

Beiträge zur näheren Kenntniss der Entwicklung der Wirbelsäule der Teleostier.

Von

Dr. B. Grassi

aus Rovellasca.

(Auszug.)

Der Zweck der in diesem Betreffe angestellten Untersuchungen war, das Typische der Wirbelsäule der Knochenfische kennen zu lernen und durch diese Erkenntnis den Versuch zu machen, ihre Homologien zu entziffern. Einige Thatsachen boten mir Gelegenheit, einen Blick auf die allgemeine Frage des Ursprungs der Knorpel- und Knochenskelete zu werfen.

Meine Folgerungen sind begründet: 1) auf die schon bekannten Zustände der Wirbelsäule der erwachsenen Knochenfische, 2) auf die specielle Erforschung von der Entwicklung, welche Forschungen theilweise die vorhergehenden desselben Arguments bestätigen.

Meine Beobachtungen sind an Formen angestellt, welche, wie die vergleichende Anatomie beweist, in ihrer Gesamtorganisation sichere Anzeichen primitiver Zustände besitzen, d. h. an Esociden, Salmonen und Cyprinoiden; überdies studirte ich auch etwas die Clupeiden und die Anguillen. Die Forschungen Anderer, auch an anderen Teleostiern, habe ich dabei nicht vernachlässigt, beileide mich jedoch zu sagen, dass ich letzteren nur einen sekundären Werth zugestehen kann, da sie oft sehr unvollständig sind und häufig auch sehr abweichende Formen betreffen.

Beim Feststellen der Homologien habe ich auf die Stellung der Teleostier im Stammbaum der Vertebraten einen großen Werth gelegt; eine Stellung, welche hauptsächlich durch die Deduktionen GEGENBAUR's näher begründet wurde. Man kann behaupten, dass die Teleostier sich von den Ganoiden abgezweigt haben, jedoch nicht von

den heut zu Tage noch lebenden; die Teleostier zeigen jedoch mit den noch lebenden Ganoiden, hauptsächlich mit *Amia*, eine größere Verwandtschaft, als mit den anderen lebenden Fischen. Die Ganoiden erscheinen zugleich sehr unabhängig von einander und stimmen nur darin überein, dass sie alle mit den Urformen der Gnathostomen verwandt sind, wenn auch viel weniger nah als die Selachier. Die höheren Wirbelthiere offenbaren eine viel nähere Verwandtschaft mit den Selachiern als mit den Teleostiern. Die Teleostier repräsentiren sonach einen divergirenden, terminalen Zweig. Dies schließt jedoch nicht aus, dass sich in ihnen nicht für irgend ein Organsystem eine primitive Einrichtung erhalten haben kann, welche sich bei den Selachiern verloren oder bei denselben weniger deutlich geblieben ist.

Ich gehe nun zur Darstellung meiner Ergebnisse über.

I. Die Chorda dorsalis und ihre Membranen.

Die Chorda von Embryonen, welche im Begriffe sind auszu-schlüpfen, besteht aus folgenden Schichten, die ich, vom Centrum zur Peripherie gehend, aufzählen werde:

- 1) aus Blaszellen, die das eigentliche Gewebe der Chorda repräsentiren;
- 2) aus einer einfachen und dünnen epitheliomorphen Schicht;
- 3) aus der eigentlichen Scheide der Chorda;
- 4) aus einer sehr dünnen elastischen und structurlosen Scheide (Elastica).

Bis zur Bildung des Wirbelkörpers wächst die Chorda und ihre Membranen auf beinahe gleichmäßige Weise in die Länge und Dicke. An Horizontalschnitten bemerkt man aber eine sehr leichte Anschwellung der Chorda in Übereinstimmung mit den Septa intermuscularia, eine Anschwellung, die man leicht für künstlich halten könnte. Ferner besteht eine allgemeine Dickenzunahme der Chorda in ihrer eigentlichen Membran in größerem Maße, als in der epitheliomorphen Schicht.

Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass die eigentliche Scheide der Chorda durch Abscheidung aus dieser epitheliomorphen Schicht entsteht und dass die elastische Scheide auf Kosten des sie umgebenden Bindegewebes wächst.

Ein wenig vor der Zeit, in welcher sich der Wirbelkörper entwickelt, erscheint die eigentliche Chordascheide in den intervertebralen Regionen verdickt, beinahe fibrös und ragt dabei in die eigentliche

Substanz der Chorda hinein. In diesem Theil zeigt sich die epitheliomorphe Schicht sehr reich an Zellen, und die embryonalen Zellen außerhalb der *Elastica externa* sind gleichfalls wie in einer Schicht von Epithelium angeordnet.

Bei der Bildung des Wirbelkörpers findet vorzugsweise in den intervertebralen Abschnitten ein Wachsen des eigentlichen Chordagewebes statt. Mit diesem Wachsthum stehen die bekannten Anschwellungen in Verbindung, welche die Chorda bald aufweist, und die um so deutlicher werden, je mehr ihr Wachsthum fortschreitet.

Beinahe zur gleichen Zeit zeigen uns Schnitte die folgende Beschaffenheit: die eigentliche Membran der Chorda ist in dem intervertebralen Abschnitt sehr dünn und fibrös; von hier aus erstreckt sie sich dünn über die angrenzenden Hälften einer jeden der beiden Kegelfacetten; späterhin kann man sie nicht mehr mit Sicherheit verfolgen; doch vor dem mittelsten Theil des Wirbels erscheint sie wiederum dünn, aber hyalin anstatt fibrös; am mittleren Theil wird sie ziemlich dick, wenn auch weniger dick als in den intervertebralen Abschnitten und bewahrt das hyaline Aussehen. Die *Elastica externa* ist daselbst kaum deutlich erkennbar.

Während diese Zustände obwalten, bereitet sich im Gewebe der Chorda eine große Modifikation vor, welche sich erst später vollendet; es bilden sich Lücken wahrscheinlich durch Auflösung der Zellen. Die Anordnung dieser Lücken ist folgende: Die Chorda reducirt sich mit Ausnahme der intervertebralen Partien zu einem fibrösen, dicken Strang. Dieser befindet sich im Centrum des Wirbels und verliert sich mit seinen Enden in einem Septum intervertebrale, welches aus der eigentlichen Chordasubstanz besteht, in welcher man noch Blasen zellen deutlich unterscheiden kann. An der Peripherie faltet sich dieses Septum und fährt fort, den größten Theil der Facette zu bedecken. Auf dieser bildet die Falte eine mehr oder weniger dicke Schicht; im ersten Fall bleibt die Lücke groß, im zweiten klein.

Die epitheliomorphe Schicht bleibt überall deutlich (ich habe sie z. B. in Hechten von 14 cm Länge gefunden), sie setzt sich auch in den mittleren Theil des Wirbels fort.

In den entstandenen Lücken befindet sich eine wässrige Flüssigkeit¹.

¹ Diese Lücken, welche die durch das Anflören der Thätigkeit der Chordaelemente entstandene Atrophie andeuten, sind bei erwachsenen Teleostiern und

Ich wage es nicht, die Frage nach der speciellen Homologie dieser Theile der Chorda anzunehmen. Die Kenntnisse in Beziehung auf andere Fische sind ungenügend.

II. A. Bogen, obere Schlusstücke und Flossenträger.

Die erste Anlage der Segmentation (Metamerie) der Wirbelsäule ist durch die Bogenbildung gegeben, welche der Bildung der Chorda und ihrer Membranen folgt und der Wirbelkörperbildung vorausgeht.

Wenn man von den durch die Bildung der ersten Schwanzflosse modificirten Bogen absieht; so bleibt die Regel, dass die oberen Bogen sich früher als die unteren und die Querfortsätze entwickeln, und dass die Entwicklung der oberen Bogen im vorderen Theile des Rumpfes anfängt und nach hinten zu fortschreitet.

In allen Teleostiern erscheinen die oberen und unteren Bogen des hinteren Rumpf- und Schwanztheiles cylindförmig; die des Rumpfes dagegen kurz, dick und beinahe stumpfartig. Sie beginnen sehr oft mit knorpeliger Anlage, bei den Cyprinoiden (in allen?) entwickeln sich jedoch deren bereits knöchern. mit Ausnahme der ersten und letzten, und der unteren des hinteren Rumpftheiles und des vorderen und mittleren Schwanztheiles.

Um die Stellung dieser Knorpel zu verstehen, müssen wir uns vorstellen: 1) dass der Bogen sehr nahe an der Chorda sich zu entwickeln beginnt; 2) dass der Knorpel des Bogens fortwährend zunimmt und zwar hauptsächlich in der Nähe der Chorda; 3) dass die unteren Bogen des Rumpfes sich allmählich von den oberen entfernen, je mehr wir von dem vorderen Theil zum hinteren übergehen.

Der Knorpel erlangt eine größere oder geringere Entwicklung, bleibt stehen oder verwandelt sich je nach der Familie, zu welcher der Teleostier gehört, und nach den Regionen des Körpers, die in Betracht kommen.

Das Maximum des Knorpels im Großen und Ganzen bildet sich

Plagiostomen schon genügend bekannt. Bei den Tunicaten ist das ganze Chordagewebe zerstört und es bleibt nichts als die epitheliomorphe peripherische Schicht. Ich citire diese Ähnlichkeiten als ein Argument, welches vielleicht leichter als jedes andere den kürzlich ausgesprochenen Verdacht, dass der Achseneylinder des Schwanzes der Tunicaten keine Chorda sein könne, weil er sich in einen mit einer wässrigen Flüssigkeit angefüllten Kanal verwandle, aufhebt.

in den Bogen des Hechtes, im vorderen und mittleren Rumpffheil; bis zu einem gewissen Zeitpunkt wetteifert der Lachs mit dem Hecht in der Masse des Knorpels, aber dann bleibt er zurück. Selbst beim Hecht entwickelt sich in der kritischen Region des Rumpfes und der vorderen und mittleren Schwanzregion eine verhältnismäßig nur geringe Menge von Knorpel. Das Minimum desselben fand ich bei den Cyprinoiden in einem Schwanzwirbel, welcher der letzte derjenigen war, die noch nicht zum Dienste der Schwanzflosse modificirt waren.

Auch bei den Cyprinoiden sind die Querfortsätze sehr knorpelreich, der Knorpel vermindert sich aber, je mehr man von dem vorderen Rumpffheil zum hinteren gelangt; dieser allmähliche Verlust wird hauptsächlich am hinteren Theil des Wirbels und da, wo er dem oberen Bogen am nächsten, wahrgenommen.

In dem vierten und fünften Wirbel der Cyprinoiden¹ entwickelt sich eine große Menge von Knorpel. Zwischen dem Knorpel des oberen Bogen und dem des unteren (in Individuen von 20—60 mm Länge) bleibt nur Raum für eine dünne, knöcherne Schicht; zwischen den oberen Stücken jeder Seite, eben so wie zwischen den unteren, ist der Raum ein wenig größer. Zu derselben Zeit berührt im vorderen Theil des fünften Wirbels der Knorpel der oberen Bogen den der unteren. Beim Hechte ist die Masse des Knorpels der genannten beiden Wirbel niemals so mächtig.

Später fährt (im vierten bis fünften Wirbel der Cyprinoiden) der Theil des Knorpels, welcher den Wirbelkörper berührt, fort, sich an der Oberfläche auszudehnen, gerade so wie in den anderen Querfortsätzen, und wie in diesen erleidet der distale Theil eine fettige Degeneration. Am Schwanz (der Cyprinoiden von 40—60 mm) kann der knorpelige untere Bogen einer Seite an der Basis mit dem der anderen Seite verschmelzen.

Beim Lachs und Hecht giebt es ein Moment, in welchem alle Bogen entwickelt sind und nur aus Knorpelsubstanz bestehen; zu dieser Zeit ist die Breite ihrer Basis sehr ansehnlich; die oberen Bogen des größten Theils des Rumpfes erreichen das obere Niveau des Rücken-

¹ Einige Worte über ihre vier ersten Wirbel, welche mit dem Gehörapparate Verbindung gewinnen, mögen hier an Platze sein. Der größte und präcis der distale Theil des oberen Bogen bildet den Stapes; ein gleicher Theil des zweiten den Incus, der Querfortsatz des dritten den Malleus. Das Claustrum scheint mir vom Schädel ableitbar. Die ersten vier Wirbel haben keine Rippen. Dies zur Berichtigung der kürzlich von NUSSBAUM erschienenen Arbeit.

marks, verbinden sich jedoch nicht unter einander; dagegen thun dies die oberen Bogen der hinteren Rumpffregion und alle Bogen des Schwanztheiles. Auch die Dornfortsätze sind schon mehr oder weniger angedeutet. An dem hinteren Rumpffheil vergrößern sich die unteren Bogen und können eben so wie bei den erwachsenen Individuen durch Brücken verbunden sein (mit großer individueller Verschiedenheit in Zahl und Form); nicht selten findet man Übergangsformen dieser Brücken zu den wahren unteren Bogen mit Dornfortsätzen.

In dieser Periode sind die Rippen noch nicht entwickelt.

In einem folgenden Zeitabschnitt, d. h. wenn sich Knochen entwickelt hat, beschränkt sich der Knorpel der oberen und unteren mit Dornfortsätzen versehenen Bogen beinahe auf die Basis derselben; für kurze Zeit kann sich noch ein wenig Knorpel an dem Punkte, wo der Dornfortsatz beginnt, forterhalten. Der distale Theil des Knorpels der oberen Rumpfbogen erhält sich sehr lange, wenigstens im Hecht, doch erreicht er bald nicht mehr das Niveau der Oberfläche des Rückenmarks; dagegen fährt er in dem proximalen Theile, welcher vom Wirbelkörper eingeschlossen wird, fort, sich nach jeder Richtung hin auszubreiten. Der distale Theil des Bogens vergrößert sich indessen durch Knochengewebe.

Im Ganzen beweisen die ausgesprochenen Thatsachen, dass der Knorpel bei den Teleostiern in großer Rückbildung begriffen, und gestatten die Vermuthung, dass da, wo sich jetzt kein Knorpel bildet, sich eine Verkürzung der Entwicklung ereignet hat. So begründet sich der Gedanke, dass er bei den Vorfahren der Teleostier in weit größerer Menge bestand. Die sekundäre Verschmelzung der Knorpel der unteren Bogen im Schwanz und jene der oberen mit den unteren im vierten Wirbel, sind vielleicht Spuren des alten Baues und Zeugen der Herrschaft, welche der Knorpel selbst ehemals eingenommen.

Auf dem oberen Theil des Rückenmarks läuft das Ligamentum vertebrale superius. Es entwickelt sich ungefähr gleichzeitig mit den Bogen. Am unteren Theil desselben, oberhalb des Rückenmarks und zwischen den oberen Bogen des Rumpfes, erscheinen zu einer verhältnismäßig späten Zeit, d. h. wenn die oberen Bogen einen knöchernen Überzug erhalten haben und ihre Spitze schon ganz knöchern ist (bei Salmoniden, Esociden und Clupeiden) je zwei Knorpelstücke, eins an jeder Seite, welche sich bald an der Mittellinie berühren; sie können auch eine complicirte Form annehmen,

hauptsächlich an den vorderen Wirbeln. In den vorderen Wirbeln der Esociden können diese Knorpelstücke sich schon bei jungen Individuen abwärts bis über die halbe Höhe des Rückenmarks ausdehnen; ihr Knorpel aber verschmilzt, wenigstens in vielen Wirbeln, nicht mit dem der Bogen; wohl aber verschmilzt der Knochen, welcher sie bald überzieht, mit demjenigen, welcher die Bogen selbst umgiebt.

Bei noch jungen Cyprinoiden entwickeln sich aus den oberen Bogen die schon bei den Erwachsenen bekannten Dornfortsätze, welche unterhalb des Ligamentum vertebrale und oberhalb des Rückenmarks sich finden. Sie sind höchst wahrscheinlich den vorhin erwähnten Knorpelstücken des Hechtes und des Lachses homolog. Auch die beiden Stücke, welche das Rückenmark der ersten Wirbel bedecken, entwickeln sich bei den Cyprinoiden knorpelig; das vorderste dieser Knorpelstücke verliert sich in dem vordersten Ende des Ligamentum vertebrale superius, das zweite bedeckt das Ligamentum selbst. Wegen dieser Lagerung kann man die besprochenen Stücke nicht mit den anderen oben beschriebenen vergleichen. Andere mit den Bogen in Beziehung stehende Stücke sind die sogenannten Flossenträger (*Ossa interspinalia* von J. MÜLLER).

Ich habe schon erwähnt und es ist auch längst bekannt, dass die oberen Bogen im größten Theil des Rumpfes bei Lachs und Hecht sich nicht unter einander verbinden. Bei den Jungen, so lange die Bogen selbst im Ganzen knorpelig sind und mit ihren freien Enden ungefähr bis zum Niveau des Ligamentum vertebrale superius reichen, entwickeln sich ein wenig über diesen die knorpeligen Flossenträger, einer für jeden Wirbel (auch da, wo die Flossen fehlen). Wenn wir uns vorstellten, dass in dieser Periode das proximale Ende der Flossenträger sich in zwei sehr kurze Zweige spaltete, welche sich mit dem freien Ende der oberen Bogen verbänden, würden wir einen Bogen mit Dornfortsatz haben, ungefähr so, wie diejenigen in der Schwanzregion. Bei einer Verlängerung der Bogen werden die Flossenträger zwischen denselben mehr oder minder tief hinabreichen. Bei den Cyprinoiden verbinden sich die oberen Bogen eben so am Rumpfe wie am Schwanze und bilden früh einen langen Dornfortsatz.

Die Flossenträger können sich auch da entwickeln, wo sich Dornfortsätze bilden, zu welchen sie aber immer eine deutliche Beziehung aufweisen. Auch bei den Cyprinoiden entwickeln sich die Flossenträger knorpelig, während der korrespondirende Dornfortsatz knöchern entsteht.

Aus diesen Thatsachen geht der Grund zu der Vermuthung hervor, dass die Flossenträger abgegliederte Stücke der oberen Bogen sind, die aber hier schon in der Anlage eine Selbständigkeit gewonnen haben.

B. Rippen.

Die Rippen entwickeln sich an der peritonealen Grenze der Ligamenta intermuscularia ventralia, später als die Bogen und in ihrer Gesamtheit von dem vorderen Theil des Rumpfes nach hinten zu. Zuerst bemerkt man eine Anhäufung von embryonalem Bindegewebe. Beim Hecht und Lachs präformiren die Rippen sich knorpelig (der Knorpel ist beim Hecht viel reicher vorhanden als beim Lachs). Er erhält bald einen knöchernen Überzug, welcher sich jedoch nicht über das distale Ende der Rippe ausdehnt. Hier fährt die Rippe fort, sich zu verlängern, zuerst neuen Knorpel bildend, welcher nachher, wie an dem vorbergehenden Theil einen knöchernen Überzug erhält; nicht sehr selten kommt es vor (hauptsächlich in der hintersten Rippe), dass der Knochen auch das distale Ende überzieht, aber sehr bald entwickelt sich jenseits dieses Knochens neuer Knorpel, und so fährt die Rippe fort zu wachsen; nur erscheint ihr Knorpel an einem oder an mehreren Punkten unterbrochen. Von den Cyprinoiden kann man sagen, dass diese Unterbrechungen zur Regel geworden sind. Eine erste und große Strecke der Rippe entwickelt sich ohne Knorpel und dann beginnt der Knorpel, welcher an vielen Punkten von Knochen unterbrochen wird. Auf einem Querschnitt befindet sich der Knorpel fast immer in größerer Menge an dem distalen Ende als vor demselben.

Bei den Teleostiern sind die Rippen selbständigen Ursprungs, wenn man nur dann von Rippen spricht, wenn sich bereits Knorpel oder Knochen gebildet hat.

Beim Hecht und Lachs bleibt zwischen den Querfortsätzen und der Rippe anfänglich eine dünne Schicht von embryonalem Bindegewebe, welche sich beim Hecht in seinem centralen Theil rasch in Knorpel verwandelt, so dass der Querfortsatz mit der Rippe kontinuierlich erscheint und man nicht zu bestimmen weiß, wo die Rippe beginnt und wo der Bogen endigt; nur das Aufhören des knöchernen Überzugs, welcher schon früh die Rippe umhüllt, giebt die Grenze an. Jene Verbindung entwickelt sich auch beim Lachs, nur dass hier der Knorpel, welcher die Verbindung ausmacht, verhältnismäßig immer sehr wenig intercellulare Substanz besitzt, die leicht Karmin aufnimmt; sie bleibt unverändert in Lachsen von fünf Monaten.

Bei den Cyprinoiden ist das embryonale Bindegewebe, welches die Rippen von dem Querfortsatze trennt, reichlicher als im Lachs und Hecht. verwandelt sich aber sehr rasch in Knorpel gleich dem des Lachses. Erst viel später geht der mit ihm kontinuierliche Knorpel des Bogens verloren, der Verbindungsknorpel bleibt mit diesem zusammen und konservirt sich für lange Zeit.

Die hinteren Rippen verdienen besondere Betrachtung. Auch den sich durch Querbrücken verbindenden Bogen können Rippen korrespondiren. Die Rippen dieser Bogen, und nicht selten auch einige der vorhergehenden, welche sich nicht durch Brücken verbinden (in allen untersuchten Familien), treten nicht durch Knorpel mit den Bogen in Verbindung, sondern es entwickelt sich zwischen der Rippe und dem Bogen fibröses Gewebe. Eben so wie die letzten Querfortsätze, so zeigen auch die letzten Rippen häufig individuelle Variationen und spezifische Verschiedenheiten.

Nicht selten bleiben einige der hinteren Rippen rudimentär. Bogen, welche in einigen Individuen Rippen tragen, können in anderen derselben entbehren. Einerseits kann es ein Querfortsatz mit einer großen Rippe, andererseits nur ein etwas größerer Querfortsatz sein. Bei den Cyprinoiden entwickeln sich die letzten rippentragenden Querfortsätze bald ganz knöchern, bald bilden sich theilweise knorpelige Querfortsätze, welche keine Rippen tragen. Die letzten Rippen können in verschiedene (2—3) kurze Stücke aufgelöst sein.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen begünstigen die auf die vergleichende Anatomie begründete Annahme, dass die unteren Schwanzbogen der Teleostier den Querfortsätzen des Rumpfes homolog sind. Ich betone hier, dass ich eine Periode angetroffen, in welcher die Rippen noch nicht entwickelt, wohl aber die Querfortsätze so wie die unteren Bogen schon zu finden waren. In dieser Periode scheint es klar, dass die unteren Bogen den Querfortsätzen homolog sind. Die Zweifel gegen diese Auffassung werden durch folgende Thatsachen gehoben:

1) Die Rippen entwickeln sich in einem gewissen Sinn unabhängig von den Bogen.

2) In den hinteren Rippen ist diese Unabhängigkeit größer und bleibt permanent.

3) Die Entwicklung der Rippen findet von vorn nach hinten Statt.

4) Die Rippen neigen, im Gegensatz zu den Querfortsätzen, am hinteren Theil des Rumpfes zur Rückbildung, wo die Leibeshöhle

sich reducirt, nähern sie sich ein wenig unter einander und setzen sich zwischen den Septa intermuscularia ventralia fort.

5) Untere, durch Dornfortsätze oder durch Brücken verbundene Bogen, in welchen man Spuren von einer Gliederung in zwei Stücke (Rippe und Querfortsatz andeutend) bemerken könnte, sind in keiner Epoche zu finden.

C. Fleischgräten.

Diese Gräten entwickeln sich viel später als die Rippen, ohne sich knorpelig zu präformiren¹. Diejenigen, welche in erwachsenen Individuen mit den Wirbelbogen kontinuierlich sind (vordere Schieferrückengräten des Hechtes) entwickeln sich zu gleicher Zeit kontinuierlich mit dem Knochengewebe, welches den Knorpel umhüllt. In allen anderen Fällen ist die Verbindung mit der Wirbelsäule nur durch Sehnen hergestellt.

D. Vergleichen.

Suchen wir die vorgeführten Befunde mit denen anderer Fischklassen zusammenzuhalten. Die Knochenfische haben im Allgemeinen eine viel kleinere Anzahl von Wirbeln als die anderen Fische; es scheint vernünftig zu vermuthen, dass sie auch in den Vorfahren der Teleostier sehr zahlreich waren. Da nun die Bogen und die Wirbelkörper (mit Ausnahme der letzten schon für die Schwanzflosse modificirten, welche sehr früh erscheinen) sich von vorn nach hinten entwickeln, kann man vielleicht annehmen, dass der Verlust der Wirbel sich etwa in der mittleren Schwanzregion, d. h. da, wo die Wirbel sich zuletzt entwickeln, ereignet hat (diese Wirbel sind auch beim Hecht die ärmsten an Knorpel). Dieser Process wird nun mit aller Wahrscheinlichkeit darin zu suchen sein, dass Wirbel des Rumpfes allmählich zu solchen des Schwanzes wurden. Es ist möglich, dass dieser Process noch nicht ganz zum Abschluss gekommen ist. Die häufigen Abnormitäten der kritischen Region des Rumpfes deuten dieses wohl an.

Diese Betrachtung ermahnt bei der Vergleichung eines Knochenfischbogens mit dem Bogen irgend eines anderen Fisches zu großer Vorsicht. Denn es ist klar, dass z. B. die kritische Region des Rumpfes eines Störs derjenigen eines Teleostier ähnlich sehen kann,

¹ So auch im Barseh; dessen Rippen sich wie diejenigen der Cyprinoiden entwickeln.

obgleich sie in Wirklichkeit sehr verschieden ist, was uns übrigens schon die nicht sehr nahe Verwandtschaft der Teleostier und Störe eingiebt. Fundamental jedoch stimmen die Teleostier mit anderen Fischen überein: so befinden sich ursprünglich in allen Fischen vier knorpelige Bogen, zwei obere und zwei untere.

Die Vergleichung der einzelnen Theile der Wirbelsäule unter den verschiedenen Klassen ist um so sicherer, je früher die Entwicklungsstadien sind, welche zum Vergleichungsobjekte dienen.

Die oberen Bogen der Selachierembryonen (von schlanker, cylinderartiger Gestalt wie in den Teleostiern) erstrecken sich wie bei den Embryonen des Hechtes und des Lachses am Rumpfe beinah bis zu dem Niveau des Ligamentum vertebrale superius. Die Flossenträger der Selachier sind vergleichbar mit jenen der Teleostier (in oben bezeichneter Region). Das Ligamentum vertebrale superius scheint unzweifelhaft homolog. Aber es giebt andere Theile, für welche die Vergleichung nicht gut Stand hält. Die Intercalaria neuralia der Selachier nehmen nicht die nämliche Stelle ein wie die Stücke, die wir am Rumpfe des Hechtes und Lachses beschrieben haben und entwickeln sich viel früher als jene. Somit sind die Intercalaria neuralia der Selachier nicht mit diesen Stücken ohne Weiteres vergleichbar. So wie jedoch die Intercalaria neuralia und spinalia mithelfen die obere Hälfte des Rückenmarks zu umhüllen und so zu sagen dem Ligamentum vertebrale ein Bett zu bilden, haben sie eine unleugbare Ähnlichkeit mit den Stücken der Teleostier. Wir wollen aber nicht vergessen, dass schon im Embryo der Selachier die knorpelige Umhüllung des Spinal-Kanals viel vollständiger ist als bei den Teleostiern. Der Stör hat, was die oberen Bogen anbetrifft, mit den Teleostiern beinah dieselben Ähnlichkeiten und Unähnlichkeiten wie die Selachier. Diejenigen der Knochenganoiden nähern sich durch die geringe Verbreitung des Knorpel- und die große des Knochengewebes sehr den Teleostiern. Einige Verschiedenheiten der oberen Bogen in diesen beiden Klassen können erklärt werden durch die Vermuthung einer von den Ganoiden ausgehenden progressiven Rückbildung des Knorpels bis zu den bei den Teleostiern bestehenden Verhältnissen.

Die Stücke, welche sich auf dem Rückenmark und unter dem Ligamentum befinden, wiederholen sich bei den Knochenganoiden.

Wir schließen diese Vergleichung der oberen Bogen, indem wir die Frage aufwerfen, ob die frühere Entwicklung der oberen Bogen als die der unteren in Verbindung mit der Thatsache ist, dass in

den Cyclostomen die unteren Bogen rudimentär und in einer Art auf den Schwanz beschränkt sind?

Bei den unteren Bogen sind die Divergenzen noch größer, als bei den oberen. Einige dieser Divergenzen sind vollständig klar; so z. B., dass die unteren Bogen am Schwanze der Teleostier nicht mit denjenigen der Knochenganoiden homolog sind, während es die Querfortsätze und die Rippen am Rumpfe sind.

Ob die Rippen der Selachier und der Störe mit denjenigen der Teleostier homolog sind, ist gleichfalls eine Frage. Die Beziehungen, welche die Rippen der Selachier während ihrer Entwicklung zu den Querfortsätzen zeigen (wenn wir einige summarische Bemerkungen über die Selachier von BALFOUR acceptiren), sind denjenigen der Teleostier, mit Ausnahme der letzten Rippen, welche sich bei den Selachiern wie die vorderen entwickeln, sehr ähnlich. Es bleibt aber immer noch die Verschiedenheit der Lage, die indessen nicht so fundamental ist, wie es dem ersten Blicke sich darstellt. In allen Fällen sind die Rippen in intermuskulärer Lage anzutreffen, und proximal sind die der Selachier, wie jene der Teleostier auch in gleicher Beziehung zur Leibeshöhle. Nur distal tritt eine Differenz hervor, indem sie hier bei den Selachiern höher im Zwischenmuskelbande emportreten und damit von der Leibeshöhle sich entfernen. Die Rippen der jungen Störe zeigen dieselben Beziehungen mit der Leibeshöhle, wie die der Teleostier.

GÖTTE glaubt, dass diejenigen Seitengräten, die sich durch den ganzen Körper hindurch mit den Querfortsätzen verbinden, den Rippen der Selachier homolog sind. Durch diese Meinung lässt er eine wesentliche Verschiedenheit zwischen den erwähnten Seitengräten und jenen entstehen, deren Verbindung mit der Wirbelsäule veränderlich ist je nach der Region des Körpers. Außerdem haben nach GÖTTE nur wenige aberrante Teleostier Rippen. Die Entwicklungsgeschichte der Rippen und der Seitengräten widerlegt diese eigenthümliche Meinung, zumal die Beobachtungen GÖTTE's an *Monacanthus* nicht als beweiskräftig gelten können.

III. Wirbelkörper.

Die Wirbelkörper bilden sich erst sehr spät aus dem Bindegewebe, welches die Chorda umgiebt und ohne sich knorpelig zu präformiren. Der Doppelkegel erscheint zuerst und in direkter Verbindung mit ihm auf seiner äußersten Oberfläche, zwischen der Bogenbasis, besonders am Mitteltheil des Wirbels, entstehen bald Knochen-

leisten (komplizierte im Hecht, einfache und symmetrische in den Cyprinoiden).

In der kritischen Rumpfregeion einiger Exemplare des Hechtes fand ich Knorpel inmitten des Knochens des Doppelkegels; zusammen mit diesem kommen auch in der Ordnung der Bogen Anomalien vor. Nun fragt es sich, ob diese Anomalien von der ersten Bildung herühren oder ob sie Folgen eines Bruches sind, der mit Knorpel reparirt wurde. Es ist bekannt und auch natürlich, dass in dieser Region Brüche sehr häufig vorkommen. Man muss, aber nicht vergessen, dass in Plectognathen und in einigen Acanthopteren alle Wirbelkörper aus Knochenlamellen bestehen, zwischen denen sich sekundär Knorpel bildet. Die Bogen, welche sich ohne Knorpel entwickeln, sind schon bei ihrem ersten Erscheinen mit dem Wirbelkörper verbunden; in den Bogen, in welchen sich wenig Knorpel entwickelt, geschieht diese Verbindung später, dagegen nie in denjenigen, welche reich an Knorpel erscheinen. Das letzte scheint der primitive Zustand zu sein. Wenn der Bogen getrennt vom Wirbelkörper bleibt, kann er sich früh in zwei mehr oder weniger vollständige Stücke scheiden durch die Ebene, in welcher der Knochen des Bogens aufgehört und der des Wirbelkörpers noch nicht angefangen hat.

IV. Betrachtungen über die Entwicklung des Knorpelskelets.

Bei der Entwicklung der Teleostier giebt es einen Moment, in welchem die Muskulatur schon in einen dorsalen und ventralen Theil und in Myocommata geschieden ist und sich nur die Chorda findet, so dass dieser Muskulatur die Stütze des Skeletes fehlt. Auf dem Niveau der Ligamenta intermuscularia bemerkt man um die Chorda zwei obere und zwei untere Zwischenräume, welche von embryonalem Gewebe ausgefüllt sind. Inmitten dieser Zwischenräume entwickelt sich der Knorpel der Bogen; er beginnt mit sehr wenigen Zellen und mit sehr geringer Intercellularsubstanz. Es liegt auf der Hand, dass dieser Knorpel, bevor er sich vermehrt hat, nicht im Stande ist, als Schutz oder als Muskelbefestigung zu dienen; mit anderen Worten, er kann noch nicht, wie es später der Fall ist, funktioniren, die erste Anlage hat noch keinen Skeletwerth.

Wenn wir denken, dass ein solcher Zustand auch phylogenetisch wiederholt worden sein muss, gelangen wir zu folgendem Dilemma: entweder fängt dies Skelet zufällig und ohne Funktion an, oder es hat einmal eine andere Funktion gehabt. Mir scheint nur die zweite Hypothese annehmbar. GEGENBAUR hat schon ge-

zeigt, dass in der Entwicklungsgeschichte der Organe ein Funktionswechsel eines der Principien ist, welches sich sehr häufig in der Geschichte der Organe erkennen lässt. Welch' andere Funktion kann die Skeletanlage gehabt haben? Während des Wachstums des Organismus vergrößern sich allmählich die vier Zwischenräume; die sie ausfüllenden Zellen müssen sich, wenn keine Lücke entstehen soll, entweder vermehren oder vergrößern, oder Intercellularsubstanz ausscheiden. Dies Letztere ist der Fall. Darin drückt sich eine Arbeitersparnis aus, von welcher wir im Bau der Thiere viele Beispiele finden.

Nach dieser Meinung beschränkt sich die Funktion der vier Bogen bei ihrem ersten Erscheinen auf die bloße Ausfüllung der Lücken, welche durch benachbarte Organe, Chorda dorsalis, Muskelplatten, große Körperarterie und Rückenmark bedingt sind. Diese Erklärung zeigt uns noch nicht, wesshalb sich Knorpel anstatt eines anderen ökonomischen Gewebes entwickelt hat. Folgende Betrachtung vermag vielleicht ein wenig Licht in diese Frage zu bringen. Wir schließen nicht aus, dass bei einem Theile der hypothetischen Wirbelthierformen ohne Muskelskelet sich irgend ein anderes Gewebe, z. B. Fettgewebe, gebildet hat. Es ist aber natürlich, dass diejenigen Formen, in welchen sich Knorpel entwickelte, in einer gewissen Zeit (d. h., nachdem der Knorpel an Umfang zugenommen hatte, so dass er den Muskeln Befestigungsstellen bieten konnte) im Kampf ums Dasein einen großen Vortheil vor jenen anderen erlangten. Selbstverständlich handelt es sich hier um einen äußerst langsam vorschreitenden Process, den man wohl von einer einzigen Zelle, oder doch von wenigen derselben seinen Anfang nehmend sich vorstellen darf. Diese repräsentiren das Vorläuferstadium des Skeletes. Wir wagen diese Vermuthungen, weil wir sie von vielen Thatsachen unterstützt sehen, welche man auch bei anderen Abtheilungen der Fische bemerken kann. Die vier Bogen sind in diesen Abtheilungen überall fundamentale Gebilde. Wenn man bedenkt, wie sehr jene Klassen, in denen sie auftreten, von einander divergiren, kann man die große Bedeutung dieser Konvergenz nicht verkennen. Ein Moment, in welchem die Bogen noch gar nicht funktionieren können, weder zum Schutz noch als Muskelbefestigung, findet sich wahrscheinlich bei allen jenen Abtheilungen vor, und dieser ontogenetisch vergängliche Zustand muss nöthwendig den phylogenetischen Ausgangspunkt des Achsenskeletes vorgestellt haben.

Sobald die Funktion der Muskelbefestigung einmal zu Tage ge-

treten, ist auch ein Zustand entstanden, welcher eine immer bedeutendere Entwicklung dieses Skeletes bedingt, da nunmehr durch jene Verbindung mit der Muskulatur der Anlass zu neuer Differenzirung gegeben ist. Auch hier (wie in vielen anderen Skelettheilen) wird die Muskulatur ihrerseits Ursache einer größeren Entfaltung der Bogen geworden sein.

Das intermuskuläre Bindegewebe giebt den Weg an, auf welchem die Bogen sich fortsetzten, indem das Knorpelgewebe sich in jenes entfaltetete. Endlich wird wie in anderen Theilen des Skeletes eine Zeit gekommen sein, in welcher die Ablösung nützlich geworden war. Durch sie erhielten wir die Flossenträger und Rippen.

Wenn wir erwägen, dass von der Wirbelsäule das Kopfskelet ableitbar und von diesem die Gliedmaßen, so sieht man, auf welcher einfachen Verhältnisse ein so verwickelter Apparat wie das Wirbeltierskelet zurückgeführt werden kann.

V. Über die Entwicklung des Knochenskelets.

Es ist bekannt, dass über die Urheimat des Knochenskelets die Meinungen sehr verschieden sind. Einige behaupten einen Dualismus, Andere nehmen einen Monismus an. Da in dieser Beziehung die Teleostier schon viele wichtige Thatsachen geliefert, versuche ich die von mir gesammelten Beobachtungen über dieselben für die eine oder für die andere Hypothese sprechen zu lassen.

Ich habe eine Mitwirkung der Membran der Chorda an der Bildung des knöchernen Wirbelkörpers ausgeschlossen. Diese Thatsache ebnet nach meiner Meinung den Weg für diejenigen, welche sich zum Monismus neigen. Ich habe bewiesen, dass unzweifelhaft primordiale Knochen (Wirbelbogen) sich entwickeln können, ohne knorpelig präformirt zu sein. Dies bildet eine große Ausnahme von der von KÖLLIKER angegebenen Regel (1879): die Primordialeknochen seien ohne Ausnahme knorpelig präformirt.

Auch die folgenden Betrachtungen sind der monistischen Hypothese günstig.

1) Es besteht zwischen den Primordialeknochen des Schädels und jenen der Wirbelsäule ein Parallelismus, d. h. hier wie dort entstehen alle Verknöcherungen perichondral; hier wie dort kann sich Knorpel in einem Theil der Knochen des erwachsenen Zustandes erhalten, jedoch in verschiedener Masse in den verschiedenen Teleostiern¹.

¹ Mit dieser Frage vermischt sich eine andere: Weshalb präformiren sich

2) Wir haben Gründe zu glauben, dass die oberen Rumpfbogen des Hechtes und Lachses sich größtentheils (die distalen, d. h. jene jenseits des Ligamentum vertebrale superius) entwickeln, ohne jemals knorpelig präformirt zu sein; diese Bogen sind daher in einer gewissen Weise in einem Theil Primordial- und in einem anderen Sekundärknochen.

3) Das Knochenskelet wird für eine nicht kurze Embryonalperiode und in einem nicht unbedeutenden Umfange bei den Teleostiern nur durch eine zellenlose Substanz, welche vollständig dem Dentin vergleichbar, repräsentirt. Diese wenig modificirte Substanz kann in den Erwachsenen das ganze Skelet (die Fleischgräten mit inbegriffen) bilden. Aus den Untersuchungen KÖLLIKER's an ausgebildeten Fischen resultirt, dass die Gruppe, welche echte Knochenzellen besitzt, die große Mehrzahl der höher organisirten Knochenfische in sich schließt; er fügt zugleich hinzu, dass eine Analogie des inneren Skelets mit dem Hautskelet besteht, so dass kein Fisch, dessen inneres Skelet der Knochenkörperchen entbehrt, solche im Hautskelet besitzt, wogegen allerdings von den Fischen mit echtem Knochengewebe nicht alle solches auch in den Schuppen führen.

Es besteht also für die erste Skelettbildung eine unbestreitbare Gemeinsamkeit des Verhaltens. Das Dentingewebe erscheint als das Ursprüngliche. Mit seiner Bildung beginnt auch das Knochengewebe, welches somit als eine Modifikation des ersteren sich darstellt.

Beim ersten Anblick können die folgenden Thatsachen dem Monismus entgegen scheinen:

1) Die Ossifikation der Bogen im primitiven Zustand ist sehr wahrscheinlich von derjenigen des Wirbelkörpers gesondert.

2) Die Gräten sind manchmal durch einfache Sehnen repräsentirt; das lässt uns annehmen, dass das junge Bindegewebe ohne Zusammenhang mit Hautossifikationen verknöcherte. Diese Thatsache erwirbt besonderen Werth durch die Beziehungen, welche einige Gräten mit den Bogen zeigen.

Diese beiden Einwürfe beweisen nur, dass die Thatsachen,

einige Theile der Wirbelsäule knorpelig und andere nicht? Im Ganzen führt mich Alles zu der Annahme, dass da, wo noch Knorpel erscheint, er einmal in größerer Masse vorhanden war als da, wo er bereits vollständig verschwunden, folglich hat der Knochen im Kampfe gegen den Knorpel größeren Widerstand gefunden und der Knorpel ist noch nicht gewichen. Man kann sich also vorstellen, dass das Knorpelgewebe allmählich gegen das Knochengewebe zurücktritt.

welche die Frage lösen können, in viel primitiveren Formen, als die Teleostier es sind, gesucht werden müssen¹.

Vordem ich diesen kurzen Abriss beendige, drängt es mich wissen zu lassen, dass ich die hier angedeuteten Untersuchungen unter der Leitung des Herrn Prof. GEGENBAUR angestellt habe, dem ich mich zu großem Dank verpflichtet fühle.

Heidelberg, Juli 1882.

¹ Jedoch nicht in den Selachiern; das vorgebliche Knochengewebe (GÖTTE) ihrer Wirbelsäule ist überhaupt kein Knochengewebe, sondern nur modificirtes Knorpelgewebe.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte](#)

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Grassi Battista Giovanni

Artikel/Article: [Beiträge zur näheren Kenntnis der Entwicklung der Wirbelsäule der Teleostier. 457-473](#)