

Ueber

Bau und Entwicklung der Wirbelsäule

bei

Amphibien

überhaupt,

und

beim Frosche insbesondere

von

Dr. Carl Gegenbaur.

M i t e i n e r T a f e l .

Die Entwicklung der Wirbelsäule ist bis jetzt nur in den höheren Classen der Wirbelthiere Gegenstand genauerer Untersuchungen gewesen, denn die wenigen Arbeiten, welche über die Bildungsweise der Wirbelsäule der beiden niederen Wirbelthierclassen — Fische und Amphibien — bestehen, können heutzutage nicht mehr als völlig ausreichend bezeichnet werden, wenn ihnen auch vielfach Geltung zugesprochen wird. Dass die bezüglichen Untersuchungen von DUTROCHET, ferner die lange Zeit für massgebend erachteten von DUGÈS*), dann auch die kurzen, nur gelegentlich gemachten Mittheilungen von J. MÜLLER**) keineswegs als erschöpfend angesehen sind, geht am besten aus Beobachtungen KÖLLIKER'S***) hervor, die von anderem Standpuncte aus unternommen zwar nicht über die Entwicklungsweise der Wirbel, doch über den Bau der intervertebralen Partien der Wirbelsäule mehrerer Amphibien Licht verbreiten.

Von einer grösseren Reihe von Untersuchungen, die ich theils über Bau, theils über Entwicklung der Wirbelsäule (und zwar vorzüglich der Wirbelkörper) bei den Amphibien angestellt, soll hier die mir am vollständigsten vorliegende in den Hauptpuncten mitgetheilt werden. Sie betrifft den Frosch.

Die älteren Angaben lauten in ziemlicher Uebereinstimmung dahin, dass in der die Chorda umhüllenden sceletbildenden Schichte die Anlagen der Wirbelkörper und Bogen auftreten, die dann ossificiren, und dass an den Wirbelkörpern durch allmähliges Einwachsen der ringförmigen Ossification die Chorda abgeschnürt und eine concave Verbindungsfläche hergestellt werde. Die Verbindung zwischen zwei Wirbelkörpern kommt so anfänglich durch den abgeschnürten Chordarest zu Stande, der

*) Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. pag. 105.

**) Vergleichende Anat. d. Myxinoiden 1. Theil. pag. 81. 177. Vergleich. Neur. d. Myx. pg. 67.

***) Verhandl. der Würzburger phys. - med. Gesellschaft.

den biconcaven Intervertebralraum erfüllt. Es gibt somit für die Amphibien ein Stadium, in welchem der Zustand der Wirbelsäule jenem der Fische entspricht. DUGÈS hat, wie vorher auch DUTROCHET, dies besonders hervorgehoben, und JOH. MÜLLER hat diesem im Wesentlichen beigestimmt.

Erst KÖLLIKER hat (l. c.) durch den Nachweis intervertebralen Knorpels bei Siredon und Salamandra eine andere Aussicht eröffnet, und namentlich die Gelenkbildungen von diesem intervertebralen Knorpel aus befriedigend erläutert. Der Hauptzweck jener Arbeit ist jedoch die Darlegung der Entwicklung des Wirbelkörpers ausserhalb der Chordascheide gewesen, und daraus mag sich erklären, dass einige für die Entwicklung des Wirbelkörpers höchst wichtige Dinge von ihm nicht untersucht worden sind.

Froschlarven mit noch nicht entwickelten Hinterextremitäten bieten hinreichend frühe Ausgangspunkte der Untersuchung dar. Man sieht hier noch die Chorda völlig intact von ihrem in den Basilarknorpel eingesenkten mit konischer Zuspitzung beginnenden Vordertheile an, als ein gleichmässig starkes Rohr bis zum Schwanze verlaufen, und erst dort sich allmählig bis zum Ende verjüngen. Die Chorda, deren Elemente hier nicht beschrieben zu werden brauchen, ist umgeben von der Scheide, die unter normalen Verhältnissen der äusseren, aus kleineren Zellen bestehenden Chordaschichte überall dicht angelagert ist, bei verschiedenen Eingriffen jedoch von der Chorda leicht sich abheben und streckenweise isolirt darstellen lässt. —

Die Chordascheide besteht aus zwei Lamellen; einer inneren, glashellen elastischen von 0,007'''—0,010''' Dicke, und einer äusseren, gleichfalls hellen und structurlosen, aber um vieles dünneren. Die erstere kann durch Behandlung mit Natronlauge zu starkem Aufquellen gebracht werden, die letztere verhält sich dagegen indifferent. Weder bei dieser Behandlung, noch auf andere Weise vermochte ich an den beiden Lamellen der Chordascheide eine Structur aus Zellen oder Zellen-derivaten zu erkennen. Faltenbildungen sind an der äusseren Lamelle fast regelmässige Vorkommnisse in späteren Zuständen; feine, längliche Spalten finden sich dagegen hin und wieder schon früher vor.

Inwiefern diese Chordascheide ihr Analogon bei den Fischen findet, kann hier nicht näher erörtert werden, ich glaube aber schon jetzt KÖLLIKER beistimmen zu müssen, wenn er in der allerdings nicht immer wie beim Frosche sich verhaltenden Scheide anderer Amphibien die gesammte Scheide erkennt, so dass das nach aussen davon lagernde Gewebe die sogenannte sceletbildende Schichte vorstellt. Diese letztere Schichte besteht im oben erwähnten Stadium aus sehr weichen, spindelförmi-

gen oder wenig länglichen Zellen mit ovalem Kerne, und ist am besten jungem Bindegewebe vergleichbar, insofern sich schon hie und da eine Intercellularsubstanz abgeschieden zeigt. Oben und seitlich geht von dieser Schichte die den Rückgratcanal umschliessende Membran ab, in welcher die Anlagen der Bogenstücke auftreten. Diese zeigen sich paarig, entstehen durch Differenzirung der Zellen, die nun in regelmässigen Abständen schwache Knorpelplättchen bilden. An der dickeren an die Chordascheide angefügten Basis ist die hyaline Intercellularsubstanz reichlich vorhanden, nach oben zu verdünnt sich jedes der Knorpelplättchen und geht dann ohne scharfe Gränze in die bindegewebige Membran über.

Diese Bogen sitzen unmittelbar der Chordascheide auf und scheiden sich erst mit reichlicherer Entwicklung der Intercellularsubstanz von dem benachbarten Gewebe in deutlicherer Weise. Der ganze Vorgang erfolgt von vorne nach hinten. Da wo die Anfügung der Bogen an die Chordascheide stattfindet, zeigen die zwischen den Anfügstellen befindlichen Theile der sceletbildenden Schichte in der nächsten Zeit keine bedeutenden Veränderungen. Die Zellen erscheinen nur etwas rundlicher, abgeplattet, mit spärlicher Intercellularsubstanz, so dass man sie als ein noch nicht differenzirtes, dem Knorpel nahestehendes Gewebe ansehen kann. Nach den Ansatzstellen der Bogenstücke zu geht es in die letzteren über, nach aussen aber in junges Bindegewebe mit spindelförmigen Zellen. Zwischen je zwei durch die Bogenstücke angedeuteten Anlagen von Wirbelkörpern zeigt sich an der sceletbildenden Schichte ein weiterer Differenzirungsvorgang. Genau in der Mitte zwischen zwei Bogen bilden nämlich die äusseren Lagen eine ringförmige die Chorda umziehende Schichte aus queren Spindelzellen, und darunter, dicht auf der Chordascheide, ist eine Knorpellage aufgetreten, die in den vorhin erwähnten nur als knorpelähnlich bezeichneten Theil der Umhüllung der Chordascheide sich fortsetzt. Zwischen den Lagen dieser Ringschichte ist so wenig eine scharfe Unterscheidung möglich als zwischen der genannten Ringschichte und den übrigen aus der sceletbildenden Schichte hervorgegangenen Theilen. Man kann sich so die Chorda in der ganzen Ausdehnung der Wirbelsäule von einem dünnwandigen Knorpelrohr umschlossen vorstellen, welches in einzelnen Abständen die auch den Querfortsatz tragenden Bogen entspringen lässt, und dazwischen nach innen vorspringende Verdickungen zeigt. Fig. 1 auf beigefügter Tafel versinnlicht dieses Verhalten, obgleich es einem späteren Stadium entnommen ist. Das Knorpelrohr ist so alternirend durch die ansitzenden Bogen (b) nach aussen zu, dann durch die einspringenden Ringe (c) nach innen zu verdickt. Die auf die letztere Weise entstehenden Verdickungen erzeugen Einschnürungen der Chorda (f).

Diese ist an jenen Stellen von der Seite her stärker eingeschnürt als von oben und unten, auf senkrechten Querschnitten erscheint sie hier somit länglich, indess sie an Querschnitten der den Wirbelkörpern entsprechenden durch die ansitzenden Bogenstücke charakterisirten Abschnitten regelmässig rund erscheint.

Die erste Veränderung der Chorda durch Einschnürung geht somit nicht an den Wirbelkörpern, sondern zwischen den Wirbelkörpern vor sich.

Die erwähnte intervertebrale Knorpelmasse wird gegen die Oberfläche zu ganz continuirlich in die aus querliegenden Spindelzellen gebildete Schichte übergehend gefunden, und diese steht wiederum mit dem mehr knorpelartigen, den Wirbelkörper, d. h. den die Bogen tragenden Chordaabschnitt umgebenden Gewebe in engstem, durch keinerlei scharfe Gränze getrennten Zusammenhange, so dass daran kein Zweifel sein kann, dass auch der Intervertebralknorpel, wie die der Chordascheide aufsitzenden Bogenstücke der sceletbildenden Schichte angehört. Der Intervertebralknorpel vergrössert sich immer mehr; seine von beiden Seiten her einwachsenden Massen schnüren nicht nur die Chorda immer weiter ein, sondern entfernen auch die in der Mitte der Wirbelkörperanlagen liegen bleibenden Chorda-Abschnitte immer weiter aus einander, so dass nach vollendeter Metamorphose die Länge der eingeschnürten Chordaparthie zwischen zwei unveränderten Chordaabschnitten der Länge eines der letzteren gleich kommt. Chorda-Abschnitte alterniren mit gleich breiten Knorpelringen. Stellt man das Microscop etwas unter die Oberfläche des Rückgrates ein, so sieht man eine Reihe fast quadratischer Felder, von denen je eines von der hell- und grosszelligen Chordasubstanz, das andere von dem intervertebralen Knorpel gebildet wird. Bei weiterem Senken des Tubus trifft man dann in den ersteren keinerlei Veränderung, in den letzteren aber den (von oben oder unten gesehen) schmalen Chordastrang hindurchziehend.

Die Einschnürung der Chorda im Intervertebralraume ist anfänglich zwischen dem ersten und zweiten Wirbel am stärksten (vergl. Fig. 1 und auch Fig. 2), so bei Larven, deren vordere Extremitäten noch verborgen sind. Während zwischen den Wirbeln, vom zweiten ab, der Knorpel nur eine sanfte Einwölbung darstellt, hat er im ersten Wirbelinterstitium die Chorda bis auf einen schmalen Strang eingeschnürt, und den ersten und zweiten Primordialwirbelkörper (so kann man die durch den Chordaabschnitt und die ihn umgebende Knorpellage dargestellte Anlage des Wirbelkörpers bezeichnen) nahebei um's Doppelte der Entfernung der anderen Wirbelkörper von einander entfernt. Dieses Stadium bleibt aber längere Zeit hindurch bestehen, und es

ist die Chordasubstanz im ersten Intervertebralraume selbst dann noch deutlich, wenn im sechsten, siebenten und achten Intervertebralraume schon eine völlige Verdrängung der Chorda eingetreten, und sie — beim Anblicke von oben — als ein schmaler, fast ausschliesslich durch die Chordascheide gebildeter Strang erscheint.

Der nach meinem Dafürhalten für den ganzen hier herrschenden Modus der Wirbelentwicklung höchst wichtige Umstand der längeren Existenz der Chorda im Wirbelkörper als im Intervertebralraume, eingeleitet durch die Verdrängung der Chorda durch den Intervertebralknorpel, wendet unsere Aufmerksamkeit vorzüglich dem letzteren zu. Man sieht an ihm erstlich, wie er anfänglich beiden Wirbeln, zwischen denen er auftritt, gleichmässig angehört, da die Continuität nach hinten ebenso vollständig ist als nach vorne hin, aber sehr bald, schon bei Larven mit hinteren Extremitäten, will es scheinen, dass er mit den Bogenstücken des zunächst nach hinten liegenden Wirbels in engerer Verbindung steht als mit denen des vorderen; ja mit der allmählichen Entfaltung der Knorpelmasse gewinnt der genannte Anschein immer mehr Bestimmtheit, und man sieht dann zwischen dem Intervertebralknorpelringe und den Bogenansätzen des vorderen Wirbels eine aus spindelförmigen Zellen mit geringer Intercellularsubstanz bestehende Lage, während der eigentliche Intervertebralknorpel selbst aus hellem runde Zellen einschliessendem Hyalinknorpel besteht, der sich ohne Unterbrechung in den Ansatztheil der hinteren Bogen fortsetzt. Ich brauche hier nicht besonders zu erwähnen, dass es nicht leicht ist die Verhältnisse der jungen Gewebe richtig zu beurtheilen, deshalb wage ich nicht zu entscheiden, ob jene histiologische Gränzmarke wirklich in dem Sinne, wie es oben geschah, gedeutet werden darf, oder ob nicht vielmehr die gesehene Differenzirung auf Rechnung anderer Verhältnisse, etwa an jenen Stellen stattfindenden stärkeren Wachstums, gesetzt werden muss. Ein Umstand, der die für ein gewisses Stadium treffende Angehörigkeit des Intervertebralknorpels zum nächst hinteren Wirbel fernerhin darthut, wird bei der Ossification erwähnt werden.

Die Entwicklung der Wirbelsäule in die Länge kommt so ausschliesslich auf Rechnung des Intervertebralknorpels, ohne dass die primordialen Wirbelkörper, nämlich die cylindrischen Chordaabschnitte nebst den ihnen seitlich angefügten Basen der Bogen eine Grössenzunahme zeigten. Von Wirbelgelenken ist dabei noch keine Andeutung vorhanden.

Während der Entwicklung der intervertebralen Knorpelstücke hat auch die Verknöcherung sich eingeleitet; sie ist zunächst nur eine Verkalkung der Intercellu-

larsubstanz des Knorpels. Wie ich in der Mehrzahl der untersuchten Fälle*) fand, zeigt sich bei Larven, deren Hinterextremitäten sich eben bilden, eine dünne Kalkkruste jederseits am primordialen Wirbelkörper, und zwar zuerst an den vorderen Wirbeln. Continuirlich schreitet sie bis zum zehnten weiter. Um jeden noch immer ganz unveränderten Cylinderabschnitt der Chorda (Fig. 3 f) entsteht in der Knorpel-lage der sceletbildenden Schichte ein verkalkter Ring (c), der an der ventralen Fläche am dünnsten ist, häufig auch wirkliche Unterbrechungen zeigt, so dass nur einzelne ramificirte Streifen oder auch nur blosse Krümeln in der Intercellularsubstanz sich vorfinden. An jeder Seite setzt sich die Bildung der Knorpel-Knochen an den Bogen fort (Fig. 3), aber auch hier nur ganz oberflächlich. Da wo die Bogenstücke ansitzen, ist immer die Verkalkung am stärksten. Später geht dann die Verkalkung von den Bogen aus je nach vorne in den Intervertebralknorpel über und stellt so die Zusammengehörigkeit beider ans Licht.

Bezüglich der einzelnen Wirbel bildet sich der Verkalkungsvorgang in folgender Weise. An Larven, deren vordere Extremitäten schon hervorgebrochen sind, ist an jedem der mittleren Wirbel ein Knorpelknochenring vollendet, am ersten Wirbel ist der Ring unten angeschlossen, zuweilen auch oben noch offen, so dass nur zwei seitliche Massen bestehen (Fig. 2 g), der erste Primordialwirbelkörper ist zugleich häufig viel länger als breit, der zweite dagegen zeichnet sich immer durch seine Schmalheit aus. Der neunte Wirbelkörper ist wieder durch zwei seitliche unverbundene Ossificationsstellen charakterisirt. Nach oben gegen den Rückgratcanal sowie an der ventralen Fläche ist die Verkalkung des Knorpels niemals so beträchtlich, dass man nicht durch sie hindurch das Innere des Wirbelkörpers von der Chorda ausgefüllt erkennen könnte.

Bis einige Zeit nach vollendetem Larvenstadium bildet die Chorda noch einen continuirlich vom zapfenförmigen Anfange im Basilarknorpel an bis an das Steissbein verlaufenden Strang, der nur an den intervertebralen Stellen auf die geschilderte Weise eingeschnürt ist. Wenn die Einschnürung noch nicht sehr weit gediehen, ist die Chorda nur wenig verändert, ihre Zellen erscheinen nur etwas mehr in die Länge gestreckt als die im Wirbelkörper, und die innere Lamelle adaptirt sich mit nur geringer Faltenbildung dem seitlichen Dracke. Die äussere Lamelle dagegen legt

*) Ich habe gefunden, dass nicht bei allen Froschlarven, die scheinbar auf gleicher Entwicklungsstufe stehen, auch die Wirbelsäule gleichzeitig entwickelt ist. Es besteht für diese Schwankungen sogar ein ziemlicher Breitengrad. Auch junge Frösche von ganz gleicher Grösse zeigen sehr verschiedene Stufen in der Ausbildung der Wirbelsäule.

sich in dichte, grössere oder feinere Längsfalten, die von der Fläche besehen wie Streifungen sich ausnehmen (Fig. 2 f). —

Die Differenzirung des Intervertebralknorpels beginnt erst bei jungen Fröschen nach vollendeter Larvenperiode, wenn deren Wirbelsäule (ohne Steissbein) 3—4''' an Länge misst. Jeder Intervertebralknorpel wird vorne und hinten von einem cylindrischen Chorda-Abschnitte begränzt, den er nach den Seiten zu überragt, hier in die verkalkte äussere Schichte des primordialen Wirbelkörpers übergehend. Die Stelle, an der der Chordarest liegt, ist an der ventralen Fläche der Wirbelsäule schon dem blossen Auge sichtbar, als ein durchscheinender graulich weisser Fleck. Daran sind seitlich die Bogen angefügt, dick und breit beginnend, und, wie oben schon erwähnt, in den je vordern Intervertebralknorpel übergehend. Der letztere misst nun bald das Doppelte der Länge des cylindrischen Chordaabschnittes, nur zwischen dem zweiten und dritten Wirbel ist der Raum ein geringerer. Die Bedeutung der Chordaabschnitte ist, ohne dass sie sich absolut verkleinert hätten, nunmehr zurückgetreten. Die voluminösere Entwicklung der aus der sceletbildenden Schichte entstandenen, den Chordarest zu beiden Seiten wie vorne und hinten umlagernden Knorpelbildungen lässt von nun an den primordialen, aus einem Chordaabschnitte und dessen dünner Knorpelumhüllung gebildeten Wirbelkörper im definitiven aufgehen. Im Intervertebralknorpel erscheinen reichlichere Zellentheilungen als bisher, und dadurch entstehen sehr bald grössere und kleinere Gruppen von Zellen, von denen einzelne unter fortgesetzter Vermehrung und mit Suspendirung der Abscheidung von Intercellularsubstanz zur Bildung dicht mit Zellen gefüllter Hohlräume führen. Wenig später sieht man theils durch Auswachsen der einzelnen, theils durch Zusammenfliessen mehrerer labyrinthartig anastomosirende Canäle entstehen, welche mit denselben Zellen, wie die anfänglichen Räume erfüllt sind. Die Zellen sind alle von gleicher Beschaffenheit, hell, ohne besonders scharf conturirte Membran. Viele lassen am sonst runden Kerne Theilungszustände erkennen. Sie messen 0,0045—0,0050''' . — Von diesen Markräumen bilden sich zuerst zwei an der Seite des vertebralen Chordarestes aus, somit an jenem Theile des Wirbelkörpers, der durch den daranstossenden Bogen gebildet wird. (Fig. 4. f. c.) Diese setzen sich dann theils mit Markräumen des Bogens selbst, theils mit solchen, die vor oder hinter dem vertebralen Chordarreste im Intervertebralknorpel entstehen, in Verbindung. Nöch bevor das letztere stattfindet, ist ein Theil des Intervertebralknorpels verkalkt, und nun sieht man zu beiden Seiten des intervertebralen strangartigen Chordarestes, in der Richtung einer nach hinten convexen Fläche, anstatt der sonst rundlichen Knorpel-

zellen spindelförmige auftreten, so dass dadurch jeder Intervertebralknorpel in zwei fast immer ungleich grosse Theile zerfällt. (Vergl. Fig. 4.) Der vordere Theil ist besonders an den vordersten Wirbeln der bei weitem grössere, er bildet den hinteren Abschnitt eines definitiven Wirbelkörpers, der hintere Theil — der an den hintersten Wirbeln meist etwas grösser ist, bildet immer den vordersten Abschnitt des nächstfolgenden hinteren Wirbels. Der erst erwähnte besitzt zwei nach hinten convexe Endflächen (Fig. 4. a. a'), der andere zwei nach vorne concave (Fig. 4. b. b'). Eine wirkliche Gelenkbildung ist aber noch nicht erfolgt, selbst bei Fröschen mit 5—6" langer Wirbelsäule ist es nur die eigenthümliche Stellung der zelligen Elemente des Intervertebralknorpels, durch welche jene Flächenverhältnisse ausgedrückt sind. Es entspricht dieses Stadium jenen auch bei anderen Gelenkbildungen sich treffenden Zuständen, wie sie kurz vor dem Auftreten der Gelenkhöhle sichtbar sind. Auch die Continuität der Chorda ist noch nirgends gestört; von jeder vertebralen Chordaparthie (Fig. 4. g) setzt sich der fast nur durch die Scheide repräsentirte Strang (Fig. 4. h) durch den ganzen Intervertebralknorpel hindurch zum nächstfolgenden Chorda-Abschnitte, und zwar in Form eines mit seiner Breite senkrecht stehenden Bandes. (Fig. 5. b. c. d.) Durch das Bestehen dieses intervertebralen Chordastranges scheint die ursprüngliche Doppelanlage der Wirbelgelenke wesentlich bedingt zu sein. Nur noch an der vertebralen Parthie besteht die Chordasubstanz fast unverändert, dazwischen sind ihre Zellen völlig comprimirt oder gänzlich untergegangen.

Mit der Anlage der Gelenkflächen im sich differenzirenden Intervertebralknorpel tritt für die Wirbelkörperbildung selbst ein neues Stadium ein. Wir haben nunmehr jeden Wirbelkörper aus folgenden Theilen zusammengesetzt: Erstlich aus dem vertebralen Chordarest, mit der nun nicht mehr gesondert zu treffenden Knorpellage, die mit ihm eine relativ lange Zeit hindurch den primordialen Wirbelkörper (Fig. 2.) vorgestellt hat. Zweitens geht in jedem Wirbelkörper von den beiden Intervertebralknorpeln je die entsprechende Hälfte ein, es vertheilt sich so eine jede anfänglich einheitliche Knorpelmasse auf je zwei Wirbel; drittens beteiligt sich an der Bildung des Körpers der Anfangstheil des Bogenstückes, indem seine Knorpelmasse sehr frühe schon mit der intervertebralen verschmilzt. Dazu kommen endlich viertens noch Schichten von Faserknochen (Fig. 5. g), die von den bezüglichen Periostlamellen angebildet werden.

Von nun an ergibt sich nur eine geringe Veränderung in der ferneren Fortbildung, für welche eigentlich alles schon angebahnt ist. Zunächst ist das wichtigste die völlige Differenzirung der Gelenke. Sie tritt an jeder der beiden Hälften für sich ein, so dass eine Zeit hindurch jedes Hinterende eines Wirbels mit einem doppelten

Gelenkköpfe in die doppelte Pfannenfläche des Vorderendes am nächstfolgenden Wirbel eingreift. Mit der Lösung der Continuität der Chorda fliessen die beiden Gelenkhöhlen in eine zusammen, es zeigt sich aber auch noch später (bei Wirbelsäulen von 8—9^{'''} Länge) der früher intervertebrale Chordascheidenstrang bis dicht unter die umgebildeten Gelenkflächen tretend, nicht selten durch Einlagerungen von braunem körnigem Pigmente ausgezeichnet.

Das Wachstum des Wirbelkörpers geht jetzt nach den verschiedenen Richtungen auf verschiedene Weise vor sich. In die Länge wächst der Wirbel durch den früheren Intervertebralknorpel; in die Dicke durch die vom Perioste gelieferten Schichten. Wie diese Verhältnisse sich im Speciellen ausnehmen, ist durch die Untersuchung der Wirbel erwachsener Frösche zu eruiren.

Auch im völlig ausgebildeten Froschwirbel birgt der Körper noch den Chorda-Abschnitt, und es ist diess sowohl auf Quer- als Längsschnitten nachweisbar. Er liegt hier nicht immer an gleicher Stelle, bald dem hinteren, bald dem vorderen Ende näher. Am häufigsten, namentlich am zweiten und dritten Wirbel, ist er weiter nach vorne liegend als nach hinten. Er ist immer noch in der Form eines Cylinderabschnittes vorhanden (Fig. 6. a), die Scheide in ihren beiden Lamellen (b. c) völlig unverändert, auch die Chordazellen in der Regel unversehrt. Auch das absolute Volum dieses Restes ist nicht verändert, oder hat nur ganz unbedeutend in der Längsachse sich verringert, im Vergleiche mit jenen Stadien, wo das Einwachsen des Intervertebralknorpels die Ein- und Abschnürung begann. Da wo vorne und hinten von diesem Chordarest die Scheide sich fortsetzt, scheinen die Zellen immer etwas gezerzt, und was davon in den nur durch die Scheide gebildeten Fortsatz einragt, besteht nur aus einem Gewirre von Membranresten der Zellen. Man kann diese Scheidenfortsetzung verschieden weit durch den Wirbelkörper verfolgen; sie umschliesst eine senkrechte Spalte, die wieder Reste jener Membranen enthält, und gränzt oben wie unten an die vom Perioste gebildeten Faserknochenschichte. Auf senkrechten Querschnitten ist ersichtlich, dass die Spalte nach oben zu etwas erweitert ist, während nach unten die beiden durch die Chordascheide gebildeten Wände sich einander nähern und oft schon in der ganzen unteren Hälfte sich berühren.

Zunächst um den persistirenden Chordatheil und dessen Scheidefortsätze lagern die durch Umbildung der Intervertebralknorpel, sowie durch die Anfangsstücke der ursprünglichen knorpeligen Bogen gebildeten Centralparthien des Wirbelkörpers. Zu beiden Seiten der Chorda liegen grössere Markräume (Fig. 6. d) mit den oben er-

wähnten Zellen erfüllt, und davon gehen engere Canäle in verschiedenen Richtungen gewunden und mehrfach unter einander anastomosirend nach vorne und hinten aus (e). Sie zeigen hie und da Erweiterungen, auch blind geendigte Ausläufer. Die Wandungen dieser Markräume sind auf sehr verschiedene Weise gebildet. Bei einigen bestehen sie aus Faserknochen, der in Lamellensysteme (f) angeordnet ist, ganz so wie jene um die Haversischen Canälchen anderer Knochen. An den dünnsten Canälchen sind diese am stärksten entwickelt; sie besitzen grosse Knochenkörperchen. Dies ist das bei weitem häufigste Verhalten. Ein anderes besteht darin, dass die Wandungen der Markcanälchen unmittelbar durch Knorpel dargestellt werden, der die primäre Intercellularsubstanz von den später um jede einzelne Zelle abgesonderten Kapseln gut unterscheiden lässt. Im letzteren Falle entbehren die Canäle einer Endostschichte, die im ersteren Falle niemals zu fehlen scheint. Knorpelsubstanz findet sich übrigens auch noch ohne Beziehungen zu den Markcanälen zwischen den Lamellensystemen inselartig vor. Dass diese Knorpelmassen Reste des früheren Intervertebralknorpels sind, bedarf keiner besonderen Erklärung, und ebenso sicher ist, dass die Lamellensysteme von Faserknochen durch Umwandlung der peripherischen Markzellen gebildet werden, die continuirlich in die Endostschichte übergehen.

Endlich haben wir noch die äussere Knochenlage des Wirbelkörpers zu beachten (Fig. 6. g). Sie besteht aus parallelen Lamellen von verschiedener Dicke, die sich auf Querschnitten so angeordnet zeigen, dass immer eine Anzahl von 5—8 dünnen Lamellen in eine durch schärfere Conturen abgegränzte Lage vereinigt sind. Die Zahl der secundären Lamellenstrata wächst mit dem Alter des Thieres. Die innerste, älteste ist immer deutlich von den aus dem Intervertebralknorpel hervorgegangenen centralen Theilen des Wirbels abgegränzt. Diese Lamellen setzen sich auch auf die Bogen fort. Ihre Knochenkörperchen fand ich kleiner als jene der Lamellensysteme der centralen Parthie. Die vom Rückgratcanale aus entstandenen Knochenlamellen bilden eine nur ganz dünne Schichte über der Mitte des Wirbels, eine mächtigere Schichte nach den Seiten zu. Aehnliches trifft sich auch für die im Ganzen viel beträchtlichere Faserknochenschichte an der ventralen Fläche des Wirbels. Hier ist gleichfalls — besonders auffallend bei sehr alten Thieren — die Zahl der Lamellen an den Seiten des Wirbelkörpers vermehrt, so dass also durch diese Verhältnisse der Wirbelkörper auf Kosten des Bogens beträchtlich in die Breite vergrössert wird. Auch diese Parthie des Wirbels wird von Markräumen durchsetzt, die radienartig von der Mitte des Wirbels nach unten dringen (h) und in der Regel die Periostschichte erreichen. Einige dieser Canäle enthalten Blutgefässe, andere nur Markzellen,

wie jene der centralen Parthie. Ausser diesen Markcanälen kommt endlich noch ein mit ihnen in gleicher Richtung verlaufendes Fasersystem vor, welches alle Lamellenschichten des Froschwirbels durchsetzt, und in die Kategorie der „perforating fibres“ von SHARPEY gehört, die neuerdings von KÖLLIKER ausser bei vielen Fischen auch bei Bufo gefunden worden sind. —

Es wäre nun noch des vordersten Chordastückes im Basilarknorpel und der Bildung des Steissbeines zu gedenken. Der zapfenförmige Anfangstheil der Chorda (Fig. 2) erstreckt sich im Basilarknorpel anfänglich bis über die ossa petrosa hinaus. Sie wird nicht allseitig von Knorpel umschlossen, sondern liegt nur in einer nach oben offenen Halbrinne des Basilarknorpels. Die Scheide ist wie an dem übrigen Theil der Chorda beschaffen. Die Chordazellen erhalten sich sehr lange intact. Bei jungen Thieren mit Schwanzstummel sind sie noch deutlich, nur ist schon früher vorhandenes braunes Pigment in grösserer Menge zwischen den Zellen sichtbar geworden. Da zwischen dem Hinterhaupte und dem ersten Halswirbel kein mächtiger Intervertebralknorpel sich entwickelt, sondern nur ein die Chorda wenig einwärts drängender Knorpelstreif vom Bogen des Atlas aus (vergl. Fig. 2), so bleibt die Continuität zwischen der Schädel- und Rückenwirbelchorda viel vollständiger als zwischen den einzelnen Rückenwirbeln. Erst nach vollendeter Larvenperiode wird die Schädelchorda rückgebildet, und zwar von vorne nach hinten. Die von der Seite her gegen die Chorda zusammenwachsenden Massen des Basilarknorpels verdrängen die Chorda und dehnen sie zugleich in ihrem Bette mit sich in die Länge, so dass sie um so länger erscheint, je dünner ihr Strang ist. Ungleichheiten des Durchmesser, knotige Anschwellungen sind nicht selten, und an letzteren Stellen sind einigemal innerhalb der Chordascheide Zellen von mir gesehen worden, die ich für Knorpelzellen halten muss. Am erwachsenen Thiere war von einem Chordareste im Schädel keine Spur zu entdecken. —

Was das Steissbein angeht so habe ich, den speciellen Theil der hier einschlägigen Beobachtung bei einer andern Gelegenheit mittheilend, nur das anzuführen, dass die über der Knorpelstreif-Anlage verlaufende Chorda sehr bald schwindet, und dass im Steissbein erwachsener Thiere keine Andeutung der Chorda sich wahrnehmen liess. —

Nach den oben auseinandergesetzten, von den bisherigen Vorstellungen abweichenden Thatsachen dürfte es nicht zu unterlassen sein, in der Untersuchung des Verhaltens der Wirbel anderer Amphibien nach dem Zusammenhange jener Thatsachen mit schon bekannten Erscheinungen zu forschen. Eine Reihe von Beob-

achtungen, deren ausführliche Mittheilung hier keine Stelle finden kann, erlaubt mir für die wichtigsten Verhältnisse schon jetzt einige Angaben zu machen.

Das für den Frosch Erwiesene zeigt sich der Hauptsache nach auch bei anderen Amphibien. Auch beim Salamander persistirt ein Theil der Chorda im Wirbelkörper, ja es gehen hier sogar die Chordazellen weitere Entwicklungen ein. Die Chordazellen wandeln sich theilweise in Knorpelzellen um, aus denen später andere Gewebe hervorgehen. Es wird dieser Chordarest auch hier durch das Einwachsen des Intervertebralknorpels von beiden Enden her eingeschnürt, allein nicht völlig abgeschnürt, da die Chorda durch den Intervertebralknorpel stets hindurchläuft. Hier ist auch der Beobachtungen KÖLLIKER'S zu gedenken, der dies Verhalten zuerst nachgewiesen hat. Die Differenzirung des Intervertebralknorpels ist ähnlich wie beim Frosche, nur mit dem Unterschiede, dass die Gelenke sich nicht völlig entwickeln, nie bis zur Höhlenbildung, respective zur wirklichen Trennung der Flächen kommen, und dass die Anlage für Gelenkkopf und Pfanne sich umgekehrt wie beim Frosche verhält. Nach aussen von Chordarest und Intervertebralknorpel lagert eine Schichte von Faserknochen, der in der Mitte des Wirbelkörpers bis in sehr späte Stadien die Scheide des Restes der Chorda dicht unter sich erkennen lässt.

Die ganze eigenthümliche Wirbelkörperbildung beruht so auf dem Verhalten des Intervertebralknorpels, der in verschiedenen Graden ringförmig zwischen den Mitten zweier Wirbelkörper nach innen wächst, und so gerade da, wo man es am wenigsten vermuthen sollte, die Chorda im einen Falle nur einschnürt (Salamander), im anderen verdrängt (Frosch). Auch bei Triton sind diese Entwicklungsvorgänge zu beobachten und es persistirt auch da zwar nicht bis in den ausgewachsenen Zustand, aber doch sehr lange ein vertebraler Chordarest. — Hieran reihen sich in schöner Uebereinstimmung die Wirbel von Siredon. Bezüglich der intervertebralen Verhältnisse hat KÖLLIKER die früheren Angaben verbessert. Das Hindurchtreten der Chorda durch den Wirbelkörper dürfte eine neue Thatsache sein. Der Intervertebralknorpel reicht bis dicht an die Mitte je zweier Wirbelkörper. Er bildet gar keine oder nur ganz schwache Einschnürung der Chorda, und ist auch nicht in Gelenkanlagen differenzirt. So entspricht er dem der Salamandrinen in einem früheren Stadium. In der Mitte jedes diconischen Wirbelkörpers sind die Chordazellen durch andere Zellen, die aber auch innerhalb der Chordascheide liegen, unterbrochen. Es sind diese Zellen mit centralelem rundlichem Kerne, und feingranulirtem Inhalte versehen, sie entsprechen denen, die bei Salamandra sich in Knorpelgewebe umwandeln.

Endlich ist als Schlusspunkt der Reihe *Proteus* anzuführen. Zwischen zweien der sehr langgestreckten diconischen Wirbelkörper lagert nur ein ganz schmaler Knorpelring, der die Chorda nur ein wenig einbuchtet. Er erstreckt sich nur ganz wenig unter die äussere Knochenlage zweier Wirbel, genau dem die Enden jener Stücke verbindenden Bindegewebe angefügt, und auch nicht scharf von ihm geschieden, so wie auch bei Salamandrinen und beim Frosche der Uebergang des Intervertebralknorpels in die äussere Bindegeweblage anfänglich ein continuirlicher ist. Da der knöcherne Doppelkegel bei *Proteus* nur dünne Wandungen besitzt, bleibt hier ein ganz ansehnlicher Raum für die ausnehmend grosszellige Chorda. In einer von den übrigen aufgezählten Amphibien abweichender Weise läuft die Chorda nicht in continuo durch den Wirbelkörper, sondern wird in der Mitte der Länge des Körpers durch ein dünnes Septum getrennt. Dadurch entstehen nur intervertebrale Chordaabschnitte, je zwei zusammenstossenden Wirbeln gemeinsam, an den bei vielen Fischen herrschenden Zustand Anschluss bietend.

Die Eigenthümlichkeiten des Baues der Fischwirbel (ich habe hier zunächst nur die Teleostei im Auge) im Verhältniss zu jenem des Amphibienwirbels werden dadurch um einiges verständlicher. Man sieht bei den Amphibien von *Proteus* an durch das Auftreten des Intervertebralknorpels einen neuen Factor der Formation gegeben, durch dessen verschiedengradige Entwicklung eine continuirliche Bildungsreihe entsteht, die bis zu den mit vollständiger Gelenkbildung ausgestatteten Wirbeln der nackten Amphibien hinüberführt.

Zugleich tritt die Chorda in einer ganz anderen Bedeutung auf als bei den höheren Wirbelthieren. Wenn sie auch das intervertebrale Verbleiben bei einigen mit den höheren Wirbelthieren, wenigstens mit gewissen Entwicklungsstadien derselben gemein hat, so ist doch die Ausdauer in der Mitte des Wirbelkörpers selbst, und vornehmlich die Umwandlung in bleibende Gewebe eine neue, bei den höheren Thieren nicht zur Entfaltung kommende Einrichtung, welcher zu Folge die Chorda nicht mehr in ganz conciser Weise als nur provisorischer Apparat anzusehen ist.

Erklärung der Abbildungen.

Mit Ausnahme von Fig. 1. sind die Objecte in etwa 90maliger Vergrößerung.

Fig. 1. Wirbelsäule eines jungen Frosches nach vollendeter Metamorphose (bis zum 9. Wirbel). Schematische Darstellung.

a. Basilarknorpel des Schädels. b. Bogenstück des ersten; b' des zweiten, b'' des dritten Wirbels. c. Intervertebralknorpel, in Zusammenhang mit dem Knorpel der Bogenstücke dargestellt. d. Chorda im Basilarknorpel. e. Chordaabschnitte in den Wirbeln (vertebraler Chordarest). f. Durch den Intervertebralknorpel eingeschnürte Chorda (intervertebraler Chordarest).

Fig. 2. Vorderster Theil der Wirbelsäule einer Froschlarve mit 4 Extremitäten.

a. Basilarknorpel des Schädels.
b. Bogen des ersten Wirbels, zwischen ihm und dem Basilarknorpel entwickelt sich das Occipitalgelenk. c. Chordascheide. d. Chorda. e. Intervertebralknorpel. f. Intervertebrale Chorda. (Die Streifung bezeichnet die Falten der äusseren Lamelle der Chordascheide.) g. Verkalkter Knorpel um den vertebralen Chordarest.

Fig. 3. Senkrechter Querschnitt durch einen Wirbel eines jungen Frosches nach vollendeter Metamorphose. a. Wirbelkörper, b. Bogen. Der Wirbelkörper wird dargestellt durch: c. Verkalkte Knorpelschichte. d. Aeussere Lamelle. e. Innere Lamelle der Chordascheide. f. Chordasubstanz.

Fig. 4. Horizontalschnitt durch den dritten Wirbel eines jungen Frosches. Vom 4. Wirbel ist der vorderste Theil mit dargestellt.

a. Anlage der hintern Gelenkfläche des zweiten Wirbels. a' des dritten Wirbels. b. Anlage der vordern Gelenkpfanne des dritten Wirbels, b' des vierten Wirbels. c. Bogen. d. Faserknochen der Bogen. e. Markraum. f. Fortsetzung desselben. g. Vertebraler Chordarest. h. Intervertebraler Chordarest.

Fig. 5. Senkrechter Querschnitt durch den Wirbel eines etwas älteren Frosches.

a. Intervertebralknorpel. b. äussere, c. innere Lamelle der Chordascheide. d. Chordasubstanz. e. Bogenstücke. f. Markräume. g. Faserknochen.

Fig. 6. Senkrechter Querschnitt durch den Wirbelkörper eines alten Frosches.

a. Vertebraler Chordarest. b. innere, c. äussere Lamelle der Chordascheide. d. Seitlicher Markraum mit Markcanälen e in Verbindung. f. Lamellensysteme von Faserknochen um die Markcanäle. g. Lamellen von Faserknochen vom Periost aus gebildet. h. Markcanäle. —

Jena, August 1861.

Fig. 1.

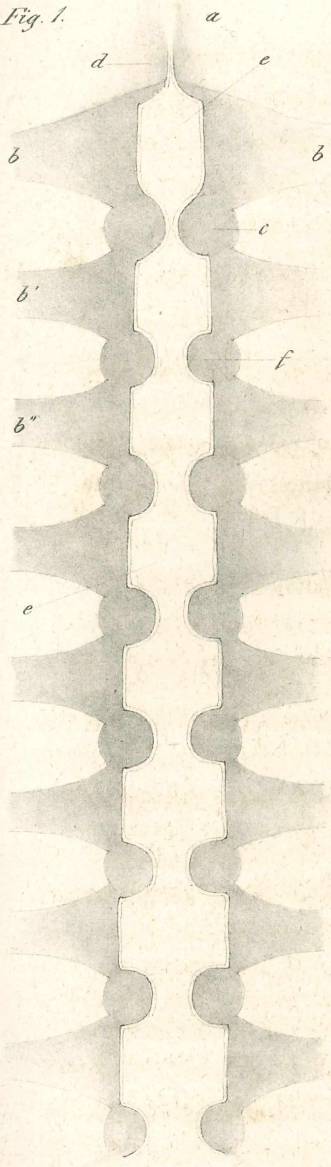


Fig. 4.

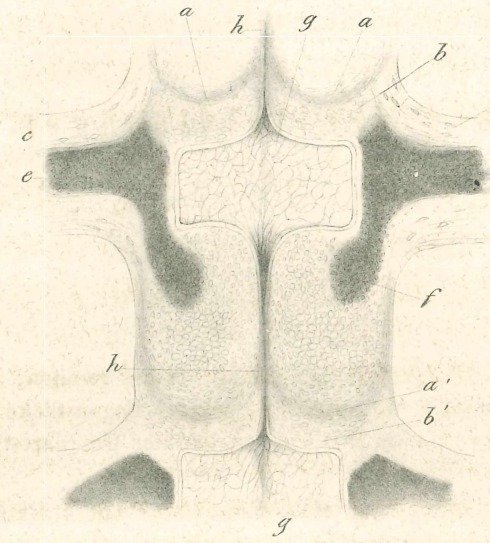


Fig. 2.

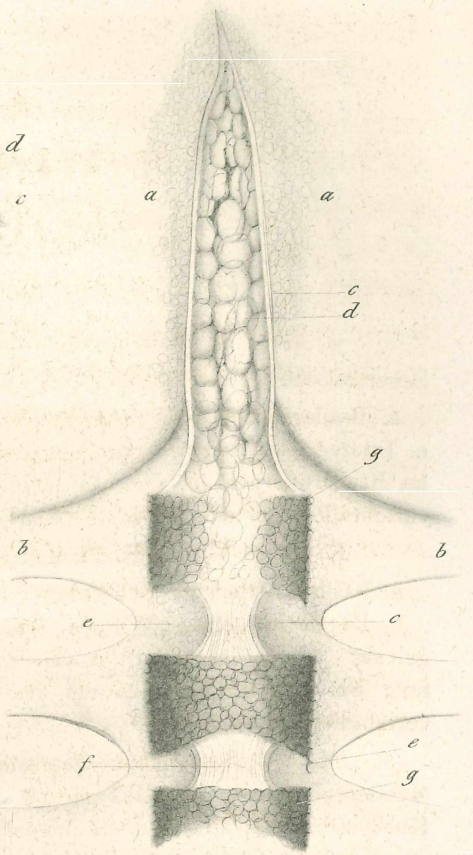


Fig. 3.

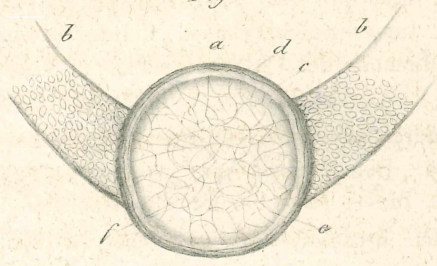


Fig. 5.

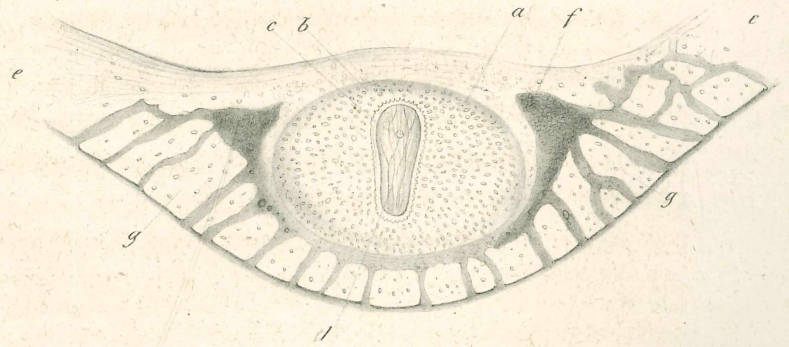
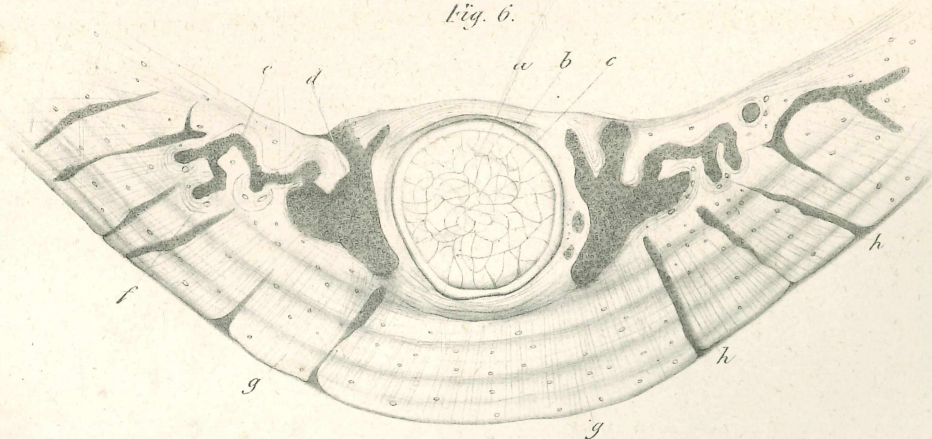


Fig. 6.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Abhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft Halle](#)

Jahr/Year: 1862

Band/Volume: [6](#)

Autor(en)/Author(s): Gegenbaur Karl (Carl) Anton

Artikel/Article: [Ueber Bau und Entwicklung der Wirbelsäule bei Amphibien überhaupt, und beim Frosche insbesondere 179-194](#)