bogenrudiment herausgestellt hat. Bei der Beschreibung des trockenen Skelettes habe ich bereits hervorgehoben, dass von der hinteren Kante eines Bogens ein kleiner Fortsatz entspringt. Dieser schiebt sich nun zwar über das Knorpelrudiment etwas hinaus; man dürfte aber in diesem Falle höchstens von einem gegenseitigen Überlagern von Bogentheilen reden.

Die Schwanzwirbelsäule (Fig. 3) zeigt dem erstbetrachteten Amiaskelett gegenüber einige Verschiedenheiten. So ist die Zahl der den Rumpfwirbeln ähnlichen Wirbel hier größer als dort; es finden sich im Anfange des Schwanzes sechs breite mit oberen und unteren Bögen versehene Wirbel. Jeder derselben trägt, wie die Rumpfwirbel, von den oberen Bogenbasen kleine Knorpelstückchen; sie differiren überhaupt nur durch die für die Schwanzwirbel typische Bildung des unteren Wirbelkanals.

Mit dem siebenten Wirbel beginnt das Alterniren von Centrum und Intercentrum. Dieselben zeichnen sich auch in diesem Falle im Verhältniß zu den Rumpfwirbeln durch ihre geringe Länge aus; ihre Zahl ist aber etwas geringer, sie beträgt nur je 14. Während die Intercentren keine Besonderheiten bieten, so dass ich bloß auf die obigen Schilderungen verweise, zeigen die Centren ihrerseits die interessante Eigenthümlichkeit, dass an Stelle der flachen Gruben, welche ich am ersten Skelett vorfand, hier ebenfalls Knorpelstückchen liegen, also genau an der Stelle, wo man die Bögen vermisst.

Besondere Erwähnung verdient folgende Eigenthümlichkeit. Bald nach Beginn des Alternirens von Centrum und Intercentrum liegt ein längerer, seiner Eigenschaften wegen als normal zu bezeichnender Wirbel. Derselbe hat alle wesentlichen Befunde mit den ersten Caudalwirbeln gemeinsam und entspricht auch einem Muskelsegment. Da diesem Wirbel ein Centrum nachfolgt, so nimmt er gerade den Platz eines Centrums und Intercentrums ein.

Wie bei dem macerirten Stück sind auch hier die Verhältnisse in der hinteren Schwanzpartie ziemlich verwickelt. Einige der Wirbel tragen nur obere, andere nur untere Bögen, manche wieder beides; einer besitzt sogar zwei obere Bogenpaare und ein unteres. Es mag genügen auf diese Besonderheiten nur hinzuweisen, nachdem ich früher bei dem anderen Objekte genauer darauf eingegangen bin. In allen Fällen aber, wo wir einen Mangel von Bögen zu verzeichnen haben, findet sich statt dessen ein kleiner Knorpel, welcher an der Insertionsstelle der fehlenden

Bögen in den Wirbel eingelassen nur unbedeutend über das Niveau des Wirbelkörpers hinausragt.

Dies sind die makroskopischen Befunde beider Untersuchungsstücke.

Es erübrigte nun, mit Hilfe der Schnittmethode diese eigenthümlichen Verhältnisse näher zu studiren. Zunächst kam es darauf an, über das Centrum und Intercentrum der Schwanzwirbelsäule Klarheit zu gewinnen. Zu diesem Zwecke wurden etwa aus der Mitte der Caudal-region, wo das Alterniren der zwei Wirbelscheiben ganz regelmäßig vor sich geht, ein Centrum und ein Intercentrum im Zusammenhange entnommen, beide einem und demselben Myomer angehörig, um nach Entkalkung¹ dieselben in Schnitte zu zerlegen.

Die mittels Paraffineinbettung verfertigten Medianschnitte zeigten, dass Centrum wie Intercentrum (Fig. 4) die gewöhnliche, sanduhrförmige (amphicöle) Wirbelgestalt besitzen, mit vertebral eingeschnürter, intervertebral persistirender Chorda. Auf den Sagittalschnitten trugen beide an ihren oberen und unteren Enden Knorpelstücke, von denen dasjenige am Intercentrum das größere war. Die Knorpel des Intercentrums waren offenbar die knorpeligen Bogenbasen, während diejenigen des Centrums jene bei der makroskopischen Beschreibung bereits hervorgehobenen Gewebereste resp. Knorpelrudimente darstellten, welche stets an Stelle der oberen und unteren Bogenbasen sich nachweisen ließen. Die Querschnitte durch die Mitte der zwei Wirbelkörper lieferten folgende Resultate. Den Mittelpunkt nimmt die Chorda ein, welche von einer gleichmäßig starken Cuticularscheide umgeben wird. Der übrige Theil des Wirbelkörpers ist verknöchert; und zwar besteht er aus mehr oder weniger unregelmäßig verlaufenden Knochenlamellen, während die Höhlungen zwischen denselben mit einer Fettmasse erfüllt sind. In diesem knöchernen Maschenwerk lassen sich die Basen der oberen und unteren Bögen an der Art der Verknöcherung deutlich erkennen. Sie reichen bis in die Nähe der Cuticularscheide der Chorda hinab, bleiben aber von dieser durch eine besondere knöcherne Zone getrennt, welche die Cuticularscheide ringförmig umzieht. *Amia calva* besitzt somit denselben Wirbelaufbau, wie wir ihn von manchen Teleostiern kennen. Der sekundäre Wirbelkörper wird auch hier gebildet durch die Verknöcherung der Bogenbasen und des zwischen diesen liegenden Bindegewebes. Jene besondere knöcherne

¹ Die Entkalkung geschah nach SEILER mit einer Mischung von 70 Raumtheilen 40%iger Chromsäure, drei Raumtheilen Salpetersäure und 200 Raumtheilen Wasser. Das verhältnismäßig große Objekt war damit in drei bis vier Tagen genügend entkalkt.

Zone, welche oben als unmittelbarer äußerer Belag der Cuticularscheide erwähnt wurde, dürfte vielleicht als die selbständig verknöcherte äußere zellige Chordascheide aufzufassen sein. Für die Teleostier (*Esox*) hat GOETTE unzweifelhaft das Vorhandensein einer äußeren zelligen Scheide nachgewiesen. Es ist aber wegen der nahen Verwandtschaft von *Amia* zu den Teleostiern zu vermuthen, dass auch hier ähnliche Verhältnisse vorliegen. Diesen soeben geschilderten Wirbelbau zeigen Centrum und Intercentrum in vollständig gleicher Weise; es ergibt sich daraus der Schluss, dass sie beide echte Wirbel sind. Der Unterschied zwischen ihnen besteht einzig und allein in der Ausbildung der Bögen, welche am Centrum rudimentär bleiben und äußerlich nur als jene geringen knorpeligen Erhebungen zu erkennen sind.

Wie ich oben aus einander gesetzt habe, fehlen einer Reihe von Wirbeln des Schwanzendes theils die oberen, theils die unteren Bögen, theils auch beide. Es ist aber der Nachweis gelungen, dass die an ihrer Stelle stets vorhandenen Knorpel ebenfalls Bogenrudimente sind; man kann füglich für die Schwanzwirbel von *Amia calva*, abgesehen von den in ihrer Zahl schwankenden Vollwirbeln am Anfange des Schwanzes, keineswegs von einem Fehlen, sondern nur von einem Unentwickeltbleiben der Bögen reden. An der macerirten Wirbelsäule stellten sich die rudimentären Bögen als mit Geweberesten erfüllte Vertiefungen dar; es kommt dies daher, dass die im Wirbelkörper steckende Bogenbasis nicht ganz bis zur Peripherie des Körpers verknöchert, sondern zum Theil noch knorpelig bleibt. Die Vertiefungen erklären sich durch eine Schrumpfung des Knorpels, welche in Folge des Trocknens des Skelettes eintrat.

Ich habe oben bereits eines Wirbels des Schwanzes besondere Erwähnung gethan; es ist dies, von vorn gezählt, der neunte Wirbel von Fig. 3. Seiner Lage nach ersetzt er, wie gesagt, gerade ein Centrum und ein Intercentrum, und gleicht äußerlich vollkommen den ersten Caudalwirbeln. Aus den Frontalschnitten dieses Wirbels (Fig. 8) geht nun hervor, dass er ein Verwachsungsprodukt von zwei Wirbeln ist. Denn intravertebral liegen noch deutliche Reste der früheren intervertebralen Höhle zwischen den beiden Theilstücken, in diesem Falle unzweifelhaft eines Centrums und eines Intercentrums. Ferner sind auf einigen durch die Region der oberen Bogenbasen gegangenen Schnitten (Fig. 9) die Anlagen von zwei oberen Bogenpaaren zu erkennen, von welchen nur das hintere zur Entwicklung gelangt ist, während das Rudiment des vorderen aus zwei kleinen, mäßig vorspringenden Knorpeln besteht. Der erhaltene obere Bogen ist also der ursprüngliche Bogen des hinteren der zwei verwachsenen Wirbel,

während der vordere Wirbel nur noch in jenem oberen Bogenrudiment kenntlich geblieben ist. Von den unteren Bögen ist keine Spur erhalten.

Dieser Verwachsungswirbel ist aber weiterhin eine überaus günstige Grundlage zu einer Erklärung der Rumpfwirbel und Anfangswirbel des Schwanzes. Insbesondere ist die an Wirbel 9 festgestellte Thatsache, wonach der kleine Knorpel vor den oberen Bogenbasen als Rudiment eines oberen Bogens anzusehen ist, geeignet, auf die genannten Wirbel angewendet zu werden. Wenn wir äußerlich den Doppelwirbel mit den Rumpfwirbeln und ersten Schwanzwirbeln vergleichen, so vermögen wir schon eine völlige Übereinstimmung in allen Einzelheiten festzustellen. Gestalt des Wirbelkörpers, der Wirbelanhänge, und ferner die Lage jenes rudimentären Knorpels ist in beiden Fällen eine durchaus gleiche. Diese fast schon entscheidenden Gründe für eine Homologisirung der einzelnen Stücke der beiden Vergleichsobjekte fanden ihre volle Bestätigung an Schnitten von Rumpfwirbeln. Auch hier lassen die Frontalschnitte stets die Anlage zweier oberen Bogenpaare klar erkennen; es ergiebt sich in allen Fällen das in Fig. 9 dargestellte Bild. Von irgend einem Rest einer intervertebralen Höhle im Inneren der Dorsalwirbel und auch der ersten Caudalwirbel war allerdings nichts zu entdecken; doch scheint mir dies nicht von Belang zu sein, da, wie späterhin erörtert werden soll, es mit dem ganzen Entwicklungsgang der Wirbelsäule von *Amia calva* gut übereinstimmt, dass die Zeichen der Verwachsung gerade im Rumpfe früher schwinden. Ich stehe also nicht an, in Bezug auf die Rumpfwirbel und auch die normalen Wirbel im Anfange der Caudalregion zu behaupten, dass auch hier das kleine Knorpelstück vor den oberen Bogenbasen das Rudiment eines oberen Bogens ist, und dass hieraus wie für Wirbel 9 der Schwanzwirbelsäule alle weiteren Konsequenzen gezogen werden können. Das besagt: Sämmtliche Wirbel vor den konstant alternirenden Centren und Intercentren sind als Verschmelzung zweier Wirbel aufzufassen. Ursprünglich hat *Amia* in jedem Segment eine doppelte Wirbelanlage besessen; diese hat sich aber nur im Schwanze, und auch da nur in einer beschränkten Region erhalten; sie ist sogar im Rückgange begriffen, wie das Rudimentärwerden der Bögen beweist. Diese Reduktion des je vorderen segmentalen Theilwirbels stimmt andererseits durchaus mit der Erhaltung eines Rudimentes eines vorderen oberen Bogens bei den Rumpfwirbeln und Wirbeln des Schwanzanfanges überein. Das starke Variiren in der Zahl der »Vollwirbel« des Schwanzes, wie ich die fertigen Verwach-

sungsprodukte nennen möchte, sowie jene gelegentlich vorkommende Verschmelzung wie im Wirbel 9 von Fig. 3, machen es zum mindesten wahrscheinlich, dass die Verschmelzung der Theilwirbel (Centrum und Intercentrum) zur einheitlichen Wirbelbildung in fortschreitender Entwicklung begriffen ist. Fassen wir diese allmähliche Wandlung im Bau der *Amia*-Wirbelsäule ins Auge, so erscheint es gewissermaßen als verständliches Ergebnis des Entwicklungsganges, dass bei den Dorsalwirbeln und bereits verschmolzenen Schwanzwirbeln als letzte Spur der Verschmelzung das Rudiment eines oberen Bogens angetroffen wird, während von einem Rest einer intervertebralen Höhle keine Spur mehr vorhanden ist. Die Verschmelzung im Wirbel 9 (Fig. 3) geschah außerhalb der Entwicklungsreihe, welche von vorn nach hinten zu in der Wirbelsäule fortschreitet. Die Vereinigung war zu jung, als dass alle Spuren der früheren Trennung im Inneren des Wirbels hätten unterdrückt bleiben können. An den übrigen Vollwirbeln haben sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung die Spuren der früheren Doppelwirbelanlage bis auf die Erhaltung eines oberen Bogenrudimentes verwischt, was um so verständlicher wird, als den paläontologischen Befunden zufolge der Beginn der Umbildung der *Amiaden* Wirbelsäule sehr weit zeitlich zurückzuliegen scheint. Diese Wirbelverdoppelung steht nicht vereinzelt da. So bietet *Scyllium* ganz ähnliche Verhältnisse wie *Amia calva*. GOETTE schreibt hierüber¹: »Ich finde dagegen im Schwanze von *Scyllium* doppelt so viele vollständige Wirbel als Ganglien und Muskelsegmente. Dass diese merkwürdige Erscheinung aus einer nachträglichen Theilung hervorgehe, muss ich bezweifeln, weil alsdann die Bögen, Intercalar knorpel und diskreten Dornfortsatzanlagen sich nicht einfach neben einander verdoppeln, sondern auf unbegreifliche Weise alternirend stehen müssten.« Es liegt bei *Scyllium* eine echte Wirbelverdoppelung vor, welche sich wesentlich auf den Schwanz und den hinteren Abschnitt des Rumpfes beschränkt. Jeder der zwei Wirbel besitzt Bogentheile und Intercalaria. Ob aber hier von einer Homologisirung mit *Amia* die Rede sein kann, ist bis jetzt noch nicht zu entscheiden. Einerseits ist in der vorderen Körperregion von *Scyllium* nichts von einer Verschmelzung zu sehen; andererseits liegen noch keine Beobachtungen über das Verhalten der Spinalganglien zu den Wirbelkörpern von *Amia* vor. An meinem Objekte war der schlechten Konservirung wegen eine dahingehende Untersuchung nicht durchführbar. *Chimaera monstrosa* besitzt ebenfalls eigenthümliche Ver-

¹ GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke. p. 418. Leipzig 1873.

hältnisse in seiner Wirbelsäule, welche vielleicht auch als Verdoppelungen zu deuten sind. Die Wirbelkörper sind hier derartig reducirt, dass sie nur schwache Inkrustationen des die Chorda umgebenden Bindegewebes bilden, während die Bögen intakt geblieben sind. Von diesen Knochenringen kommen drei bis vier auf einen Bogen. Es ist indess sehr fraglich, ob auch thatsächlich jeder der Knochenringe einem Wirbelkörperrudiment entspricht. HASSE¹ äußert sich im Allgemeinen über diese Wirbelverdoppelungen folgendermaßen: »Dieser Zustand wird demnach als der primäre anzusehen sein, und es würde sich dann der Entwicklungsgang dieser festen Skeletttheile dahin ausdrücken lassen, dass man sagt, dass ursprünglich auf ein Segment der Wirbelsäule mehrere feste Skeletttheile (Wirbelbogen, Intercalaria, Wirbelkörper) fielen, und man wird diesen Zustand passend mit Poly- und Diplospondylie bezeichnen können. Allmählich macht dann dieser dem Verhalten Platz, wobei auf ein Segment der Wirbelsäule ein Bogen und ein Wirbelkörper kommt (Monospondylie).« Es fehlt uns aber jede Vorstellung, wie die Doppelwirbel der Selachier in einfache übergehen; *Amia calva* dagegen zeigt diesen Übergang vermittels fortschreitender Verschmelzung in unverkennbarer Weise.

Es erübrigt noch, auf Eigenthümlichkeiten einzugehen, welche beide von mir untersuchte Wirbelsäulen aufweisen. Dieselben zeigen nämlich beide gegen ihr Ende zu je eine abnorme Verschmelzung, indem ein Intercentrum mit dem im folgenden Segment gelegenen Centrum zu einem Einheitswirbel verschmolzen ist. Ich betrachte dies als eine Unregelmäßigkeit, welche im Übrigen das Ergebnis meiner Untersuchung keineswegs beeinflusst. Solche Verwachsungen von Wirbeln sind bei Teleostiern und auch bei Amphibien gelegentlich beobachtet worden. Auch ein mir erst beim Abschluss meiner Arbeit von Herrn Professor Dr. DÖDERLEIN, dem Direktor des hiesigen Museums, freundlichst zur Verfügung gestelltes Amiaskelett besitzt im Anfange des Schwanzes einen auffallend langen Wirbel mit zwei oberen und zwei unteren Bogenpaaren, welcher offenbar aus der Verschmelzung zweier Vollwirbel hervorgegangen ist.

Die an der Wirbelsäule von *Amia calva* gewonnenen neuen Befunde lassen sich jetzt dazu verwerthen, um die Wirbelsäule einiger fossiler Ganoiden zu erläutern. Es ist zwar nicht gelungen, einen allgemeinen Gesichtspunkt zu finden, nach welchem man die höchst verwickelten Verhältnisse verstehen könnte. Indess dürften diese Untersuchungen geeignet sein, wenigstens für eine Reihe von Formen den

¹ HASSE, Das natürliche System der Elasmobranchier. p. 21. Jena 1879.

Ausgangspunkt einer von der bisherigen Deutung verschiedenen Erklärung abzugeben.

Die Wirbel der fossilen Wirbelthiere überhaupt bieten eine dreifache Form der Ausbildung dar:

1) Es können die einzelnen Wirbel vollständig normal und einheitlich entwickelt sein und einem Myomer entsprechen.

2) Der Wirbel eines Segmentes ist nicht einheitlich, sondern besteht aus einer Anzahl besonders ossificirender Stücke, deren Zugehörigkeit nicht klar ist.

3) Jedes Segment enthält zwei Wirbelscheiben, deren hintere allein Bögen trägt.

Es interessiren in unserem Falle nur die zwei letzten Formen. Der Wirbeltypus unter Nr. 3 ist derjenige, welchen wir in der Schwanzregion von *Amia* kennen gelernt haben. Zwei Wirbelscheiben fallen stets auf ein Segment; die hintere fungirt allein als Bogenträger. Man spricht in diesem Falle von einem embolomeren Typus. Der unter Nr. 2 gekennzeichnete Wirbel setzt sich aus 3 — 5 Knochenstücken zusammen. Ventral liegt ein unpaares, seitlich aufgebogenes Stück, das Intercentrum (COPE), oder Hypocentrum (GAUDRY); ferner liegen jederseits je ein oder je zwei keilförmig nach unten zugespitzte Seitenplatten (Pleurocentren), welche Träger der oberen Bögen sind. Diese Wirbelform, welche die rhachitome genannt wird, findet sich bei zahlreichen Stegocephalen (*Archegosaurus*), sowie bei gewissen Ganoiden, und wird von den Paläontologen so aufgefasst, dass die Verknöcherung der einzelnen Theile des Wirbelkörpers selbständig geschieht, und eine Verschmelzung derselben unterbleibt. Das ventrale Intercentrum soll das proximale Ende der unteren Bögen sein.

Man kennt ferner noch andere Formen, welche sich durch weiteres Auswachsen der Wirbelemente des rhachitomen Typus entstanden denken lassen. Dadurch nämlich, dass beide Keile nach unten resp. oben sich ausdehnen, resultiren schließlich abgestumpft kegelförmige Gebilde; und derartige Zustände sind es, welche als Zwischenglieder vom rhachitomen zum embolomeren Typus hinüberleiten sollen. Es wäre also eine Umbildung in der Weise anzunehmen, dass die abgestumpft kegelförmigen Stücke durch fortschreitendes Auswachsen an den schmälern Enden endlich in zwei plane, völlig gleich gebildete Scheiben übergehen. Die hintere Scheibe wird dabei alleiniger Bogenträger. Dass beide Knochenringe amphicöle Gestalt annehmen, sieht man dabei als Besonderheit der Ossifikation an und bezeichnet sie nach VETTER als »falsche Hohlwirbel« (ZITTEL, Handb. d. Paläont.). Diese Anschauungsweise überträgt man nun auch auf die recente *Amia calva*.

Centrum und Intercentrum sind dieser Anschauung zufolge Theilstücke eines und desselben Wirbels. BAUR¹, welcher die Wirbelsäule von *Amia calva* einer näheren Untersuchung unterzogen hat, hält sich bei seinen Erklärungsversuchen vollständig an die Definitionen der Paläontologen. Er geht davon aus, dass das Intercentrum die Basis der unteren Bögen ist, und schließt hieraus bezüglich der Rumpfwirbel, dass der seitliche, untere Fortsatz des Wirbelkörpers, d. h. der Basalstumpf, als Intercentrum anzusehen ist. Im Verlaufe der Wirbelsäule nach dem Schwänze zu wird dieser Fortsatz stetig kleiner und ist an den ersten Caudalwirbeln nicht mehr sichtbar. Die Basis der unteren Bögen rückt demnach in den Wirbelkörper selbst hinein und bildet gewissermaßen die hintere, untere Hälfte eines Wirbelkörpers. Dann findet nach einer Reihe von ganzen Schwanzwirbeln eine plötzliche Ablösung dieser Basaltheile statt und es resultirt das sogenannte embolomere Verhalten. Nach BAUR ist also das Intercentrum der Schwanzwirbelsäule das Homologon des Basalstumpfes der unteren Bögen. BAUR lässt dabei die Eigenthümlichkeit ganz unberücksichtigt, dass die Trennungsnah zwischen Wirbelkörper und Intercentrum senkrecht von oben nach unten zieht, und dass sogar die oberen Bögen ausschließlich dem Intercentrum aufsitzen. Dieser Umstand dürfte aber an und für sich schon genügen, die Annahme BAUR's mindestens als fraglich erscheinen zu lassen, dass das getrennte Intercentrum der Schwanzwirbelsäule lediglich die Basis der unteren Bögen ist.

Nach meinen Befunden an *Amia* sind Centrum und Intercen-

¹ BAUR lässt sich über die Wirbelsäule von *Amia* folgendermaßen aus: »If we carefully examine the skeleton of *Amia*, one of the living Ganoids of this continent, we observe the following: All the centra of the dorsal vertebrae consist of one piece, the posterior part of which shows on each side a process where the ribs are articulated. The same condition is to be seen in the first caudals. From the forty-fourth vertebra a change is beginning. This and the following vertebra consists of two parts, — an anterior disk and a posterior one. The anterior represents the centrum proper, the posterior the so-called intercentrum. Palaeontology has shown that in some fishes allied to *Amia* all the vertebrae show the characters of the caudals of that form; and I do not doubt, that we will find in young specimens of *Amia* the dorsal vertebrae divided by a suture separating a vertebra in the anterior centrum proper and the posterior intercentrum. In all the dorsal vertebrae the rib is connected with a process of the posterior parts of the centrum, — that is the intercentrum. In the posterior dorsals these processes become smaller, but the ribs are always connected with them. From the thirty-sixth vertebra the ribs unite below. The processes begin to disappear and the ribs are now articulated with the free intercentrum.«

G. BAUR, On the Morphology of ribs. The American Naturaliste and illustrated Magazine of Natural History. Vol. XXI. 1887.

trum nicht als bloße Theilstücke eines und desselben Wirbelkörpers anzusehen, sondern wir haben es thatsächlich mit zwei echten, bis auf die Modifikation der Bögen des Centrums durchaus gleichwerthigen Wirbeln zu thun. Die Rumpfwirbel und ferner noch eine unbestimmte Anzahl von Wirbeln im Anfange der Schwanzregion sind durch Verschmelzung je zweier ebensolcher Wirbel, wie Centrum und Intercentrum, gebildet. Wenn wir daher, wie BAUR vermuthet, bei jungen Exemplaren von *Amia* die Dorsalwirbel durch eine Naht getrennt finden sollten, so würden wir darin keineswegs eine Trennung in Wirbelkörperelemente, Centrum und Basis der unteren Bögen, zu erblicken haben. Wir hätten vielmehr darin eine vorübergehende, nur embryonal bestehende Doppelwirbelanlage in jedem Segment zu erkennen.

Die Wirbelsäule der fossilen Amiaden ist theils ähnlich der von *Amia calva* gebaut, theils aber auch aus Centren und Intercentren oder rhachitomen Wirbeln zusammengesetzt. Über das letztere Verhalten dürfte man zwar in nur wenigen Fällen nach den Thatsachen an *Amia* zu einer wahrscheinlichen Deutung gelangen können; den embolomeren Wirbelbau wird man aber wohl gewiss als Wirbelverdoppelung anzusehen haben. Von den Paläontologen wird die Wirbelsäule der fossilen Ganoiden im Anschluss an die Befunde des Stegocephalenwirbels erklärt, es dürfte aber wohl mit größerer Berechtigung von dem recenten Ganoiden, *Amia calva*, auszugehen sein. Der im Folgenden unternommene Versuch, die Entstehung und das Verhalten der Wirbelsäule bei den fossilen Ganoiden verständlich zu machen, kann naturgemäß lediglich in Form einer hypothetischen Aufstellung erfolgen, deren Werth und Tragweite erst künftige Erfahrungen endgültig entscheiden können.

Die älteste Form, welche ich hier nenne, ist *Eurycormus speciosus*, ein Amiade aus dem unteren Lias. Dieser Fisch zeigt in seinem Schwanze (Fig. II) ein typisches embolomeres Verhalten der Wirbel. In seinem Rumpfe (Fig. I) liegt aber der rhachitome Bau vor und zwar in der Weise, dass das größere Intercentrum die oberen und unteren Bögen trägt, während das kleinere Pleurocentrum sich keilförmig zwischen die Intercentren einschiebt. Es erreicht die ventrale Peripherie des Wirbelkörpers nicht, sondern bleibt von ihr um ungefähr $\frac{1}{4}$ der ganzen Höhe des Wirbelkörpers entfernt.

Eine zweite Species, die hier in Betracht kommen könnte, ist *Euthynotus*, dem oberen Lias angehörend. Auch hier ist der Bau der Schwanzwirbelsäule ein embolomeres, der der Rumpfwirbelsäule

(Fig. III) ein rhachitomer. Das Pleurocentrum beschränkt sich aber auf ein sehr kleines dorsales Knochenstückchen, welches an der dorsalen Spitze des Intercentrums liegt und sich unter die oberen Bögen desselben hineindrängt, so dass beide zusammengenommen ungefähr das Aussehen eines scheibenförmigen Wirbelkörpers haben.

Zuletzt führe ich *Megalurus* an, eine im oberen Jura vorkommende Art. Die Wirbelsäule dieses Thieres ist ähnlich gebaut wie diejenige

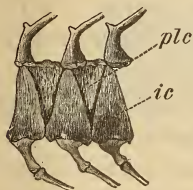


Fig. I.

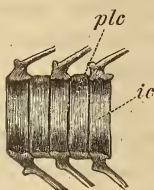
Eurycormus speciosus.

Fig. II.

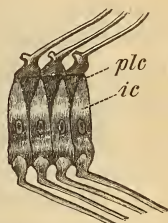


Fig. III.

Euthynotus.

Fig. I. Rumpfwirbel, Fig. II. Schwanzwirbel, Fig. III. Rumpfwirbel. *plc*, Pleurocentrum; *ic*, Intercentrum (nach ZITTEL).

von *Amia calva*. Im Schwanze aber ist sie durchweg embolomer, im Rumpfe dagegen haben wir lange vollkommen verknöcherte Wirbel.

Diese drei Formen dürften einen allmählichen Entwicklungsgang bis zu der recenten *Amia calva* herstellen. Betrachten wir zunächst *Megalurus*, so lässt sich wohl mit ziemlicher Bestimmtheit sagen, dass dieser Fisch, einer der nächsten Verwandten von *Amia*, im Schwanze ebenfalls eine Wirbelverdoppelung, im Rumpfe eine Verwachsung besitzt. Der Unterschied zwischen *Megalurus* und *Amia* besteht darin, dass die Verwachsung der Wirbel sich bei *Megalurus* ausschließlich auf den Rumpf beschränkt, während man bei *Amia* stets eine wechselnde Anzahl von Vollwirbeln auch im Anfange des Schwanzes antrifft. Dürfen wir noch weiterhin von *Amia* aus auf den Bau der Rumpfwirbel von *Megalurus* schließen, so wäre wohl auch bei diesem ein Rudiment des reducirten Centrum in Gestalt rudimentärer vorderer oberer Bögen anzunehmen. *Megalurus* würde aber als früheres Entwicklungsstadium zu betrachten sein, da wir bei *Amia* eine theilweise Ausbildung der Vollwirbel auch im Schwanze konstatiren können.

Die zwei anderen Species, *Euthynotus* und *Eurycormus*, lassen sich bezüglich ihrer embolomeren Schwanzwirbelsäule mit *Amia* sehr wohl vergleichen; auch hier dürften Centrum und Intercentrum echte Wirbel sein, welche sich aber wie bei *Amia* durch das Verhalten ihrer Bögen auszeichnen. Im Rumpfe findet man in jedem Segment zwei Stücke, ein keilförmiges Pleurocentrum und ein Intercentrum, welches

jenem gegenüber kräftiger entwickelt ist und auch als eigentlicher Träger der oberen und unteren Bögen fungirt. Aus diesem Grunde scheint die Vermuthung nicht ungerechtfertigt, dass das Intercentrum des Rumpfes demjenigen des Schwanzes homolog ist, dass das erstere demnach als die etwas veränderte hintere Wirbelscheibe eines Segmentes anzusehen wäre. Die Pleurocentren aber könnten nach ihrer Lage Reste des Centrums darstellen. Euthynotus würde nach seinem weitaus stärker reducirten Pleurocentrum (Centrum) im Rumpfe unmittelbar an Megalurus anschließen, während Eurycormus als Vorstufe zu Euthynotus gedeutet werden müsste. Die geologische Folge wäre eine Bestätigung dieser Auffassung.

Der Entwicklungsgang wäre demnach vielleicht folgendermaßen zu verstehen. Aus einer Urform, deren Wirbelsäule durchweg embolomer war, gingen weitere Formen aus, bei denen das Centrum des Rumpfes sich zurückbildete, während das Intercentrum sich auf Kosten desselben vergrößerte (Eurycormus, unterer Lias). Im weiteren Verlaufe der Entwicklung reducirte sich das Pleurocentrum so außerordentlich, dass ein verschwindend kleines Rudiment in Gestalt eines konisch nach unten zugespitzten Knochenkörperchens davon übrig blieb; derselbe keilt sich fest in das Intercentrum unter dessen obere Bögen hinein, so dass Intercentrum und Pleurocentrum zusammengenommen einer vollkommenen Wirbelscheibe gleichen (Euthynotus, oberer Lias). Zuletzt wird die Verschmelzung bei Megalurus (oberer Malm) durchaus vollzogen. Die Wirbel des Rumpfes bestehen alsdann aus einem einheitlichen Wirbelkörper, in welchem aber nach Analogie von *Amia* rudimentäre obere Bögen als Rest des Centrums zu vermuthen sind. Der rhachitome Bau dieser Formen dürfte also aus einem embolomeren hervorgegangen sein: er bildet den Übergang von einer doppelten Wirbelanlage zu einer einheitlichen, indem die hintere Scheibe sich auf Kosten der vorderen ausdehnt, bis zuletzt vor dem vorderen Centrum nur die in den Einheitswirbel eingeschlossenen rudimentären oberen Bögen erhalten bleiben.

Anders dürfte es sich aber mit zwei anderen Species verhalten, welche ebenfalls der Gruppe der fossilen Amiaden angehören, *Callopterus Agassizi* und *Caturus furcatus*.

Der Bau der Wirbel von *Callopterus* (Fig. IV) ist im ganzen Körper durchweg rhachitom. Pleurocentrum und Intercentrum sind vollkommen gleich entwickelt und bestehen aus keilförmigen Stücken, deren Spitzen nach unten resp. oben gerichtet sind. Eigenthümlich aber ist hier, dass die oberen Bögen ausschließlich dem Pleurocentrum, die unteren Bögen dem Intercentrum aufsitzen.

Dieselbe Entwicklung finden wir im Schwanze von *Caturus*; im Rumpfe (Fig. V) aber ist eine Ausbildung erreicht, welche dem Bau der Rumpfwirbel von *Eurycormus* sehr gleicht. Die Intercentren sind auch hier die Träger der unteren Bögen; die oberen stehen ohne einen direkten Zusammenhang über ihren dorsalen Spitzen. Zwischen die

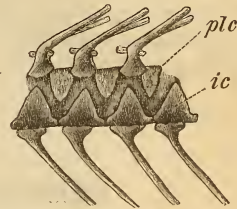
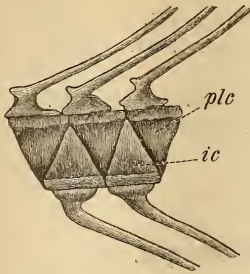


Fig. IV. *Callopterus Agassizi*. Fig. V. *Caturus furcatus*
Fig. IV. Rumpfwirbel. Fig. V. Rumpfwirbel. *plc*, Pleurocentrum; *ic*, Intercentrum
(nach ZITTEL).

oberen Bögen schieben sich die Pleurocentren ein und erreichen seitlich ungefähr die Mitte der Höhe eines Wirbelkörpers. Ob diese rhachitome Form des Rumpfwirbels sich von der des Schwanzwirbels ableitet, bleibt dahingestellt, zumal bei anderen Exemplaren derselben Species nicht selten gerade das umgekehrte Verhältnis besteht. Es dürfte bislang noch nicht möglich sein, die rhachitome Form von *Eurycormus* mit derjenigen von *Callopterus* und *Caturus* in einen genetischen Zusammenhang zu bringen.

Die definitive Lösung der Frage, ob wirklich eine solche Erklärung zulässig ist, bleibt erst einem genauen Studium unserer fossilen *Amia*-den vorbehalten. Jedenfalls wäre es sehr erwünscht, wenn man auf Grund dieser Untersuchung an *Amia*, welche doch gewiss ganz neue Gesichtspunkte ergibt, die fossilen Ganoiden hauptsächlich auf ihren verschiedenen Altersstufen mit einander vergleichen wollte.

Straßburg i/E., im Juni 1892.

Litteratur.

- G. BAUR, On the Morphology of ribs. The American Naturalist and illustrated Magazine of Natural History. Vol. XXI. 1887.
 CAFAUREK, Skelett der jetzt lebenden Knochenganoiden.
 COPE, On the Intercentrum of terrestrial Vertebrata. Transactions of the American Philosophical Society. Held at Philadelphia. For Promoting useful Knowledge. Vol. XVI. New Series. Part II.

764 Ludwig Schmidt, Untersuchungen zur Kenntnis des Wirbelbaues von *Amia calva*.

- CREDNER, Stegocephalen und Saurier aus dem Rothliegenden des Plauenschen Grundes bei Dresden. Zeitschr. der deutschen geol. Gesellsch. Bd. XLII. 1890.
- FRANQUE, *Amia calva*. Berlin 1847.
- FRITSCH, Fauna der Gaskohle der permischen Formation Böhmens.
- GOETTE, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. Archiv für mikr. Anat. Bd. XV. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. 2. Die Ganoiden.
- GOETTE, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
- HASSE, Das natürliche System der Elasmobranchier. 1879.
- SHUFELDT, The Osteology of *Amia calva*.
- STEINMANN u. DÖDERLEIN, Elemente der Paläontologie. Leipzig 1890.
- ZITTEL, Handbuch der Paläontologie. München 1887/90.

Erklärung der Abbildungen.

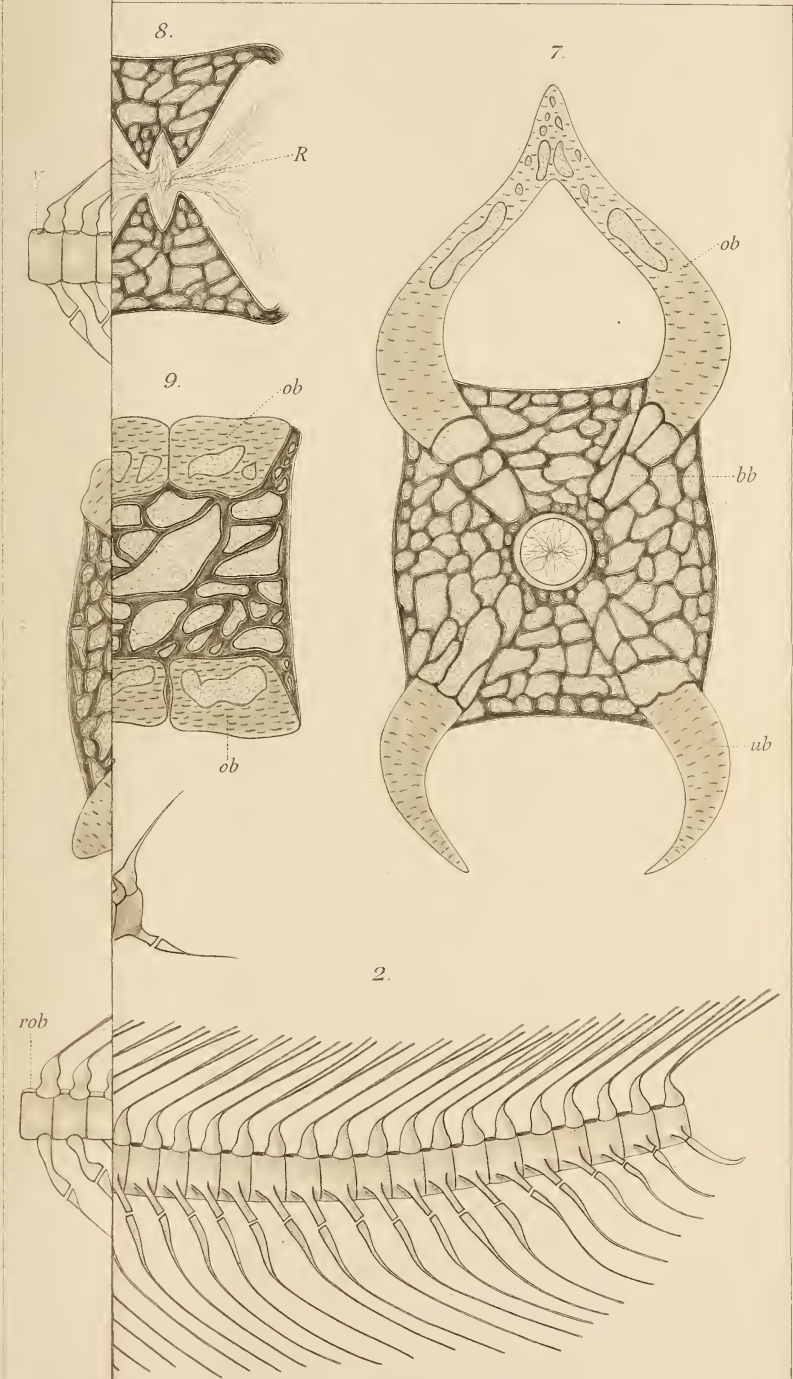
Buchstabenbezeichnungen:

bb, Bogenbasen; *bs*, Basalstumpf; *c*, Centrum; *ic*, Intercentrum; *ob*, obere Bögen; *R*, Rest der intervertebralen Höhle von Centrum und Intercentrum bei Wirbel 9 (Fig. 3); *rob*, rudimentärer oberer Bogen; *rub*, rudimentärer unterer Bogen; *ub*, untere Bögen; *v*, Vertiefungen auf dem Centrum, den Dorsal- und ersten Schwanzwirbeln der macerirten Wirbelsäule (Fig. 4 und 2).

Tafel XXXIV.

(Sämmtliche Abbildungen betreffen *Amia calva*.)

- Fig. 1. Schwanzwirbelsäule des macerirten Exemplares.
- Fig. 2. Rumpfwirbelsäule von demselben.
- Fig. 3. Schwanzwirbelsäule des Spiritusexemplares.
- Fig. 4. Medianschnitt durch Centrum und Intercentrum (Wirbel 28 und 29, Fig. 3).
- Fig. 5. Sagittalschnitte derselben Stücke.
- Fig. 6. Querschnitt durch die Mitte eines Centrums (Wirbel 24, Fig. 3).
- Fig. 7. Querschnitt durch die Mitte eines Intercentrums (Wirbel 25, Fig. 3).
- Fig. 8. Horizontalschnitt durch die Mitte von Wirbel 9 (Fig. 3).
- Fig. 9. Horizontalschnitt durch die oberen Bögen desselben Wirbels.
- Fig. 10. Centrum und Intercentrum von Fig. 4 von vorn und oben gesehen.
- Fig. 11. Wirbel der Dorsalregion oder der ersten Schwanzgegend, von vorn und oben gesehen.
- Fig. 12. Schematische Darstellung dreier Dorsalwirbel, von der Seite.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [54](#)

Autor(en)/Author(s): Schmidt Ludwig

Artikel/Article: [Untersuchungen zur Kenntnis des Wirbelbaues von *Amia calva*. 748-764](#)