

Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier, insbesondere über die Wirbel der Lamnoidei, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Bildung der Wirbel der Plagiostomen.

Von

A. Kölliker.

Tafel XIII bis XVII

Seit meinen ersten Mittheilungen über die Wirbel der Selachier (Würzb. Verh. Bd. X) habe ich Gelegenheit gehabt, eine Reihe neuer Gattungen zu untersuchen, sowie meine ersten Beobachtungen zu vervollständigen, so dass mir jetzt ein Material zu Gebote steht, welches noch mehr als früher gestattet, das Planmässige im Baue der Wirbelsäule dieser Thiere zu überschauen.

I. *Thatsächliches.*

Ich zähle der Reihe nach die einzelnen Gattungen auf, über welche ich Neues zu berichten habe.

1. *Hexanchus.*

In meiner ersten Mittheilung findet sich gestützt auf die Untersuchung der Wirbelsäule von *Heptanchus* die Vermuthung ausgesprochen, dass auch bei *Hexanchus* die Schwanzwirbelsäule besser verknöchert sein werde als der vordere, bis jetzt allein bekannte Theil der Wirbelsäule. Die Untersuchung zweier von meinem Freunde de Filippi in Turin erhaltenen Schwanzwirbelsäulen der genannten Gattung hat jedoch diese Vermuthung nicht bestätigt, indem sich auch hier keine Spur von Kalkablagerungen zeigte. Meinen früheren Bemerkungen habe ich beizufügen: 1) dass am Schwanze die Reste der *Elastica externa* ringsherum deutlich und zum Theil in Gestalt einer elastischen Netzmembran ganz gut erhalten sind, 2) dass die von der eigentlichen Chordascheide abstammenden Scheidewände, die die Wirbelabtheilungen bezeichnen, hier viel dicker sind als vorn, dafür aber auch sehr wenig über die innere Oberfläche der Scheide vortreten, und die Chorda selbst nur wenig einschnüren und 3) dass die eigentliche Chorda-

scheide stellenweise, namentlich innen, in der Gegend der Scheidewände an der Grenze der *Elastica interna* und an den an die Bogen anstossenden Stellen in hyalinen Knorpel umgewandelt ist.

2. *Cestracion Philippii*.

Von diesem Haien standen mir nur Schwanzwirbel zu Gebote, die ich der Gefälligkeit meines Collegen Leiblein verdanke. Dieselben zeigen wesentlich den Typus derer von *Heptanchus*. Der Wirbelkörper besteht aus einem hohlen Doppelkegel, der innen Faserknochen, aussen Knorpelknochen zeigt und an seiner äusseren Seite 8 niedrige Kanten trägt, so dass der senkrechte Innenschnitt das Bild eines Sternes gibt. An der Querseite des Doppelkegels liegt im Centrum des Wirbels achter hyaliner Knorpel, der die eigentliche Chorda bis auf eine unkenntliche Spur verdrängt, und ebenso wird die Aussenseite des knöchernen Wirbels von hyalinem Knorpel umgeben, der dann unmittelbar in den der Bogen sich fortzusetzen scheint. Die sehr deutlichen Reste der ursprünglichen *Elastica externa* der Chordascheide zeigen jedoch bestimmt an, dass das Meiste dieses Knorpels der ursprünglichen Chorda angehört. Von diesen Resten der *Elastica externa* will ich noch bemerken, dass dieselben hier wie bei allen andern ausgebildeten Selachiern, wo sie noch kenntlich sind, nicht einfach in einer Kreislinie angeordnet sich zeigen, vielmehr eher eine Art rautenförmiger Figur begrenzen, indem sie oben und unten, rechts und links wie Flügel oder warzenförmig vortreten, in welchen Gegenden die innen an dieselben angrenzenden Theile der Chordascheide auch häufig ganz homogen erscheinen. Die Bogen vereinen sich auf das Genaueste mit dem chordalen Wirbelkörper, lassen denselben jedoch seitlich, da wo die *Elastica* vorspringt, unbedeckt. Eine leichte Knorpelverkalkung, die seitlich an jedem Wirbelkörper ihre Lage hat, liegt zum Theil oberflächlich in dem von den Bogen abstammenden Knorpel, zum Theil innen an dem vortretenden Theile der *Elastica externa* und gehört somit dem chordalen Wirbelkörper an, doch ist die letztere Verkalkung schwach und ziemlich in einem Niveau mit der den Bogentheilen angehörenden.

3. *Spinax niger*.

Die Wirbel dieser Gattung stimmen fast auf ein Haar mit den früher von mir beschriebenen von *Acanthias* überein, nur dass der von den Bogen abstammende Knorpelbeleg an den Seiten der Wirbelkörper äusserst dünn ist. Reste der *Elastica externa* sind auch hier vorhanden und bezeichnen die Grenze der eigentlichen chordalen Wirbel-

körper, doch sind dieselben äusserst spärlich und klein und nur für den mit diesen Verhältnissen ganz Vertrauten zu erkennen. Im Centrum des Wirbels ist die Chorda selbst auch hier bis auf einen ganz kleinen undeutlichen Rest verdrängt.

4. *Lomargus borealis*.

Diese Gattung, die ich wie die vorhergehende von Beneden verdanke, schliesst sich ebenfalls an *Acanthias* an. Die Bogen bilden seitlich an den Wirbelkörpern einen deutlichen nicht verkalkten Knorpelbeleg. Die *Elastica externa* ist ringsherum äusserst deutlich, springt aber nur oben und unten gegen den Nerven- und Gefässkanal warzenförmig vor. Die Chorda ist auch im Centrum des Wirbels ziemlich gut erhalten und zeigt allerwärts einen mittleren derberen bandförmigen Streifen vom Aussehen einer senkrechten Scheidewand, der nur aus abgeplatteten Chordazellen besteht.

5. *Ginglymostoma*.

Für die richtige Auffassung der sonderbar gebauten Wirbel dieser Gattung der Scyllien verweise ich auf Fig. 1. Die einfacheren Schwanzwirbel zeigen folgende Verhältnisse. Der chordale Wirbelkörper besteht aus einem wie gewöhnlich beschaffenen Doppelkegel mit 7 äusseren kleinen Kanten, von denen 2 oben, je 2 seitlich und eine unten stehen. Umgeben wird dieses Centrum des Wirbels zunächst von Knorpel und dann folgen äussere Ossificationen, die in vier Hauptgruppen rechts und links oben und unten vertheilt sind. Die seitlichen bestehen aus je zwei an den Enden der Wirbel unter sich und mit dem innern Doppelkegel verschmelzenden Massen, die zum Theil aus Knorpelknochen, zum Theil aus Faserknochen bestehen und nach aussen und zwischen sich ächten Faserknorpel mit starken radären Fasern zeigen. Die obere Ossification ist in der Mitte der Wirbel doppelt, an den Enden durch eine Querbrücke verschmolzen, enthält zwischen ihren Theilstücken hyalinen Knorpel, zeigt jedoch an der äusseren Fläche ebenfalls Faserknorpel. Aehnlich verhält sich auch die untere Ossification, nur dass diese nirgends aus getrennten Stücken besteht. In den von den Bogen aus zwischen die vier äusseren Ossificationsmassen eindringenden Knorpelmassen finden sich einzelne Blutgefässe.

Die vorderen Wirbel von *Ginglymostoma* sind verwickelter gebaut als die des Schwanzes. Zwar sind die äusseren Kanten des chordalen Doppelkegels hier so zu sagen nur angedeutet, dafür sind aber die äusseren Ossificationen verwickelter gebaut, wie am besten aus der Fig. 2 hervorgeht. Verglichen mit den hinteren Wirbeln fällt

besonders die grosse Entwicklung der unteren Ossification auf, sowie das Vorkommen von seitlichen Verbindungen der Strahlen dieser Knochenmassen, so dass der ganze Wirbelkörper, ähnlich wie bei gewissen Lamnoidei, aussen und innen wie eine andere Schichtung zeigt.

Bezüglich auf die Deutung und Entwicklung dieser sonderbaren Wirbel ist es mir nicht gelungen ein bestimmtes Ergebniss zu erhalten, und bin ich nicht im Stande mit Sicherheit anzugeben, wie viel von dehselben auf Rechnung der Chordascheide, wie viel auf die periostale Anlagerungen kommt, indem es mir nicht geglückt ist, sichere Spuren der *Elastica externa* zu finden. Der Umstand, dass die äusseren vier keilförmigen Massen innen aus Knorpelknochen, aussen aus verkalktem Faserknorpel bestehen, könnte zur Vermuthung führen, dass die innern Theile derselben von Verkalkungen der Chordascheide selbst herrühren, mit denen dann noch äussere Ablagerungen sich verbinden. Da jedoch bei den andern Scyllien bei ähnlichem Baue der äussern verkalkten keilförmigen Massen die *Elastica interna* nach innen auch von den aus Knorpelknochen bestehenden Theilen derselben sich nachweisen lässt, so möchte es das Gerathenste sein, für einmal auch bei *Ginglymostoma* die Verhältnisse in diesem Sinne aufzufassen. Erwähnenswerth ist noch das Verhalten der Chorda. In den Aushöhlungen zwischen zwei Wirbeln fehlt die Chorda ganz und ist durch Flüssigkeit ersetzt, dagegen ist die *Elastica interna* deutlich erhalten und kleidet die vertieften Endflächen der Wirbelkörper aus, so jedoch, dass zwischen der genannten Haut und dem knöchernen Wirbel eine ziemlich mächtige Lage eines faserigen Gewebes seine Lage hat, das vom innersten Theile der ursprünglichen Faserlage der äussern Chordascheide abstammt. Zwischen den Rändern je zweier Wirbel bildet dieses Gewebe, das zwischen Bindegewebe und Faserknorpel so ziemlich die Mitte hält, ein *Ligamentum intervertebrale*, ausserdem besorgt dasselbe aber auch das Dickenwachsthum der Doppelkegel an ihrer concaven Fläche, sowie die Ausdehnung derselben an ihren freien Rändern, ohne irgendwo die Natur von ächtem Knorpel anzunehmen als in der Nähe der mittleren Oeffnung der Wirbelkörper und in dieser selbst. Hier jedoch ist der bei allen Plagiostomen ursprünglich an dieser Stelle sich findende Knorpel so entwickelt, dass er die Chorda vollkommen verdrängt hat und, statt einer die Chorda enthaltenden Lücke wie bei andern Gattungen, ein zusammenhängender Knorpelcylinder gefunden wird, der in seiner Mitte einen dünnen, aus der *Elastica interna* gebildeten Strang enthält.

6. *Centroscyllium Fabricii*.

Der Gefälligkeit meines Collegen Heinrich Müller verdanke ich es, dass ich einige Schwanzwirbel dieser seltenen Gattung untersuchen konnte. Dieselben stimmen im Baue in allen wesentlichen Verhältnissen mit den von mir schon an einem andern Orte (Würzb. Verh. Bd. X.) beschriebenen von *Acanthias vulgaris* überein und habe ich nur zweierlei hervorzuheben. Erstens war an dem grossen mir vorliegenden Exemplare die *Elastica externa* nur noch da und dort in schwachen Spuren zu erkennen, immerhin so dass sich sehen liess, dass die Wirbelkörper eine zarte Belegung von den knorpeligen Bogen besitzen und dass die oberflächliche Verkalkung derselben diesem der Chordascheide fremden Knorpel angehört. Zweitens war die Chorda selbst nur in der Mitte der Wirbel nach innen von einem auch hier befindlichen Knorpel erhalten, fehlte dagegen in den Aushöhlungen der Doppelkegel fast ganz und war hier durch Flüssigkeit vertreten. Eine Einschnürung der Chorda genau in der Mitte des Wirbels war auch hier da, doch ging dieselbe nicht bis zur gänzlichen Verdrängung der Chordazellen wie bei *Ginglymostoma*.

7. *Rhinobatus granulatus*.

Die Wirbel dieser Gattung stimmen fast ganz mit den von mir früher untersuchten eines kleinen Individuums von *Myliobates* überein. Der chordale Wirbelkörper ist von aussen betrachtet cylindrisch und zeigt sich fast die ganze Chordascheide verkalkt mit Ausnahme eines dünnen Saumes, der in den Gegenden wo die Bogen aufsitzen knorpelig ist, an den übrigen Stellen mehr faserknorpelig erscheint. An diesen Orten so wie je zwischen zwei Wirbeln hat auch die Chordascheide eine scharfe Begrenzung, ohne dass eine *Elastica externa* mit Bestimmtheit sichtbar wird, an den Abgangsstellen der Bogen dagegen sind die beiderlei Knorpel ohne Abgrenzung verschmolzen.

Auf Durchschnitten erkennt man, dass die Wirbelkörper wie gewöhnlich zwei konische Endfacetten besitzen und in der Mitte am dicksten sind. Hier findet sich die gewöhnliche innere Knorpellage und ist die Chorda fast ganz verdrängt, in den Facetten dagegen erkennt man hübsches grosszelliges Chordagewebe, von dem ich jedoch nicht sagen kann, ob es den ganzen Raum zwischen zwei Wirbeln erfüllt.

Am verschmolzenen vorderen Ende der Wirbelsäule, da wo die Wirbelkörper enden und das Ganze scheinbar nur von den verschmolzenen Bogen gebildet wird, lässt sich hier schöner als bei irgend einer andern Gattung der *Rajidae* nachweisen,

dass die Chorda noch einen nicht unwesentlichen Antheil an der Bildung desselben hat. In der ganzen Länge dieses Stückes nämlich bis zum allervordersten Zapfen zwischen den zwei Gelenkflächen zur Verbindung mit dem Schädel findet sich in der Fortsetzung der Wirbelkörpersäule ein mittlerer feiner Knorpelstrang, der durch die concentrische Stellung seiner Elemente, obschon eine *Elastica externa* nicht zu sehen ist, ganz bestimmt als eine Fortsetzung der Chordascheide sich kund gibt und auch durch Schnitte in der Gegend, wo die Wirbelkörper aufhören, bestimmt als solche nachgewiesen werden kann. In der Mitte dieses Streifens, der ganz hinten selbst noch Kalkablagerungen ohne Regelmässigkeit zeigt, findet sich ein Chordarest von einem hellen Saume begrenzt und krümelig verkalkt.

Das vorderste Ende dieses von der Chordascheide abstammenden Knorpels nimmt nur noch eine excentrische Stellung an, während er weiter hinten genau in der Mitte liegt, so jedoch dass er die ganze Breite der Knorpelplatte einnimmt, die die Stelle der Wirbelkörper vertritt, und an die oberflächlichen Krusten derselben angrenzt. Endlich liegt der chordale Knorpel nur noch der oberen Kruste an und wird von der unteren durch eine etwa seiner halben Breite gleichkommende Knorpelmasse geschieden. So tritt der Strang auch in den vorderen Endzapfen der Wirbelsäule ein und scheint an dessen Ende sich zu verlieren. Wenigstens ist es mir nicht möglich gewesen, denselben in die Schädelbasis zu verfolgen oder in dieser aufzufinden und eben so wenig habe ich einen Uebergang desselben in das innere Periost der Schädelbasis wahrgenommen.

8. *Taeniura lymna. M. H.*

Die Wirbel dieser Gattung stimmen in Allem mit denen von *Rhinobatus* überein und ist die einzige Abweichung, die ich namhaft zu machen habe, die, dass der chordale Strang im vordersten verschmolzenen Ende der Wirbelsäule hier verkümmert ist und genau die Verhältnisse zeigt, die ich an einem andern Orte geschildert habe.

9. *Lamna cornubica.*

Ueber die merkwürdigen Wirbel dieser Gattung liegen bis jetzt nur einige spärliche Angaben von J. Müller vor (*Agassiz, Poissons foss. III. pag. 363—365*), denen zufolge dieselben in ihrem ganzen Umkreise viele von Knorpel erfüllte Spalten darbieten, während das ganze übrige Knochen sei. Mir lagen zur Untersuchung nur einige mittlere Wirbel einer getrockneten Wirbelsäule vor, die jedoch nach dem

Aufweichen ihren Bau ziemlich genau verfolgen liessen. Dieselben (Fig. III.) bestehen vor Allem aus einem starken kurzen Doppelkegel von Faserknochen von demselben Baue wie bei dem *Nictitantes* (S. m. Abh. in Würzb. Verh. X). In der äusseren Aus-
höhlung dieses eigentlichen Wirbelkörpers (*a*) befinden sich an der angegebenen Stelle der Wirbelsäule 12 schmale Knochenblätter (*b b' b''*) ebenfalls von Faserknochen, die wie die Speichen eines Rades, von der Aussenfläche des Doppelkegels, mit der sie innig verschmolzen sind, zur Oberfläche des gesammten Wirbelkörpers reichen. Zwei von diesen (*b*) gehen nach oben und enden innen nach der Grundfläche der Knorpelbogen *c*, zwei stärker auseinanderweichende (*b'*) erstrecken sich in derselben Weise nach unten und je vier stehen in ziemlich regelmässigen Abständen seitlich zwischen den obern und untern Bogen einer Seite. Von den zwölf kegelförmigen Fächern zwischen diesen Blättern sind die vier, die den Abgangsstellen der Bogen entsprechen (*dd*) mit ächtem Knorpel gefüllt, der bis zum innern Doppelkegel dringt und in derselben Weise, wie bei den *Nictitantes*, ein inneres Knorpelkreuz darstellt. Die übrigen Fächer dagegen (*ee*) d. h. der obere mittlere, der untere mittlere, und die drei an jeder Seite, enthalten Zapfen von einem verkalkten Faserknorpel, der ganz dem der *Nictitantes* entspricht.

Diese Schilderung passt nun übrigens nur für die mittleren Theile der genannten Wirbel. An den Enden derselben finden sich statt der zwölf, je 18 Blätter, welche Zahl dadurch entsteht, dass hier sechs von den zwölf beschriebenen Blättern, nämlich die seitlichen oberen, die seitlichen unteren, und die unteren mittleren, je in zwei Blätter sich spalten und so gespalten an die Ränder des innern Doppelkegels sich ansetzen. Dadurch entstehen natürlich auch sechs besondere kleinere Fächer, so dass die Gesamtzahl dieser hier auch auf 18 steigt und in diesen finden sich ebenfalls besondere kleine Keile von verkalktem Faserknorpel. An den unteren Hauptblättern finden sich selbst Andeutungen einer Spaltung in drei Endblätter, Verhältnisse, die in den von Agassiz nach J. Müller abgebildeten Wirbeln (l. c. Tab. 40 *b* Fig. 12 und besonders Fig. 13) in noch höherem Grade aber auch so verwickelt ausgeprägt sind, dass das Gesetzmässige der ganzen Bildung nicht leicht zu erkennen ist.

An die vertieften Endflächen der Doppelkegel grenzt zunächst eine mächtige Lage von Faserknorpel, dann folgt eine schöne *Elastica interna* und statt der Chorda ein leerer Raum, der wohl auch hier mit Flüssigkeit gefüllt war, wie bei den *Nictitantes*. Auch im Centrum des Doppelkegels ist von der Chorda nichts mehr zu sehen und findet sich an ihrer Stelle eine dünne scheibenförmige Lage von Knorpelknochen.

Der feinere Bau und die Bedeutung aller dieser Theile ist folgende. Von dem eigentlichen Doppelkegel habe ich nichts weiter zu bemerken, indem derselbe ganz nach dem Typus derer der *Nictitantes* gebaut ist, nur dass die Knorpelkapseln ausgezeichnet gross sind und oft so dicht stehen, dass der Anschein grösserer reihenförmiger Lücken entsteht. Die mittlere dünne Verknöcherung dieses Doppelkegels zeigt sehr eigenthümliche, verschieden grosse, buchtige und zum Theil ineinander geöffnete Höhlen und ist, obschon die Stelle der Chorda einnehmend, doch sicher nicht ein Product dieser, sondern der inneren Knorpellage der äusseren Chordascheide, die bei anderen Plagiostomen zwischen der Chorda und dem Doppelkegel ihre Lage hat, die wuchernd die Chorda verdrängte und dann verkalkte. In der That sieht man auch nach dem Ausziehen der Kalksalze in diesem Septum noch ziemlich erkennbare Reste der *Elastica interna* genau in der Mitte, jedoch keine Spur von Chordazellen. Dass die genannten zwei Theile aus einer Verknöcherung der knorpeligen Chordascheide hervorgingen ist klar, eben so sicher ist aber auch, dass die äussern Keile von verkalktem Faserknorpel Periostablagerungen sind und der äusseren skelettbildenden Lage ihren Ursprung verdanken. Das Gewebe dieser Keile ist ähnlich dem der vier äussern Keile der *Nictitantes*, jedoch weniger verkalkt und daher weicher. Auch ist die Grundsubstanz hier mehr wie in einem Netzknorpel beschaffen und wie die minder verkalkten Theile lehren, äusserst zierlich aus feinen nach allen Richtungen sich verflechtenden und verbundenen Fäserchen gebildet, zwischen denen viele grosse rundliche, oft in senkrechten Reihen stehende, ziemlich dickwandige Kapseln sich finden. Besondere senkrechte Fasern fehlen auch nicht, nur sind dieselben minder stark als bei den *Nictitantes* und ebenso sind von aussen eindringende starke Blutgefässe da. Alle diese Theile von verkalktem Faserknorpel haben ihren Bildungspunkt in einer bis $\frac{1}{4}$ ''' mächtigen dunkleren Lage von Faserknorpel, welche die Wirbel äusserlich vollkommen bekleidet mit einziger Ausnahme der Stellen, wo die knorpeligen Bogen abgehen. Bemerken will ich übrigens noch, dass an meinen Wirbeln manche dieser Keile auch nach dem Aufweichen ihre Fächer nicht ganz erfüllten, sowie dass an den trockenen Wirbeln diese Keile fast ganz geschrumpft und ihre Fächer zwischen den Blättern scheinbar leer waren, was alle die berücksichtigen mögen, die trockene Lamnawirbel untersuchen. Nach allem, was ich gesehen habe, muss ich glauben, dass diese Keile in frischen Wirbeln ihre Fächer ganz erfüllen, doch können allerdings über das abfällige Vorkommen von Lücken in denselben nur Untersuchungen frischer Thiere ganz sichern Aufschluss geben.

Sind mir über die Entwicklung dieser Keile keine Zweifel geblieben, so kann

ich von den 12—18 speichenartigen Blättern nicht dasselbe sagen. Dieselben bestehen aus einem stark verkalkten Faserknorpel mit sehr zahlreichen, grossen, dickwandigen, und in ihren Wandungen ebenfalls verkalkten Knorpelkapseln. Eine Faserung in der Richtung der Dicke ist an diesen Blättern deutlich, ebenso eine Schichtung in der Richtung von innen nach aussen, so dass dieselben von der Fläche parallel streifig erscheinen, und auf Schnitten senkrecht auf ihre Flächen und in der Längsrichtung der Wirbelsäule erkennt man, dass ihre Zellen vielfältige Verbindungen durch schmalere und breitere Ausläufer eingehen. Innen und vorn und hinten, wo diese Blätter an die Aussenfläche des innern Doppelkegels angrenzen, scheinen beide innig verschmolzen, allein mit dem Mikroskope unterscheidet man doch nicht bloss einen verschiedenen Faserverlauf, sondern auch eine Verschiedenheit in der Menge und Gestalt der Zellen. Die Blätter, die an das Knorpelkreuz angrenzen, sind meist ziemlich scharf vom Knorpel getrennt, hie und da findet sich jedoch hier eine dünne Lage von Faserknorpel, die dann unmerklich in den Knorpel übergeht. An den Seiten, die an die Keile von verkalktem Faserknorpel angrenzen, haben diese und alle andern Blätter eine deutliche Schicht von Faserknorpel, die einerseits bestimmt in ihr Gewebe, anderseits in das der Keile selbst sich fortsetzt. An ihren freien Rändern endlich sind die Blätter von der hier allerdings sehr dünnen Lage von Faserknorpel bekleidet, welche, wie oben schon erwähnt, auch die Keile des weicheren verkalkten Faserknorpels überzieht und die Wirbel äusserlich umgibt und zeigt dieses Gewebe auch Uebergänge in dasjenige der Blätter. Allem zufolge scheint es mir, dass auch die fraglichen Blätter periostale Bildungen sind und dass sie zusammen mit den weicheren Keilen den vier Keilen der *Nictitantes* entsprechen, für welche Auffassung auch die Verhältnisse der andern noch zu beschreibenden *Lamnoidei* sprechen.

10. *Oxyrhina gomphodon*.

Die Wirbelsäule dieser noch nicht untersuchten Gattung der *Lamnoidei*, von welcher mir nur ein Theil derjenigen des Schwanzes zur Untersuchung zu Gebote stand, zeigt folgenden gröberen Bau (Fig. IV). Wie bei vielen Haien sind die Wirbelkörper und Wirbelbogen ganz von einander getrennt und umfassen die letzteren die Körper seitlich nicht. Die unteren Bogen *b* entsprechen in ihrer Zahl den Körpern genau, ragen jeder mit zwei Knorpelzapfen tief in die Wirbelkörper hinein und bilden dann einen einfachen unteren Dorn, der ebenso wie ein Theil des Bogens selbst eine Kruste von dem gewöhnlichen Knorpelknochen der Selachier besitzt. Viel verwickelter ist der Bau der

oberen Bogen. Dieselben bestehen 1) aus den eigentlichen Bogen *c*, die an Zahl den Wirbelkörpern entsprechen, jeder mit zwei Knorpelzapfen in denselben eindringen und über dem Rückenmark den Kanal für dasselbe schliessen; 2) aus Schaltstücken *d*, die, immer zwischen zwei Bogen gelegen, den Ligamenta intervertebralia und Wirbelkörperarrändern nur aufliegen und ebenfalls das Rückenmark bogenförmig umfassen; 3) aus besonderen Dornfortsätzen *e*, deren Zahl derjenigen der eigentlichen Bogen und Wirbelkörper nahezu gleich kommt, dieselbe aber doch nicht ganz erreicht und deren Anordnung somit, um so mehr als auch ihre Breite sehr wechselnd ist, keinerlei Regelmässigkeit zeigt. An dem untersuchten Stücke der Wirbelsäule zeigten übrigens die oberen Bogen der fünf letzten Wirbel keine Schaltstücke und scheint somit das letzte Ende der Wirbelsäule dieser Einrichtung zu ermangeln. Verknöcherungen in Gestalt oberflächlicher Krusten fanden sich nur an den Bogen und Schaltstücken der letzten Wirbel, an den übrigen und an den oberen Bogen nicht. Bemerkenswerth sind die Verhältnisse der Intervertebrallöcher für Gefässe und Nerven an den Bogen. Die Gefässöffnungen entsprechen genau der Zahl der Wirbelkörper und finden sich je zwischen zwei Bogen, doch so dass sie manchmal ganz von der Substanz eines Bogens umschlossen sind. Die Nervenöffnungen dagegen zeigen in so fern Eigenthümliches, als sie einmal in der Mitte der eigentlichen oberen Bogen liegen und zweitens im hinteren Theile der Wirbelsäule nicht mehr in derselben Zahl wie die Wirbelkörper vorkommen, sondern immer einen Wirbel überspringen. Dies erinnert an von mir bei *Heptanchus* gefundene Verhältnisse (Würzb. Verh. Bd. X), bei welchem Haien vorn und hinten die Zahl der Wirbelkörper das doppelte von derjenigen der Rückenmarksnerven (und auch der Bogen) beträgt, was dort mit Wahrscheinlichkeit aus einer secundären Verdoppelung der ursprünglichen Wirbelkörper erklärt wurde.

Die Wirbelkörper am *Oxyrhina* sind wesentlich nach dem Typus derer von *Lamna* gebaut. Ein jeder Wirbel besteht zunächst aus einem centralen Doppelkegel von Faserknochen von demselben Baue, wie bei den *Nictitantes* und bei *Lamna*. Genau im Centrum dieses Doppelkegels liegt eine hellere Masse schwach verkalkten Knorpels, in dessen Mitte ein ganz verkümmelter Rest der eigentlichen Chorda sich findet, dagegen ist an den concaven Endflächen desselben die Chorda ganz verschwunden und ihre Stelle wie bei manchen andern Selachiern von Flüssigkeit eingenommen. Wie gewöhnlich wird der dieses Fluidum enthaltende, zwischen je zwei Wirbeln gelegene Raum auch hier von der *Elastica interna* der früheren Chorda bekleidet, welche durch eine dünne Lage von Bindegewebe mit den Endflächen der Wirbel selbst ver-

bunden ist. An der Aussenseite eines jeden Doppelkegels sitzen an den Abgangsstellen der Bogen vier Knorpelzapfen und zwischen denselben vier eigenthümlich beschaffene keilförmige Massen, die den periostalen Keilen der Nictitantes entsprechen, jedoch keinen gleichförmigen Bau besitzen, sondern ähnlich wie bei *Lamna* aus verschiedenen Substanzen und zwar hier aus weichem und aus verkalktem Faserknorpel bestehen. Die seitlichen von diesen Massen bestehen jede aus 5—7 knöchernen Speichen, die von dem centralen Doppelkegel aus bis an die Oberfläche des Wirbels sich erstrecken und auf dem senkrechten Querschnitte (Fig. V) die Form von Strahlen besitzen, die am äussern Ende verbreitert und auch wohl gabelig gespalten sind. Eigenthümlich ist, dass diese Speichen in der Nähe ihres Ausgangspunktes vom centralen Doppelkegel theils ganz verschmolzen, theils durch quere Blättchen und Bälkchen untereinander verbunden sind, welche, wenn sie deutlicher ausgeprägt sich zeigen, concentrisch angeordnet sind und der Oberfläche des Querschnittes parallel verlaufen. In den Zwischenräumen zwischen diesen Speichen liegt überall eine weichere faserknorpelige Masse, die im Wesentlichen so gebaut ist wie bei *Lamna*, namentlich auch schöne und zahlreiche radiäre Fasern enthält. Dass dieser Faserknorpel und auch die knöchernen Blätter vom Perioste aus sich bilden, ist bei *Oxyrhina* leicht zu sehen, denn es gehen dieselben nach aussen ganz allmählich in ein weiches Bindegewebe mit senkrechten Fasern und Zellenreihen zwischen denselben über in derselben Weise, wie dies bei den Nictitantes wahrzunehmen ist. Erwähnungswerth ist, dass auch hier vom Perioste aus zahlreiche Blutgefässe in den Wirbelkörper eindringen, welche in den weichen Theilen der periostalen Keile bis an den centralen Doppelkegel herandringen, ohne jedoch auch in diesen einzutreten.

Aehnliche nur schmalere periostale Keile, von denen jeder zwei theilweise verschmolzene knöcherne Speichen und faserknorpelige Ausfüllungsmasse zwischen denselben enthält, finden sich nun auch oben und unten zwischen den Knorpelzapfen. Ausserdem ist zu bemerken, dass auch die letzteren Zapfen theilweise verkalkt sind und aus Knorpelknochen bestehen. Besonders gilt dies von denen der unteren Bogen, welche an ihren vordern und hintern Theilen vollkommen ossificirt sind, weniger von den oberen, bei denen die Verkalkung unvollkommener ist. Alle Knorpelkeile sind übrigens auch in ihren Seitentheilen, da wo sie an die betreffenden periostalen Knochenspeichen angrenzen, theilweise verkalkt und mit diesen verschmolzen.

11. *Odontaspis taurus*.

Auch von dieser noch nicht untersuchten Gattung stand mir nur ein kleines Bruchstück der Schwanzwirbelsäule zu Gebote, das ich der Güte des Herrn August Dumeril in Paris verdanke, der es aus einem im Pariser Museum aufbewahrten getrockneten Exemplare entnehmen liess. Soweit dieses Bruchstück, das in der Fig. VI abgebildet ist, es erkennen liess, stimmt der Bau der Wirbelsäule in allem mit *Oxyrhina* überein und ragen auch hier die obern und untern Bogen, die unter sich nicht zusammenhängen, mit Knorpelzapfen in Gruben der Wirbelkörper hinein. Die unteren Bogen *b* sind einfach mit Gefässlöchern, die an Zahl den Wirbeln entsprechen, die obern Bogen *c* dagegen besitzen auch hier Schaltknorpel *e* und stehen die Nervenlöcher so, dass sie immer einen Wirbel überspringen. Mit Ausnahme spärlicher Verkalkungen, wie bei *b*, sind alle Bogen rein knorpelig.

Die Wirbelkörper stimmen im gröberen Baue fast in Allem mit denen von *Oxyrhina* überein und weichen nur dadurch ab, dass die seitlichen periostalen Keile nur aus je vier Speichen oder Blättern von verkalkten Faserknorpel und drei zwischen denselben befindlichen Massen von Faserknorpel bestehen. Die zwei mittleren Speichen stehen an den kleineren Schwanzwirbeln sehr nahe beisammen, bei den grössten dagegen, die ich zur Untersuchung hatte, von 15 Mm. Höhe, waren die vier Speichen einer Seite gleichweit von einander entfernt und die faserknorpeligen Keile zwischen denselben gleich gross. An den grösseren Wirbeln waren auch die Knochenspeichen an der Oberfläche der Wirbel jede in zwei Blätter gespalten und die kleinen Lücken zwischen diesen nochmals mit Faserknorpel ausgefüllt und an den kleineren Wirbeln fand sich eine solche Spaltung wenigstens an den vorderen und hinteren Enden der Speichen. Abweichend von *Oxyrhina* ist, dass bei *Odontaspis* die innern Theile der Speichen gar nicht oder doch nur sehr unbedeutend zusammenhängen. Die oberen und unteren periostalen Keile verhalten sich wie bei *Oxyrhina* und ebenso alle übrigen grösseren Verhältnisse mit einziger Ausnahme dessen, dass die von den Bogen abstammenden Knorpelzapfen nirgends verkalkt sind.

Wie im gröberen Baue so stimmen auch die feineren Verhältnisse bei beiden Gattungen überein und habe ich nur den Mangel an Blutgefässen in den Wirbeln am *Odontaspis* zu erwähnen.

12. *Carcharodon Rondeletii.*

Ein Fragment der Schwanzwirbelsäule eines Exemplares eines Haien, den J. Müller selbst seiner Zeit als *Carcharodon* bestimmte, kommt in der Anlage der Theile ganz mit *Odontaspis* überein, weshalb ich nur die Abweichungen namhaft mache. Die eigentlichen obern Bogen und die Schaltstücke haben ziemlich dieselbe Gestalt und umschliessen den Kanal für das Rückenmark nicht vollständig, vielmehr wird derselbe erst durch die oberen Dornen, die besondere Stücke darstellen, deren Zahl geringer ist als die der Wirbel, ganz geschlossen. Beiderlei Stücke der oberen Bogen ferner sind in ihrer oberen Hälfte durch und durch verkalkt, und ebenso haben die untern Bogen und Dornen so wie die oberen Dornen eine Kruste von Knorpelknochen, die ziemlich vollständig ist. Gefäss- und Nervenöffnungen waren an meinem Stücke nicht allerwärts so deutlich, dass ich etwas Bestimmtes über dieselben auszusagen im Stande wäre, doch glaube ich so viel erkannt zu haben, dass stellenweise die Zahl der Nervenöffnungen das Doppelte von derjenigen der Wirbel beträgt, indem dieselben je zwischen einem obern Bogen und einem Schaltstücke sich finden. Doch ist es gedenkbar, dass nicht alle diese Oeffnungen für den Durchtritt von Nerven bestimmt sind.

Die Wirbelkörper an *Carcharodon* untersuchte ich theils an dem eben beschriebenen Stücke, theils an einigen isolirten Stücken, die ich durch die Güte des Herrn Dumeril aus dem Pariser Museum erhielt. Die letzteren von 22 Mm. in der Höhe zeigen den Typus derer der Lamnoidei, sind jedoch die zusammengesetztesten der beschriebenen. Die seitlichen periostalen Keile bestehen aus einer grösseren (9—12) Zahl von Speichen oder Blättern von verkalktem Faserknorpel, zwischen denen nur enge mit Faserknorpel erfüllte Lücken sich finden, ja es hängen diese Blätter durch Anastomosen in der Querrichtung zum Theil so untereinander zusammen, dass stellenweise fast ganz compacte Knochenmassen entstehen. An der Oberfläche der Wirbel finden sich solche Verbindungen vorzüglich an den an die Bogen angrenzenden Stellen der seitlichen Keile, ausserdem aber auch im Innern. Hier ist besonders eine Stelle ungefähr halbwegs zwischen der Oberfläche und dem innern Doppelkegel bemerkenswerth, wo diese Verbindungen rings herum an allen vier periostalen Keilen sich finden und wie eine besondere ringförmige Zone darstellen. Einwärts von dieser Zone sind die Blätter zum Theil zu grossen Massen mit einander verschmolzen, nach aussen mehr getrennt. Die oberen periostalen Keile gegen den Rückenmarkskanal zu bestehen aus zwei Knochenblättern mit einem dazwischen liegenden Faserknorpelkeil, die unteren

dagegen aus vier Blättern, von denen jedoch je zwei durch zahlreiche Anastomosen so zusammenhängen, dass an der Oberfläche an der Stelle derselben nur je Eine mit vielen Löchern versehene Knochenmasse zum Vorschein kommt. Diese Löcher führen in mit Faserknorpel erfüllte kanalartige Räume, die zusammen Einem der gewöhnlich zwischen solchen Blättern enthaltenen grösseren Räume, z. B. bei *Lamna*, entsprechen. Ein einziger mittlerer solcher Raum mit Faserknorpel findet sich übrigens auch in dem unteren periostalen Keile. Auffallend war mir bei *Carcharodon* auch vor und hinter den in den Wirbel eindringenden knorpeligen Zapfen der Bogen periostale Bildungen von Knorpel und Knochen zu finden in Form je einer dünnen Lamelle mit kanalartigen Lücken für den Faserknorpel, die an der Oberfläche als eine einfache Reihe kleiner Löcher erscheinen. Bezüglich auf den feineren Bau stimmen die Wirbel von *Carcharodon* vollkommen mit denen von *Odontaspis* überein und haben dieselben auch keine Blutgefässe.

Ausser diesem *Carcharodon* des Pariser Museums habe ich noch den oben erwähnten von J. Müller selbst als *Carcharodon Rondeletii* bestimmten Haien untersucht. Die Schwanzwirbel massen die grössten nur 12 Mm. und hatten wohl den Typus der Wirbel des Individuums des Pariser Museums und der *Lamnoidei*, doch waren der seitlichen Speichen weniger (nur 5—7) und ausserdem ragte von dem centralen Doppelkegel in jeden von den Bogen abstammenden Knorpelzapfen ein Knochenblatt hinein. Ich vermag nicht zu sagen, ob dies eine Eigenthümlichkeit der kleineren hintersten Schwanzwirbel ist, oder ob vielleicht mehrere Species von *Carcharodon* vorkommen. J. Müller und Henle zählen in ihrem bekannten Werke nur Eine einzige Art auf.

13. *Selache maxima.*

Die gröbere Anatomie der Wirbel dieser Gattung der *Lamnoidei*, welche auf den ersten Blick einzig in ihrer Art dastehen, ist schon von Owen (Lect. on the comp. Anat. of the vert. animals Part I. Fishes London 1846 pag. 54 Fig. 13) und Quekett (Histol. Catal. II. 1855 pag. 16 u. 17 Pl. I. Fig. 15—19, Pl. II. Fig. 19—23) im Wesentlichen richtig beschrieben. Wie bei allen stärker verkalkten Wirbeln der *Selachier* wird auch hier die eigentliche Grundlage derselben von einem festen Doppelkegel gebildet, an dessen Aussenseite mächtige periostale Ablagerungen in Form von vier keilförmigen Massen und zwischen denselben vier mit den Bogen zusammenhängende Knorpelzapfen sich befinden. Ein senkrechter Querschnitt durch die Mitte eines Wirbels

ergibt daher auch hier im Wesentlichen dasselbe wie bei den übrigen Lamnoidei; statt jedoch in ihrer ganzen Dicke aus radiär gestellten, d. h. der Längsaxe der Wirbelsäule parallel laufenden Knochenblättern zusammengesetzt zu sein, bestehen dieselben nur aussen, im äussern Drittheile oder Viertheile, aus solchen Blättern, weiter innen dagegen aus concentrischen Lamellen, die dem Umkreise des Wirbels gleich laufen. Auf dem senkrechten Querschnitte hat daher ein solcher Wirbel innen eine gewisse Aehnlichkeit mit den Wirbeln von *Squatina*, während derselbe aussen am meisten an die von *Carcharodon* sich anschliesst.

Genauer bezeichnet, so sind die radiären äusseren Blätter sehr zahlreich, mehr als bei irgend einem andern der Lamnoidei, zugleich aber auch sehr unregelmässig, indem sie nicht selten sich spalten und wieder vereinigen, auch durch stärkere Blätter Verbindungen untereinander eingehen. Ausserdem hängen dieselben auch mehr in der Tiefe durch eine immer grösser werdende Zahl von kleinen seitlichen Zapfen und blattförmigen Fasern zusammen, wobei sie nach und nach in der Richtung der Dicke Lücken erhalten, bis am Ende das Ganze in die inneren concentrischen Lamellen sich auflöst. Diese hängen in den äusseren Lagen noch vielfältig untereinander zusammen und stehen sehr dicht, weiter nach innen dagegen lösen sie sich mehr von einander und werden zu ziemlich selbstständigen Blättern, an denen jedoch immer noch eine besondere Bildung auf ihre allmälige Entwicklung aus den radiären Blättern hindeutet. Es sind dies eine Menge von länglich runden und rundlichen Lücken, die 1''' kaum überschreiten und ziemlich deutlich in der Längsrichtung der Wirbel in Reihen angeordnet sind.

Alle Räume zwischen den radiären und concentrischen Blättern und die Lücken in diesen letztern sind nach den Angaben von Owen und Queckett im frischen Zustande von heller Knorpelsubstanz erfüllt. Die Fragmente seit langer Zeit aufbewahrter Wirbel aus dem } Pariser Museum und dem College of Surgeons in London, die ich der Güte der Herren A. Dumeril und Queckett verdanke, zeigten im trocknen Zustande nur noch Bruchstücke dieser Ausfüllungsmasse, doch liess sich dieselbe durch Aufweichen der Wirbel, wenn auch nicht vollkommen, etwas anschaulicher darstellen und habe ich keinen Grund, die Angaben der genannten Anatomen zu bezweifeln. Nur ganz in den innersten Theilen der periostalen Keile, da, wo dieselben an die Mitte des innern compacten Doppelkegels angrenzen, fand ich auch diese Ausfüllungsmasse ganz verkalkt und die vier Keile ganz dicht, so jedoch, dass auf Schnitten die concentrischen Blätter immer noch zu erkennen waren.

Aus dem Mitgetheilten geht hinreichend hervor, dass die Wirbel von *Selache* manches Eigenthümliche darbieten, obschon die allgemeine Anlage ihrer grösseren Abschnitte dieselbe ist, wie bei den übrigen *Lamnoidei*. In der That kommen bei keiner andern Abtheilung dieser innere concentrische Knochenblätter vor, wie bei *Selache*, und begründet diese Bildung unstreitig einen besonderen Typus. Immerhin finden sich doch Anklänge an eine solche Anordnung auch bei andern Gattungen und habe ich bei *Carcharodon* und *Oxyrhina* schon darauf aufmerksam gemacht, dass die radiären Blätter in den innern Theilen seitliche Anastomosen zeigen, die eine mehr oder minder deutliche ringförmige Streifung der periostalen Keile bedingen, obschon dieselben nirgends zur Bildung wirklicher concentrischer Blätter führen.

Bezüglich auf den feineren Bau so stimmen die Doppelkegel von *Selache* ganz mit denen der übrigen *Lamnoidei* überein und bestehen aus Faserknochen. Die radiären und concentrischen Platten der periostalen Keile dagegen haben ganz das Ansehen von Knorpelknochen und zeigen grosse schöne oft zu zwei und drei verschmolzene Höhlen und bald eine mehr gleichartige, bald mit Kalkkrümeln versehene Grundsubstanz, doch möchte das Gewebe auch hier eigentlich ein verkalkter Faserknorpel sein. Hier und da trifft man nämlich im Verkalkten ziemlich deutliche Anzeichen von Fasern, die in der Richtung der Dicke der Keile von aussen nach innen verlaufen. Noch deutlicher sind solche in der weichen Ausfüllungsmasse zwischen den betreffenden Blättern, doch wird auch diese nirgends so schön faserig gesehen, wie bei anderen Gattungen. Die concentrischen Blätter wachsen auf beiden Seiten auf Kosten dieses Faserknorpels und dasselbe gilt auch von den radiären äusseren Blättern, nur dass diese auch an der äussern Wirbellfläche oder an ihren freien Rändern immer Masse ansetzen und diesem Hauptwachsthum entsprechend auch parallel dem freien Rande gestreift erscheinen. Die Ausfüllungsmasse zwischen den innersten concentrischen Lamellen ist eine noch wenig entwickelte Verkalkung mit durch und durch von schönen Kalkkrümeln herrührender grobkörniger Grundsubstanz und die Verbindungsstränge der äussern concentrischen Lamellen bestehen aus weichem und verkalktem Faserknorpel, von denen der erstere viele dunkle Fasern und Faserzüge enthält, die, wie Salzsäure ergibt, verkalkte Fasern der Grundsubstanz sind. Gefässe habe ich, so auffallend mir auch ihr Mangel war, doch nirgends in den Selachewirbeln mit Bestimmtheit nachzuweisen vermocht. Immerhin wird erst die Untersuchung frischer Objecte in dieser Beziehung volle Gewissheit zu geben im Stande sein.

Allgemeine Betrachtungen.

Bau und Entwicklung der Wirbel der Selachier im Allgemeinen.

Aus den hier mitgetheilten Erfahrungen, zusammengenommen mit den Ergebnissen meiner früheren Untersuchungen, lässt sich das Bildungsgesetz der Wirbel der Selachier mit genügender Bestimmtheit aufstellen und will ich nun in Folgendem die Hauptpunkte übersichtlich zusammenfassen.

I. Chorda dorsalis und eigentliche Scheide derselben.

Die Chorda dorsalis aller Selachier besteht ursprünglich aus einem reinen Zellenknorpel und einer denselben umgebenden, meist netzförmigen, elastischen Membran, der *Elastica interna*, welche die eigentliche oder innere Scheide der Chorda darstellt. Durch die Wirbelbildung wird die Chorda in den Gegenden der Wirbelkörper mehr oder weniger eingeschnürt, erhält sich jedoch bei vielen Gattungen zeitlebens als ein zusammenhängender Strang. Bei andern geht die Chordagallerte zwischen den Wirbeln später zu Grunde und wird durch Flüssigkeit ersetzt, während sie in der Mitte der Wirbel fortbesteht, bei noch andern endlich geht sie auch hier unter. In allen Fällen erhält sich die *Elastica interna* und bleibt als Auskleidung der Wirbelfacetten und meist auch als mittlerer Faden in der Mitte der Wirbelkörper bestehen, doch kann sie hier auch ganz schwinden, wie bei *Torpedo*, oder unkenntlich sein, wie bei *Trygon*, *Cestracion* und *Myliobates*, den *Nictitantes* und *Lamnoidei*. Ein Uebergang der Chordagallerte in ächten Knorpel kommt nicht vor, dagegen wurde eine Verkalkung derselben ganz bestimmt bei *Scymnus* und *Rhinobatus* gesehen andeutungsweise auch bei *Scyllium*.

II. Aeussere Scheide der Chorda.

Alle Selachier besitzen eine Umhüllung der Chorda aus ächter Bindesubstanz mit Zellen, welche, obschon im Baue mit der umgebenden skelettbildenden Schicht übereinstimmend, doch in ihrem morphologischen Verhalten so enge an die Chorda sich anschliesst, dass sie kaum anders, denn als ein wesentlicher Theil derselben aufgefasst

werden kann. Diese äussere Scheide folgt nämlich in ihrer Gestalt vollkommen der Chorda, beginnt und endet wie diese und umgibt sie auch sonst ganz genau; auch zeigt sie wenigstens ursprünglich keine Verbindungen mit den benachbarten Theilen, schliesst sich vielmehr von diesen durch eine immer vorhandene, sehr deutliche elastische Membran, die oft zierlich gefenstert ist, die *Elastica externa*, ab.

Diese äussere Scheide der Chorda ist es, von welcher später die Gliederung der Wirbelsäule ausgeht. Hierbei erhält sie sich in den einen Fällen in mehr weichem Zustande, so jedoch, dass sie mehr die Beschaffenheit von Faserknorpel oder selbst von Knorpel annimmt, in den andern verkalkt sie und geht theils in Faserknochen, theils in Knorpelknochen über. Die Theile der Wirbelkörper, die diese Scheide liefert, sind immer die Doppelkegel, an denen jedoch häufig innen und aussen knorpelige Theile sich erhalten, während in andern Fällen die Scheide in ihrer ganzen Dicke verkalkt und in der Mitte selbst die Chorda verdrängt (*Rajidae* zum Theil, *Lamnoidei*), und aus den zwischen den Wirbeln gelegenen Theilen gestalten sich die *Ligamenta intervertebralia* und eine meist deutliche bindegewebige oder faserknorpelige Auskleidung der Wirbelendflächen, die mit den genannten Ligamenten zusammenhängt.

Die *Elastica externa* hat keinen Antheil an der Bildung der Wirbel. Sind diese wenig verkalkt, so erhält sie sich zeitlebens, im entgegengesetzten Falle verschwindet sie später bis auf schwache undeutliche Reste oder ganz.¹⁾

III. Aeussere skelettbildende Schicht.

Bei allen Selachiern wird die Chorda von einer äussern skelettbildenden Schicht von Bindesubstanz umgeben, welche die Chorda sammt ihrer Scheide umgibt und einerseits die Wirbelbogen und ein zwischen denselben befindliches Perichondrium der chordalen Wirbelkörper erzeugt, andererseits auch die *Ligamenta intervertebralia* aussen verstärkt und erzeugt, ausserdem in die *Ligamenta intermuscularia* der oberen und unteren Mittellinie und der Seiten sich fortsetzt. Von dieser Lage können sowohl die Wirbelbogen, als das Perichondrium der chordalen Wirbelkörper an der Wirbelbildung sich betheiligen und zwar in verschiedener Weise. Bei den einfacheren Wirbeln sind es nur die

¹⁾ Anmerkung. Mit Bezug auf die Stellung der äusseren Chordascheide werden spätere Untersucher besonders zu berücksichtigen haben, ob dieselbe mit der Chorda selbst eine gemeinschaftliche embryonale Grundlage hat oder aus den Urvirbeln hervorgeht. Im letztern Falle würde dieselbe dem innersten Theile der äussern skelettbildenden Schicht der höhern Wirbelthiere entsprechen, im erstern dagegen eine mehr selbstständige Stellung einnehmen.

Wirbelbogen, die eine solche Rolle übernehmen, indem sie den chordalen Wirbelkörper entweder nur seitlich oder auch oben und unten umwachsen, mehr weniger mit demselben verwachsen und in verschiedener Ausdehnung verknöchern. Bei den stärker verkalkten Wirbeln kommen dann noch besondere periostale Verknöcherungen zu dem Antheile der Bogen hinzu oder es legen sich dieselben auch unmittelbar auf den chordalen Wirbelkörper an.

IV. Bildung und Verknöcherung der Wirbelkörper.

A. Antheil der äussern Chordascheide.

1. Die äussere Chordascheide sondert sich vor Allem der Länge nach in weichere und festere Theile, indem sie an bestimmten Stellen in Faserknorpel oder Knorpel übergeht, während sie ihre anfängliche Beschaffenheit an andern beibehält. Die festeren Theile, die jedoch bei den einfachsten Wirbeln von den zwischen gelegenen Theilen nicht scharf geschieden sind, gestalten sich zu den Wirbelkörpern und erscheint an diesen Stellen die eigentliche Chorda eingeschnürt, indem die Wirbelkörper theils warzig oder kegelförmig, theils in Gestalt von dünnen Scheidewänden (vordere Wirbel von *Hexanchus*, mittlere Wirbel von *Heptanchus*) nach innen vorspringen. Beim ganzlichen Mangel von Unterschnungen über die allererste Entwicklung der Wirbelsäule ist es schwer zu sagen, ob diese Scheidewandbildung und Einschnürung der Chorda von einem Hereinwachsen der Chordascheide oder von einem ungleichen Wachstume der Chorda an verschiedenen Stellen herrührt. Es liegt nahe anzunehmen, dass wie bei den höheren Wirbelthieren und Teleostiern die Wirbelkörper als festere Bildungen das Wachsthum der Chorda beschränken, so dass hier vorzüglich nur die Scheide sich verdickt, während an den andern Stellen Chorda und Scheide ziemlich gleichmässig fortwachsen, und bin ich auch bestimmt der Ansicht, dass die Vorgänge so sich gestalten, sobald einmal die Verknöcherung begonnen hat. Immerhin ist zu bemerken, dass bei der ganzen weichen Wirbelsäule von *Hexanchus* eine Bildung der Einschnürungen der Chorda durch Hereinwachsen der Scheide gedenkbar ist und spricht für einen solchen Vorgang einmal das von mir aufgefundene Verhalten der Wirbelsäule von *Heptanchus*, bei der nachträglich neue Wirbelkörper zwischen den alten sich zu bilden scheinen und zweitens der Umstand, dass in den Wirbelsäulen der grossen Mehrzahl der Plagiostomen, später in der That der Theil der Scheide, der nach innen vom Doppelkegel liegt, in der Mitte der Wirbel nach innen wuchert und die Chorda ganz oder fast ganz verdrängt.

2. Die Verkalkung der Chordascheide beginnt niemals an der Oberfläche, sondern immer im Innern derselben und zwar in der Nähe der eigentlichen Chorda, und zugleich in der Mitte der Längsaxe der Wirbelkörper. Ohne Ausnahme bestehen die ersten Knochenscherben nicht aus ächtem Knorpelknochen, sondern aus Faserknochen, mit andern Worten, es ist das Gewebe, das zuerst verkalkt, noch nicht ächter hyaliner Knorpel, sondern ein Gewebe, das zwischen Bindegewebe und Faserknorpel die Mitte hält und spindelförmige Zellen in streifiger Grundsubstanz zeigt.

3. Die Formen der ersten Knochenscherben sind die von Ringen (*Heptanchus* vordere und mittlere Wirbel), die dann zu dünnen Doppelkegeln sich gestalten (*Heptanchus* hintere Wirbel, *Centrophorus*), an denen der Rest der Chordascheide einen äussern und innern Beleg bildet, die ich als äussern und innern Knorpel der chordalen Wirbelkörper bezeichne.

4. Das Wachsthum dieser Doppelkegel, die als die eigentlichen oder chordalen Wirbelkörper zu bezeichnen sind, geschieht, wenn sie einmal ihre volle Länge erreicht haben, in drei verschiedenen Weisen und zwar durch Ansatz auf die äussere und die innere Fläche (Dickenwachsthum) und durch Anlagerungen an den Rändern derselben (Längenwachsthum).

5. Das Dickenwachsthum von aussen kommt auf Rechnung des äussern Knorpels des chordalen Wirbelkörpers und ist entweder gleichmässig oder ungleichmässig. Im ersteren Falle entstehen regelmässige Doppelkegel von grösserer Stärke, im letztern nehmen die Wirbelkörper verschiedene Formen an. Entweder bilden sich Doppelkegel mit äusseren Kanten und Furchen von sehr verschiedener Entwicklung (*Heptanchus*, *Ginglymostoma*, *Rajidae* zum Theil, *Nietitantes*) oder es entstehen mehr cylindrische Körper, indem die äussere Aushöhlung der Wirbelkörper ganz sich ausfüllt, welche bald ganz dicht sind (*Myliobates*, *Rhinobatus*) oder aus abwechselnden Lagen von Knorpel und Knorpelknochen bestehen (*Squatina*). In Einem Falle (*Cestracion*) findet sich bei geringer Entwicklung des Doppelkegels eine kleine oberflächliche Verkalkung an den Seiten der Wirbel, jedoch noch im Bereiche der Chordascheide. — Bei diesem Wachsthum stellen sich die Knorpelzellen in Reihen in der Richtung der Radien der Wirbelquerschnitte und wuchert natürlich der Knorpel, während er verkalkt, immerwährend fort.

6. Das Dickenwachsthum von innen kommt in der Mitte der Wirbel, da wo die Chorda eingeschnürt ist, ganz und gar auf Rechnung des innern Knorpels und kann dieser, indem er wuchernd die Chorda mehr weniger verdrängt, theilweise oder ganz verkalken, ja selbst die Chorda ganz verdrängen, so dass die Wirbel undurch-

brochen werden und die Chorda in einzelne Abschnitte zerfällt. In den einander zugewendeten Aushöhlungen der Doppelkegel ist es ein Rest der Chordascheide, der mehr die Natur eines Faserknorpels besitzt, der das Wachsthum besorgt. Dieser Faserknorpel stellt eine mässig dicke Haut dar, die mit der nach innen von ihr gelegenen *Elastica interna* die Aushöhlungen der Wirbelkörper bekleidet und als *Periost* der Wirbel-facetten bezeichnet werden kann.

7. Das Längenwachsthum der Doppelkegel wird von einer Fortsetzung des ebengenannten Periostes besorgt, das als eine Art *Ligamentum intervertebrale* von einem Wirbel auf den andern übergeht und natürlich auch noch der äussern Chordascheide angehört. Eine äussere Begrenzung dieses Zwischenwirbelbandes durch eine *Elastica externa*, die ursprünglich da gewesen sein muss und auch bei einfachen Wirbelsäulen, wie an denen von *Heptanchus* und *Hexanchus* zeitlebens sich findet, habe ich noch nicht gesehen, doch muss ich bekennen, dass ich nach dieser Richtung keine besonderen Untersuchungen unternommen habe.

B. Antheil der äussern skelettbildenden Schicht an der Bildung der Wirbelkörper.

Betheiligung der knorpeligen Wirbelbogen.

1. Wo die Wirbelbogen an der Bildung der Wirbelkörper Antheil nehmen, erzeugen dieselben in erster Linie durch Vereinigung einen äussern Knorpelbeleg um die Chordascheide herum.

2. Diese äussere Knorpellage kann verkalken und zwar geschieht dies entweder in Form zusammenhängender Massen oder so, dass der gewöhnliche Pflasterknochen der Plagiostomen entsteht.

3. Diese Verkalkungen treten erstens als isolirte Bildungen auf und zwar in den einen Fällen nur seitlich (*Heptanchus*, *Cestracion*), in welchem Falle sie Seitenschilder heissen mögen oder auch oben und unten an den dem Gefäss- und Nervenkanäle zugewendeten Flächen als Rücken und Bauchschilder (*Acanthias*, *Seymnus*, *Centroscyllium*) und zweitens als zusammenhängende grössere Massen, welche in die Knochenkruste der Bogen selbst sich fortsetzen (*Rajidae*, *Scyllium*).

4. Mögen diese Schilder diese oder jene Form haben, so zeigen sie ein doppeltes Verhalten zu dem eigentlichen chordalen Doppelkegel, indem sie entweder von demselben ganz getrennt bleiben (*Heptanchus*, *Cestracion*) oder an den vordern und

hintern Enden mit den Rändern desselben sich verbinden (*Scymnus*, *Acanthias*, *Rajidae*, *Scyllium*).

Betheiligung der häutigen Theile der äussern skelettbildenden Schicht oder des Perichondrium der Chordascheide an der Bildung der Wirbelkörper.

1. Der Antheil der knorpeligen Bogen an der Bildung der Wirbelkörper ist niemals ein bedeutender, dagegen findet man bei allen stark verkalkten Wirbeln, vor Allem der Haie, noch besondere äussere Verkalkungen, die einfach als Periostablagerungen bezeichnet werden können.

2. Diese Ablagerungen nehmen immer die beiden Seiten und die obere und untere Mittellinie der Wirbel ein und haben immer die Form von Zapfen oder Kegeln, daher sie Seiten-, Rücken- und Bauchzapfen heissen mögen.

3. Der Bau dieser vier Zapfen ist ferner ein eigenthümlicher und bei allen Gattungen wesentlich derselbe, indem sie aus einem verkalkten Faserknorpel mit schönen Sharpey'schen Fasern (Radialfasern) bestehen, die ebenfalls verkalkt sind, und wo sie nur etwas entwickelt sind, Blutgefässe enthalten, die sonst in den Wirbeln sehr selten sind und nur noch in den Wirbelkörpern von *Squatina* gesehen wurden.

4. Bezüglich auf ihre Stellung zu den übrigen Wirbeltheilen, so finden sich diese periostalen Zapfen sehr selten als Auflagerungen auf den Schildern, die den Bogen ihren Ursprung verdanken (*Scyllium*, *Ginglymostoma*, in Andeutungen bei *Heptanchus*). In der Regel grenzen dieselben unmittelbar an den chordalen Wirbelkörper und verbinden sich entweder in der ganzen Ausdehnung desselben mit seiner Aussenfläche (*Lamnaeidei*) oder so dass sie genau in der Mitte des Wirbels in einer kleinen Strecke mit demselben nicht zusammenhängen (*Nictitantes*, *Trygon*).

5. Der gröbere Bau dieser periostalen Zapfen ist sehr verschieden. Bei den *Nictitantes* und bei *Trygon* und *Scyllium* sind dieselben einfache ganz verkalkte Zapfen. Bei *Ginglymostoma* und den *Lamnaeidei* dagegen besteht jeder Zapfen aus abwechselnden weichen und verkalkten Blättern. Diese Blätter können in den tiefern Theilen wieder durch kurze Querblätter sich verbinden (*Oxyrhina*, *Odontaspis*, *Carcharodon*, *Ginglymostoma*), welche in Einem Falle (*Selache*) so ausgebildet sind, dass die Zapfen innen vorzugsweise aus concentrischen Blättern, aussen aus in der Richtung der Radien des Querschnittes stehenden Platten bestehen.

6. Alle Wirbel mit periostalen Zapfen haben im Innern, den Abgangsstellen der Bogen entsprechend, ein Knorpelkreuz. Der tiefe an den chordalen Wirbelkörper angrenzende Theil eines jeden Knorpelzapfens gehört der Chordascheide an, der ober-

flächliche den Bogen, doch sind die Grenzen beider Abtheilungen nur in seltenen Fällen (*Mustelus*) durch erkennbare Reste der *Elastica externa* bezeichnet.

Ueberblickt man nach Kenntniss der Bildungsgesetze der Plagiostomenwirbel die bei den einzelnen Gattungen vorkommenden Formen, so zeigt sich, dass die mannigfaltigen Gestaltungen auf einige wenige Typen sich zurückführen lassen. Diese Typen haben eine ganz scharfe Begrenzung, indem dieselben durch die Betheiligung oder den Mangel eines oder mehrerer der an der Wirbelbildung Antheil nehmenden Primitivorgane (der Chordascheide, der Bogen, des äusseren Periostes) von einander sich unterscheiden, es ist jedoch zu bemerken, dass zahlreiche scheinbare Uebergänge derselben entstehen dadurch, dass der Antheil eines Primitivorganes oft so gering ist, dass Annäherungen an die benachbarten Typen entstehen und so eine scheinbar zusammenhängende Reihe von den einfachsten zu den verwickeltesten Gestaltungen entsteht. Ausserdem muss hervorgehoben werden, dass oft bei einer und derselben Art in verschiedenen Gegenden der Wirbelsäule verschiedene Typen sich finden, sowie ferner, dass alle zusammengesetzteren Typen bei ihrer Entwicklung die Formen gewisser einfacherer durchlaufen. Es sind demnach diese Typen nur aufzufassen als Glieder von Entwicklungsreihen und nicht als für sich bestehende, unveränderliche und in keinerlei Beziehungen zu einander stehende Gestaltungen.

Die zu unterscheidenden Typen nun sind folgende.

Typus I.

Der Wirbelkörper geht einzig und allein aus der Scheide der Chorda hervor.

1. Wirbelsäule ganz weich (faserknorpelig) ohne Gliederung. *Callorhynchus*.
2. Ebenso, nur mit ringförmigen Verknöcherungen in der Mitte der Chordascheide, deren Zahl die der Bogen um Vieles übertrifft. *Chimaera*.
3. Wirbelkörper ganz weich (faserknorpelig), unvollständig gesondert, aber doch durch Scheidewände, die die Chorda einschnüren, bezeichnet. *Hexanchus*.
4. Wirbelkörper theilweise knorpelig mit kleinen ringförmigen knöchernen Doppelkegeln. *Heptanchus*, vordere Wirbel.
5. Wirbelkörper dicht und fast ganz verkalkt. Hintere Wirbel von *Myliobates*, *Rhinobatus*, *Taeniura*.

Typus II.

Der Wirbelkörper bildet sich zum Theil aus der Scheide der Chorda, zum Theil aus den verschmolzenen knorpeligen Bogen.

A. Antheil der Bogen gering.

I. Chordaler Wirbelkörper wenig verkalkt.

1. Chordaler Wirbelkörper mit einem zarten knöchernen Doppelkegel in seiner Mitte. Der von den Bogen abstammende Beleg nicht verkalkt. *Centrophorus*.

2. Chordaler Wirbelkörper mit einem stärkeren knöchernen Doppelkegel. Knorpelrinde der Bogen mit Seitenschildern verkalkt. *Heptanchus* hintere Wirbel, *Cestracion*.

3. Ebenso, Knorpelrinde der Bogen mit vier Schildern verkalkt, die mit den Rändern des Doppelkegels verschmelzen. *Acanthias*, *Scymnus*, *Centrosyllium*.

II. Chordaler Wirbelkörper stark verkalkt.

4. Chordaler Wirbelkörper fast ganz verkalkt aus abwechselnden ringförmigen Lagen von Knochenknorpel und Knorpel. Knorpellage der Bogen am Schwanz mit Seitenschildern. *Squatina*.

5. Chordaler Wirbelkörper mit einem starken verkalkten, vielkantigen Doppelkegel. Knorpellage der Bogen ringsherum stark verkalkt. *Raja* und *Torpedo*, hintere Wirbel

B. Antheil der Bogen gross.

6. Chordaler Wirbelkörper theils knorpelig, theils mehr weniger verkalkt, zum Theil noch gross, zum Theil nur spurweise vorhanden; der Knorpel der Bogen mehr weniger verkalkt. Vordere verschmolzene Wirbel von *Chimaera*, *Callorhynchus*, und aller *Rajidae* mit Ausnahme von *Trygon*.

Typus III.

Der Wirbelkörper bildet sich aus der Scheide der Chorda, einem Antheile der Bogen und aus Ablagerungen von verkalktem Faserknorpel von dem zwischen oder auf dem Bogen theile gelegenen Perioste (Periostablagerungen).

1. Chordaler Wirbelkörper mit einfachem oder kantigem mässig starkem Doppelkegel. Knorpelrinde der Bogen vollständig, oberflächlich verkalkt, Periostablagerungen

an der äusseren Seite derselben schwächer in Form vier einfacher oder blätteriger Zapfen. Scyllium, Ginglymostoma.

2. Knorpelige Bogen nicht verschmolzen, mit 4 Zapfen in den Wirbelkörper eindringend. Chordaler knöcherner Doppelkegel mässig stark, einfach. Periostale Zapfen mässig stark, einfach. Trygon.

3. Ebenso. Chordaler Doppelkegel vierkantig, in der Mitte frei. Periostale Zapfen stark, einfach. Haie mit Nickhaut.

4. Ebenso. Chordaler Doppelkegel in seiner ganzen Länge mit den periostalen Zapfen verschmolzen. Diese sehr stark, aus weichen und verkalkten Theilen gebildet, die zum Theil Längsblätter, zum Theil ringförmige Lagen bilden. Lamnoidei.

Es erübrigt nun noch einiges über die Gewebe mitzutheilen, die an der Bildung, der Wirbelsäule Antheil nehmen, um so mehr, da in dieser Beziehung selbst bei den neuesten Autoren Missverständnisse obwalten.

Die weichen Gewebe, die hier in Betracht kommen, sind:

1. Eine Bindesubstanz mit spindelförmigen Zellen und streifiger jedoch kaum bestimmt faseriger Grundsubstanz. Dieses Gewebe bildet ohne Ausnahme die junge Chordascheide und kann auch länger in ihr sich erhalten. Wenn dasselbe verknöchert, geht es über in den sogenannten „Faserknochen“ von J. Müller und mir, der keineswegs identisch ist mit „Bindegewebsknochen“, wie Gegenbaur meint (zur vergl. Anat. der Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien, 1862 S. 61), wohl aber auch „verkalkte Bindesubstanz“ genannt werden kann.

2. Ein Faserknorpel mit Knorpelzellen in faseriger Grundsubstanz in mehrfachen Abarten und zwar:

a) mit parallelfaseriger Grundsubstanz, in den Auskleidungen der conischen Endflächen der Wirbelkörper und den Ligamenta intervertebralia, ein Gewebe von dem aus der Wachsthum der Doppelkegel theilweise besorgt wird.

b) Mit starken Sharpey'schen Fasern (Bindegewebsbündeln) und hyaliner oder fein netzförmiger Grundsubstanz.

Verkalkt können a und b „verkalkter Faserknorpel“ heissen.

3. Aechter hyaliner Knorpel, verkalkt Knorpelknochen.

Diese drei Arten weicher Gewebe zeigen, abgesehen von den perforating fibres, sowohl mit Bezug auf die Zellen als auch auf die Grundsubstanz, die mannigfachsten

Uebergänge und wird es so begreiflich, dass auch die verkalkten Gewebe nur in den äussersten Formen zu unterscheiden sind. Ebenso kommen Anklänge der letztern an jene Formen ächten Knochens vor, die spindelförmige Zellen enthalten, wie sie bei einigen Fischen (Thynnus, Salmo, Macrostoma u. s. w.) sich finden. Trotz dieser Uebergänge und Verwandschaften wird es doch bei einem Blicke auf die Verhältnisse im Grossen und Ganzen gerechtfertigt erscheinen, die vorkommenden Unterschiede festzuhalten und zu betonen, um so mehr da auch die chemischen Verhältnisse der betreffenden Gewebe noch gar nicht bekannt sind, und lässt sich daher für einmal der Satz festhalten, dass die Wirbelsäule der Plagiostomen aus einfacher Bindesubstanz und Knorpel im weichen oder verkalkten Zustande sich aufbaut.

Vergleichung der Wirbel der Plagiostomen mit denjenigen der übrigen Fische.

Die nahe liegende Vergleichung der hier besprochenen grossen Abtheilung der Fische mit den übrigen Fischen wird aus dem Grunde sehr erschwert, weil über den feineren Bau und die Entwicklung der Wirbelsäule der Teleostier und Ganoiden noch keine zusammenhängende Untersuchungsreihe vorliegt. Auch ich kann aus diesem Gebiete noch nichts Umfassenderes vorlegen, immerhin glaube ich doch eine solche Zahl von Erfahrungen gesammelt zu haben, dass es mir möglich sein wird, wenigstens eine gewisse Zahl von Punkten festzustellen.

I. Wirbelsäule der Teleostier.

Die Primitivorgane, aus denen die Wirbelsäule der Selachier sich aufbaut, Chordascheide und Knorpelbogen, kommen auf den ersten Blick auch den Teleostiern zu und lassen sich an der Chordascheide selbst an ausgebildeteren Wirbelsäulen noch die *Elastica interna*, *Faserschicht* und *Elastica externa* unterscheiden. Es gibt zwar Gegenbaur an (l. c. S. 59), dass es bei mehreren Gattungen der Familie der Cypriniden (*Barbus*, *Tinca*, *Leuciscus*, *Scardinius*) ihm nicht gelungen sei, die *Elastica externa* der Chordascheide aufzufinden, ich habe dieselbe jedoch bei *Salmo umbla* von 1'', *Chondrostoma nasus* von 2'' Länge, Hechten von 12'' und ausgewachsenen Barschen, Aalen, Forellen und Lachsen gesehen und glaube somit annehmen zu dürfen, dass

diese Haut, wenn sie auch vielleicht nicht bei allen ausgewachsenen Knochenfischen gefunden wird, doch sicherlich allen ursprünglich zukommt. Stimmen nun auch in dieser Beziehung die Teleostier mit den Plagiostomen überein, so unterscheiden sie sich doch sehr wesentlich dadurch, dass die Faserschicht ihrer Chordascheide nie Zellen enthält und auch im Ganzen nur wenig entwickelt ist. Letzterer Umstand wäre nun freilich von geringerem Belang, um so mehr da die genannte Lage später wenigstens an einer Stelle mächtig ausgebildet ist und den innersten Theil der Ligamenta intervertebralia darstellt: das erstere Verhalten dagegen scheint auf einen fundamentalen Unterschied in der Entwicklung der Chordascheide bei beiden Abtheilungen hinzudeuten und zu beweisen, dass die Chordascheide der Teleostier, ebenso wie die der Säuger, Vögel und beschuppten Amphibien, nach der von mir aufgestellten Vermuthung, nur eine von der Chordagallerte ausgehende, ursprünglich structurlose Ablagerung, ähnlich den Cuticularbildungen, ist, während die der Plagiostomen aus einer besonderen Zellenmasse des mittleren Keimblattes sich aufbaut. Bei der grossen Tragweite dieser Angelegenheit ist es jedoch gerathener, vorsichtig vorzugehen und zu fragen, ob nicht vielleicht die Chordascheide der Teleostier ursprünglich aus Zellen besteht und dieselben später verliert oder vielleicht doch unter ganz besonderen Verhältnissen Zellen zeigt. Was das erste anlangt, so melden die einzigen Untersucher, die die histologischen Verhältnisse der Entwicklung dieser Fische ausführlicher erforscht haben, Vogt und Lereboullet (*Étud. d'Embryol. comparée* 1862), nichts von dem Vorkommen von Zellen in der Chordascheide junger Fische, wobei jedoch zu berücksichtigen ist, dass bei Vogt die eigentliche Scheide und die äussere skelettbildende Schicht, zusammen als Scheide der Chorda beschrieben sind. Auch ich habe bei jungen Forellen von 12''' bis zu solchen von 6''' ohne Ausnahme die Faserlage der Chordascheide, die deutlich querfaserig oder querstreifig war, ohne Zellen gesehen und ebenso habe ich auch an den relativ mächtigen Chordascheiden der freien Chorda am Ende der Wirbelsäule erwachsener Karpfen, Lachse und Hechte (Ueber das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden und einiger Teleostier 1860, S. 14, 16, 17) und in den Theilen derselben, die bei allen Teleostiern zu den innersten Theilen der Ligamenta intervertebralia sich gestalten, nichts von Zellen gefunden.

Diesem zufolge glaube ich behaupten zu dürfen, dass die Chordascheide der Teleostier, wenn auch aus denselben drei Lagen bestehend, wie die der Plagiostomen und in ihren Beziehungen zur Chorda derselben ganz gleich, doch einen ganz anderen Bau und eine andere Bedeutung besitzt.

Ich bezeichne dieselbe demnach als innere oder eigentliche Scheide und stelle sie in ihrer Bedeutung der *Elastica interna* der *Plagiostomen* an die Seite.

Ueber das Verhalten der Wirbelbogen glaube ich meinen Erfahrungen zufolge aussagen zu können, dass dieselben bei allen *Teleostiern* ursprünglich knorpelig sich anlegen. Zwar scheinen die Beobachtungen von A. Müller bei einigen *Cyprinen* (*Müll. Arch.* 1853) dem zu widersprechen, indem nach diesem Forscher die Wirbelbogen hier von Anfang an knöchern auftreten, allein A. M. gibt schon an, dass an den vorderen Wirbeln die Bogen eine knorpelige Basis haben und nach meinen Erfahrungen an 2" langen Individuen von *Chondrostoma nasus* und 1½" langen Exemplaren von *Cyprinus carpio* (kleinere *Cypriniden* waren mir bis jetzt nicht zugänglich) müssen auch bei den *Cypriniden* ursprünglich Knorpelstrahlen dagewesen sein, denn es enthalten noch bei Individuen der angegebenen Grösse sowohl die Rippen und die unteren Bogen, als auch die oberen Bogen im Innern ganz deutlich einen verkümmerten Knorpelstrahl. Hierzu kommt noch, dass der chordale Endfaden der Wirbelsäule des Karpfen nach meinen Erfahrungen ganz und gar von einem Knorpelrohre umgeben ist, das nichts Anderes als verschmolzene Bogen darstellt. — Im weitem Verlaufe theilen sich dann freilich die *Teleostier* in zwei Gruppen. Bei den einen nämlich verknöchern die Bogen sehr bald und verschmelzen mit den Wirbelkörpern, während bei den andern die Basen der Bogen knorpelig bleiben und bei der Dickenzunahme der Wirbel in das Innere derselben aufgenommen werden, so dass dann auf Querschnitten das bekannte Doppelkreuz der *Salmonen*, *Esocinen* u. a. entsteht.

Eine Verschmelzung der knorpeligen Bogen um die chordalen Wirbelkörper herum, welche bei den *Plagiostomen* sehr häufig ist, kommt bei den *Teleostiern* so selten vor, dass noch Gegenbaur vor Kurzem behaupten konnte, dass Knorpelringe bei den *Teleostiern* durchaus nicht vorkommen (l. c. S. 62) und doch hatte ich schon vorher die knorpeligen Scheiden des chordalen Endfadens bei *Salmo*, *Cyprinus carpio*, *Alosa vulgaris* und *Elops saurus* beschrieben und zugleich angegeben, dass eine solche Scheide beim Hechte fehle. Solche Fälle werden gewiss noch mehr zur Beobachtung kommen, immerhin wird es richtig bleiben, dass an dem regelrecht verknöchern den Theile der Wirbelsäule ein solches Verhalten sich nicht findet und die Bogen getrennt bleiben.

Die erste Ossification der Wirbelsäule der *Teleostier* geschieht durch Verknöcherungen der eigentlichen Chordascheide.

Bekanntlich hat schon J. Müller vermuthet, dass die Chordascheide einen Antheil an der Bildung der Wirbel der Teleostier nehme und sind dann von A. Müller (l. c.) und mir (Würzb. Verh. Bd. X) für die Cyprinen und Leptocephaliden auch die wirklichen thatsächlichen Belege für diese Vermuthung beigebracht worden, während ich zugleich den Satz aufstellte, dass wahrscheinlich bei den Teleostiern ein solches Verhalten der Chordascheide ausgebreiteter vorkomme. Seit dieser Zeit ist über diesen Gegenstand Nichts weiter beigebracht worden, wenn man nicht einige wenig bestimmte Bemerkungen von Gegenbaur (l. c. S. 59) aufzählen will, der zwar geneigt scheint, eine Betheiligung der Chordascheide an der Wirbelbildung anzunehmen, aber doch angibt, dass es ihm bei mehreren Cypriniden nicht gelungen sei, diesen Antheil der Chordascheide zu erkennen. Die Chordascheide bestehe hier nur aus einer in den Intervertebralaräumen sehr verdickten Lamelle (den von mir beim Hechte sogen. Lig. intervertebralia interna) und nach aussen von dieser Lamelle liege überall der Knochen des Doppelkegels. Weder in letzterem noch ausserhalb desselben sei Etwas aufzufinden, was als *Elastica externa* zu deuten wäre.

Bei dieser Sachlage schien es mir wünschenswerth, die Angelegenheit von Neuem zu prüfen, doch kann ich für einmal aus einer noch nicht abgeschlossenen Untersuchung nur Folgendes mittheilen.

Die erste Entwicklung der Wirbel habe ich bis jetzt nur beim Lachse, bei der Forelle und bei *S. umbla* geprüft, welche alle die nämlichen Ergebnisse lieferten, daher ich nur von den zwei letzten Arten handeln will, die genauer untersucht wurden. Bei Individuen von 10 und 11''' Länge ist es leicht zu zeigen, dass die ersten Verknöcherungen der Wirbelsäule der Chordascheide angehören, an der hier nur zwei Lagen, eine leicht der Quere nach reissende und dann ein künstliches Netz bildende *Elastica externa* und eine helle quersfaserige innere Lage ohne Zellen zu unterscheiden waren. Im entwickelteren Zustande, m. a. W. im vorderen Theile der Wirbelsäule waren die Ossificationen nach oben (nach der Rückseite) offene Ringe, die die ganze Dicke der Faserlage der Chordascheide einnahmen, jedoch nach aussen bestimmt von der *Elastica* bekleidet sich zeigten (Figg. XI, XII). Weiter nach hinten wurden diese Halbringe immer schmaler und erschienen endlich nur noch als rechteckige und zuletzt rundlich viereckige Plättchen an der unteren Seite der Chordascheide, auf deren feinere Formverhältnisse und sonstige Besonderheiten ich hier nicht eingehen kann. Nur eines — obschon nicht unmittelbar hierher gehörig — kann ich nicht unterlassen hier anzumerken, dass nämlich auch der Schädeltheil der Chorda in seiner ganzen Länge eine verknöcherte

Scheide besass (Fig. XI), die auch einen lang gezogenen Halbkanal darstellte und oben offen war. —

In weiterer Ausbildung werden die chordalen Halbringe, die selbstverständlich keine Structur und keine Zellen besitzen, zu vollständigen Ringen, zugleich beginnt aber auch in der äussern skelettbildenden Schicht die Ablagerung von ächtem Knochen auf dieselben und können dieselben somit nie ein weiteres Dickenwachsthum zeigen. Solche junge Wirbel mit den zwei Lagen zeigt die Fig. XIII von einer Nase von 2". Dagegen wächst bei gewissen Gattungen der chordale Wirbelkörper, während zugleich die Periostablagerungen zunehmen und die Chorda zwischen je zwei Wirbeln mit wächst, in der Länge weiter, wobei er zugleich etwas dicker wird. Doch gibt es auf der andern Seite auch Fische, bei denen dieser Theil des Wirbels nie eine grössere Ausdehnung gewinnt und später nur den mittelsten Theil des Wirbelkörpers einnimmt. Da hier nicht der Ort für die ausführliche Schilderung dieser Verhältnisse ist, so begnüge ich mich mit der Vorlage und Erläuterung einiger Zeichnungen, welche die Haupttypen der Wirbelbildung der Teleostier darstellen.

Figg. XIV u. XV sind sagittale Längsschnitte durch Wirbel einer Forelle von 11" Länge. Fig. XIV zeigt die Anordnung der Theile im Allgemeinen. *aa* ist der vom Perioste aus gebildete Doppelkegel, an dem wieder der eigentliche compacte Doppelkegel und die in den äusseren Aushöhlungen desselben befindlichen Ablagerungen von schwammigem, an fetthaltigem Marke reichem Gewebe *bb* zu unterscheiden sind. Der helle Saum *cc* an der innern Seite des periostalen Doppelkegels ist der auf Kosten der Chordascheide gebildete Doppelkegel, der jedoch nicht ganz so weit sich erstreckt, wie der erstere. Die Chorda selbst *d* verhält sich, wie ich es früher vom Hechte beschrieb, d. h. es finden sich an der Stelle der Gallerte an gewissen Orten mit Wasser erfüllte Höhlen *ee*, während dieselbe an andern *f* zusammenhängend bleibt und wie Scheidewände bildet, nur finde ich, was auch beim Hechte so sein wird, dass hier die Scheidewände durch dünne Stränge von Chordasubstanz *g* mit einander zusammenhängen. — Umgeben wird die Chorda von einer *Elastica interna* *h*, auf welche im Bereiche der Wirbel der chordale Doppelkegel, zwischen denselben das von mir sogenannte Lig. intervertebrale internum *i* folgt. Dieses ist, wie das Auffinden der *Elastica externa* *kk* an seiner Aussenseite beweist, nichts Anderes als ein Rest der Faserlage der Chordascheide und das Material, aus welchem der chordale Doppelkegel in die Länge d. h. an seinen Rändern wächst, so lange die Wirbelsäule noch zunimmt, welche Verhältnisse die vergrösserte Fig. XV besser versinnlicht als weitere Beschreibungen. In dieser stellt *c* den

chordalen Doppelkegel vor, der bei *c'* so endet, dass er mit dem Lig. intervertebrale internum unmittelbar zusammenhängt, welches an dem dargestellten Präparate zufällig durch eine Lücke *o* von der *Elastica interna* und der eigentlichen Chorda getrennt war. Aussen an den Rändern der periostalen Doppelkegel und aussen an der *Elastica externa* der Chordascheide findet sich das starke bogenförmige Lig. intervertebrale externum *l*, welches das Längenwachsthum des periostalen Doppelkegels besorgt und bei der Forelle eine innere hellere und eine äussere dunklere Zone zeigt und aus Bindegewebe mit Zellen besteht. Das Lig. intervertebrale internum dagegen zeigt keine Zellen, sondern nur ein helles faseriges Gewebe mit einer gewissen Zahl feiner netzförmig verbundener elastischer Fäserchen.

Dass der chordale Doppelkegel wirklich der Chordascheide seinen Ursprung verdankt, habe ich übrigens nicht nur aus den Beziehungen der Theile zu einander, wie sie die Fig. XV zeigt und aus der oben gemeldeten Erfahrung über junge Forellenvirbel entnommen, vielmehr kann ich in dieser Hinsicht noch einen andern vollgültigen Beweis vorlegen und zwar den, dass nach dem Ausziehen der Kalksalze die *Elastica externa* der Chordascheide an der Aussenseite der fraglichen Schicht, somit im Innern des knöchernen Doppelkegels des Wirbels nachzuweisen ist.

Einem etwas andern Typus folgen die Wirbel des Aales, welche die Fig. XVI darstellt, wogegen die Wirbel des Hechtes ganz mit denen der Forelle stimmen. Beim Aale sind, abgesehen von der Chorda selbst, deren Verhältnisse ich als minder erheblich bei Seite lasse, folgende Eigenthümlichkeiten da. Erstens ist der chordale Doppelkegel *c* ganz klein und nur im innersten Theile des Wirbels vorhanden und zweitens findet sich an der Aussenseite der *Elastica externa* der Chorda eine Lage von weicher, ächter Bindesubstanz *m* als unmittelbare Auskleidung der concaven Aushöhungen der Wirbelendflächen, welche durch das Lig. intervertebrale von einem Wirbel auf den andern übergeht. Diese Lage, welche entschieden der äussern skelettbildenden Schicht angehört und die inneres Periost der Wirbel, oder Periost der Wirbelfacetten heissen mag, scheint beim Aale keinen Antheil an der Bildung des knöchernen Wirbels zu nehmen; dagegen sind mir andere Fische bekannt geworden, wo dies wirklich der Fall ist und zwar kenne ich bisher zwei Unterformen. Bei den einen Gattungen besteht dieses Periost aus Bindegewebe oder Bindesubstanz und liefert eine osteoide Substanz, welche die innerste Lage des periostalen Doppelkegels bildet, jedoch von demselben durch eine besondere Schichtung sich unterscheidet, so bei *Perca*, *Triodon*, bei andern hat dasselbe den Bau von Faserknorpel und geht beim Ver-

kalken in eine Lage von Knorpelknochen über, welche die Wirbelfacetten bekleidet, und natürlich scharf von dem eigentlichen Gewebe derselben absticht. Diese Form habe ich bis jetzt nur gesehen bei *Auxis bisus*, erwarte sie jedoch noch bei manchen andern von den Gattungen, deren Skelett aus ächter Knochensubstanz mit Zellen besteht.

Wahrscheinlich gibt es nun noch einen dritten Typus, bei dem ein Periost der Wirbelfacetten zugleich mit einem entwickelteren chordalen Doppelkegel sich findet. Ist dieses Periost nicht verkalkt, so wird der chordale Doppelkegel von dem periostalen durch einen Zwischenraum abstehen, wie dies in der That nach J. Müller's leicht zu bestätigenden Angabe bei *Xiphias gladius* der Fall ist, im entgegengesetzten Falle wird der Doppelkegel aus drei besonderen Lagen bestehen, zwischen denen jedoch die Grenzen ausser an den Wachstumsstellen vielleicht oft verwischt sein mögen.

Fasse ich nun zum Schlusse die Hauptresultate, die in Betreff der Wirbelbildung der Teleostier sich herausgestellt haben, zusammen, so ergeben sich folgende Sätze.

1. Die Chordascheide der Teleostier besteht wie die der Selachier aus drei Schichten, hat jedoch hier einfach die Bedeutung einer Ausscheidung der Chordagallerte, indem die mittlere oder Faserlage nie Zellen enthält.

2. Die erste Ossification der Wirbel geschieht in der mittleren Lage der Chordascheide, besteht immer aus einfacher osteoider zellenloser Substanz und hat wenigstens bei den Salmonen die Form von Plättchen der Bauchseite, die allmählig, nach der Rückenseite wachsend, zu Halbringen und schliesslich zu ganzen Ringen sich gestalten, welche dann je nach den Gattungen nur eine geringe Grösse erreichen oder so lange mitwachsen als die Wirbel überhaupt sich vergrössern.

3. Die Bogen sind bei den Teleostiern ursprünglich immer knorpelig, verknöchern jedoch bei manchen Gattungen früh, während sie bei andern lange im Knorpelzustande sich erhalten. Nur im letztern Falle nehmen sie einen Antheil an der Wirbelbildung und stellen das Knorpelkreuz im periostalen Wirbelkörper dar, das stellenweise in ächten Knorpelknochen übergeht.

4. Eine Verschmelzung der knorpeligen Bogen ist bei den Teleostiern selten und finden sich die einzigen bis jetzt bekannten Beispiele an den chordalen Endfaden einiger Gattungen.

5. Bei den meisten Teleostiern mit wenigen Ausnahmen (*Leptocephaliden*) haben Periostablagerungen einen mehr weniger grossen Antheil an der Bildung der

Wirbel und erzeugen dieselben da, wo sie am ausgeprägtesten vorkommen 1) die Hauptmassen der Doppelkegel, 2) die in den äussern Aushöhlungen derselben gelegenen meist schwammigen Massen, 3) innere Auflagerungen an den concaven Facetten der periostalen Doppelkegel.

6. Die Chorda der Teleostier wird in der Mitte der Wirbel nie verdrängt und wächst je zwischen zwei Wirbeln mit der Wirbelsäule fort, wobei sie allerdings verschiedene Veränderungen erfahren und stellenweise in Knorpel übergehen (Gegenbaur, ich) oder besondere Höhlungen erzeugen kann. —

Die Haupttypen der Wirbelkörper der Teleostier sind folgende :

I. Die Wirbel bestehen nur aus der verknöcherten Chordascheide.

Leptocephaliden.

II. Die Wirbel bestehen aus der verknöcherten Chordascheide und äussern Periostablagerungen.

Die grosse Mehrzahl der Teleostier.

III. Die Wirbel bestehen aus der verknöcherten Chordascheide, äussern Periostablagerungen und einem Antheile der Bogen.

Alle Teleostier mit einem Knorpelkreuze im Innern der Wirbelkörper.

Im Einzelnen ergeben sich dann noch Unterformen je nach der Ausdehnung des chordalen Wirbelkörpers, dem Vorkommen oder Fehlen des Periostes der Wirbelfacetten, dem Baue dieses Periostes und der vorhandenen oder mangelnden Verknöcherung desselben, deren specielle Aufzählung einer spätern Zeit vorbehalten bleiben muss.

II. Wirbelsäule der Ganoiden.

Eine Darlegung der Gesetze der Wirbelbildung bei den Knochenganoiden, welche hier vor Allem in Betracht kommen, ist noch schwieriger als eine solche der Wirbelentwicklung der Teleostier, weil bei den ersteren eine Kenntniss der ersten Entwicklung der Wirbelsäule ganz fehlt. Nichts destoweniger habe ich durch Untersuchung der Wirbel der fertigen Geschöpfe, sowie des wenig entwickelten Endes der Wirbelsäule derselben eine Reihe Anhaltspunkte gewonnen, welche mir erlauben, wenigstens die Grundzüge der Wirbelgenese festzustellen.

Die Chordascheide der Ganoiden besteht aus denselben drei Lagen, wie die der Selachier und Teleostier, es ist jedoch hervorzuheben, dass die Faserlage derselben bei *Acipenser*, *Scaphyrhynchus*, *Spatularia*, *Polypterus* und *Amia* wie bei den Teleostiern gebaut ist und keine Zellen enthält, während *Lepidosteus* eine Abweichung zu begründen scheint, indem hier, wie ich schon an einem andern Orte mittheilte (Ende der Wirbelsäule der Ganoiden S. 9), wenigstens am Ende der Wirbelsäule die Faserlage der Scheide innerhalb der *Elastica externa* stellenweise sowohl ächten Knorpel als auch eine Bindesubstanz mit Spindelzellen enthält. Da es gewiss sehr unwahrscheinlich ist, dass die Chordascheide der verschiedenen Gattungen von Ganoiden eine verschiedene Bedeutung besitzt, so habe ich mir die Frage vorgelegt, ob vielleicht die Zellen bei *Lepidosteus* von der äussern skelettbildenden Schicht abstammen und an die Innenseite der *Elastica externa* hereingewuchert sind oder ob etwa bei den andern Gattungen die entsprechende Lage ursprünglich Zellen besitzt.

Eine Antwort auf die letztere Frage zu geben, ist leider für einmal unmöglich, da die Jugendzustände der Chordascheiden der betreffenden Gattungen noch gänzlich unbekannt sind; was dagegen den andern Punkt betrifft, so hat mir eine wiederholte Untersuchung meiner Präparate allerdings gezeigt, dass die ausgesprochene Vermuthung wahrscheinlich ist. Das innerhalb der *Elastica externa* abgelagerte Knorpelgewebe erscheint nämlich als ein von der zellenlosen Chordascheide scharf abgegrenztes und macht den Eindruck einer secundären Auflagerung, wie dies auch die Figg. 2 und 4 der Tafel III in meiner Abhandlung über das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden deutlich macht und möchte ich nun, wo ich weiss, dass die andern Ganoiden alle keine Zellen in ihrer Chordascheide besitzen, allerdings glauben, dass der fragliche Knorpel bei *Lepidosteus* nicht zur Chordascheide gehört. Ich bin nun freilich nicht im Stande anzugeben, wie derselbe an seine Stelle gelangt, da jedoch die *Elastica externa* deutliche Lücken besitzt, so ist es sicherlich nicht unmöglich, dass derselbe von der Knorpellage der Bogen abstammt und durch partielle Wucherungen derselben durch die Lücken der genannten Haut hindurch an die Stellen gelangt, wo er später sich findet. Ist diese Auffassung richtig, so würden dann alle Ganoiden im Bau und der Bedeutung ihrer Chordascheide an die Teleostier sich anschliessen und einer äussern zellenhaltigen Chordascheide entbehren. — Bei dieser Gelegenheit will ich nun auch noch bemerken, dass die Cyclostomen (*Branchiostoma*, *Myxine*, *Petromyzon*) ebenfalls nur eine zellenlose Chordascheide haben.

während bei *Protopterus* (*Lepidosiren*) die Chordascheide zellenhaltig ist und an die der Selachier sich anschliesst.

Mit Bezug auf die Gestaltung, welche die Wirbelsäule der Knochenganoiden ursprünglich besitzt, wird so lange keine bestimmte Entscheidung zu geben sein, als es nicht gelingt, junge Individuen auf diese Verhältnisse zu untersuchen; immerhin liegen eine Reihe von Thatsachen vor, welche schon jetzt zur Ableitung von Schlüssen verwerthet werden können. Vor Allem könnte man daran denken, aus der Beschaffenheit des Endes der Wirbelsäule bei *Amia*, *Polypterus* und *Lepidosteus* den Satz abzuleiten, dass bei diesen Fischen die Wirbel ursprünglich knorpelig sind und aus der Chordascheide sammt den sie umschliessenden knorpeligen Bogen bestehen. Wir finden nämlich bei allen Knochenganoiden am unverknöcherten Ende der Wirbelsäule mehr weniger entwickelt, am schönsten bei *Lepidosteus*, ein zusammenhängendes Knorpelrohr, welches die Chorda umschliesst und auch das Rückenmark enthält. Es zeigen jedoch die Teleostier hinreichend bestimmt, dass der Zustand, in welchem das Ende der Wirbelsäule bei den erwachsenen Thieren auftritt, nicht nothwendig mit dem übereinstimmt, in dem die Wirbelsäule zuerst erscheint, indem bei den Salmonen und Cyprinen am Ende der Wirbelsäule ebenfalls ein mehr weniger vollständiges Knorpelrohr da ist, während die Wirbel sicherlich nicht ursprünglich als Knorpelringe auftreten und wird es daher nöthig vorerst zu fragen, in welchem Sinne etwa andere Erfahrungen sprechen. Und da scheint mir dann die grössere Wahrscheinlichkeit dafür zu sprechen, dass die Wirbel ursprünglich aus einem Abschnitte der Chordascheide und den vier nicht verschmolzenen Bogen bestehen. Die Thatsachen, die zu diesem Schlusse führen, sind folgende:

1. Bei den *Acipenserini* und *Spatulariae*, bei denen eine primordiale Form der Wirbelsäule zeitlebens sich erhält, besteht die Wirbelsäule aus der starken Chordascheide und nicht verschmolzenen Knorpelbogen.

2. Bei den fossilen Ganoiden, denen knöcherne Wirbelkörper abgehen, sind die knöchernen Bogen bei vielen Gattungen getrennt.

3. Bei den fertigen Wirbeln von *Amia* lässt sich erkennen, dass dieselben ursprünglich ein Knorpelkreuz enthalten, wie es von den Salmonen und *Esox* bekannt ist und nur da vorkömmt, wo die Knorpelbogen vor der Verknöcherung der Wirbel getrennt sind.

Somit scheint mir für einmal die Annahme die wahrscheinlichste, dass die pri-

mordiale Wirbelsäule der Knochenganoiden dieselbe Form besitzt, wie die der Ganoidci chondrostei.

Die erste Ossification der Wirbelkörper der Knochenganoiden scheint mit einer Verknöcherung der Chordascheide zu beginnen. Hierfür sprechen zwei That- sachen und zwar erstens das Vorkommen von Halbringen und Ringen von osteoider Substanz ohne Zellen an gewissen Stellen der Chordascheide des Endes der Wirbel- säule des ausgewachsenen Polypterus (Schwanzwirbelsäule der Ganoiden S. 5. Tab. I. Figg. 2 und 3) und zweitens der Umstand, dass auch in den ausgebildeten Wirbeln von Polypterus in der Mitte noch die verkalkte Chordascheide zu erkennen ist. Immerhin kann ich nicht behaupten, dass auch *Amia* und *Lepidosteus* ebenso sich verhalten, indem ich selbst bei *Amia* in den fertigen Wirbeln keine Spur einer verknöcherten Chordascheide aufzufinden vermochte. Mag dem sein wie ihm wolle, so nimmt auf jeden Fall auch bei Polypterus die Chordascheide keinen grösseren Antheil an der Bildung der Wirbelkörper als beim Aale und findet sich an den concaven Wirbelfacetten keine Spur einer auf sie zu beziehenden Knochenschicht.

Die Hauptmasse der Wirbelkörper baut sich somit auch bei den Knochenganoiden aus frühzeitig auftretenden Ablagerungen aus der häutigen äussern skelettbildenden Schicht oder aus Periostablagerungen auf und folgen wenigstens die Wirbel von *Amia* und Polypterus in ihrer Bildung wesentlich denselben Gesetzen wie die Teleostier. Einzelheiten anlangend, mache ich auf Folgendes aufmerksam.

1. Bei *Amia* enthalten die Wirbel ursprünglich ein Knorpelkreuz (Fig. XVII), welches jedoch beim fertigen Wirbel grösstentheils verknöchert ist. Der Knochen ist jedoch kein Knorpelknochen, wie bei den Teleostiern, bei denen die fraglichen Knorpelzapfen mehr weniger erhärten, sondern ächter Knochen.

2. *Amia* und Polypterus besitzen ein Periost der Wirbelfacetten, wie der Aal und andere Teleostier, dasselbe besteht jedoch aus Faserknorpel mit stellen- weisen Uebergängen zu hyalinem Knorpel und nimmt wie bei *Anxys bisus* (s. oben) durch Umbildung in Knorpelknochen an der Bildung des periostalen Doppelkegels Antheil. Man findet nämlich auch bei Polypterus und *Amia* (Figg. XVIII, XIX) die concaven Wirbelfacetten von einer dünnen Lage von Knorpelknochen ausgekleidet und wächst der Doppelkegel an seinem Rande theils auf Kosten eines rein bindegewebigen Ligamentum intervertebrale externum, theils auf Rechnung einer nach innen davon befindlichen faserknorpeligen Schicht, die genau dieselbe Lage hat, wie beim Aal.

3. Sehr beachtenswerth sind die Schicksale der Chorda bei *Amia* und Poly-

pterus. Die Wirbel dieser beiden Gattungen sind in der Mitte knöchern und nicht durchbohrt wie die der Teleostier. Untersucht man, wie die Verdrängung der Chorda, die natürlich auch hier ursprünglich einen zusammenhängenden Strang darstellt, sich macht, so überzeugt man sich, dass dieselbe nicht in der Weise geschieht, wie Gegenbaur aus Gründen der Analogie annehmen zu müssen glaubte (l. c. S. 62), indem die Chorda durch Knorpel eingeschnürt und verdrängt wird, sondern durch eine Ossification der Chorda selbst zu Stande kommt. Das Zustandekommen dieser Umbildung der Chorda in ächten Knochen mit sternförmigen Zellen wird nur an jungen Wirbelsäulen in allen Einzelheiten zu verfolgen sein, immerhin lehrt *Polypterus* (s. die Figg. XX, XXI) soviel, dass wahrscheinlich die Chordagallerte erst verkalkt, und dann an verschiedenen Stellen einsmilzt, wobei auch die verknöcherte Scheide da und dort zerstört wird, und ein System von Markräumen erzeugt, die mit denen des periostalen Doppelkegels zusammenhängen und bald Blutgefäße erzeugen. Dann folgen Ablagerungen ächten Knochens an den Wandungen dieser Räume, während zugleich das ursprüngliche Gewebe immer mehr zerstört wird, bis am Ende alles echter lamellöser Knochen ist. Fig. XXI zeigt im Querschnitte diese knöcherne Mitte des Wirbels, welche noch von einer fast ganz erhaltenen ossificirten Chordascheide umgeben ist und in Fig. XXII ist dieselbe im verticalen Längsschnitte zu erkennen. Ein solcher Schnitt zeigt auch, dass an die knöcherne Mitte beiderseits verkalkte und dann erst weiche Chordagallerte anstößt. Bei *Amia* (Fig. XVII) ist die Mitte des Wirbels ebenfalls echter Knochen und entsteht unzweifelhaft in derselben Weise wie bei *Polypterus*: da jedoch keine Reste der Chordascheide sichtbar sind, so lässt sich dies hier nicht so nachweisen, wie dort.

Kennt man die Wirbelgenese von *Amia* und *Polypterus*, so ist dann auch die von *Lepidosteus* nicht schwer zu begreifen; vorausschicken muss ich jedoch dass die Endflächen der Wirbelkörper auch hier eine dünne Rinde von Knorpelknochen besitzen, der auf Kosten eines Faserknorpels sich bildet, der am fertigen Wirbel noch mehr weniger deutlich zu erkennen ist und dem Perioste der Wirbelfacetten von *Amia* und *Polypterus* entspricht. Geht man von dem Wirbel von *Polypterus* aus (Fig. XX), so lässt sich die Form von *Lepidosteus* ableiten, wenn man annimmt, dass der Grund der conischen Facetten durch eine weiterdringende Verknöcherung der Chorda selbst bis zu einem gewissen Grade sich ausfüllt. Wie weit diese Verknöcherung geht, ist kaum zu bestimmen: auf jeden Fall folgt aus dem Umstande, dass der Wirbel an seinen Enden eine zusammenhängende fertige Lage

von Knorpelknochen besitzt, dass später das faserknorpelige Periost der Facetten, indem es zu einer zusammenhängenden Lage auswächst, den Ansatz neuer Knochenmassen besorgt. Ich halte es für wahrscheinlich, dass auf Kosten dieser Lage ein guter Theil der Wirbelkörper gebildet wird, nur müsste man dann annehmen, dass der Knorpelknochen in der Tiefe immer resorbirt wird und ächten Knochen Platz macht, doch ist es auch nicht gerade als unmöglich zu crachten, dass die Chordaossification einen grösseren Antheil an der Ausfüllung der Facetten nimmt, als es scheint. — Auf jeden Fall folgen die Wirbel von *Lepidosteus* demselben Bildungsgesetze wie die der andern Ganoiden und kann auch noch daran erinnert werden, dass es auch bei den Teleostiern Fälle von soliden Wirbeln gibt, deren Entwicklung wohl nach demselben Plane geschehen wird.

Fasst man alles über die Knochenganoiden Bemerkte zusammen, so ergibt sich, dass die Wirbelbildung derselben von derjenigen der Teleostier sich nicht wesentlich unterscheidet und kein Merkmal darbietet, welches nicht auch bei Teleostiern beobachtet ist oder wahrscheinlich vorkommt. Immerhin lassen sich als im grossen Ganzen bezeichnend hervorheben einmal die Verdrängung der Chorda in der Wirbelmitte durch Umwandlung derselben in ächten Knochen und zweitens das Vorkommen einer Lage von Knorpelknochen an den Wirbelendflächen.

Nach Schilderung der Wirbelbildung der Teleostier und Ganoiden ist es nun möglich eine Vergleichung zwischen diesen Fischen und den Selachiern anzustellen und zu fragen, in wie weit die beiderlei Gruppen übereinstimmen oder nicht. Wenn wir vorläufig davon absehen, dass die Chordascheiden der Teleostier und Ganoiden einerseits und die der Selachier andererseits dem Baue und der Bedeutung nach verschieden sind und nur berücksichtigen, dass beide dieselben Beziehungen zur Chorda zeigen, so finden wir, dass die einfachsten Formen der Wirbelsäule und Wirbel bei beiden Gruppen ganz übereinstimmen. Es haben nämlich auch die Teleostier und Ganoiden Wirbelsäulen aufzuweisen, die nur aus einer zusammenhängenden Chordascheide ohne Ossificationen und aus knorpeligen Bogen bestehen (*Ganoidei chondrostei*, *Leptocephaliden* z. Theil) und sind ferner die einfachsten Wirbelkörper dieser Fische auch nichts als einfache in der Chordascheide gebildete Ringe (*Leptocephalus*, *Helmichthys*). Unterschiede finden sich allerdings auch schon bei diesen einfachsten Formen insofern als 1) die Chordascheide der Selachier Zellen enthält,

die der andern Fische nicht, und 2) bei allen Knochenfischen, die Ganoiden eingeschlossen, die genannte Scheide nur eine geringe Mächtigkeit besitzt, allein diese Verschiedenheiten machen sich bei den einfachsten Gestaltungen der ganzen Reihen noch kaum bemerklich. Ganz anders greifen dagegen die eben bezeichneten Unterschiede in die spätere Entwicklung ein und hängen die Hauptabweichungen der Wirbel beider Gruppen mit denselben zusammen. Bei den Selachiern wuchert die zellenhaltige Chordascheide mit allen übrigen Theilen mächtig heran und bildet für sich allein den Doppelkegel der Wirbelkörper, bei den Teleostiern und Ganoiden dagegen, wo die zelligen Elemente fehlen, mangelt auch ein solches Wachsthum, es erlangen daher die chordalen Doppelkegel nur eine sehr geringe Entwicklung und sind es vor Allem periostale äussere Ablagerungen, welche die diconischen Wirbelkörper bilden. Man kann daher auch einfach sagen, dass die Doppelkegel der Wirbel bei den Selachiern einzig und allein Entwicklungen ihrer Chordascheide sind, während dieselben bei den andern Fischen vorzüglich als periostale Ablagerungen sich darstellen und die chordalen Doppelkegel nur eine äusserst geringe Entfaltung zeigen. An diese morphologische Grundverschiedenheit, die aber in erster Linie von den histologischen Unterschieden der Chordascheiden beider Gruppen abhängt, schliesst sich dann natürlich auch eine zweite mit Bezug auf den feineren Bau, indem die chordalen Doppelkegel und die Wirbelkörper der Selachier überhaupt aus Knorpel und Knorpelknochen, die der Teleostier und Ganoiden aus zellenloser osteoider Substanz bestehen, während die periostalen Doppelkegel ächten Knochen (bei den Ganoiden mit Zellen und Zahnröhrchen) führen. Geht man auf die Bedeutung des Blastems ein, aus dem die Wirbeldoppelkegel beider Abtheilungen sich bilden, so ergibt sich, dass die Ossificationen der Chordascheide der Teleostier und Ganoiden ganz einzig in ihrer Art dastehen, während die Doppelkegel der Selachier und die periostalen Doppelkegel der Teleostier einander entsprechen. Beide entstehen nämlich aus einer und derselben Lage, der äussern skelettbildenden Schicht, und sind offenbar gleichwerthig, trotz der Verschiedenheiten, die sie zeigen, die darin bestehen, dass bei den Selachiern ein Theil der genannten Lage in eine besondere Beziehung zur Chorda tritt und verknorpelt, während dies bei den Teleostiern nicht der Fall ist.

In allen andern Beziehungen stimmen die Wirbel beider Gruppen im Wesentlichen überein und hebe ich in dieser Hinsicht nur noch Folgendes hervor. Bei den Teleostiern und Ganoiden nehmen bei fast allen periostale Ablagerungen an der Aussenseite der Doppelkegel der Wirbelkörper einen grossen Antheil an der Bildung der Wirbel-

körper und treten da, wo die Wirbelkörper ein von den Bogen abstammendes Knorpelkreuz enthalten, in Form von vier Zapfen auf, während sie bei den andern Gattungen einen zusammenhängenden Mantel um die Mitte des Doppelkegels bilden. Letztere Form ist nun allerdings bei den Selachiern nicht vorhanden, dagegen treten die periostalen Zapfen bei den *Nictitantes* und *Lamnoidei* vor Allen ebenso schön und mächtig entwickelt auf wie nur immer bei den Knochenfischen und haben auch, wie bei diesen, stark entwickelte Sharpey'sche Fasern. Was ferner die Bogen anlangt, so ist es bei den Selachiern allerdings sehr häufig, dass dieselben den chordalen Wirbelkörper umwachsen und einen grossen Antheil an der Bildung desselben nehmen, während bei den Teleostiern und Ganoiden das Umgekehrte Regel ist, allein auf der einen Seite findet sich letzteres auch bei manchen Selachiern und auf der andern zeigen die unverknöcherten Enden der Wirbelsäulen gewisser Teleostier und aller Knochenganoiden, dass auch hier eine Umhüllung der Chordascheide durch die Knorpel der Bogen vorkommen kann. Somit findet sich auch hier keine durchgreifende Verschiedenheit, dagegen kann allerdings noch hervorgehoben werden, dass bei den Teleostiern und Ganoiden die Ossification der Bogen durch ächten Knochen sich macht, während Knorpelknochen nur selten auftritt, bei den Selachiern dagegen periostale Ablagerungen sich gar nicht finden.

Ich stelle nun noch die gefundenen Thatsachen alle übersichtlich zusammen.

Selachier.	Teleostier und Ganoiden.
1. <i>Chordagallerte</i> . Ist meist ein zusammenhängender Strang. Wird sie in einzelne Stücke zerfällt, so geschieht dies durch Verdrängung von Seiten der wuchernden Chordascheide.	Ist meist zusammenhängend. Abschnürungen finden sich nur durch directe Ossification der Gallerte bei den Knochenganoiden.
2. <i>Chordascheide</i> . Ist zellenhaltig und stark und entwickelt sich aus der äussern skelettbildenden Schicht.	Ist zellenfrei und von geringer Mächtigkeit, hat die Bedeutung einer Ausscheidung der Chordagallerte.
3. <i>Doppelkegel der Wirbel</i> . Sind ohne Ausnahme Ossificationen der Chordascheide und bestehen aus Knorpelknochen.	Sind vorzugsweise periostale Ablagerungen und nur zum kleinsten Theile Entwicklungen der Chordascheide. Jene sind osteoide Substanz oder ächter Knochen, diese immer osteoide zellenlose Substanz.

	Selachier.	Teleostier und Ganoiden.
4. <i>Acussere Periostablagerungen der Wirbelkörper.</i>	Fehlen häufig: wo sie da sind, sind sie zum Theil gut entwickelt und zwar immer in Gestalt von 4 Zapfen von verkalktem Faserknorpel.	Sind fast immer da, theils in Gestalt von 4 Zapfen, theils als zusammenhängende Ringe von osteoider Substanz oder ächtem Knochen.
5. <i>Knorpelige Bogen.</i>	Umgeben häufig den chordalen Wirbel vollkommen, ossificiren durch Knorpelknochen.	Stellen an ausgebildeten Wirbeln immer getrennte Bildungen dar. Ossificiren durch Periostablagerungen und innere Bildung von osteoider Substanz und ächtem Knochen, und nur in geringem Grade durch Knorpelknochen.

An diese Schilderung würde sich nun noch zweckmässig eine Vergleichung der Wirbel der Fische und derjenigen der höhern Thiere anreihen, ich sehe mich jedoch veranlasst, eine ausführliche Besprechung dieser wichtigen und schwierigen Frage für eine andere Gelegenheit aufzusparen und hier nur folgende wenige Bemerkungen beizufügen.

Die Frage, die vor Allem sich erhebt, die nach der Bedeutung der Chordascheide der höheren Wirbelthiere, erledigt sich für die beschuppten Amphibien, Vögel und Säuger ziemlich leicht, wenn man weiss, dass die Chordascheiden derselben ohne Ausnahme structurlos sind und ergibt sich so, dass dieselben auf keinen Fall mit der gesammten Chordascheide der Selachier zusammengestellt werden können. Will man vergleichen, so bietet sich, wie ich es schon an einem andern Orte ausgesprochen habe (Würzb. Verh. X) nur die *Elastica interna* der Selachier dar, die ebenfalls am zweckmässigsten als eine Ausscheidung der Chordagallerte aufgefasst wird. Dieser Aufstellung hat auch Gegenbaur sich angeschlossen und weiter hinzugefügt, dass auch die Chordascheide der nackten Amphibien in dieselbe Kategorie falle. Ich war mit Bezug auf diese Geschöpfe früher zweifelhaft, weil ich an ihrer Chordascheide eine *Elastica externa* und eine Faserhaut aufgefunden hatte, die später auch Gegenbaur bestätigte, und das Vorkommen einer *Elastica externa* zu beweisen schien, dass es sich hier um eine Chordascheide wie bei den Selachiern handle. Eine genaue Untersuchung der Chordascheiden der Teleostier und Ganoiden brachte mich jedoch schliesslich zu der

Ueberzeugung, dass auch die Chordascheiden dieser Fische und der nackten Amphibien denen der höheren Geschöpfe gleichwerthig sind, wobei ich jedoch bemerke, dass die Entscheidung sicherlich nicht leicht ist. Denn wenn auch, wie ich gefunden, die Chordascheiden der Teleostier, Ganoiden (und Cyclostomen) alle zellenlos sind, so stimmen dieselben doch in allen übrigen Verhältnissen so sehr mit den zellenhaltigen Scheiden der Selachier (und von Protopterus) überein, dass es gewiss guter Gründe bedarf, um dieselben zu trennen. Man denke an die mächtigen Chordascheiden des Störs, von *Spatularia*, *Petromyzon* und *Myxine*, die denen von *Lepidosiren*, *Chimaera*, *Heptanchus* u. s. w. nicht nachstehen, dann an die starke Entwicklung der Chordascheide in den Lig. intervertebralia der Teleostier, endlich daran, dass die *Elastica externa* und *interna* bei Teleostiern und Ganoiden ganz allgemein sich finden und dass die Faserlage der zellenlosen Chordascheiden einen oft ganz zierlichen faserigen Bau, ja selbst elastische Fäserchen besitzt und man wird kaum anders können als finden, dass die zellenlosen und zellenhaltigen Chordascheiden einander sehr nahe stehen. Die Gründe, warum ich mich veranlasst sehe, alle zellenlosen Chordascheiden als Ausscheidungen der Chordagallerte aufzufassen sind die:

Erstens findet sich ein ganz allmäliger Uebergang von den einfachsten Chordascheiden der Vögel und Säuger zu den ausgebildetesten Formen der Cyclostomen und Ganoidei chondrostei und zwar durch die nackten Amphibien, Teleostier und Knochenganoiden hindurch. Sind die ersteren keine Producte der äussern skelettbildenden Schicht, wie mir ausgemacht erscheint, so sind es auch die andern nicht und lässt sich auf jeden Fall die Schwierigkeit nicht so beseitigen, dass man sagt, die Scheiden der höhern Wirbelthiere sind Ausscheidungen der Chorda, die der Teleostier, Ganoiden und Cyclostomen Producte der äussern skelettbildenden Schicht.

Zweitens lehrt die Entwicklung der Chordascheide der Teleostier, dass die Chordascheide anfänglich ein ganz zartes Häutchen ist, das durch Ablagerungen von innen sich verdickt. Letzteres beweist wohl unzweifelhaft das späte Auftreten der *Elastica interna*, welche zu einer Zeit noch fehlt, wo die *Elastica externa* schon vollkommen deutlich ist, wie ich dies bei jungen Salmonen gefunden habe. Damit soll jedoch nicht gesagt sein, dass nach der Bildung der *Elastica interna* eine Dickenzunahme der Chordascheide nicht mehr möglich sei, nur soviel, dass ihre Entwicklung im Allgemeinen durch Ansatz von innen her statt habe. — Meiner Auffassung zufolge stellen somit die Chordascheiden der Säuger, Vögel, beschuppten Amphibien und auch die der Selachier (deren eigentliche Scheide nur aus der *Elastica interna* besteht) den primitiven

Zustand dieses Organes dar, die Chordascheiden der nackten Amphibien, die auch eine *Elastica externa* haben, ein mittleres Stadium und die der Teleostier, Ganoiden und Cyclostomen mit ihren drei Lagen die ganz ausgebildete Form.

Aus dem eben Auseinandergesetzten folgt, dass die eigentliche Chordascheide der höheren Wirbelthiere derjenigen der Selachier viel näher steht, als die der Teleostier und Ganoiden und erhebt sich so von vorne herein die Vermuthung, dass diese Abtheilungen auch in der Bildung der Wirbel eine nähere Verwandtschaft zeigen. In einem Punkte bewahrheitet sich dies auf jeden Fall, insofern als bei keinem höheren Wirbelthiere eine Ossification der eigentlichen Chordascheide sich findet, die wie wir gezeigt haben, allen Teleostiern in einem gewissen Grade und wahrscheinlich auch den Ganoiden teleostei zukommt. Auf der andern Seite scheint jedoch den höhern Geschöpfen jene Bildung einer zellenhaltigen äussern Chordascheide aus der äussern skelettbildenden Schicht, die bei allen Selachiern sich findet und einen so grossen Antheil an der Wirbelbildung nimmt, ganz und gar zu fehlen, in welchem Sinne auch Gegenbaur sich ausgesprochen hat (l. c. S. 64). Prüft man die Sache genauer, so ergibt sich, dass dem doch nicht ganz so ist und dass wenigstens Eine Abtheilung der Amphibien, nämlich die Batrachier, Verhältnisse darbietet, die denen der Selachier sehr nahe stehen. Bei der Larve eines nicht näher zu bestimmenden ungeschwänzten Batrachiers aus Mexico fand ich die Chorda sammt ihrer eigentlichen Scheide von einer scharf abgegrenzten ziemlich starken Lage von Bindesubstanz umgeben, welcher die knorpeligen Bogen freilich ohne scharfe Grenze aufassen, so dass die Wirbelsäule eine grosse Aehnlichkeit mit der gewisser Selachier hatte, eine Aehnlichkeit, die dadurch noch vermehrt wurde, dass in der genannten äussern Chordascheide auch die ersten Ossificationen der Wirbelkörper in Gestalt von Ringen von Faserknochen auftreten (Würzb. Verh. X Taf. III Fig. 6). Aehnlich verhalten sich nach den Untersuchungen von Bruch und Gegenbaur auch *Rana* und *Bufo* und darf somit wohl vermuthet werden, dass noch andere *Ecaudata* in dieselbe Kategorie fallen. Diejenigen *Ecaudata*, deren Wirbelkörper über der Chorda sich bilden, zeigen zwar keine Knochenringe als erste Andeutungen der Wirbelkörper, aber doch, wie ich bei *Cultripes* und *Pipa* gezeigt habe, eine die Chorda umgebende, scharf begrenzte äussere Scheide von Bindesubstanz, die ebenfalls der äussern Scheide der Selachier verglichen werden darf. Ich erkenne übrigens nicht, dass bei keinem Batrachier die äussere Chordascheide gegen die Bogen und sonst jemals so scharf durch eine *Elastica* abgegrenzt ist, wie bei allen Selachiern in früheren Stadien, da jedoch auch bei diesen die *Elastica* später oft spurlos vergeht und Bogen

und äussere Chordascheide verschmelzen, so fällt der angegebene Umstand wohl weniger in's Gewicht, und lässt sich nichts desto weniger die nahe Verwandtschaft der beiden Bildungen vertheidigen. —

Stimmt die Wirbelsäule gewisser nackten Amphibien und der Selachier in der ersten Anlage in manchen Beziehungen überein, so weichen sie doch in der spätern Entwicklung in Vielem ab. Ohne auf die eigenthümlichen Gestaltungen der intervertebralen Theile einzugehen, mag nur noch hervorgehoben werden, dass bei allen vorhin genannten Gattungen, deren Wirbelkörper zuerst als ringförmige Ossificationen der äusseren Chordascheide von Faserknochen oder Knorpelknochen auftreten, dieselben später vor allem durch Periostablagerungen von ächtem Knochen sich verstärken und auch im Innern zu solchem sich umgestalten. In ersterer Beziehung stimmen diese Batrachier ganz mit den Teleostiern und Ganoiden überein, während sie in letzterer ganz allein dastehen, indem bei keinem Selachier der chordale Wirbelkörper je verdrängt wird.

Bei den übrigen höhern Wirbeltbieren fehlt jede Differenzirung der äussern skelettbildenden Schicht in äussere Chordascheide und Wirbelbogen und entwickelt sich ihre Wirbelsäule in erster Linie aus einem einfachen, zusammenhängenden, die Chorda sammt ihrer eigenen Scheide umgebenden Blasteme, das erst weiche Bindesubstanz ist, dann aber an bestimmten Stellen verknorpelt. Im Einzelnen zeigen sich jedoch manche Verschiedenheiten. Bei den Säugethieren, Vögeln und gewissen Reptilien entwickeln sich die Wirbelkörper vor ihrer Verknöcherung zu dicken Knorpelmassen, während bei andern (nackten Amphibien zum Theil, Reptilien zum Theil) der Knorpel vorzüglich intervertebral sich entfaltet und der Wirbelkörper entweder ganz oder vor allem aus Periostablagerungen sich aufbaut. Die Wirbel dieser letztgenannten Thiere schliessen sich somit näher an die der Teleostier und Knochenganoiden an, bei denen die Wirbelkörper keinen Knorpel als Vorläufer haben und, abgesehen von dem Antheile der Bogen, ganz und gar aus der Ossification der eigentlichen Chordascheide und aus Periostablagerungen auf die äussere Seite derselben sich aufbauen. Ja selbst der Intervertebralknorpel der Amphibien hat bei den Knochenfischen sein Analogon, und zwar in den oben beschriebenen intervertebralen Faser- und Faserknorpelmassen der äussern skelettbildenden Schicht, die als Periost der Wirbelfacetten bezeichnet wurden, und einen bestimmten Antheil an der Bildung der Wirbelkörper nehmen. Werden diese Massen auch nie so mächtig wie bei gewissen Amphibien und erleiden sie auch nicht dieselben Veränderungen wie dort, so stimmen sie doch in ihrer Bedeutung vollkommen mit den genannten

Intervertebralknorpeln überein, die nach meinen und Bruch's, von Gegenbaur bestätigten Erfahrungen nichts als Theile der äussern skelettbildenden Schicht sind, die ursprünglich mit den Anlagen der Wirbel Eine zusammenhängende Masse bilden.

Stimmen so die Wirbel gewisser Amphibien mit denen der Knochenfische in manchen Punkten überein, so schliessen sich die der Vögel und Säger mehr an die der Selachier an, insofern auch bei ihnen eine mächtige Knorpelentwicklung um die Chorda dorsalis statt hat, wobei freilich hervorzuheben ist, dass bei den Selachiern der Knorpel in zwei besondere Theile, äussere Scheide der Chorda und Bogen differenzirt ist, während derselbe bei den höheren Thieren Eine zusammenhängende Masse darstellt. Gestützt hierauf hat Gegenbaur den Satz aufgestellt, dass die Wirbelsäule der Selachier höher stehe, als die der Knochenfische, in welcher Hinsicht ich mir jedoch die Bemerkung erlauben muss, dass die knorpelige Wirbelsäule in der gesammten Entwicklungsreihe der Wirbelsäule eben doch nur ein primordiales Stadium ist, während die knöcherne Wirbelsäule den vollendeten Zustand darstellt. Ebenso wenig als ein knorpeliges Cranium und wenn es auch noch so ausgebildet ist, höher steht als ein knöcherner Schädel, scheint mir eine knorpelige Wirbelsäule ausgebildeter genannt werden zu dürfen, als eine, die aus Knochen besteht. Am deutlichsten zeigen dies, wie mir scheint, die Teleostier und Knochenganoiden selbst, indem dieselben an den unausgebildeten Theilen ihrer Wirbelsäule im Schwanze nach meinen Untersuchungen bei gewissen Gattungen ganz ausgebildete knorpelige Umhüllungen der Chorda dorsalis entwickeln. — So viel gebe ich übrigens Gegenbaur zu, dass die knorpelige Wirbelsäule der Selachier in ihren entwickelten Formen bei weitem die vollkommenste der primordialen Wirbelsäulen ist und Bildungen erreicht, die unbedingt höher stehen als die einfacheren Formen der höhern Entwicklungsreihe der knöchernen Wirbelsäulen.

Zum Schlusse stelle ich nun noch die Hauptmerkmale der Wirbelsäule bei den verschiedenen Abtheilungen der höheren Thiere zusammen.

1. *Cylostomen.*

Eigentliche Chordascheide sehr entwickelt meist mit drei besonderen Lagen, Chorda nicht eingeschnürt. Aeussere skelettbildende Schicht ohne Andeutung von Wirbelkörpern, aber mit knorpeligen Wirbelbogen.

2. *Selachier.*

Eigentliche Chordascheide zart. Aeussere Chordascheide sehr entwickelt, eine unpaare Axe darstellend, an welche die Bogen sich ansetzen. Im primordialen

Zustande ist die Wirbelsäule ein mächtiger Knorpelstrang mit Wirbelabtheilungen in der äussern Chordascheide. Bei ausgebildeteren Formen liefert die äussere Chordascheide die Doppelkegel der Wirbel, zu denen dann noch Umbüllungen von den Bogen und Periostablagerungen sich gesellen. Aechter Knochen und osteoide Substanz fehlen ganz und bestehen auch die am meisten erhärteten Wirbel nur aus verschiedenen Formen von verkalktem Knorpel und verkalkter Bindesubstanz. Chorda selbst bald zusammenhängend, bald in einzelne Stücke zerfallen, im letzteren Falle durch die Wucherungen der Chordascheide verdrängt.

3. *Teleostier und Ganoiden.*

Eigentliche Chordascheide entwickelt, zum Theil aus drei Lagen bestehend. Aeussere Chordascheide fehlt. Im primordialen Zustande besteht die Wirbelsäule nur aus der Chorda sammt der eigentlichen Scheide und den Knorpelbogen (*Ganoiden chondrostei*), zu welchen Theilen sich noch ein zusammenhängendes Knorpelrohr um die Chorda gesellen kann (Ende der Wirbelsäule gewisser Gattungen). Bei der Verknöcherung, die immer vorzugsweise durch osteoide Substanz oder Knochen geschieht, entsteht der Wirbelkörper 1) durch Ossification der eigentlichen Chordascheide, 2) durch Periostablagerungen an der äussern Seite desselben und 3) in gewissen Fällen auch durch Ossification einer intervertebral stärker entwickelten Lage von Bindegewebe oder Faserknorpel, die der äussern skelettbildenden Schicht angehört. Die Chorda ist meist zusammenhängend, selten in der Mitte verdrängt, was immer durch directe Ossification derselben vom periostalen Doppelkegel aus geschieht.

4. *Sirenoiden.*

Eigentliche Chordascheide zart. Aeussere Chordascheide mächtig ohne Wirbelabtheilungen. Bogen aus ächtem Knochen bestehend.

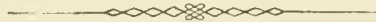
5. *Amphibien, Reptilien zum Theil.*

Eigentliche Chordascheide mässig entwickelt. Aeussere Chordascheide nur bei einigen angedeutet, nirgends so scharf abgegrenzt wie bei den Selachiern. Aeussere skelettbildende Lage meist nur intervertebral stärker entwickelt und verknorpelt, weshalb die Wirbelkörper vorzüglich aus Periostablagerungen sich aufbauen, doch kann 1) auch der intervertebrale Knorpel an ihrer Bildung sich betheiligen und 2) auch der vertebrale Theil der äusseren skelettbildenden Schicht zu einem unpaaren Ringe wie bei

den Selachiern verkalken, welche beiden Bildungen jedoch schliesslich wenigstens zum Theil ächtem Knochen Platz machen. Chorda zum Theil erhalten, zum Theil eingeschnürt und verschwunden, wobei sie intervertebral durch den wuchernden Knorpel, vertebral durch die Verknöcherung verdrängt wird.

6. *Reptilien zum Theil, Vögel, Säuger.*

Eigentliche Chordascheide zart. Aeussere Chordascheide fehlt. Primordial Wirbelsäule vertebral und intervertebral mächtig entwickelt und am ersteren Orte verknorpelt unter Verdrängung der Chorda. Verknöcherung erst durch Knorpelknochen und periostale Ablagerungen, von denen der erste bald auch in ächten Knochen übergeführt wird.



Erklärung der Abbildungen.

- Fig. I. *Ginglymostoma*. 1. Schwanzwirbel. 2. Vorderer Wirbel. Vergr. $3\frac{1}{2}$ mal. *a* Perichondrium *b* obere knorpelige Bogen mit einer Verkalkung bei *b'*, *c* untere Knorpelbogen.
- Fig. II. Querschnitt durch den vordersten Theil der Wirbelsäule von *Rhinobatus granulatus*. 12 mal vergr. *a* äussere Scheide der Chorda aus hyalinem Knorpel bestehend mit dem verkalkten Reste der Chordagallerte in der Mitte, *bb* Knorpel, *cc* Rinde von Knorpelknochen.
- Fig. III. Querschnitt durch die Mitte eines Wirbels von *Lamna cornubica* in natürlicher Grösse. *a* Chordaler Doppelkegel mit verkalktem Knorpel in der Mitte desselben, *b b' b''* stark verkalkte Speichen oder Blätter der vier periostalen keilförmigen Massen, *c* obere, *c'* untere Bogen, *dd* Wurzeln dieser Bogen, die wohl an frischen Wirbeln ganz aus Knorpel bestehen und keine Hohlung enthalten, *e* keilförmige Massen von weicherem verkalktem Faserknorpel.
- Fig. IV. Ein Stück der Schwanzwirbelsäule von *Oxyrhina gomphodon* in natürlicher Grösse. *a* Wirbelkörper, *b* untere Bogen und Dornen *c* obere Bogen, *d* Schaltknorpel, *e* besondere knorpelige Dornen.
- Fig. V. Querschnitt durch die Mitte eines Schwanzwirbels von *Oxyrhina*. 2 mal vergr. *a, b* knorpelige Bogen, *c* faserknorpelige Theile der periostalen Kegel.
- Fig. VI. Ein Stück der Schwanzwirbelsäule von *Odontaspis* in natürlicher Grösse. Buchstaben wie in Fig. IV.
- Fig. VII. Querschnitt durch die Mitte eines Schwanzwirbels von *Odontaspis*, um $\frac{1}{3}$ vergrössert.
- Fig. VIII. Ein Stück der Schwanzwirbelsäule von *Carcharodon Rondeletii* in natürlicher Grösse. Buchstaben wie in Fig. IV.
- Fig. IX. Mittlerer Querschnitt eines Schwanzwirbels von *Carcharodon* in natürlicher Grösse. Die Mitte Knorpelknochen mit undeutlichen Resten der Chorda.
- Fig. X. Ein Theil eines periostalen Keiles eines Wirbels von *Selache* in natürlicher Grösse zur Darstellung der innern concentrischen Lamellen und der sie durchsetzenden Lucken. *a* Randtheile des Doppelkegels des Wirbels.
- Fig. XI. Vorderstes Ende der Chorda eines *Salmo umbla* von 10''' Länge, etwa 50 mal vergrössert *a* Chordascheide (innere Scheide), *b* Halbringe der chordalen Wirbelkörper, *c* Chordagallerte von der Scheide abgehend, *d* Schädeltheil der Chorda mit einer halbrinnenförmigen Ossification der Scheide.
- Fig. XII. Querschnitt eines vorderen Wirbels eines *Salmo umbla* von 10''' Länge, 100 mal vergrössert. *a* obere Knorpelbogen mit einer verkalkten Bindenschicht bei *a'*; *b* untere Knorpelbogen mit oberflächlicher Verkalkung, *c* Ossification der Chordascheide (chordaler Wirbelkörper in Form eines Halbring), *d* nicht verknöchertes Theil der Scheide.

- Fig. XIII. Wirbel eines 2'' langen *Chondrostoma nasus* in der Seitenansicht, vergrössert. *a* chordaler Wirbelkörper, *b* äussere Periostablagerung.
- Fig. XIV. Längsschnitt durch die Wirbelsäule einer Forelle von 11'' vergrössert. *aa* periostaler Doppelkegel des Wirbels, *bb* äussere periostale Ablagerungen auf denselben in Form eines schwammigen fettreichen Knochengewebes, *c* chordaler Doppelkegel (Ossification der eigentlichen Chordascheide), *dd* Chordagallerte, *ee* mit Serum gefüllte Hohlen in derselben, *f* Septum der Gallerte, *g* Verbindungsstränge der Septa, *h* *Elastica interna*, *i* Faserlage der Chordascheide zwischen je zwei Wirbeln in Form eines Ringbandes (*Lig. intervert. internum*) mächtig entwickelt, *k* *Elastica externa*, *l* *Lig. intervertebrale externum*, *m* Periost der Wirbelkörper.
- Fig. XV. Die Gegend der *Lig. intervertebrale* der vorigen Figur, 100 mal vergrössert. Buchstaben wie in Fig. XIV. *o* zufällig entstandener Zwischenraum zwischen der *Elastica interna* und dem *Lig. intervert. internum*, *c'* Wachstumsrand des chordalen Doppelkegels.
- Fig. XVI. Längsschnitt durch einen Wirbel eines Aales, vergrössert. Buchstaben wie in Fig. XIV. *m* Periost der Wirbelfacetten übergehend in *m'* den innern Theil des *Lig. intervert. externum*, *g* Axenstrang in der Chorda, die keine Hohlungen und kein Septum enthält.
- Fig. XVII. Querschnitt durch die Mitte eines vorderen Schwanzwirbels von *Amia*, etwa 11 mal vergross. *a* obere und *b* untere knorpelige Bogen. Der ganze Wirbel besteht aus schwammiger Substanz (die hellen Stellen sind Knochenbalken, die dunklen Flecken Mark), an der man vier periostale Keile *dddd* und ein von den Bogen abstammendes Kreuz (*cccc*), ausserdem die verknocherte Chorda *e* in der Mitte unterscheidet.
- Fig. XVIII. Längsschnitt durch einen Wirbel von *Amia* vergrössert. *aa* Lage von Knorpelknochen an den Wirbelfacetten.
- Fig. XIX. Ein Theil eines solchen Schnittes stärker vergrössert. *a* Knorpelknochen der Wirbelfacetten *b* ächter Knochen des Innern.
- Fig. XX. Wirbel von *Polypterus* im senkrechten Längsschnitte durch die Mitte mit Salzsäure behandelt etwa 11 mal vergrössert. *a* in ächten Knochen umgewandelte Chorda, *bb* verkalkte Theile der Chorda, *cc* weiche Chordagallerte. Der Wirbel selbst enthält viele grosse Markräume *ddd* und Gefässkanäle.
- Fig. XXI. Ein Theil der Mitte eines Wirbels von *Polypterus* im Querschnitte 100 mal vergröss. *a* verkalkte Chordascheide, *bb* in ächten Knochen mit Gefässkanälen umgewandelte Chordagallerte.

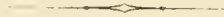


Fig. 1.



Fig. 2.

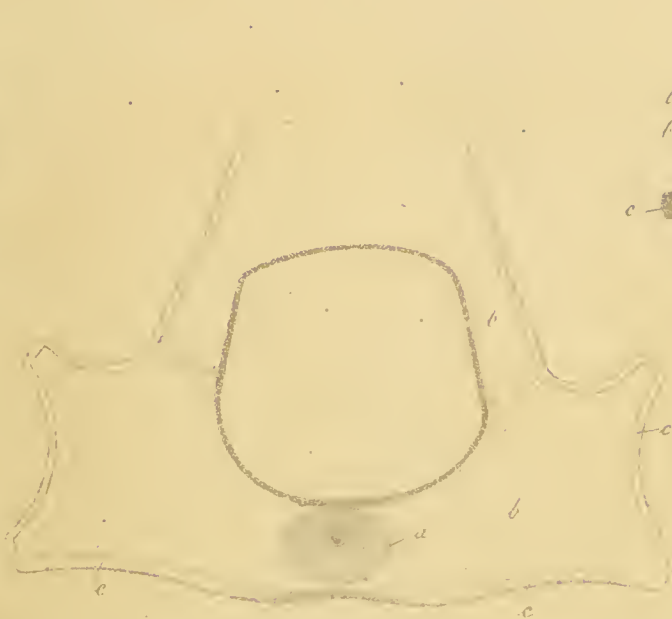


Fig. 1.

2.



Fig. 3.

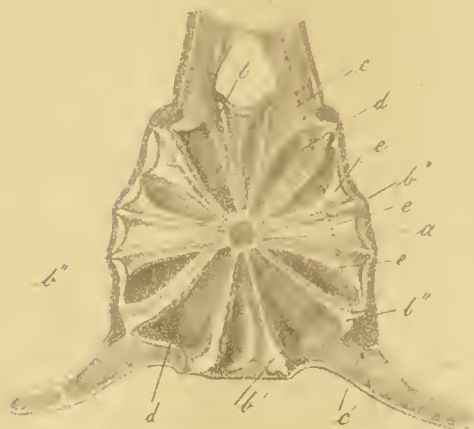


Fig. 4.

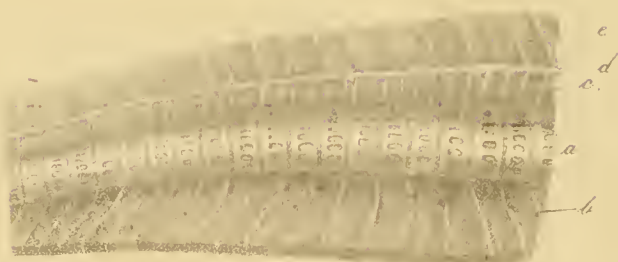


Fig. 5.



Fig. 6.

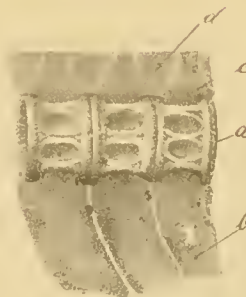


Fig. 7.

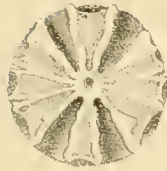


Fig. 10.

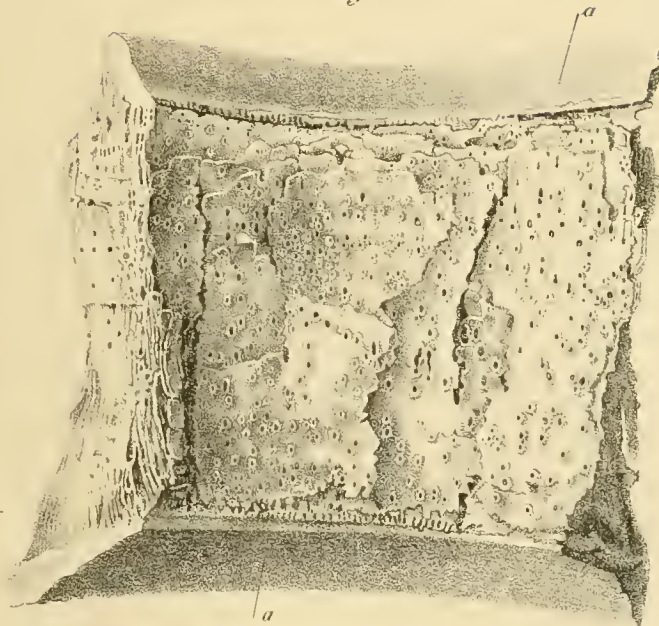


Fig. 8.

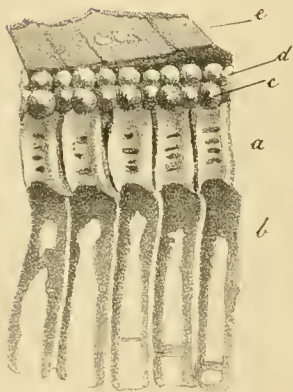


Fig. 11.

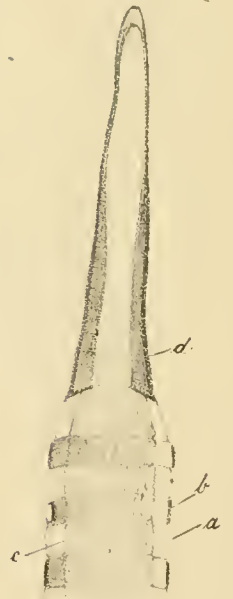


Fig. 9.



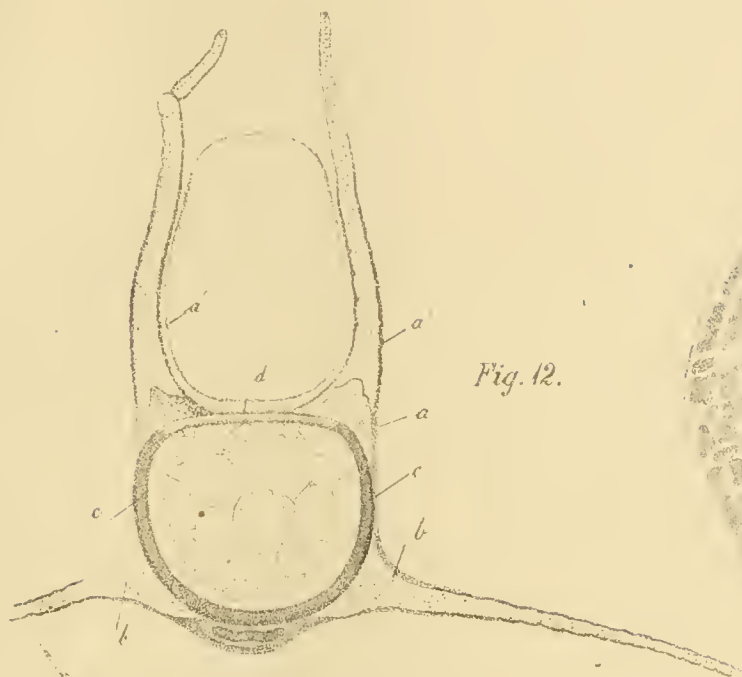


Fig. 12.



Fig. 17.

Fig. 13.

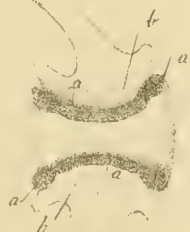


Fig. 14.

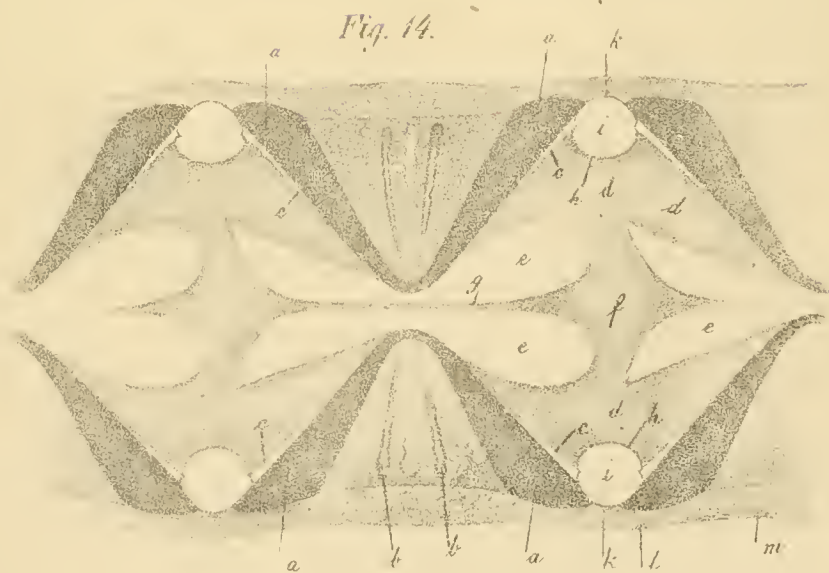


Fig.15.

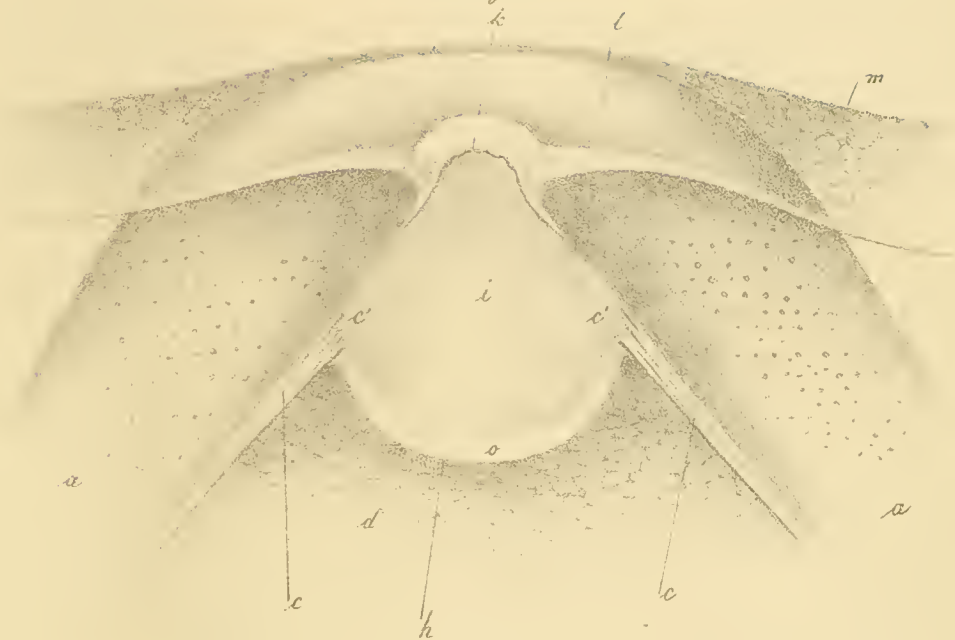


Fig.16.

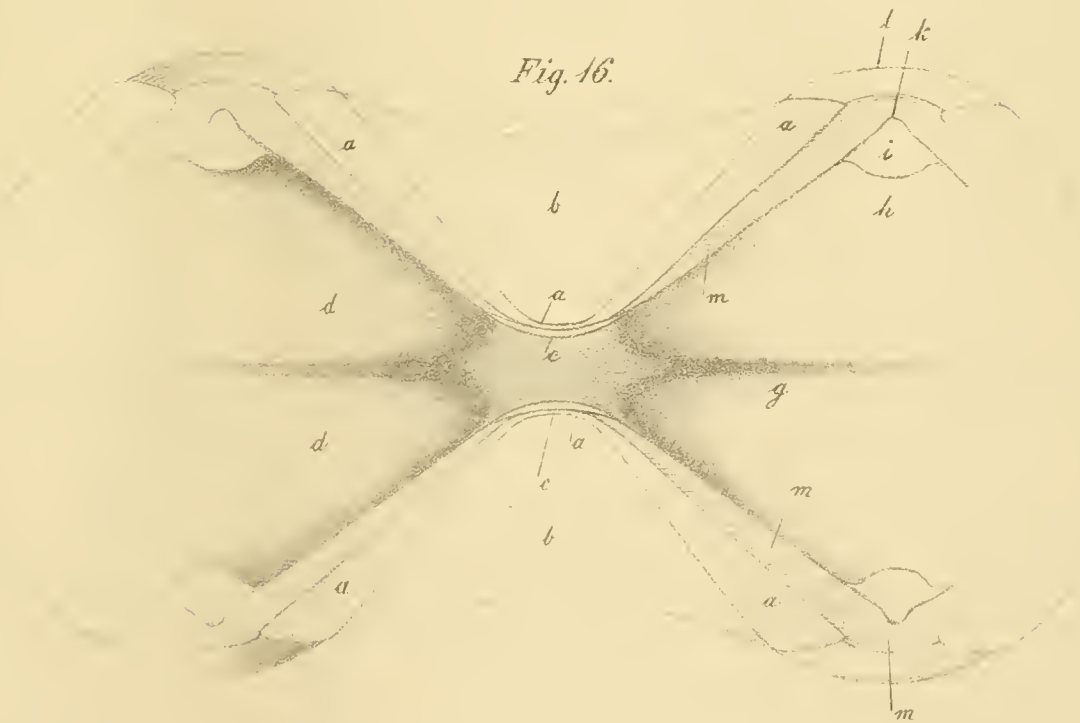


Fig. 18.

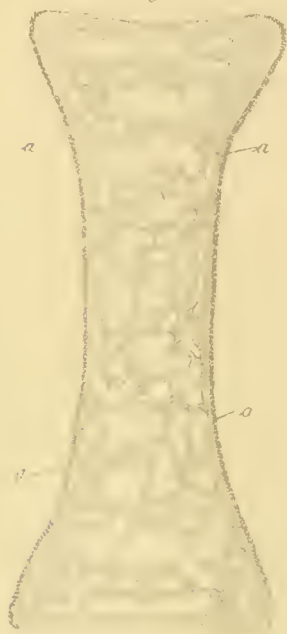


Fig. 20.

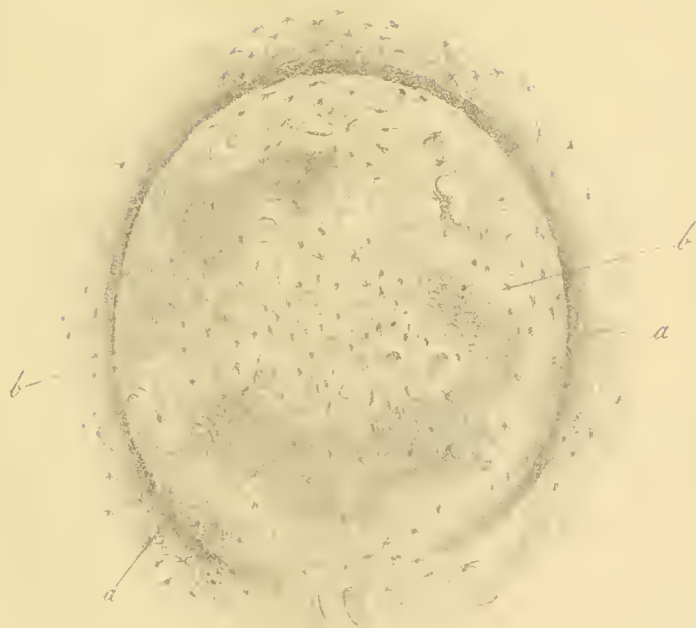


Fig. 21.

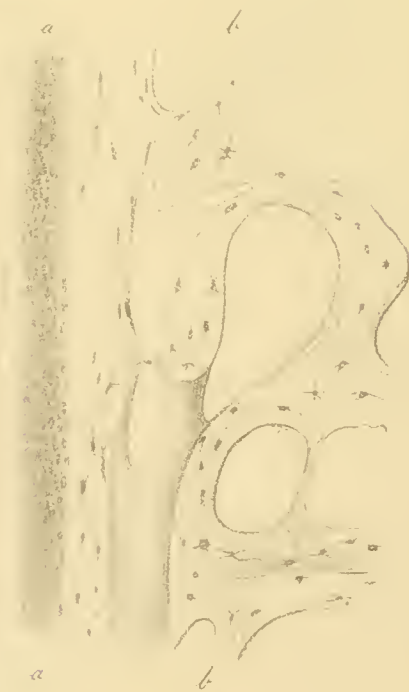


Fig. 19.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1864-1865

Band/Volume: [5_1864-1865](#)

Autor(en)/Author(s): Kölliker Albert von

Artikel/Article: [Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier, insbesondere über die Wirbel der Lamnoidei, nebst allgemeinen Bemerkungen über die Bildung der Wirbel der Plagiostomen. 51-100](#)