

*Das Wirbelkörpergelenk der Vögel.*

Von Dr. Gustav Jäger.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgetragen in der Sitzung vom 12. November 1858.)

Bei der vorliegenden Abhandlung habe ich mir nicht die Aufgabe gestellt, eine vollständige Beschreibung der anatomischen und functionellen Verhältnisse des Wirbelkörpergelenkes zu liefern. Ich will hier bloß einige anatomische Thatsachen mittheilen, welche einmal eine Zurückführung der Gelenkbestandtheile der Vogelwirbelkörper auf die der Säugethiere möglich machen, und für's zweite die bisher noch ungenügend gelöste Frage über die Entwicklung der Wirbelkörpergelenke einer endlichen Entscheidung näher bringen.

Meine Aufmerksamkeit wurde bereits im Jahre 1854 auf diesen Gegenstand gelenkt, als ich bei einer Eule den Meniscus fand, der die Articulation der Wirbelkörper unter einander vermittelt. Der Meniscus war mir damals neu, weil ich ihn in keinem der mir bekannten Handbücher erwähnt fand. Ich fügte deshalb meinen anatomischen Notizen eine ausführliche Beschreibung nebst Zeichnungen bei.

Erst längere Zeit nachher bekam ich Meckel's System der vergleichenden Anatomie zur Hand und fand dort Band II, 2 pag. 42 die Menisci mit folgenden Worten erwähnt:

„Die Körperflächen der Halswirbel werden durch lockere „Kapselbänder, in welchen sich ein beweglicher dünner Zwischenknorpel befindet, der bloß mit dem Umfang des Kapselbandes verwachsen ist, vereinigt.“

Dies stimmte mit meiner Beobachtung nicht überein, da ich noch eine weitere Befestigung des Meniscus sah, indem nämlich ein Band auf der überknorpelten Gelenkfläche des Wirbelkörpers entsprang und mit dem Meniscus in Verbindung stand. Dieses Bänd-

chen hatte mich sogleich interessirt, weil es gegen die mir damals geläufige Ansicht zu sprechen schien, dass die *Ligamenta intervertebralia* Überreste der embryonalen *Chorda dorsalis* seien. Dies bestimmte mich zunächst bei der Präparation meiner Skelete auf dieses Bändchen zu achten, und ich fand es in den unten beschriebenen Modificationen regelmässig.

Da erschien im Jahre 1856 eine Schrift von Barkow über die „Synesmologie der Vögel“. Ich glaubte darin eine nähere Beschreibung dieses Bandes zu finden, aber ich sah, dass Barkow trotz seiner zahlreichen Untersuchungen das Band an der Halswirbelsäule, wo ich es fast immer als isolirtes Gebilde fand, gänzlich übersehen und blos dessen eigenthümliche Modification an der Brustwirbelsäule mehrerer Vögel unter dem Namen eines „centralen Knorpelkernes“ beschrieben hat.

Ich beschloss nun die Entwicklungsgeschichte dieses Bandes, die jedenfalls interessante Aufschlüsse über das Schicksal der *Chorda dorsalis* zu geben versprach, zu verfolgen und Herr Prof. Brücke war so gütig, mir einige in Weingeist aufbewahrte Hühnerembryonen zu überlassen, an denen ich das Wichtigste über die Entwicklung dieses Bandes eruiren konnte.

Obwohl nun in der Schrift von Barkow, mit Ausnahme einiger Unrichtigkeiten, auf die ich weiter unten zu sprechen kommen werde, die Verhältnisse des Meniscus bei einer grossen Anzahl von Vögeln ziemlich ausführlich erörtert sind, so erfordert doch schon das Verständniss des erwähnten Bandes eine kurze Darstellung des Verhaltens der Knorpelscheibe, da es zu dieser in der engsten Beziehung steht, und ausserdem hat Barkow nicht den geringsten Versuch gemacht, die so leichte Zurückführung des Meniscus auf den entsprechenden Gelenkbestandtheil der Säugthierwirbelsäule vorzunehmen.

Bei den folgenden Beschreibungen ist die Wirbelsäule in senkrechter Stellung gedacht, mit der Bauchseite gegen den Beobachter sehend, oben ist also, was dem Kopfende, unten, was dem Schwanzende, vorn, was der Bauchseite, und hinten, was der Rückenseite zugewandt ist.

### I. Meniscus intervertebralis.

Die einander zugekehrten Enden der Wirbelkörper, sind durch eine ringförmige Faserkapsel mit einander verbunden, die continuir-

lich in das Periost der Wirbelkörper übergeht. Man kann an ihr, je nachdem einer ihrer vielfach sich kreuzenden Faserzüge ein bedeutendes Uebergewicht erlangt, verschiedene *ligamenta obliqua* unterscheiden, deren nähere Beschreibung jedoch für vorliegende Zwecke überflüssig ist. Die Faserkapsel als Ganzes betrachtet, stellt eine cylindrische Röhre dar, in deren beide Enden die Wirbelkörper so hinein gesteckt sind, dass in der Mitte ein bald längeres, bald kürzeres Stück der Röhre frei bleibt.

In diesen freien Abschnitt, der an seiner Innenfläche von der Synovialmembran überzogen wird, ist der Meniscus in ähnlicher Weise eingefügt, wie der Blendungsring in eine Mikroskopröhre. Er hat nämlich eine Ringform mit dickerer Peripherie und verdünnt sich gegen die centrale Oeffnung, so dass er dort mit scharfem Rande endigt. Der Ring zeigt somit im senkrechten Durchschnitte eine keilförmige Contour mit der Basis nach aussen, etwa wie die *cartilago fulciformis* im Kniegelenk des Menschen.

Die centrale Oeffnung des Meniscus bietet in ihrer Form die mannigfaltigsten Verschiedenheiten je nach der Species, und je nach dem Abschnitt der Wirbelsäule, dem das betreffende Gelenk angehört. Im Allgemeinen ist sie spaltförmig, lancettförmig oder abgestumpft dreieckig an der Halswirbelsäule (der grösste Durchmesser derselben liegt stets in der Richtung von der Rückenseite zur Bauchseite) und nähert sich an der Rumpfwirbelsäule mehr oder weniger der Kreisform.

An seiner äussern Peripherie ist der Meniscus fest mit der Innenfläche des freien Abschnitts der Gelenkkapsel verwachsen und die Gelenkhöhle wird somit durch denselben in zwei über einander liegende Abtheilungen geschieden, die nur durch die centrale Öffnung des Meniscus mit einander communiciren. Ausser dieser Befestigung der äussern Peripherie des Meniscus an der Gelenkkapsel ist auch noch die innere die centrale Öffnung umsäumende Peripherie befestigt und zwar an das bereits erwähnte Band; da ich jedoch weiter unten bei der Beschreibung des Bandes auf diese Befestigung ausführlich zurückkommen muss, so verweise ich in Betreff derselben auf später. Dass Meckel und Barkow dieser Verbindung nicht erwähnen, hat seinen einfachen Grund darin, dass sie das Band übersahen.

Die mikroskopische Untersuchung des Meniscus ergibt, dass er aus concentrischen Ringen von Faserknorpel besteht. Die con-

centrische Zusammensetzung spricht sich in der Anordnung der Knorpelzellen aus; diese bilden nämlich Kreise, die der centralen Oeffnung parallel laufen.

Von dem oben beschriebenen Verhalten des Meniscus, das für den obern und mittlern Theil der Halswirbelsäule als durchschnittliche Regel aufgestellt werden kann, gibt es nun zahlreiche Abweichungen, die sich unter zwei Gesichtspunkte zusammenfassen lassen.

Die erste Weise der Veränderungen besteht in einem allmählichen Schwinden des Ringes von der centralen Oeffnung aus. Der Knorpelring wird immer schmaler und zuletzt stellt er bloß noch eine ringförmige Leiste an der innern freien Fläche der Faserkapsel dar. Dies Verhalten zeigt der Meniscus z. B. an der Rückenwirbelsäule von *Anas boschas*. Barkow's Angabe, dass der Meniscus an diesem Wirbelsäuleabschnitt bei *Anas boschas* fehle, ist demgemäss zu berichtigen. Er ist bis auf ein Rudiment verkümmert, aber bei genauerem Zusehen erkennt man ihn sogleich in dem circulären, genau der Gelenklinie entsprechenden Vorsprung an der Innenseite der Kapsel, der namentlich am seitlichen Umfang derselben deutlich ist.

Die zweite Reihe von Veränderungen besteht darin, dass der Meniscus mit den betreffenden Wirbelkörperflächen verwächst. Dieses Verwachsen kommt in allen Graden der Ausdehnung vor, beginnt aber constant an dem vordern Umfang des Gelenkes. Warum gerade diese Stelle den Ausgangspunkt der Verwachsung bildet, wird weiter unten klar werden. In allen von mir beobachteten Fällen ist der Meniscus nie einseitig bloß mit der einen Wirbelkörperfläche, sondern immer in ganz der gleichen Ausdehnung mit beiden verwachsen. An der Halswirbelsäule habe ich diese Art der Veränderung nie gefunden, dagegen in der Brustwirbelsäule und der Schwanzwirbelsäule. In der Brustwirbelsäule erstreckt sich dieses Verwachsen nicht auf den ganzen Umfang des Meniscus, es bleibt somit der hintere Umfang desselben noch frei beweglich. So erstreckt sie sich z. B. beim Geieradler (*Gypaëtus barbatus*) in den Gelenken zwischen den drei letzten freien Rückenwirbeln auf  $\frac{3}{8}$  der Peripherie, zwischen dem letzten freien Rückenwirbel und ersten rippentragenden Sacralwirbel bloß auf  $\frac{1}{5}$  derselben. Durchschneidet oder zerreisst man diese Verbindung, so zeigt die Stelle ganz genau

dasselbe concentrisch lamellose Ansehen wie der Durchschnitt des *Annulus fibrosus* an der Säugthierwirbelsäule.

Geht man nun über zu der Schwanzwirbelsäule, so findet man eine totale Verwachsung des Meniscus, und wenn nicht die eben erwähnten Uebergangsstufen in der Brustwirbelsäule ein Verkennen des wahren Sachverhaltes unmöglich machen würden, so wäre es schwer, in den Gelenkbestandtheilen der Schwanzwirbelkörper den Meniscus der übrigen Gelenke wieder zu erkennen, und zwar in dem hier vollständig säugthierähnlichen *Annulus fibrosus*. Da Barkow diesen *Annulus fibrosus* bei einer Anzahl von Vögeln vollkommen richtig beschreibt, so bleibt mir blos noch übrig zu zeigen, dass dieser *Annulus fibrosus* der Schwanzwirbelsäule das Analogon des Meniscus der Hals- und Brustwirbelsäule ist. Die Gründe sind folgende:

1. Beide bestehen aus concentrischen Ringen von Faserknorpel.

2. Beide haben im Centrum constant eine Oeffnung, in welcher sich bei dem Meniscus das unten zu beschreibende *Ligamentum suspensorium*, bei dem *Annulus fibrosus* der *Nucleus pulposus* befindet.

3. In der Brustwirbelsäule vieler Vögel finden sich Uebergangsstufen in der Art, dass ein und dasselbe Gebilde, das am hintern Umfang Meniscus ist, vorn ein Segment eines *Annulus fibrosus* darstellt.

Da nun die vollkommene Uebereinstimmung der Schwanzwirbelkörpergelenke vieler Vögel mit den Wirbelkörpergelenken der Säugthiere in die Augen springend ist, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass wir in dem Meniscus der Vogelwirbelsäule nicht ein neues, den Vögeln allein zukommendes Wirbelsäuleelement haben, sondern dass er nichts anders ist als das Analogon des *Annulus fibrosus* der Säugthiere.

Daraus ergibt sich also folgender wenigstens für die zwei höheren Wirbelthierclassen allgemein giltiger Satz:

Zwischen allen beweglich verbundenen Wirbelkörpern findet sich als intercaläres Stück ein scheibenförmiger Faserknorpel mit centraler Öffnung, der bald frei beweglich bald ganz oder theilweise mit den einander zugewandten Wirbelkörperflächen verwachsen ist. Die erstere Modifikation wird als Meniscus, die letztere

als *Annulus fibrosus* bezeichnet. Als generellen Namen schlage ich den Namen *Fibrocartilago intercalaris corporum vertebraliaum* vor.

In wie weit dieser morphologische Satz auch für die übrigen Wirbelthierelassen gilt, lasse ich vorderhand dahingestellt und begnüge mich mit der Herstellung der morphologischen Harmonie zwischen Vögeln und Säugethieren.

Das ausnahmslose Vorkommen dieses intercalären Elementes im Verlaufe der Wirbelkörperkette stellt natürlich sogleich die Frage in den Vordergrund: Wo befindet sich das erste derartige Wirbelsäulelement? Liegt es zwischen Atlas und Hinterhaupt oder zwischen Atlas und Epistropheus? oder ist das *Ligamentum suspensorium* des *processus odontoideus* als erstes intercaläres Element aufzufassen? Nach Meckel's Darstellung findet sich in den Gelenken vom Hinterhauptscondylus angefangen bis zum Epistropheus nichts Analoges. Er sagt in seinem System der vergleichenden Anatomie II, 2 pag. 42:

„Der zweite Halswirbel verbindet sich mit dem ersten auf die „gewöhnliche Weise. Doch fehlt die Knorpelscheibe im Zwischenkörperbande. — Der erste Halswirbel vereinigt sich unten „durch eine lockere zwischenknorpellose an den Gelenkfortsatz geheftete Kapsel, oben durch einen gleichfalls lockeren Bandstreifen mit dem Hinterhauptsbeine“.

Allein bereits Rathke hat das Richtige erkannt und constatirt, dass ein Meniscus zwischen *Dens epistrophei* und *condylus* des Hinterhaupts liegt, und zwar nicht bloß bei den Vögeln, sondern auch bei den Schildkröten und höheren Reptilien. Er beschreibt das Verhalten desselben näher in seiner „Entwicklungsgeschichte der Schildkröte“ pag. 77. Auch Barkow beschreibt l. c. p. 35 diesen Meniscus vollkommen richtig. Allein mit den Angaben dieser beiden Forscher ist die Sache noch nicht erledigt. Einmal haben sie das übereinstimmende Gebilde der Säugthierwirbelsäule nicht angeführt und für's zweite nicht die Schlüsse gezogen, die sich mit Nothwendigkeit für die Morphologie der zwei ersten Halswirbel daraus ergeben. Dies ist bei Rathke um so auffallender, als eben in der Anordnung dieses Meniscus der schönste Beweis für die von ihm in derselben Schrift so eifrig vertheidigte Ansicht von der Natur des vordern unpaaren Atlasstückes liegt.

Zum Verständnisse der folgenden Auseinandersetzung ist es nöthig, einen Rückblick auf die Geschichte des *Processus odontoideus epistrophei* zu werfen.

Cuvier (*Ossem. foss., tome IX*) war der erste, der gestützt auf seine Beobachtungen an *Chelys fimbriata* den Satz aussprach, dass der *Processus odontoideus* des zweiten Halswirbels als der Körper des Atlas zu betrachten sei. Bei dieser Schildkröte ist nämlich der *Processus odontoideus* ein eigener Knochen, der mit dem Atlas in festerer Verbindung steht als mit dem Epistropheus.

Im Jahre 1820 veröffentlichte Béclard in Meckel's Archiv für Physiologie VI, eine Abhandlung über die Bildung und das Wachsthum der Knochen des Menschen. Er sagt darin :

Pag. 408: „Im sechsten Monat erscheinen im Körper des zweiten „Halswirbels zwei über einander liegende Kerne, von denen im 7. Monat „der obere dem eigentlichen Zahnfortsatz entsprechende grösser als „der eigentliche Körperkern ist.“

Pag. 414: „Von den zwei über einander liegenden Körperkernen „des zweiten Halswirbels entsteht der obere bisweilen aus zwei „Kernen. Er wird in der Folge grösser als der andere und bildet „in der That zugleich den Zahn und den obern Theil des Körpers. „Im zweiten bis dritten Jahr verwachsen beide Kerne.“

Joh. Müller trat der Cuvier'schen Ansicht in seiner ersten Abhandlung über „die vergleichende Anatomie der Myxinoïden“ 1834 entgegen. Er sagt daselbst pag. 168:

„Die bekannte Verbindung des Atlas und Epistropheus mittelst „des *Processus odontoideus* kömmt nur in den beschuppten Amphibien, „in den Vögeln und Säugethieren vor. Mit Unrecht spricht man dem „Atlas einen vordern Körper ab; an jedem jungen Säugethier, Vogel, „Krokodil, an jeder jungen Schildkröte kann man das Körperstück „des Atlas sehen. Nur beim jungen Murmelthier fand ich ausnahms- „weise den Körper des Atlas fehlend und eine vordere Vereinigung „der Bogenstücke. Der *Processus odontoideus* kann daher nicht der „Körper des Atlas sein, der sich mit dem Körper des Epistropheus „verbunden hätte. Dieser Fortsatz ist auch kein blosser Theil des „Körpers des Epistropheus, denn ich sehe ihn als besonderes Stück „beim Fötus aller Säugethiere und der Vögel, bei den Krokodilen „und Schildkröten sogar bleiben. Dies Stück verwächst mit dem „Körper des Epistropheus bei den erstern. Es ist nicht blos aus einer

„Epiphyse zu erklären. Jeder Wirbelkörper hat zwar bei den Säugethieren an seiner obern und untern Fläche zu einer gewissen Zeit „eine besondere ossificirende Platte, die sich zum Wirbelkörper so „verhält wie eine Epiphyse des Röhrenknochens. Man könnte nun „den *Processus odontoideus* als Vergrößerung einer solchen Platte „betrachten, jedoch sehe ich beim Pferdefüllen eine Ossification „zwischen dem Zahn und dem Körper des Epistropheus.“

Aus diesem Abschnitt, namentlich aus der letzteren Äusserung geht hervor, dass Müller noch nicht im Klaren über die Bedeutung des *Processus odontoideus* war.

Im Jahre 1839 erschien Rathke's Schrift über „die Entwicklungsgeschichte der Natter“. Er spricht sich dort, ohne Kenntniss von den Äusserungen seiner Vorgänger zu haben, auf Grund der Entwicklungsgeschichte dahin aus, dass der *Processus odontoideus* der Körper des Atlas sei, weil er ganz so, wie ein Wirbelkörper, als ein die *Chorda dorsalis* umfassender Ring entstehe. Das unpaare an der Bauchseite des Atlas liegende Knochenstück, das J. Müller als Körper des Atlas anführt und das bereits Albin in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts beim Menschen beschrieben und abgebildet hat, erklärt er für einen modificirten untern Dornfortsatz.

In demselben Jahre bekannte sich Peters in Müller's Archiv 1839 auf Grund seiner Untersuchungen an Seeschildkröten zu derselben Ansicht.

Owen lässt es in seinem Report of british fossils 1840 noch dahin gestellt, ob der *Processus odontoideus* Epiphyse, unteres Wirbel-Element oder Körper des Atlas sei. Joh. Müller bemerkt dazu in seinem Jahresbericht (Archiv 1841), dass er diese Frage bereits in seiner vergleichenden Osteologie der Myxinoiden beantwortet habe.

Das entscheidendste Wort in dieser Controverse sprach Bergmann in seinen „Reflexionen über das Skeletsystem der Wirbelthiere“ (Göttinger Studien 1845). In dieser Abhandlung wird durch eine Reihe von Thatsachen an jungen Vögeln und Säugethieren zur Evidenz nachgewiesen, dass der *Processus odontoideus* in der That nichts anderes ist als der erste Wirbelkörper, und dass der Atlas keinen Wirbelkörper besitzt. Nach Bergmann's Untersuchungen konnte darüber wohl keine Meinungsdivergenz mehr beste-



hen, wohl aber darüber, als was man das früher für den Atlaskörper gehaltene Knochenstück anzusehen habe.

Auf diese Frage kommt Rathke in seiner „Entwicklungsgeschichte der Schildkröte 1849“ wieder zurück und vertheidigt ausführlich seine bereits früher ausgesprochene Ansicht, dass das Mittelstück des Atlas ein modificirter Dornfortsatz sei. Aber wie ich schon oben gesagt habe, erwähnt er gerade den bindendsten Beweis für seine Ansicht, der in dem Verhalten des Meniscus liegt, nicht, und so viel mir bekannt, kommt keiner seiner Nachfolger auf diesen Punkt zurück.

Ehe ich nun diesen Beweis führe, ist eine kurze Darstellung der Verhältnisse des ersten Meniscus nothwendig.

Der mittlere Theil des Atlas zeigt an seinem hinteren dem Rückenmarkscanal zugewandten Umfang einen tiefen, halbkreisförmigen Ausschnitt; zwischen den beiden Endpunkten dieses Ausschnittes ist das *Ligamentum transversum atlantis* ausgespannt, so dass der Ausschnitt zu einer ringförmigen Öffnung vervollständigt ist. In diese Öffnung ist ein mit centraler Öffnung versehener Meniscus so eingefügt, dass er an seinem vordern und seitlichen Umfang mit der Knochensubstanz des Atlas, an seinem hintern Umfang mit dem *Ligamentum transversum* verwachsen ist. Dieser Meniscus articulirt, da er den Boden der Gelenkgrube für den Condylus des Hinterhauptes bildet, einerseits mit dem Hinterhauptsbein, andererseits mit dem *Processus odontoideus*, liegt also zwischen letztem Schädelwirbel und erstem Halswirbelkörper. Diese Lage zwischen zwei Wirbelkörpern in Verbindung mit der Übereinstimmung in Form und histologischer Zusammensetzung beweist hinreichend, dass diese Knorpelscheibe der erste Meniscus ist, und umgekehrt liegt wieder darin ein Beweis für die richtige Deutung des *Processus odontoideus* als erster Halswirbelkörper.

Am Atlas der Säugethiere scheint auf den ersten Blick nichts Analoges vorzukommen. Allein bei genauerer Untersuchung findet man, dass der hintere Umfang des faserknorpeligen Meniscus vorhanden ist. Denn bei dem Menschen wie bei den übrigen Säugethiern findet man, dass der mit dem Zahnfortsatz des Epistropheus articulirende Theil des *Ligamentum transversum atlantis* eine faserknorpelige Beschaffenheit zeigt, ganz so wie ein *Annulus fibrosus*; und es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass dieser mit dem fibrösen

*Ligamentum transversum* verschmolzene Faserknorpel der Rest der ersten *Fibrocartilago intercalaris corporum vertebraliū* ist.

Nachdem ich nun so auch für das erste Wirbelkörpergelenk die Giltigkeit meines oben ausgesprochenen morphologischen Satzes bei Vögeln und Säugethieren nachgewiesen zu haben glaube, gehe ich über zur Deutung des Atlasschlussstückes.

Fasst man die oben beschriebene Knorpelscheibe, die in den von Atlas und *Ligamentum transversum* gebildeten Rahmen eingefügt ist, als ersten Meniscus auf, so muss man nach der Analogie der übrigen Menisci das *Ligamentum transversum* und die dem Meniscus zur Befestigung dienende knöcherne Partie des Atlas als die Mitte des freien Abschnittes einer zwischen zwei Wirbelkörpern ausgespannten Faserkapsel auffassen. Dass dem in der That so ist, lehrt folgende Betrachtung.

Das *Ligamentum transversum* ist, wie man sich leicht überzeugt, kein isolirtes Gebilde. Es setzt sich nach oben wie nach unten continuirlich fort je in eine Gelenkkapsel. Die obere ist die Gelenkkapsel zwischen Atlas und *Condylus occipitalis*, die Barkow „*Ligamentum capsulare atlantico-occipitale*“ nennt. Die nach unten liegende ist die, welche zwischen der Basis des *Dens epistrophei* einerseits, Mittelstück des Atlas und *Ligamentum transversum* andererseits ausgespannt ist. Barkow nennt sie „*Ligamentum capsulare atlantico-epistrophicum odontoideum*“. Durch diese letztere Faserkapsel wird die Gelenkhöhle zwischen *Dens epistrophei* einerseits und Atlas mit dem eingefügten Meniscus andererseits vollständig geschieden von der Gelenkhöhle, welche zwischen dem Mittelstück des Atlas und der vordern sattelförmigen Gelenkfläche des Epistropheus liegt. Sie ist sogar gerade da, wo sie die Scheidewand beider Gelenkhöhlen bildet, am stärksten. Siehe Fig. 6, c.

Dagegen stehen die zwei Gelenkhöhlen, welche von den zwei mit dem *Ligamentum transversum* in directer Verbindung stehenden Faserkapseln gebildet werden, nämlich die zwischen Atlas und Hinterhaupt und die zwischen Atlas und *Processus odontoideus*, in constanter Communication durch die centrale Öffnung des Meniscus. Sie verhalten sich also ganz so wie die zwei Abtheilungen einer Wirbelkörpergelenkhöhle, die durch das Dazwischengeschobensein eines Meniscus gebildet werden.

Es liegt in der That in ihrem Verhalten durchaus nichts, was gegen die Richtigkeit dieser Auffassung spricht, und ausserdem ist sie eine nothwendige Consequenz der obigen Deutung der Atlasknorpelscheibe als Meniscus und des *Dens epistrophei* als Wirbelkörper. Ein senkrechter Durchschnitt durch Hinterhaupts-Condylus, Atlas und Epistropheus, wie ihn Fig. 6 darstellt, macht überdies die Sache augenscheinlich.

Am vordern und seitlichen Umfang ist nun der Zusammenhang dieser ersten Faserkapsel gestört durch das Mittelstück des Atlas. Dieses muss also, da es der Mitte einer zwischen zwei Wirbelkörpern ausgespannten Faserkapsel aufsitzt, einem Wirbelkörper-Zwischenraume entsprechen. Da es nachgewiesenermaassen ein autogenes Wirbelsäule-Element ist, so ist durch diese seine Lage in dem Zwischenraume zwischen zwei Wirbelkörpern seine Bedeutung als unterer Dornfortsatz festgestellt. Denn nach der von Owen und theils schon von Joh. Müller festgestellten Terminologie bezeichnet man ein autogenes an der Bauchseite zwischen zwei Wirbelkörpern liegendes Wirbelelement als untern Dornfortsatz oder Hämaphyse. Dass eben die Lage zwischen zwei Wirbelkörpern das Hauptkennzeichen für die Hämaphyse ist, davon überzeugt man sich leicht an den untern Dornfortsätzen der Schwanzwirbelsäule; denn überall wo diese vorkommen, bei Säugethieren, Vögeln und Reptilien liegen sie immer zwischen zwei Wirbelkörpern.

Das Schlussteck des Atlas ist also die Hämaphyse zwischen letztem Schädelwirbel und erstem Halswirbel, die den Theil der Faserkapsel des ersten Wirbelkörpergelenkes, dem sie aufsitzt, in den Verknöcherungsprocess hereingezogen hat und so in directe Verbindung mit dem in der Faserkapsel befindlichen Meniscus getreten ist. Bei den Papageien schreitet diese Verknöcherung constant an der Peripherie des Meniscus nach hinten fort, so dass bei diesen auch das *Ligamentum transversum* ganz oder theilweise verknöchert.

Nun articulirt aber das Schlussteck des Atlas nicht bloß mit dem Zahn des Epistropheus, sondern auch mit dem Epistropheus selbst und zwar, wie man sich gewöhnlich ausdrückt, mit dem Körper des Epistropheus. Da aber der Epistropheus bekanntermaassen aus zwei Körpern besteht und der *Dens epistrophei* bloß der vordere

Abschnitt des ersten Wirbelkörpers ist (wie Rathke, Bergmann und Béclard schon zeigten), so entsteht zunächst die Frage: welchem der beiden Körper gehört derjenige Knochenheil an, der dieses Gelenk mit dem Atlasschlussstück bildet.

Dass es dem ersten Wirbelkörper angehört, ist schon *a priori* unwahrscheinlich, denn einmal müsste dieser eine ganz aussergewöhnliche Form angenommen haben und zweitens wäre dies das einzige Beispiel in der vergleichenden Anatomie, dass ein und derselbe Knochen mit einem einzigen andern durch zwei vollständig getrennte Gelenke articulirte. Aber eben so auffallend wäre es, wenn der Knochenheil dem zweiten Wirbelkörper des Epistropheus angehörte. Denn anzunehmen, ein und dieselbe Hämaphyse articulire mit drei auf einander folgenden Wirbelkörpern, hat eben so wenig morphologische Wahrscheinlichkeit für sich. Dagegen ist es sehr gut denkbar, dass zwei auf einander folgende Hämaphysen mit einander articuliren. Dies ist auch in der That der Fall. Schon Rathke hat in seiner „Entwicklungsgeschichte der Natter“ nachgewiesen, dass bei diesem Thiere nicht bloß an der untern Seite des Epistropheus, sondern auch noch an den nächstfolgenden Wirbelkörpern ein autogenes Element vorkommt, und am Leguan ist es schon länger bekannt. Rathke hat nun zwar nicht nachgewiesen, dass gerade dieses Knochenstückchen später mit dem Schlussstück des Atlas in Gelenkverbindung tritt, und meines Wissens hat noch Niemand an einem Vogel oder Säugethiere einen solchen untern Dornfortsatz des Epistropheus nachgewiesen, allein, dass er wenigstens den Vögeln zukommt, und zwar gerade denjenigen Theil des Epistropheus bildet, der die zweite Gelenkverbindung mit dem Schlussstück des Atlas eingeht, beweist eine Beobachtung, die ich zu machen Gelegenheit hatte, und die ich in Fig. 11 abgebildet habe. Das Präparat stammt von einem halbjährigen Truthahn und die Abbildung stellt den senkrechten Durchschnitt durch Hinterhauptseondylus, Atlas und Epistropheus dar. Man erkennt, dass der Körper des Epistropheus aus drei Stücken besteht, *a* ist der erste Wirbelkörper, dessen vorderes Ende den *Processus odontoideus* bildet, *b* ist der zweite eigentliche Epistropheuskörper, und nun sieht man zwischen *a* und *b* ein drittes Knochenstückchen *c*, dessen Mittellinie der bei *d* sichtbaren Trennungslinie zwischen *a* und *b* entspricht und das mit dem Schlussstück des Atlas articulirt. (Siehe Tafel-

erklärung.) Da dieses Knochenstückchen somit zwischen zwei wahren Wirbelkörpern liegt, so kann seine Deutung als Hämaphyse oder unterer Dornfortsatz keinem Zweifel unterliegen. Dieser Deutung entspricht auch die Beschaffenheit des Gelenkes. Denn während alle Wirbelkörpergelenke des Vogels mit einem Meniscus und alle Wirbelkörpergelenke der Säugethiere mit einem *Annulus fibrosus* versehen sind, fehlt diesem Gelenk bei den Vögeln der Meniscus, bei den Säugethiern der *Annulus fibrosus*. Dieses Gelenk ist somit wenigstens bei Vögeln und Reptilien nichts anderes als ein Gelenk zwischen untern Dornfortsätzen, und obwohl ich nicht Gelegenheit hatte, auch bei Säugethiern einen solchen untern Dornfortsatz zwischen dem ersten und zweiten Wirbelkörper nachzuweisen, so ist es mir bei der sonstigen vollkommenen Übereinstimmung wahrscheinlich, dass er auch dieser Wirbelthier-Classe zukommt.

Demnach hätten wir also das Schlussstück des Atlas als die Hämaphyse zwischen letztem Schädel- und erstem Halswirbel, und den sogenannten Körper des Epistropheus sammt seinem Zahnfortsatz als eine Verschmelzung der zwei ersten Wirbelkörper und der zwischen ihnen gelegenen Hämaphyse aufzufassen.

## 2. Ligamentum suspensorium corporum vertebrallium.

So nenne ich ein Band, welches bei den Vögeln zwischen den einander zugewandten Wirbelkörpern im Innern der Gelenkhöhle ausgespannt ist. Es durchzieht demnach auch die centrale Öffnung des Meniscus, zu dem es in eine eigenthümliche Beziehung tritt. Es liegt genau in der Körperraxe, nimmt somit die Stelle der embryonalen *Chorda dorsalis* ein.

Wie ich bereits oben erwähnte, ist es bis jetzt in dem grössten Theil der Wirbelsäule übersehen worden. Blos das erste derselben ist als *Ligamentum suspensorium dentis epistrophei* schon längst in der menschlichen und thierischen Anatomie bekannt und Barkow hat eine Modification desselben an der Brustwirbelsäule der Vögel erkannt, aber unter einem ganz andern Namen und ohne seine Homologien zwischen den übrigen Wirbeln der Vögel und denen der Säugethiere zu kennen, beschrieben. Dass es an der Halswirbelsäule übersehen wurde, ist mir auffallend, da es z. B. an dem mittlern Abschnitt der Halswirbelsäule eines Truthahns (siehe Fig. 9) ein Band

von reichlich 4 Millimetern Länge und 1 Millimeter Breite darstellt, das man sogar vor der Eröffnung des Gelenkes durch die dünnhäutige Gelenkkapsel durchscheinen sieht. Der Einzige, der etwas ähnliches erwähnt, aber nicht bei den Vögeln sondern bei den Schildkröten, ist Meckel und später, durch Meckel's Notiz veranlasst, Rathke.

Meckel sagt nämlich in seinem System der vergleichenden Anatomie II, 1, pag. 413:

„Die Anordnung der Gelenkflächen ist dieselbe, allein zwischen Chelone auf der einen, Emys und Testudo auf der andern Seite findet der bedeutende Unterschied statt, dass dort Knorpelbandmasse beide entgegengewandte Flächen in ihrer ganzen Ausdehnung an einander heftet, hier beide frei sind und nur an ihrem Umfang durch eine Synovialkapsel verbunden werden, höchstens sich innerhalb dieser Kapsel von vorn nach hinten ein schmales freies Faserband von einem Wirbel zum andern begibt.“

Rathke citirt Meckel, ohne aber eines Bandes bei dem erwachsenen Vogel zu erwähnen. Er sagt blos, dass auch er einmal bei einem Hühnerembryo des 18. Bebrütungstages die *Chorda dorsalis* frei durch das Gelenk habe ziehen sehen. Doch komme ich später bei dem entwicklungsgeschichtlichen Theile dieser Abhandlung auf Rathke's Angaben noch ausführlicher zurück.

Da somit das Band als integrierender Bestandtheil aller Wirbelkörpergelenke der Vögel und speciell in seiner für die Classe der Vögel am meisten charakteristischen Form noch gänzlich unbekannt zu sein scheint, so setze ich eine ausführlichere Beschreibung seines Verhaltens hierher.

Da die charakteristischste Form diejenige ist, welche die Halswirbelsäule der Vögel bietet, so wähle ich das *Ligamentum suspensorium* der mittlern Halswirbelkörper als Ausgangspunkt meiner Darstellung. Das zur Beschreibung dienende Präparat stammt von der Halswirbelsäule des Truthahn s.

Bekanntlich zeigt die untere Gelenkfläche der Halswirbelkörper eine Sattelform und zwar so, dass die eine Sattellehne nach der Bauchseite, die andere nach dem Rückenmarkscanale zu liegt. Ich nenne die erstere die vordere Sattellehne. Von der nach rückwärts sehenden überknorpelten Fläche dieser vorderen Sattellehne entspringt genau in der Mittellinie ein von vorn nach hinten etwas platt-

gedrücktes Band. Es erhebt sich aus der Knorpelfläche im Innern der Gelenkhöhle und zieht frei durch den obern Abschnitt derselben hindurch. An dem Meniscus angekommen tritt es durch die centrale Öffnung desselben hindurch und gelangt so in den untern Abschnitt der Gelenkhöhle. Diesen durchzieht es in der Richtung nach vorn und setzt sich mit fächerförmiger Ausbreitung am Bauchrande der Gelenkfläche des nächstfolgenden Wirbelkörpers an. Um sein Verhalten zu dem Meniscus zu verstehen, ist es nothwendig sich seine Lage und Richtung zu vergegenwärtigen. Bringt man die Halswirbelsäule in die Lage, welche sie bei ruhiger Stellung des Vogels einnimmt, so dass der mittlere Theil der Halswirbelsäule einen starken Bogen mit der Concavität nach rückwärts bildet, so sieht man, dass das Band vollkommen ausgespannt ist, und die Ursprungsstelle am obern Wirbelkörper nach der Rückenseite, die des untern Wirbels nach der Bauchseite zu liegt. Das Band zieht also, um von einem Wirbelkörper zu dem nächstfolgenden zu gelangen, schief von der Rückseite nach der Bauchseite. Daraus geht hervor, dass das Band, nachdem es durch die centrale Öffnung des Meniscus getreten ist, an die untere Fläche des Meniscus und zwar am vordern Umfang desselben zu liegen kommen muss. Wir können somit zwei Abtheilungen des Bandes unterscheiden, entsprechend den zwei Abtheilungen der Gelenkhöhle. Die obere Hälfte des Bandes zieht wie schon erwähnt frei durch die obere Abtheilung der Gelenkhöhle. Die untere Abtheilung dagegen verwächst an ihrer dem Kopfe zugewandten Fläche mit der untern Fläche des vordern Umfangs des Meniscus. Wenn man also das Gelenk so öffnet, dass der Meniscus auf der vordern Fläche des nächstfolgenden Wirbelkörpers sitzen bleibt und das Ligament aus seiner Verbindung mit der hintern Fläche des vorhergehenden Wirbelkörpers gelöst wird, so hat es den Anschein, als ob das *Ligamentum suspensorium* von dem innern freien Rand des Meniscus und zwar in dem der Bauchseite zu gerichteten Winkel der centralen Öffnung entspringen würde (siehe Fig. 4). Hebt man jedoch den Meniscus auf und betrachtet dessen untere Fläche (siehe Fig. 10), während man das *Ligamentum suspensorium* etwas anzieht, so erkennt man sogleich den untern dem Meniscus angewachsenen Theil des Bandes (*b*), dessen radial verlaufende Fasern sich deutlich genug von der concentrischen Anordnung der Bestandtheile des Me-

niscus unterscheiden. Ausserdem sieht man sehr deutlich, wie das Band an der der Faserkapsel aufsitzenden Peripherie des Meniscus angelangt nicht in diese übergeht, sondern sich von ihr abhebt und an den vordern Rand der überknorpelten Gelenkfläche sich ansetzt, so dass zwischen ihm und der Faserkapsel ein lockeres fetthaltiges Bindegewebe liegt.

Am klarsten habe ich dieses Verhalten beobachtet in den Gelenken zwischen dem 4. und 10. Halswirbelkörper beim Truthahn. In den Gelenken, die zwischen dem 2. und 4. Halswirbel liegen, wird die Erkenntniss dieses Verhaltens durch die Kürze des Bandes im Ganzen und insbesondere des untern Abschnittes erschwert, aber nach vorheriger Kenntniss der weiter nach hinten gelegenen Gelenke überzeugt man sich doch bald von der vollständigen Übereinstimmung, die zwischen ihnen besteht.

Von diesem Verhalten kommen nun mannigfache Abweichungen vor, die in causalem Verhältniss zu den Abänderungen des Meniscus stehen.

Betrachten wir zunächst die Veränderungen im Bereich der Halswirbelsäule. Wo nämlich die centrale Öffnung des Meniscus weiter gegen die Bauchseite vordringt und somit den untern Anheftungspunkt des obern freien Bandabschnittes, der ja im vordern Winkel dieser Öffnung liegt, dem vordern Umfang der Faserkapsel näher bringt und wo zugleich auch der obere Ansatz dieses Bandabschnittes weiter gegen den Bauchrand der Gelenkfläche rückt, verwächst auch der sonst freie Abschnitt des Bandes durch lockeres fetthaltiges Bindegewebe mit der Innenfläche der Gelenkkapsel, und in einem solchen Gelenk scheint das Band zu fehlen; allein bei näherem Zusehen erkennt man es deutlich als einen der Innenfläche der Kapsel angehefteten Strang, der in inniger Verbindung mit dem Meniscus steht. So verhält es sich z. B. in dem Gelenk zwischen dem zweiten und dritten Halswirbel von *Anas boschas*. Wird diese Verwachsung inniger und verliert somit das Band seine eigenthümliche Function, so lässt es sich nur schwer von der Faserkapsel unterscheiden, deren integrireder Bestandtheil es nun geworden ist. Dieses scheinbare Fehlen des Bandes scheint übrigens nur selten vorzukommen; ich fand es bei den Gelenken, die zwischen dem 7. und 11. Halswirbelkörper von *Anas boschas* liegen, und die sonst sehr dünnhäutige Gelenkkapsel zeigt an der Stelle, wo das *Ligamentum* liegen



sollte, in ihrer Continuität eine paarige strangförmige Verdickung, die man gewiss mit Recht als das Rudiment des Ligaments betrachten kann. In diesen Gelenken ist die centrale Öffnung des Meniscus bis an den Bauchrand desselben vorgeschritten. In dem Gelenk zwischen 11. und 12. Halswirbel (Fig. 7) ist der obere Bandabschnitt wieder frei.

Die Erklärung dieses Vorganges und die Rechtfertigung meiner Auffassung, dass das Band nicht fehle, sondern blos mit der Kapsel verwachsen sei, liegt im Folgenden:

Bei *Alytes obstetricans* findet man, wie bereits Joh. Müller in seiner Anatomie der Myxinoiden zeigt, an der Bauchseite der Halswirbelkörper ein Band, das, wenn nicht die *Chorda dorsalis* selbst, gewiss das Analogon des *Ligamentum suspensorium* ist, und dadurch vor die Wirbelsäule zu liegen kommt, dass der Wirbelkörper nicht ringförmig die Chorda umwuchs, sondern sich blos als halbmondförmige Masse an ihrem hintern Umfang anlegte. Bei den Vögeln entsteht nun nachgewiesenermaßen der Halswirbelkörper zwar als geschlossener Ring, allein nach den Verhältnissen am Erwachsenen zu schliessen, überschreitet die Massenzunahme am hintern Umfang beträchtlich die des vordern Umfangs. Dadurch kommt die Chorda excentrisch nahe unter die vordere Oberfläche des Wirbelkörpers und das um sie sich bildende *Ligamentum suspensorium* nahe an die Gelenkkapsel zu liegen, was zur Verwachsung führt. Freilich fehlt mir der allein entscheidende Nachweis des Ligamentes in den erwähnten Gelenken als isolirten Gebildes beim Entenembryo; allein meine Ansicht gewinnt eine hohe Wahrscheinlichkeit durch die Verdickung der Kapsel an der betreffenden Stelle, durch die Analogie der anderen Gelenke der Ente und derselben Gelenke bei anderen Vogelarten und durch das Verhalten bei *Alytes obstetricans*, das eine weitere Stufe der Excentricität der Chorda darbietet. Diese Excentricität ist wohl der Schlüssel zu diesem scheinbaren Fehlen des Bandes.

Mit der Reduction des Meniscus, wie ich sie oben in der Brustwirbelsäule der Ente beschrieben habe, tritt nun eine andere Modification des Bandes ein. Das Band wird ganz frei und man kann jetzt nicht mehr von zwei Abschnitten reden. Die beiden Ansatzpunkte des Bandes an den zwei einander zugekehrten Wirbelkörperflächen rücken von der Bauchseite ab nach dem Centrum des Wirbelkörpers,

so zwischen erstem und zweitem Rückenwirbel der Ente und in den folgenden Gelenken sogar noch darüber hinaus gegen die Rückenseite. Da ferner wegen des fast ganz geraden Verlaufs der Brustwirbelsäule die beiden Ansatzpunkte einander decken und die geringe Beweglichkeit der Brustwirbelsäule fast gar keine Verschiebung der Ansatzpunkte gegen einander zulässt, so ist das Band so kurz, dass man eigentlich von keiner Längendimension desselben reden kann, dagegen nimmt es in der Breite zu. So ist dasjenige Verhalten des Bandes entstanden, das Barkow „eine centrale Verwachsung der Wirbelkörperflächen“ nennt. (Barkow's Angabe, dass diese sogenannte centrale Verwachsung an der Brustwirbelsäule der Ente fehlt, ist unrichtig; ich finde sie dort in der schönsten Vollkommenheit.) Die Brustwirbelsäule von *Strix aluco* zeigt mir dasselbe Verhalten; nur ist das Ligament viel zarter und etwas länger, was mit der grösseren Beweglichkeit ihrer Wirbelsäule zusammenhängt.

Anderer Art sind die Veränderungen des Bandes da, wo der Meniscus übergeht in die Bildung eines *Annulus fibrosus*, wie ich es oben bei der Brustwirbelsäule des Geieradlers angab. An der Stelle, wo (an der Halswirbelsäule) der zweite nicht freie Abschnitt des *Ligamentum suspensorium* an denselben angewachsen ist, d. h. also am vordern Umfang, da beginnt die Verwachsung des Meniscus mit den einander zugewandten Wirbelkörperflächen. Dies hat nun zur Folge, dass dieser zweite nicht freie Abschnitt des Bandes verschwindet und der obere freie Abschnitt mit seinem untern Ende auf das Centrum der Wirbelkörperfläche zu sitzen kommt; ferner, dass der freie Bandabschnitt bis auf die Dicke des Meniscus verkürzt werden muss. Zugleich wird er sehr breit. So wird das Band zu einer kreisrunden central gelegenen Knorpelscheibe, die z. B. beim Geieradler 2 Millimeter dick und 6 Millimeter breit ist. Diese Knorpelplatte, die das Centrum der Wirbelkörperflächen verbindet, steht an ihrer Peripherie mit dem innern Rande des Meniscus in lockerer Verbindung, aber bloß so weit, als der Meniscus selbst mit den Wirbelkörperflächen verwachsen ist. Am hintern Umfang ist sie also in der Rückenwirbelsäule frei.

Eigenthümlich und wichtig für die Parallelisirung der Vögel und Säugethiere ist das physikalische Verhalten des Bandes in seiner so eben beschriebenen Modification. Es zeigt nicht mehr den Sehnenlanz und die Straffheit wie in der Halswirbelsäule, sondern ist

zu einer gallertig durchscheinenden wasserhaltigen leicht von dem Wirbelkörper ablösbaren Substanz geworden, die nichts von einer concentrischen Schichtung bemerken lässt. Dadurch kann man sie an senkrechten Durchschnitten leicht von der Masse des Meniscus, mit der sie am vordern Umfang zusammenhängt, unterscheiden.

Geht man nun über zur Schwanzwirbelsäule des Geieradlers, bei der, wie oben erörtert, der Meniscus vollständig in einen *Annulus fibrosus* übergegangen ist, so findet man hier, umschlossen von dem *Annulus fibrosus*, im Centrum des Gelenkes, wo das Band liegen sollte, einen *Nucleus pulposus*, der sich von dem der Säugethierwirbelsäule fast gar nicht unterscheidet, ausser dadurch dass er noch lockerer und zerfliesslicher ist.

Nach diesem Befunde kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass das von mir beschriebene *Ligamentum suspensorium* der Vögel das Analogon des *Nucleus pulposus* der Säugethiere ist, ebenso wie wir in dem Meniscus der Vögel den freigewordenen *Annulus fibrosus* der Säugethiere erkannten. Es ist blos noch zu erwähnen, dass bei andern Vögeln, z. B. bei *Anas boschas* und *Strix aluco*, das Band, wie es schon in der Rumpfwirbelsäule mehr seiner ursprünglichen fibrösen Beschaffenheit treu blieb, auch in der Schwanzwirbelsäule in ein fibröses Gewebe umgewandelt ist, das von dem des *Annulus fibrosus* sich blos durch eine etwas lockere Consistenz unterscheiden lässt.

Ich glaube somit die auf den ersten Blick so sehr differirenden Wirbelkörpergelenke der Vögel und Säugethiere und die so abweichenden Gelenke zwischen Hinterhaupt, Atlas und Epistropheus mit den übrigen Gelenken in morphologischen Einklang gesetzt zu haben, und es erübrigt jetzt nur noch, von der Entwicklungsgeschichte der Gelenkbestandtheile zu reden.

---

## Entwicklungsgeschichtliches.

### I. Von dem *Ligamentum suspensorium*.

Das Interesse, das die Wissenschaft an der richtigen Erkennung der Entwicklung dieses Bandes haben muss, liegt darin, dass sie das Schicksal derjenigen Abschnitte der *Chorda dorsalis* unterscheiden wird, welche zwischen den Wirbelkörpern liegen. Dass

diese Frage der Embryologie noch nicht erledigt ist, wird aus der folgenden historischen Übersicht sich ergeben. Denn alle Angaben, die ich über diesen Punkt fand, sind theils falsch, theils unbestimmt oder unvollständig.

Baer, bekanntlich der Entdecker der *Chorda dorsalis*, die den früheren Bearbeitern der Entwicklungsgeschichte, Haller, Wolf und Pander, nicht bekannt war, äussert sich in seiner „Entwicklungsgeschichte des Thierreiches 1828“, so wie später im „zweiten Bericht der anatomischen Anstalt zu Königsberg“ und in seinen „Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische 1835“ in gleicher Weise; ich setze deshalb blos die betreffende Stelle aus der letzteren Schrift hieher; er sagt dort, pag. 36: „Diese Wirbelkörper verdicken sich endlich nach innen und schnüren die Wirbelsäule paternosterförmig ab, so dass aus der Wirbelsäule die Summe der Zwischenwirbelkörper wird, wie ich nach Vergleichung der Skelete ausgewachsener Knorpelfische vermuthet hatte.“

Joh. Müller äussert sich in seiner „Vergleichenden Anatomie der Myxinoiden 1834“ folgendermaassen über das Schicksal der *Chorda dorsalis*.

Pag. 146: „Es kann indess nicht bezweifelt werden, dass die Entwicklung der Wirbelsäule den in anderen Classen constanten Gang auch hier nehme, dass die *Chorda dorsalis* zuerst paternosterförmig abgetheilt wird und dass die *Ligamenta intervertebralia* die letzten bleibenden Reste ihres Daseins sein werden“.

Rathke sagt in seiner Entwicklungsgeschichte des Schleimfisches (Burdach, Physiologie II, 1837) auf pag. 280: „Die fibröse Scheide der Wirbelsäule wandelt sich zum Theil in die Bandmasse um, welche die einzelnen Wirbelkörper unter einander verbindet.“

Burdach selbst sagt, pag. 322: „Das, was von der Hülle der Spinalsäule übrig bleibt, dient als Bandmasse.“

Eingehender ist die Angabe Rathke's in seiner Entwicklungsgeschichte der Natter 1839. Er sagt zuerst, die Knochenhaut, durch welche die Wirbelkörper zusammenhängen, sei nicht etwa ein Überrest der Scheide der *Chorda dorsalis*, sondern das Blastem, das um die *Chorda dorsalis* angehäuft sei, werde zur Bildung der Wirbel und deren verschiedenen Bänder verwendet. Zu

dieser negativen Angabe über das Schicksal des betreffenden Abchnittes der Chorda findet sich die positive auf pag. 118:

„Doch geschieht dies (das Verdrängen der Chorda) nicht nach „der ganzen Breite des Ringes, die unterdessen schon ansehnlich zu- „genommen hat, sondern nur in dessen hinterer Hälfte: denn an der „vorderen Hälfte des Ringes füllt sich die Höhle in der Art, dass „dasselbst eine kurze und weite trichterförmige Grube zurückbleibt, „die von einem Überreste der Scheide der Wirbelsaite ausgekleidet „wird. Während nämlich durch den oben geschilderten Bildungsvor- „gang der Wirbelkörper die *Chorda dorsalis* stellenweise ein- „geschnürt und zuletzt auch abgeschnürt, oder in ihrem Verlaufe „unterbrochen wird, bleibt zwischen je zwei Wirbeln ein Rest von „ihr zurück, der jetzt eine Gelenkkapsel bildet, von welcher die ein- „ander zugekehrten Enden der Körper beider Wirbel bekleidet und „zusammengehalten werden“.

Rathke's Angaben über diesen Punkt, die er in seinem in demselben Jahre erschienenen „vierten Bericht des naturwissenschaftlichen Seminars zu Königsberg“ niederlegte, kann ich leider nicht vergleichen, da ich dieses Werk nicht bekommen konnte.

Reichert in seinem „Entwicklungsleben im Wirbel- „thierreich 1840 sagt, pag. 31, blos ganz kurz: „Die Verkümme- „rung der Wirbelsaite schreitet unter der beständig nachfolgenden „innigeren Vereinigung beider Urplatten des Wirbelsystems von „vorn nach hinten immer weiter und im entwickelten Frosch behalten „wir nur noch zwischen den einzelnen Wirbeln ihre Rudimente.“

Bischoff äussert sich (Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere 1842) folgendermaassen: „Zwischen 2 (Wirbel- „körper-) Ringen bleibt ein Theil von ihr (der *Chorda dorsalis*) „übrig. Die Ringe werden so die Wirbelkörper und der zwischen „ihnen bleibende Theil das *Ligamentum intervertebrale*.“

Alle die bisher angeführten Notizen sind falsch und andere Forscher, wie Valentin, Vogt, gehen über diesen Punkt mit Stillschweigen hinweg. Noch 1845 hält Bergmann (l. c.) das *Ligamentum transversum* für eine verdickte Portion der Chordalscheide.

Die ersten Zweifel an dieser Persistenz der Chorda und ihrer Scheide äussert Reichert in seiner Abhandlung „zur Controverse über den Primordialschädel“ Müller, Archiv 1849; er sagt dort, pag. 485: „dass endlich die Wirbelsaite bei Überhand-

„nahme der Verknorpelung und Verknöcherung der skeletbildenden  
 „Schicht um sie herum verkümmert und stellenweise gänzlich hin-  
 „schwindet, ja dass sie bei den höheren Wirbelthieren selbst in den  
 „*Ligamenta intervertebralia* nicht mit Sicherheit nachzuweisen ist,  
 „ist eine nicht abzuweisende Thatsache.“

In demselben Jahre erschien Rathke's classische Untersuchung  
 über die Entwicklungsgeschichte der Schildkröte 1849.  
 Er tritt darin mit Entschiedenheit gegen die bisherige Ansicht auf,  
 und da dies die einzige ausführliche und, so viel mir bekannt, auch  
 letzte Angabe über das schliessliche Schicksal der *Chorda dorsalis*  
 bei den höheren Wirbelthieren ist, also meine Beobachtungen sich  
 unmittelbar daran anschliessen, so theile ich den betreffenden  
 Abschnitt vollständig mit.

Pag. 76: „Die Rückensaite nimmt an der Bildung der Gelenk-  
 „verbindungen zwischen den Wirbelkörpern eben so wenig bei den  
 „Schildkröten wie bei den Batrachiern, Vögeln und Säugethieren einen  
 „wesentlichen Antheil. Durch die Gelenkhöhlen, die sich bei dem  
 „Embryo von *Testudo* zwischen den Körpern der Halswirbel gebildet  
 „hatten, lief sie wie ein Faden hindurch, der selbst im Vergleich mit  
 „dem Querdurchmesser dieser Höhlen nur sehr dünn war. Dasselbe  
 „Verhältniss fand ich auch bei einem Hähnchen vom 18. Tage der  
 „Betretung an den Halswirbeln, zwischen deren Körpern sich schon  
 „ebenfalls Gelenkhöhlen befanden. Gleichfalls bemerkte ich bei  
 „Schweinsembryonen von 1"—1"3"', dass bei ihnen die Rückensaite  
 „durch die schon vorhandenen Anlagen der *Ligamenta interverte-*  
 „*bralia* geradenwegs, wie ein zarter Faden, hindurch lief. Dass aber  
 „bei denjenigen jungen Schildkröten, bei welchen zwischen den  
 „Körpern der Halswirbel schon so ausgebildete Gelenkhöhlen vorka-  
 „men, dass sie von einer serösen Haut ausgekleidet waren, Überreste  
 „von der Scheide der Rückenseite sich erweitert und in diese Haut  
 „umgewandelt haben sollten, ist nicht glaublich, weil jene Scheide  
 „und diese Haut in ihrem Gewebe gar zu sehr verschieden sind.  
 „Zudem geht nach Beobachtungen, die von Meckel gemacht worden  
 „sind, selbst bei erwachsenen Schildkröten, mitunter ein dünner  
 „fibröser Faden von einem Wirbelbeinkörper zu dem andern mitten  
 „durch die Gelenkhöhle hindurch. Nicht unwahrscheinlich aber  
 „dürfte es sein, dass ein solcher Faden ein Überrest von der Rücken-  
 „saite ist.“

Weiter unten sagt er: „Von dem vordern abgerundeten Ende „des Zahnfortsatzes geht ein cylindrischer Strang, der nur sehr „kurz und im Verhältniss zu diesem Fortsatze nur mässig dick ist, „zu dem Hinterhauptsbein, namentlich zu dem Gelenkkopf dessel- „ben, wenn sich nämlich ein solcher schon ausgebildet hat. Bei den „Embryonen von *Chelonia* und *Testudo* wie bei der jungen *Sphargis* „schien es nichts weiter zu sein, als der vorderste Theil der Rücken- „saite, die noch ohne Unterbrechung durch alle Wirbel hindurchlief „und in die Schädelgrundfläche eindrang. Bei andern jungen Schild- „kröten aber und bei erwachsenen Exemplaren von *Chelonia imbricata*, *Trionyx ferox* etc. fand ich, dass er durchweg aus einem „Kuorpel bestand und im Innern ganz dicht war. Danach zu urtheilen, „bildet sich also zwischen dem Zahnfortsatze und dem Hinterhaupts- „bein um die Rückensaite eine besondere scheidenartige Hülle, „worauf auch dieser Theil der Rückensaite ganz und gar verschwin- „det, seine neuentstandene Hülle aber sich in einen dichten Strang „unwandelt, der seiner Lage und Verbindung nach dem *Ligamentum „suspensorium* des *Os odontoideum* der Säugethiere, Vögel, Eidech- „sen und Schlangen entspricht.“

Rathke hat die Bildung des *Ligamentum suspensorium* des *Proc. odontoideus* richtig erkannt, aber er hat eine falsche Parallele gezogen, denn er sagt später von dem *Lig. suspensorium*: es dürfe den *Ligamenta intervertebralia* beigezählt werden, wie sie zwischen den Schwanzwirbelkörpern sich finden. Dass diese aber aus zwei morphologischen Elementen, nämlich einem *Ligamentum suspensorium* und der einen *Annulus fibrosus* darstellenden *Fibrocartilago intercalaris* zusammengesetzt sind, geht aus dem früher von mir Angeführten hervor. Dass das *Ligamentum suspensorium* des Zahnfortsatzes vom Epistropheus das erste meiner *Ligamenta suspensoria corporum vertebralia* ist, geht aus seinem Verhalten zu der ersten mit Atlas und *Ligamentum transversum* verbundenen *Fibrocartilago intercalaris* hervor. Denn es zieht durch die centrale Oeffnung eines zwischen zwei Wirbelkörpern eingeschobenen Meniscus hindurch ganz so, wie die *Ligamenta suspensoria* der übrigen Wirbelkörpergelenke, nur dass es nicht an den vordern, sondern an den hintern Umfang desselben angeheftet ist.

Ferner ist Rathke im Unklaren über das Schicksal der *Chorda dorsalis* in den übrigen Wirbelkörpergelenken. Zwar geht aus sei-

ner Darstellung hervor, dass er geneigt ist, ein völliges Verschwinden der *Chorda dorsalis* anzunehmen, aber das von Meckel beobachtete *Ligamentum suspensorium* erwachsener Schildkröten, das Rathke augenscheinlich nicht selbst gesehen hat, glaubt er für einen Rest der Chorda halten zu müssen, und wagt deshalb nicht, ein definitives Urtheil auszusprechen.

Da in dem neuesten Werke über die Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere von Remak 1855 von keinem *Ligam. suspensorium* und noch weniger von einer Entwicklungsgeschichte desselben die Rede ist, so repräsentirt Rathke's Angabe den heutigen Stand der Kenntnisse über diesen Gegenstand, soweit sie in der Literatur niedergelegt sind. Dass diese einer Erledigung der Sache nicht gleichkommt, erhellt schon aus ihr selbst, und einfach daraus, dass er das *Ligamentum suspensorium* als integrirenden Bestandtheil aller Wirbelkörpergelenke nicht kannte.

Ich war nun so glücklich, unter den mir von Herrn Professor Brücke übergebenen Hühner-Embryonen gerade zwei Entwicklungsstadien zu finden, welche die Frage über das Schicksal der Chorda wenigstens bei den Vögeln definitiv zum Abschluss bringen.

Auf der beiliegenden Tafel habe ich in Fig. 1--3 eine Darstellung des von mir gefundenen Sachverhaltes gegeben.

Fig. 1 stellt die Gelenke zwischen dem 7. und 8., 8. und 9. Halswirbelkörper eines Hühnchens, von der Rückenseite aus gesehen, dar. Durch einen feinen Schnitt ist die hintere Partie der Wirbelkörper bis auf das Niveau der Verknöcherungspunkte abgetragen. Die Gelenkhöhlen sind also geöffnet, ohne dass die *Chorda dorsalis* von dem Schnitte getroffen wurde. Man sieht die Chorda sammt ihrer Scheide ohne Unterbrechung von einem Wirbelkörper zum andern herüberziehen. Die Bildung der Gelenkhöhle hat begonnen und stellt in dieser Ansicht jederseits eine Spalte (*c*) dar, die übrigens nicht bis an die Scheide der Chorda vordringt, Die Chorda läuft also nicht, wie Rathke angibt, frei durch die Gelenkhöhle hindurch, sondern ist von einer sie scheidenartig umhüllenden Zellenmasse umgeben, die eine continuirliche Fortsetzung der Masse des einen Wirbelkörpers in die des andern ist. Diese centrale die Chorda umhüllende Masse ist aber scharf geschieden, nicht bloß von der Chorda, sondern auch von ihrer Scheide.

Um nun aber zu entscheiden, ob die Chorda mit ihrer Scheide in der That mitten durch diese centrale Zellenmasse hindurch geht,



und nicht etwa derselben bloß anliegt, fertigte ich einen senkrechten Durchschnitt durch das Gelenk an und habe diesen stärker vergrößert in Fig. 3 abgebildet. Man sieht die Chorda ebenfalls ununterbrochen durch die zwei an einander stossenden noch knorpeligen Enden der Wirbelkörper hindurchziehen. Die Scheide der Chorda sieht man hier nicht, wohl aus dem einfachen Grunde, weil sie, durch den ersten Schnitt getrennt, sich vermöge ihrer bekannten Elasticität, nach rechts und links hinter die Chorda zurückgezogen hat und so von dem zweiten Schnitt nicht mehr getroffen wurde. Man sieht ferner die Gelenklinie (*a*) bereits gebildet und sie dringt auch hier weder an der Rückseite, noch an der Bauchseite bis zur Chorda hin, sondern diese liegt wie in Fig. 1 im Centrum einer Substanzbrücke (*c*), welche nach innen von den beiden Gelenklinien die Continuität zwischen den beiden Wirbelkörperenden erhält. Demnach unterliegt es keinem Zweifel, dass die Chorda wirklich von dieser centralen Substanzbrücke scheidenartig umschlossen wird.

Dass diese Substanzbrücke, die die *Chorda dorsalis* umhüllt, die Anlage des von mir gefundenen *Ligamentum suspensorium* ist, erhellt aus Fig. 2. Diese zeigt zwei Halswirbelkörper eines in der Entwicklung weiter vorangeschrittenen Hühnchens. Durch künstliches Strecken der Wirbelsäule haben sich die Gelenkenden der Wirbelkörper etwas von einander entfernt. Man sieht nun das zwischen ihnen ausgespannte Band (*a*), und dass dies dieselbe Substanzbrücke wie in Fig. 1 und 3 ist, erkennt man daran, dass in ihrem Centrum die letzte Spur der *Chorda dorsalis* als dunkle Linie (*c*) zu erkennen ist, die an ihren beiden im Wirbelkörperende selbst gelegenen Enden eine kolbige Anschwellung zeigt.

Vergleicht man diese Beobachtungen mit der Schilderung, die Rathke von der Entwicklung des *Ligamentum suspensorium* des *Proc. odontoideus* gab, so erhellt sogleich die vollkommene Übereinstimmung in der Entwicklung beider Gebilde, und es wird somit auch durch die Entwicklungsgeschichte bestätigt, dass das *Ligamentum suspensorium* des *Proc. odontoideus* das erste meiner *Ligamenta suspensoria corporum vertebraliū* ist.

Ferner geht aber auch aus meiner Beobachtung hervor, dass auch diejenigen Abschnitte der *Chorda dorsalis*, die zwischen den Wirbelkörpern liegen, wie bereits Rathke vermuthet hatte, voll-

ständig zu Grunde gehen, und dass nicht einmal der fibröse Faden in der Gelenkhöhle der Schildkröten, der Rathke allein noch Serupel macht, als Überrest der Chorda betrachtet werden darf, denn dass dieser Faden des Schildkrötengelenkes das Analogon des *Ligamentum suspensorium* der Vögel ist, dürfte nach dem, was ich oben über dieses Gebilde sagte, keinem Zweifel unterliegen, obwohl ich selbst nicht durch die Autopsie mich davon überzeugen konnte.

Es steht also fest, dass wenigstens bei den Vögeln die *Chorda dorsalis* in ihrer ganzen Ausdehnung ein rein embryonales Gebilde ist und kein dem erwachsenen Thiere zukommender Körpertheil als Überrest der Chorda bezeichnet werden darf.

Dass dieser Satz auch für die Säugethiere gilt, dürfte bei der von mir hergestellten vollkommenen morphologischen Übereinstimmung der Bestandtheile der Wirbelkörpergelenke wohl ebenfalls feststehen. Somit wäre also weder der *Annulus fibrosus*, noch der *Nucleus pulposus* ein Überrest der Chorda oder ihrer Scheide.

Über das Wirbelkörpergelenk der Reptilien erstreckten sich zwar meine Untersuchungen nicht, allein es ist mir wahrscheinlich, dass wenigstens die beschuppten Reptilien und die höheren Batrachier sich in gleicher Weise verhalten, und die vorliegenden Beobachtungen über die Vögel dürften auch noch zu einer Revision dieser Frage bei den Knochenfischen auffordern.

## 2. Entwicklungsgeschichtliches über den Meniscus.

Ueber die Entwicklung dieses Gebildes konnte ich mir aus meinen eigenen Beobachtungen keine selbstständige Ansicht bilden. Allein eine meiner Beobachtungen liess mich, schon ehe ich Remak's Angabe über diesen Punkt kannte, dasselbe vermuthen, was Remak darüber sagt. Da nun diese Beobachtung füglich als Bestätigung für die Angabe Remak's dienen kann, so setze ich sie hierher, zumal da unter Remak's Gründen für seine Ansicht der Grund, der in meiner Beobachtung liegt, fehlt. Dieser sagt nämlich in seiner „Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere 1855“:

„Die Anlagen der Zwischenwirbelscheiben gehen, wie der weitere Verlauf lehrt, aus dem Schwanztheile des primitiven Wirbel-

„körpers oder, was dasselbe ist, aus dem Kopftheile des secundären „Wirbelkörpers hervor. Denn sucht man an den folgenden Tagen die „neuen secundären Wirbelkörper mittelst Nadeln von einander zu „trennen, so findet man immer, dass die Ablösung vor der Zwischen- „wirbelscheibe zu Stande kommt. Die letztere gehört also ihrem „Ursprung nach zu dem hinter ihr liegenden secundären Wirbel- „körper.“

Ganz dasselbe findet auch beim erwachsenen Vogel statt. Wenn man die Wirbelsäule in Wasser bis zum vollständigen Aufhören alles Zusammenhangs macerirt, so bleibt der Meniscus immer auf der obern Fläche des Wirbelkörpers sitzen. Dies war die erste Veranlassung zu meiner mit Remak übereinstimmenden Vermuthung. Allein dies erklärt sich auch schon aus dem oben beschriebenen Verhalten des Meniscus zum *Ligamentum suspensorium*, und ich glaube, diese innigere Verbindung des Meniscus mit dem nach hinten liegenden Wirbel, die Remak als einzigen Grund für seine Angabe anführt, kann für sich allein die Frage noch nicht definitiv entscheiden. Für maassgebend aber halte ich folgende übrigens auch für mich einzeln dastehende Beobachtung an der Wirbelsäule eines Nestvogels von *Fringilla domestica*. (Leider habe ich in meinem Notizenbuche damals bloß eine schematische Abbildung angefertigt, und besitze jetzt kein Material zur Anfertigung einer naturgetreuen Zeichnung, so dass ich also in Fig. 8 bloß meine schematische Abbildung wiedergeben konnte.) Die Knorpelzellen zeigten auf einem in der Axe des Körpers horizontal geführten Durchschnitte eine reihenweise Anordnung. Es entstanden so Linien, die ich kurzweg Knorpelzellenlinien nennen will. Diese Linien liefen in dem Schwanzende des vordern Wirbels vollkommen parallel mit dem Rande der Knorpelfläche (Fig. 8, *a*). In dem Meniscus (*b*) liefen sie der vordern Kante ebenfalls parallel, allein an der hintern Contour liefen sie unter spitzem Winkel gegen die vordere Fläche des nächstfolgenden Wirbelkörpers aus, und die Knorpellinien dieses bildeten die directe Fortsetzung der Knorpellinien des Meniscus. Es liefen nämlich die Knorpelzellenlinien des hinteren Wirbelkörpers (*c*) nicht seiner vordern Contour parallel, sondern stellten lauter Kreissegmente dar, die mit ihren beiden Enden auf der Contour des Wirbels aufstanden. Ein Blick auf die Figur, wo ich den Verlauf der Knorpelzellenlinien durch punctirte Linien ange-

geben habe, wird dies sogleich veranschaulichen. Dieses Verhalten beweist mehr als alles Andere, dass der Meniscus eine Abhebung von der vordern Fläche der Wirbelkörper ist. Allein zur vollkommenen Entscheidung fehlt noch der Nachweis, dass die Gelenklinie zwischen *a* und *b* (Fig. 8) der Zeit nach früher entsteht, als die zwischen *b* und *c* und diesen konnte ich mit meinem Materiale nicht liefern.

Die Resultate, die ich aus dem Bisherigen gewonnen habe, sind somit folgende:

1. Der Meniscus der Vögel ist das Analogon des *Annulus fibrosus* der Säugethiere und entwickelt sich wahrscheinlich als Abhebung von der obern Fläche des Wirbelkörpers.
2. Zwischen allen Wirbelkörpern der Vögel findet sich ein Gebilde, das analog ist dem *Ligamentum suspensorium* des *Processus odontoideus* und sich, wie dieses, aus einer die *Chorda dorsalis* umhüllenden Substanzbrücke zwischen zwei Wirbelkörpern entwickelt.
3. Der *Nucleus pulposus* der Säugethiere ist das Analogon dieses *Ligamentum suspensorium*.
4. Die Knorpelscheibe, die mit dem Ausschnitt des Atlas verwachsen ist, ist der erste Meniscus und sein Analogon bei den Säugethieren ist der immer faserknorpelige Theil des *Ligamentum transversum atlantis*.
5. Das *Ligamentum capsulare atlantico-occipitale* und das *Lig. caps. atlantico-epistropheicum odontoideum* sind die zwei Hälften der ersten Wirbelkörper-Gelenkkapsel.
6. Das Schlussstück des Atlas ist ein unterer Dornfortsatz.
7. Der Theil des Epistropheuskörpers, mit dem das Schlussstück des Atlas articulirt, ist ebenfalls ein unterer Dornfortsatz.
8. Die Summe der das Wirbelkörpergelenk bildenden Weichtheile ist nicht Ueberrest der *Chorda dorsalis*, sondern diese geht im Laufe der Entwicklung vollständig zu Grunde.

#### A N H A N G.

Auf der beiliegenden Tafel habe ich noch eine morphologisch nicht uninteressante Hemmungsbildung dargestellt, die ich an den zwei ersten Halswirbeln eines Seeadlers fand.

Fig. 12—14 zeigt die normalen zwei ersten Wirbelkörper. Der Epistropheus ist von oben (Fig. 13) und von der Seite (Fig. 14) gezeichnet.

Fig. 15—17 gibt ganz dieselben Ansichten der abnormen zwei ersten Halswirbel.

Vergleicht man Fig. 15 mit Fig. 12, so sieht man, dass bei Fig. 15 der normale halbmondförmige Ausschnitt am hintern Umfang des vordern Atlasstückes fehlt und die Gelenkfläche für den Condylus des Hinterhauptes ein vollständiges Acetabulum bildet.

Vergleicht man nun den abnormen Epistropheus (Fig. 16 und 17) mit dem normalen (Fig. 14 und 13), so sieht man, dass ersterem der Zahnfortsatz fehlt und dass der Eindruck für das *Ligamentum suspensorium*, den man in Fig. 13 auf der Spitze des Zahnfortsatzes sieht, in Fig. 16 auf der Mitte der vordern Fläche des abnormen Epistropheus liegt.

Es ist also hier das Knochenstück, das im normalen Entwicklungsgang mit dem Epistropheus verwächst und dessen Zahnfortsatz bildet, abnormer Weise mit den Bestandtheilen des Atlas verschmolzen, so dass dessen Mittelstück jetzt ganz die Umrisse eines vollständigen Wirbelkörpers besitzt. Durch diese Hemmungsbildung wird zu den anatomischen und physiologischen Gründen, die man für die Auffassung des *Processus odontoideus* als erster Wirbelkörper angeführt hat, noch ein neuer pathologischer Grund gefügt, und so diese Ansicht, wenn es überhaupt noch nöthig sein sollte, auch von dieser Seite bestätigt.

Über das Verhalten der Weichtheile, das hier gewiss nicht ohne Interesse gewesen wäre, kann ich leider nichts angeben, da ich die Beobachtung erst machte, als die Wirbelsäule durch Kochen mit Natronlauge bereits aller Weichtheile beraubt war. Doch glaubte ich diesen Fall hier mittheilen zu müssen, weil es meines Wissens der erste derartige ist, der zur Mittheilung gelangt. Auch wenn in der mir weniger bekannten Speciallitteratur über Missbildungen am Menschen etwas Ähnliches erwähnt sein sollte, so dürfte diese Mittheilung nicht ganz ohne Werth sein.

## N A C H T R A G.

Vorgelegt in der Sitzung vom 18. November 1858.

Nachdem die obige Abhandlung bereits der k. Akademie der Wissenschaften vorgelegt war, erhielt ich durch die Güte des Herrn Professor Luschka sein noch nicht lange zuvor veröffentlichtes und mir noch nicht bekanntes Werk „die Halbgelenke des menschlichen Körpers“.

Herr Prof. Luschka hat darin die anatomischen Verhältnisse der Wirbelkörperverbindungen beim Menschen in einer virtuosen Weise geschildert und abgebildet, allein in der Deutung der Verhältnisse und der Darstellung der Entwicklung finden sich Angaben, die allerdings bei blosser Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Säugethieren vollständig richtig erscheinen, die aber bei einer Vergleichung mit den Wirbelkörperverbindungen der nächst niederen Wirbelthierklasse, der Vögel, einer andern Auffassung Platz machen müssen. Es bewährt sich auch hier der Satz, dass der Schlüssel für die richtige Auffassung der Anatomie der höheren Thiere immer in den nächstvorhergehenden Ordnungen zu suchen ist.

Ich sehe mich desshalb genöthigt, meiner Abhandlung eine besondere Besprechung der Schrift des Herrn Prof. Luschka anzuhängen, weil dieselbe dazu dienen wird, die Richtigkeit und Tragweite meiner Untersuchungen in schlagender Weise darzuthun und die so lange unentschiedene Frage über die Auffassung des *Nucleus pulposus* definitiv zu erledigen.

Ich werde zuerst von der Deutung des *Annulus fibrosus* und des *Nucleus pulposus* handeln und zum Schluss bei der Entwicklung auf die *Chorda dorsalis* zurückkommen.

Dass der *Annulus fibrosus* das Analogon des Meniscus der Vögel ist, glaube ich in der obigen Abhandlung zur Genüge dargethan zu haben. Die Übergangsstufen beim Lämmergeier, die gleiche mikroskopische und makroskopische Beschaffenheit seines Gewebes lassen darüber keinen Zweifel aufkommen. Nach diesem kann also der *Annulus fibrosus* nicht mit Herrn Prof. Luschka eine Gelenkfaserkapsel genannt werden, sondern hat die Bedeutung einer *Cartilago interarticularis*.

Ausser den vergleichend anatomischen Gründen spricht dafür noch das Verhalten bei den Säugethieren an und für sich: die Faserkapseln der Gelenke sind immer directe Fortsetzungen der Beinhaut des einen Knochens in die des andern und zeigen nie eine faserknorpelige Beschaffenheit, denn das *Labrum cartilagineum* des Acetabulums gehört nicht mehr zur Faserkapsel. Auch gibt es kein Gelenk, bei dem die Faserkapsel, statt einfach die zwischen den Knochenenden bestehende Spalte zu übersetzen, sich in mächtiger Entwicklung gleichsam als Duplicatur in die Spalte einsenken und die Knochenenden verkleben würde. Der *Annulus fibrosus* verhält sich vielmehr ganz so wie eine *Cartilago interarticularis* des Kniegelenkes, wie der Meniscus des Unterkiefergelenkes und der Meniscus der Vögel: er ist der inneren Fläche der Gelenkkapsel angewachsen und keilförmig zwischen die Knochenenden eingeschoben und unterscheidet sich in Structur, Consistenz und äusserem Ansehen von der Kapsel. Der Unterschied besteht bloß darin, dass er nicht frei beweglich, sondern an seinen beiden Flächen mit den Wirbelkörpern verwachsen ist. Ausserdem wird ein Blick auf Taf. III, Fig. 2 in dem Werke des Herrn Prof. Luschka genügen, um die, eine continuirliche Fortsetzung der Beinhaut bildende Gelenkkapsel sogleich von dem keilförmigen Durchschnitt des *Annulus fibrosus* (b) zu unterscheiden und eine Vergleichung dieser Figur mit Fig. 2 meiner Abhandlung wird die Identität von Meniscus und *Annulus fibrosus* klar machen.

Was den *Nucleus pulposus* betrifft, so hat Herr Prof. Luschka in dem erwähnten Werke, so wie in zwei frühern Aufsätzen (*Virchow's Archiv für pathologische Anatomie*, Bd. IX, und in *Henle und Pfeufer's Zeitschrift für rationelle Medicin*, Bd. VII) denselben dargestellt als ein Convolut von Synovialzotten, die sowohl dem inneren Rande des *Annulus fibrosus* als der freien Fläche der Knorpelplatten der Wirbelkörper entspringen.

Diese Anschauung muss man allerdings vom *Nucleus pulposus* gewinnen, so lange man das *Ligamentum suspensorium* der Vögel und die Reihe der Übergangsstufen desselben zum *Nucleus pulposus*, wie sie die Wirbelsäule des Lämmergeiers in der vollkommensten Weise zeigt, nicht kennt. Hat man aber dies einmal gesehen, so ergibt sich für den *Nucleus pulposus*, dass er eine die beiden Wirbelkörper verbindende Substanzbrücke ist, die da,

wo es zur Bildung einer vollkommenen Gelenkhöhle kommt, zu einem *Ligamentum suspensorium* wird, oder im andern Falle durch allmähliche Verflüssigung soweit ihres Gesamtzusammenhanges beraubt wird, dass sie sich als ein Convolut von Synovialfortsätzen darstellen lässt. Dass diese Substanzbrücke nicht bloß mit den beiden Knorpelflächen der Wirbelkörper in Continuität bleibt, sondern auch mit dem Innenraude des *Annulus fibrosus*, ist einfach der Ausdruck der Verbindung, die, wie ich zeigte, das *Ligamentum* der Vögel mit dem Meniscus in allen Fällen eingeht, wo er nicht reducirt ist. Und wenn man berücksichtigt, was ich beim Lämmergeier erwähnte, nämlich dass die organische Verbindung des *Ligamentum suspensorium* mit dem Meniscus in dem Maasse an Ausdehnung gewinnt, als der Meniscus in die Bildung eines *Annulus fibrosus* übergeht, so wird man begreiflich finden, warum beim Säugethier diese Verwachsung sich auf den ganzen Umkreis des *Nucleus pulposus* erstreckt, weil nämlich auch der Meniscus in seiner ganzen Peripherie zum *Annulus fibrosus* wurde. Der *Nucleus pulposus*, so wie das *Ligamentum suspensorium* ist also für das Wirbelkörpergelenk dasselbe, was das *Ligamentum teres* für das Hüftgelenk, die *Ligamenta cruciata* für das Kniegelenk und die *Ligamenta interarticularia* derjenigen Rippen, welche mit zwei Wirbelkörpern zugleich articuliren.

Was nun die Entwicklungsgeschichte des *Nucleus pulposus* betrifft, so sagt Herr Prof. Luschka, dass er wenigstens theilweise das Resultat einer Prolification der Chordazellen sei, und spricht sich demgemäss pag. 27 seiner Abhandlung dahin aus, „dass überall im „Wirbelthierreich die Formbestandtheile der *Chorda dorsalis* einen „wesentlichen Antheil an der Gestaltung der Wirbelverbindungen „nehmen, und dass es ganz und gar irrthümlich ist, wenn man die „Meinung hegt, die Chorda schwinde bei den höheren Wirbelthieren „schon im embryonalen Leben bedeutungslos.“

Diese Ansicht steht in Dissonanz mit dem, was ich für die Vögel angab und was bei diesen nach den von mir gemachten Beobachtungen wohl nicht mehr zweifelhaft sein kann, namentlich wenn man noch das huzunimmt, was Rathke über die Entwicklung des *Ligamentum suspensorium* des Epistropheus sagte. Allein diese Dissonanz löst sich in die schönste Harmonie auf, wenn man Fig. 2 auf Taf. III des erwähnten Werkes genauer betrachtet. Man erkennt



nämlich, besonders deutlich an der Verbindung zwischen dem 11. und 12. Brustwirbel die Anlagen des *Annulus fibrosus* (*b*) an ihrer dunklen Schattirung, ihren senkrecht stehenden Zellen und ihrer keilförmigen Gestalt. Zwischen ihrem innern Ende und der Gruppe von Chordalzellen (*c*) liegt nun jederseits eine zellenhaltige Substanzbrücke, die beide Wirbelkörper verbindet und sehr deutlich von dem *Annulus fibrosus* abgegrenzt ist. Diese Substanzbrücke hat Herr Prof. Luschka übersehen, d. h. sie zu dem *Annulus fibrosus* gerechnet, allein dass dies nicht statthaft ist, geht aus dem Verhalten der Vögel hervor, und schon in der Abbildung bei Hrn. Prof. Luschka springt die Differenz im optischen Verhalten der Zellenrichtung und Form in die Augen. Es ist vielmehr einleuchtend, dass diese Substanzbrücke die Anlage des *Nucleus pulposus* ist, ganz so wie auch das *Ligamentum suspensorium* aus einer beide Wirbelkörper in ihrem Centrum verbindenden Substanzbrücke entsteht. Ausserdem ist auch das Verhalten der *Chorda dorsalis* bei Vögeln und Säugethieren ganz gleich: man findet nämlich zu einer gewissen Zeit der Entwicklung im Centrum der Substanzbrücke noch einen Haufen Chordalzellen. Dieser Befund hat Hrn. Prof. Luschka zu dem Ausspruch über die Fortexistenz der *Chorda dorsalis*, den ich oben anführte, veranlasst. Die Beobachtung des Herrn Prof. Luschka beweist aber blos, dass zu einer gewissen Zeit des Embryonallebens (10. Woche) ein Haufen Chordalzellen im Centrum der Anlage des *Nucleus pulposus* liegt; ob dieser sich fortentwickelt oder zu Grunde geht, erhellt daraus noch nicht. Für die erstere Ansicht führt nun Hr. Prof. Luschka das Vorkommen von Zellen im *Nucleus pulposus* des Erwachsenen an, die den Chordalzellen ähnlich sein sollen. Er bildete sie in Fig. 3, 4, 5, 8 und 9 auf Taf. III seines Werkes ab. Vergleicht man aber diese Zellen mit den Chordalzellen, wie sie Herr Prof. Luschka in Fig. 1 der Taf. III abbildet, so findet man keine grössere Ähnlichkeit als die, welche überhaupt zwischen Zellen besteht. Auch ist gar keine Nothwendigkeit vorhanden, die Zellen des *Nucleus pulposus* abzuleiten von den Chordalzellen; denn in der Substanzbrücke auf Fig. 2 sehen wir Zellen genug, die eben so gut, ja wie wir sehen werden, noch weit eher die Ahnen der Knorpelzellen des *Nucleus pulposus* des Erwachsenen sein können. Sucht man nämlich mit Zugrundelegung der Fig. 2 des Hrn. Prof. Luschka die Zahl aller in der Anlage des *Nucleus*

*pulposus* vorhandenen Zellen zu bestimmen, so findet man als Gesamtsumme die Zahl 1428: darunter sind aber bloß 60 Chordalzellen, also ist die Summe der Chordalzellen bloß der 23. Theil aller in dem *Nucleus pulposus* eines 10wöchentlichen Menschenembryo's befindlichen Zellen, und die Wahrscheinlichkeit, dass die Zellen des *Nucleus pulposus* die Nachkömmlinge der Zellen der Substanzbrücke sind, verhält sich zu der Wahrscheinlichkeit der Deutung des Hrn. Prof. Luschka *ceteris paribus* wie 23 : 1. Bei den Chordalzellen eine grössere Vermehrungsfähigkeit voraussetzen, dürfte bloß den Werth einer Vermuthung haben. Ja man kann im Gegentheil gerade den Chordalzellen eine geringere Fortpflanzungsfähigkeit gegenüber den übrigen Embryonalzellen vindiciren. Denn, wenn man annimmt, dass zwischen allen Wirbelkörpern bei einem 10wöchentlichen Fötus eben so viel Chordalzellen liegen wie zwischen dem 11. und 12. Brustwirbel, so bekommt man als Gesamtsumme aller Chordalzellen e. 2000, eine Summe, die auf ein Minimum von Vermehrungsfähigkeit schliessen lässt. Denn die Summe der Chordalzellen, die besteht, so lange die *Chorda dorsalis* noch ein continuirlicher Strang ist, dürfte zum mindesten nicht viel geringer angeschlagen werden, ja, nach der Fig. 1 zu schliessen, eher weit grösser sein. Ich will zwar nicht in Abrede stellen, dass möglicher Weise ein Theil der Zellen des *Nucleus pulposus* die Nachkommenschaft der Chordalzellen bildet, allein beweisen wird sich dies wohl kaum lassen, und auch bei der sehr unwahrscheinlichen Annahme gleicher Vermehrungsfähigkeit könnte höchstens der 23. Theil davon Anspruch auf eine derlei Abstammung machen.

Die vergleichend anatomischen Thatsachen über die *Chorda dorsalis*, die Herr Prof. Luschka für sich anführt, werden schon dadurch paralysirt, dass nach mir bei den Vögeln und, wie Rathke wahrscheinlich macht, auch schon bei den Cheloniern und Ophidiern die Chorda verschwindet, und alle Angaben von höheren Thieren (ich habe die meisten derselben schon früher citirt) sind so unbestimmt, dass man kein Vertrauen zu ihnen haben kann. Dass die Chorda bei Fischen und auch noch bei niedern Amphibien (Proteiden und, wie Herr Prof. Hyrtl die Güte hatte mir mitzutheilen, auch bei den Coccilien) fortexistirt, ist sicher, allein schon bei *Rana arborea* sagt Dutrochet (*Observ. sur l'ostéogénie*) bloß: „les portions „de ce tube (er meint die Chordalscheide), qui correspondent aux

„*intervalles de ces os deviennent, à ce que je pense, les ligaments fibreux, qui les unissent.*“ Man hat es also hier bloß mit der so häufigen Thatsache zu thun, dass embryonale Gebilde oder Zustände höherer Wirbelthiere bei niederen fortexistiren, und es handelt sich hier bloß noch um die genaue Feststellung der Grenze. Über diese lässt sich bloß so viel mit Bestimmtheit sagen, dass sie im Bereiche der Reptilien liegen muss.

Nach dem, was ich in meiner Abhandlung und in dem Nachtrag bisher gesagt habe, muss auch die vergleichend-anatomische Bemerkung des Hrn. Prof. Luschka auf Seite 59 modificirt werden. Er sagt nämlich dort folgendermaassen:

„Wie schon oben angemerkt worden ist, findet die zur Erzeugung einer Höhle stattfindende Schmelzung der Gallertmasse in den Zwischenwirbelscheiben der Neugeborenen ihr Analogon in der zur Bildung der Wirbelkörpergelenke der Vögel und Amphibien direct eintretenden Verflüssigung der Zellen der *Chorda dorsalis*, eine Verflüssigung, welche regelmässig auch die *Chorda dorsalis*-Zellen der Plagiostomen betrifft.“

Die Bildung der Gelenkhöhle bei den Plagiostomen dürfte allerdings wohl zweifellos durch Schmelzung der Chordalzellen entstehen. Allein die Gelenkhöhle der Vögel und wohl auch der höheren Reptilien entsteht dadurch, dass die *Fibrocartilugo intervertebralis* (wie ich generell *Annulus fibrosus* und *Meniscus* nenne) sich von beiden Wirbelflächen und von der centralen Substanzbrücke lostrennt. Dies beweist Fig. 1 u. 2. in meiner Abhandlung, wo die Gelenkhöhle schon gebildet ist und trotzdem die *Chorda dorsalis* als continuirlicher Strang durch das Centrum der Anlage des *Ligamentum suspensorium* hindurchzieht. Die Bildung der Gelenkhöhle bei dem Menschen kommt durch partielle Verflüssigung der centralen Substanzbrücke zu Stande. Wenn sie weniger weit geht, so bildet sie einen compacteren *Nucleus pulposus*, wenn sie weiter voranschreitet, ein Convolut von Synovialzotten, ja sie kann nach Hrn. Prof. Luschka's Angabe auch diese auf ein Minimum reduciren.

Daraus möchte ich, obwohl ich keine eigenen Untersuchungen darüber gemacht habe, einen Schluss auf die Entwicklung der Synovialzotten überhaupt wagen. Sie dürften vielleicht der der Verflüssigung entgangene Rest (*sit venia verbi*) der Substanzmasse sein, welche bekanntlich vor der Bildung der Gelenkhöhle die

Continuität der Knochenenden herstellte. Doch will ich diesem Ausspruch keinen höhern Werth als den einer zu Untersuchungen auffordernden Vermuthung beilegen.

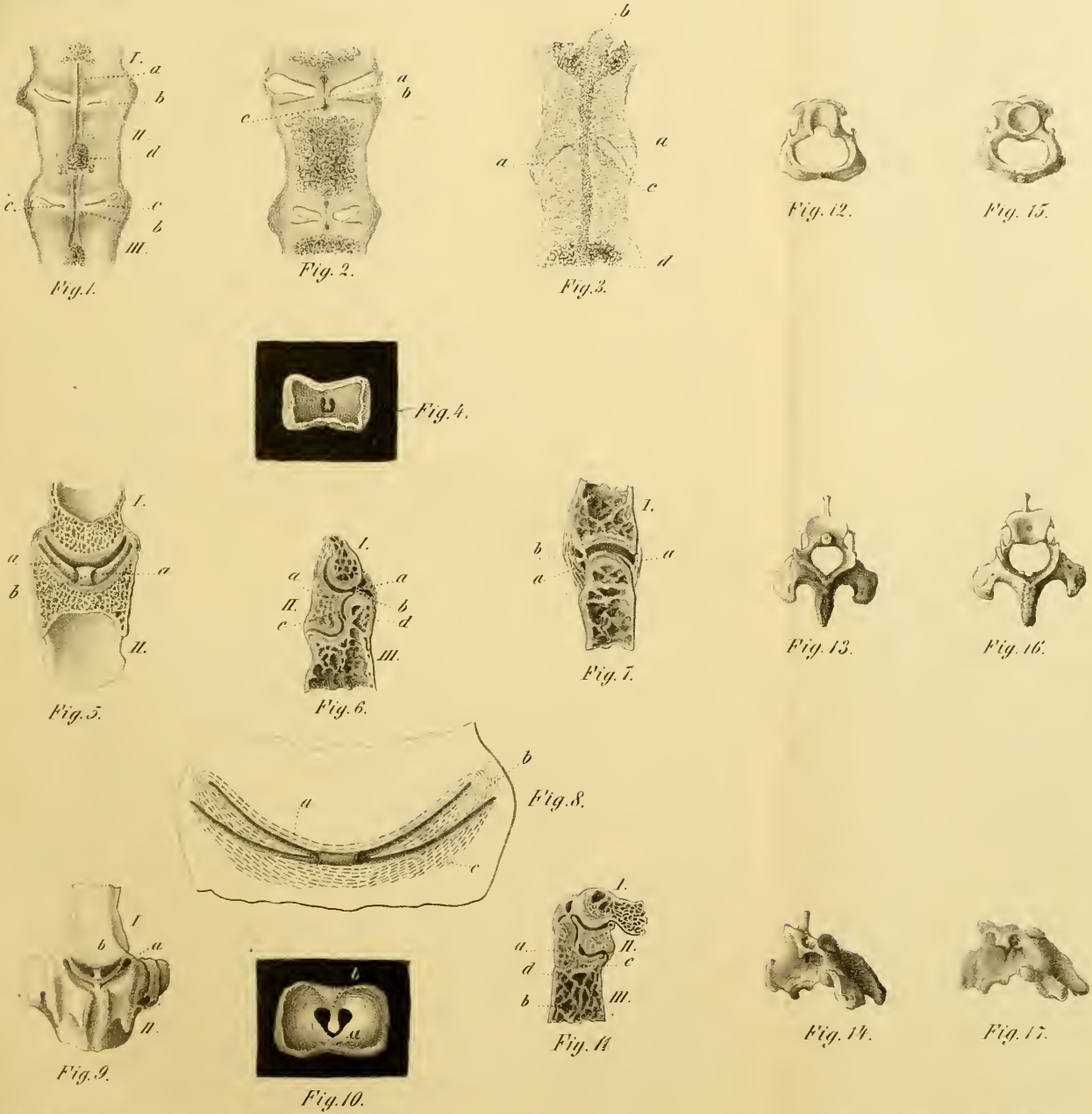
Dass Herr Prof. Luschka bei seinen trefflichen Untersuchungen nicht zu denselben Schlüssen kam wie ich, liegt in der Natur der seiner Untersuchung dienenden Objecte. An den Säugethieren allein lässt sich eine richtige Deutung des Sachverhaltes wohl nicht gewinnen. Das *Ligamentum suspensorium corporum vertebrarum* der Vögel, das Hrn. Prof. Luschka nicht bekannt sein konnte, da es vor mir niemand erwähnt, bildet den einzigen Schlüssel zum Verständniss des Wirbelkörpergelenkes, und blos mit diesem war es mir möglich, die wohl kaum mehr bezweifelbare Deutung zu geben.

Dass ich durch das Resultat meiner Untersuchungen genöthigt bin, Hrn. Prof. Luschka, an den als meinen früheren Lehrer mich Bande persönlicher Freundschaft und Dankbarkeit knüpfen, hier wissenschaftlich entgegenzutreten, wird wohl Herrn Prof. Luschka am wenigsten unangenehm berühren. Denn Niemand wird besser als er im Stande sein zu erkennen, dass blos die günstige Beschaffenheit meiner Objecte mich zu einer richtigeren Deutung geführt hat, und der Objectivität der Wissenschaft gegenüber müssen auch die intimsten persönlichen Beziehungen in den Hintergrund treten, da ohne die Wahrung der wissenschaftlichen Unabhängigkeit ein Fortschreiten der Wissenschaft nicht denkbar ist.

Gleichzeitig mit seinem Werke hatte Herr Prof. Luschka die Güte, mir den Separatabdruck einer Abhandlung von H. Müller „über das Vorkommen von Resten der *Chorda dorsalis* beim Menschen nach der Geburt“ aus Henle und Pfeufer's Zeitschrift zuzuschicken. Diese beweist blos, dass in den Endabschnitten der Wirbelsäule die *Chorda dorsalis* sich noch länger forterhält als in der mittleren Partie, und dass die *Chorda dorsalis* als Gallertgeschwulst des Clivus abnormer Weise fortbestehen kann, wie dies bei allen embryonalen Gebilden und Zuständen bekanntermaassen möglich ist.

Ich glaube somit, dass ich durch die Entdeckung des *Ligamentum suspensorium* nicht blos die Anatomie der Vögel um eine That- sache bereichert, sondern dadurch auch eine richtige Deutung der Wirbelkörpergelenke aller höheren Wirbelthiere und des Menschen möglich gemacht und ausgeführt habe.

Jäger. Das Wirbelkörpergelenk der Vögel.





## Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1) 7., 8., 9. Halswirbelkörper eines Hühnerembryo's. *a* *Chorda dorsalis* mit ihrer Scheide, *b* Anlage des *Ligamentum suspensorium*, *c* Gelenklinie, *d* Verknöcherungscentren.
- Fig. 2) Halswirbelkörper eines älteren Hühnerembryo's. *a* *Ligamentum suspensorium*, *b* *Meniscus*, *c* letzte Spur der *Chorda dorsalis*.
- Fig. 3) Zwei Halswirbelkörperenden eines Embryo (von demselben Alter wie Fig. 1). *a* Gelenklinie, *b* *Chorda dorsalis*, *c* Anlage des *Ligamentum suspensorium*, *d* Verknöcherungscentren.
- Fig. 4) *Meniscus* mit dem freien Abschnitte des *Ligamentum suspensorium* aus dem Gelenk zwischen dem 12. und 13. Halswirbelkörper von *Anas boschas* von der oberen Seite gezeichnet. Das Band scheint von dem vorderen Winkel der centralen Öffnung zu entspringen.
- Fig. 5) Gelenk zwischen dem 14. und 15. Halswirbelkörper von *Anas boschas* an der hinteren Seite geöffnet, *a* *Meniscus*, *b* *Ligamentum suspensorium*.
- Fig. 6) Gelenkverbindungen zwischen Hinterhaupt, Atlas und *Epistropheus* der Ente auf einem senkrechten Durchschnitt gezeichnet. I. *Condylus occipitalis*, II. Mittelstück des Atlas, III. vordere Hälfte des *Epistropheus*. *a* *Meniscus* mit Atlas und *Ligamentum transversum* verschmolzen, *b* *Ligamentum suspensorium*, *c* Scheidewand zwischen dem Gelenke des Zahnfortsatzes und dem Gelenke des *Epistropheus*-Körpers, *d* *proc. odontoideus*.
- Fig. 7) Gelenk zwischen dem 11. und 12. Halswirbelkörper der Ente senkrecht durchschnitten. *a* *Meniscus*, *b* *Ligamentum suspensorium*.
- Fig. 8) Schematischer Durchschnitt eines Halswirbelkörpergelenkes von rechts nach links geführt, um den Verlauf der Knorpelzellenlinien zu zeigen, *a* die Knorpelzellenlinien des oberen Wirbelkörpers, *b* die des *Meniscus*, *c* die des unteren Wirbelkörpers.
- Fig. 9) Das Gelenk zwischen dem 9. und 10. Halswirbelkörper eines Truthahnes von vorne geöffnet. *a* *Meniscus*, *b* *Ligamentum suspensorium* (natürliche Grösse).
- Fig. 10) Untere Fläche des *Meniscus* zwischen dem 6. und 7. Halswirbelkörper des Truthahnes, etwas vergrössert. *a* Freier Abschnitt des *Ligamentum suspensorium*, *b* der mit dem *Meniscus* verwachsene Theil desselben.

Fig. 11) Senkrechter Durchschnitt durch Hinterhaupt, Atlas und *Epistropheus* bei einem halbjährigen Truthahn. I. Hinterhaupt, II. Atlas, III. *Epistropheus*.

*a* Zahnstück des *Epistropheus*, *b* Körperstück des *Epistropheus*, *c* unterer Dornfortsatz zwischen *a* und *b*; *a* und *c* sind noch markhaltig, *b* lufthaltig, bei *d* sieht man die noch knorpelige Trennungslinie zwischen *a* einerseits und *b* und *c* anderseits. Die Trennungslinie zwischen *c* und *b* ist bereits verknöchert und man erkennt ihre Richtung bloß noch an einem Streifen compacter Knochensubstanz, der die markhaltigen Hohlräume von *c* trennt von den lufthaltigen des eigentlichen *Epistropheus*-Körpers.

Fig. 12) Normaler Atlas des Seeadlers, von oben gesehen.

Fig. 13) Normaler *Epistropheus* desselben Vogels, von oben gesehen.

Fig. 14) Derselbe *Epistropheus*, von der Seite gesehen.

Fig. 15) Abnormer Atlas eines Seeadlers von oben.

Fig. 16) *Epistropheus* desselben Vogels, von oben.

Fig. 17) Derselbe von der Seite.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1858

Band/Volume: [33](#)

Autor(en)/Author(s): Jäger Gustav

Artikel/Article: [Das Wirbelkörpergelenk der Vögel. \(Mit 1 Tafel\). 527-564](#)