download unter www.biologiezentrum.at

Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Rippensystems der urodelen Amphibien.

Von

Franz Mayerhofer.

(Mit zwei Tafeln und 9 Textfiguren.)

Die Frage nach der morphologischen Bedeutung der Vierfüßerrippen ist in mancher Hinsicht noch ungeklärt; namentlich die in letzter Zeit betonten Beziehungen derselben zu dem Rippensystem der Fische lassen einige Nachuntersuchungen wünschenswert erscheinen. Die Entscheidung in derartigen Fragen ist vor allem von der Entwicklungsgeschichte zu erwarten; leider sind bisher die embryologischen Angaben im Vergleiche zu den mehr oder minder spekulativ gewonnenen Meinungen ziemlich gering. Für die Beurteilung der Vierfüßerrippen müssen natürlich in erster Linie die ursprünglichen Tetrapodentypen, die geschwänzten Amphibien, in Betracht gezogen werden, die auch bisher bereits Gegenstand eingehenderer Untersuchungen gewesen sind. Wir besitzen einige wertvolle Arbeiten über die Entwicklung der Urodelenrippen, von denen vornehmlich die Abhandlungen von Fieck und Knickmeyer zu nennen sind. Nichtsdestoweniger macht sich das Bedürfnis fühlbar, noch weiteres Tatsachenmaterial zu schaffen und die jetzt bestehenden Lücken auszufüllen. Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit besteht nun darin, die genaue Entwicklungsgeschichte des Rippensystems an einer Urodelenform festzustellen und an der Hand der gefundenen Tatsachen die bisherigen Ansichten über die Bedeutung der Tetrapodenrippen zu erörtern. Für die embryologischen Untersuchungen wurde die bisher weniger untersuchte *Salamandra maculosa* gewählt.

download unter www.biologiezentrum.at

A. Historische Übersicht.

Bevor wir in die speziellen, den Gegenstand der vorliegenden Arbeit bildenden Fragen eingehen, wollen wir kurz die Frage nach den allgemeinen Homologieverhältnissen der Vertebratenrippen historisch beleuchten.

Die älteren vergleichenden Anatomen CUVIER (5), OWEN (25—27) etc. betrachten die Rippen sämtlicher Vertebraten als homologe Gebilde. OWEN unterscheidet in seinem ziemlich künstlichen Wirbelschema neben dem bei allen Vertebraten gleichwertigen Rippensysteme (Par- und Pleurapophysen) noch das von letzterem verschiedene System der unteren Bogen (Hämapophyse und Hämaldorn), welche im allgemeinen die Bildung des Kaudalkanales besorgen, im Rumpfe dagegen mit wenigen Ausnahmen wegfallen. — Aber schon frühzeitig erkannte AUGUST MÜLLER (23), daß die Rippen der Vierfüßer von denen der Fische scharf zu unterscheiden wären. Die Veranlassung zu dieser Unterscheidung gaben einerseits die Befunde, daß bei den Vierfüßern neben dem ihnen eigentümlichen Rippensysteme noch Gebilde auftreten, welche mit dem Fischrippensysteme zu homologisieren sind (Rippen der Geckonen neben den Interzentren, welche MÜLLER als Rudimente des Fischrippensystems betrachtet, paralleles Auftreten von unteren Bogen im Schwanze neben Rippenrudimenten). Anderseits war es die genaue Berücksichtigung der Muskulatur, welche den Unterschied beider Rippenbildungen scharf hervortreten ließ (Lage der Fischrippen an der Innenfläche der Seitenrumpfmuskeln, die der Tetrapodenrippen in den Muskeln selbst). — Später hat auch RATHKE (29) auf Grund einiger embryologischer Tatsachen jenen Unterschied betont, indem er auf die verschiedene Genese der Fisch- und Vierfüßerrippen hinwies. Diese beiden Angaben blieben damals ziemlich unbeachtet; ohne auf sie Rücksicht zu nehmen, trug GEGENBAUR in der „Entwicklungsgeschichte des Lepidosteus“ (10) eine ganz entgegengesetzte Ansicht vor. Er betrachtet wiederum die Rippen aller Vertebraten als homolog und genetisch als Abgliederungen der unteren Bogen. Diese zunächst an Ganoiden gewonnenen Anschauungen wurden dann auch auf alle übrigen Vertebraten ausgedehnt; nach der damaligen Ansicht GEGENBAURS entsprächen also die unteren Bogen des Schwanzes bei sämtlichen Vertebraten den vereinigten Rippen des Rumpfes. Die Befunde von dem parallelen Auftreten von unteren Bogen und Rippenrudimenten im Schwanze mancher Vierfüßer (Schildkröten) stellten sich einer derartigen Auf-

download unter www.biologiezentrum.at

fassung als Hindernis entgegen, das aber für GEGENBAUR dadurch wegfällt, daß er die Natur jener beschriebenen Rippenrudimente als tatsächliche Rippen leugnet und sie bloß als Querfortsätze bezeichnet. — Zu wesentlich anderen Grundsätzen gelangte GÖTTE in der „Entwicklungsgeschichte der Unke" (17); zunächst war es wiederum das Auffinden von Rippen und unteren Bogen im Schwanze von Salamandrinen, welches den Autor in Widerspruch mit GEGENBAUR brachte. Die genauere Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte sowie der Lagebeziehungen der Skeletteile zur Muskulatur veranlaßte GÖTTE zu folgenden Schlüssen: An jedem Wirbel ist neben dem oberen Bogensysteme ein diesem homotypes unteres zu unterscheiden, welch letzteres den Hämalbogen sämtlicher Vertebraten sowie den Fischrippen gleichzusetzen ist. Die Vierfüßerrippen sind keinem von beiden Bogensystemen gleichwertig, sondern eine später auftretende Bildung. Die Selachierrippen entsprechen wegen ihrer Lage im Interstitium den Vierfüßerrippen; der Unterschied, daß sie nicht aus dem oberen, sondern dem unteren Bogen entspringen, veranlaßt uns, sie mit den Vierfüßerrippen nicht als homolog, sondern homotyp zu bezeichnen. — Die GÖTTEschen Angaben wurden kurz darauf von GEGENBAUR (11) einer scharfen Kritik unterzogen, in welcher er auf seinem früheren Standpunkte verharrt. Gegen diese Befunde eines parallelen Vorkommens von Rippen und unteren Bogen im Schwanze führt er wieder seine früheren Argumente ins Feld. Außerdem kritisiert er mit Recht die GÖTTEschen Behauptungen über die Selachierrippen, indem er darauf hinweist, daß GÖTTE bei der Homologisierung der letzteren mit den Vierfüßerrippen in der verschiedenen Genese beider auf Schwierigkeiten stößt, aus denen er sich durch die Einführung des Begriffes der Homotypie hilft. — Die nachfolgenden Untersuchungen von CLAUS (4) und HOFFMANN (21) haben aber in einwandfreier Weise den Beweis erbracht, daß wir in der Kaudalregion einiger Tetrapoden (Krokodile, Schildkröten, Amphibien) tatsächlich Rippen neben unteren Bogen vor uns haben. Dadurch wurde endgültig festgestellt, daß die Rippen der Vierfüßer von denen der Fische, die ja mit den unteren Bogen des Schwanzes gleichwertig sind, verschiedene Bildungen darstellen. Später wurde von GÖTTE (17) dieser Unterschied noch schärfer hervorgehoben und betont, daß die Vierfüßerrippe nur mit der Selachierrippe und den sogenannten „Seitengräten" der Knochenfische zu vergleichen wären, daß sie dagegen den eigentlichen Fischrippen (Pleuralrippen) scharf gegenüberstünden. — Eine eigenartige, von BAUR (2) ausgesprochene,

download unter www.biologiezentrum.at

von ihrem Autor später aber wieder aufgegebene Ansicht besagt, daß die Fischrippe mit der Tetrapodenrippe zu homologisieren sei, die unteren Bogen des Schwanzes der Vierfüßer dagegen nicht die Homologa der unteren Bogen der Fische, sondern die Rudimente von zentralen Flossenstrahlen darstellen. — Die von GÖTTE durchgeführte Unterscheidung der Fisch- und Vierfüßerrippen wurde späterhin mehr weniger vernachlässigt, bis HATSCHEK die GÖTTE schen Anschauungen wieder bestätigte und ihnen allgemeine Anerkennung verschaffte. HATSCHEK (20) geht von den damals wenig verstandenen Verhältnissen des *Polypterus* aus, an dem er in außerordentlich deutlicher Weise die zwei verschiedenen Arten von Vertebratenrippen nebeneinander demonstrierte. Der genaue Vergleich des *Polypterus* mit den übrigen Fischen einerseits, mit den Vierfüßern anderseits, sowie die Beziehungen beider Rippen zur Muskulatur ergaben nämlich, daß wir in den unteren Rippen des *Polypterus* die Homologa der Fischrippen, in den oberen dagegen die Homologa der Vierfüßerrippen vor uns haben. Bezüglich der Selachierrippen, welche in der damaligen Arbeit keine Berücksichtigung fanden, ist HATSCHEK der Meinung, daß sie mit Unrecht als obere Rippen bezeichnet würden. Wenngleich ihre Lage im Interstitium sehr auffallend ist, so zeigen sie doch durch ihre enge Verbindung mit dem unteren Bogenschenkel Charaktere echter Fischrippen, welche nur eine starke Aufbiegung in die Muskulatur erfahren haben, wofür die Aufbiegung des distalen Rippenendes bei *Lepidosteus* als Analogon angeführt werden könnte. — Den Ausführungen von GÖTTE und HATSCHEK schließt sich im allgemeinen auch DOLLO (7) an, indem er einerseits die Hämalbogen, anderseits die (oberen) Rippen sämtlicher Vertebraten für homolog erklärt. — RABL (28) schließt sich bezüglich der Selachierrippen GÖTTE an, sofern er die Selachierrippen als obere Rippen bezeichnet und sie mit den Vierfüßerrippen homologisiert. — In jüngster Zeit kam SCHEEL (31) auf Grund seiner Untersuchungen an *Rhodeus* zu der Ansicht, daß die Vierfüßerrippe nichts anderes als eine dorsal verschobene Fischrippe sei, da wir ja auch bei Fischen *(Rhodeus)* sehen können, daß die Fischrippe eine dorsale Verlagerung bis an den oberen Bogen erfahren kann. Die unteren Bogen der Vierfüßer wären dann ganz neue Bildungen und nicht den ähnlichen Bildungen der Fische gleichzusetzen. — Nach der in den neuesten Auflagen der Lehrbücher von GEGENBAUR (12) und WIEDERSHEIM (34), sowie in den neueren Arbeiten [GÖPPERT (16)] vertretenen Ansicht unterscheidet man bei den Vertebraten zweierlei Rippen-

download unter www.biologiezentrum.at

systeme, von denen das untere (Pleuralrippen der Fische nach GÖTTE) das ursprünglichere, das obere (Vierfüßer, Selachier) dagegen das phylogenetisch jüngere darstellt; es tritt bei manchen Fischen (*Polypterus*, Teleostier) neben dem ursprünglichen auf, gewinnt bei den Vierfüßern und Selachiern das Übergewicht, während das ursprüngliche, das untere nur noch in Resten (untere Schwanzbogen, Interzentren) vorhanden bleibt.

Nach dieser allgemeinen Orientierung wenden wir uns den speziellen Fragen zu, soweit sie später berücksichtigt werden, und wollen uns zunächst mit der Duplizität der Vierfüßerrippen beschäftigen. Zuerst war es AUGUST MÜLLER (23), welcher die Ansicht äußerte, daß die Seitenstrahlen der Wirbeltiere (obere Rippen) Doppelbildungen seien, sofern dieselben aus einem dorsalen und ventralen Strahle bestünden. Doch ist es in der verschiedensten Weise zu einer teilweisen Verschmelzung der beiden Strahlen gekommen, so daß die Duplizität der Rippen ziemlich verdeckt erscheint. In typischer Weise zeigen nach MÜLLER die hinteren Beckenwirbel der Vögel eine Zusammensetzung der Rippen aus zwei gesonderten, parallelen Strahlen. Auch die Amphibien, speziell die Salamandrinen, lassen an ihrer deutlichen Spaltung der Querfortsätze, sowie der proximalen Rippenenden die Duplizität ziemlich deutlich erkennen, wiewohl an ihrem distalen Ende bereits eine Verschmelzung eingetreten ist. MÜLLER weist ferner darauf hin, daß auch die Amnioten größtenteils die Duplizität der Rippen zeigen, so die Schlangen in der distalen Gabelung der Beckenrippen, die Säuger in der regelmäßigen Ausbildung eines *Capitulum* und *Tuberculum costae*. So kommt MÜLLER zu der Anschauung, daß die Seitenstrahlen ebenso paarig sind, wie die Rücken- und Bauchstrahlen, letzteren also in gewissem Sinne homodynam erscheinen. Daraus leitet nun der Autor einen vierstrahligen Typus im Aufbau des Wirbeltierkörpers ab. — Die Beobachtungen GÖTTES (17), daß bei *Salamandra* die seitlichen Wirbelfortsätze jederseits doppelt auftreten und darauf in eigentümlicher Weise verschmelzen, schließen sich unmittelbar den Beobachtungen MÜLLERS an. Eine weitere Stütze für die Duplizität der Seitenstrahlen liegt auch in der von GÖTTE zuerst beschriebenen distalen Gabelung der vorderen Salamanderrippen. Aus den in einer späteren Arbeit GÖTTES (18) enthaltenen Abbildungen der Rippen von *Salamandrina perspicillata* und *Menopoma* gewinnt man tatsächlich den Eindruck, daß dieselben Doppelbildungen darstellen, deren beide Strahlen bloß in ihrem mittleren Teile eine kurze Verschmelzung aufweisen. — RABL (28) erklärt

download unter www.biologiezentrum.at

die Zweiköpfigkeit der Vierfüßerrippen aus einer Spaltung des horizontalen Septums in seinem Ansatze an die Wirbelsäule, wodurch sich zwei Durchschnittslinien mit dem transversalen Septum, also die Möglichkeit zur Bildung zweier Strahlen ergeben. — In eigentümlicher Weise wurde die Zweiköpfigkeit der Vierfüßerrippen von WIEDERSHEIM (32) und DOLLO (7) aufgefaßt; beide Autoren schließen ebenfalls auf eine Zusammensetzung der Vierfüßerrippen aus zwei parallelen Strahlen, von denen sie den dorsalen Strahl mit der oberen Rippe des *Polypterus,* der Teleostier und mit der Selachierrippe verglichen, den ventralen Strahl dagegen als untere, echte Fischrippe betrachteten, wobei sie annahmen, daß die letzteren ihre typische Lage an der Innenseite der Seitenrumpfmuskeln aufgegeben, sich dorsal verschoben und mit der oberen Rippe vereinigt hätten. — Diese sonderbare Ansicht fand aber wenig Anklang; HATSCHEK (20) widerlegte sie mit dem Hinweise darauf, daß im Schwanze der Urodelen die Amphibienrippe mit ihrer Gabelung und ihren doppelten Querfortsätzen neben den die echte Fischrippe enthaltenden unteren Bogen auftritt. Wenngleich sich HATSCHEK entschieden gegen die Auffassung von WIEDERSHEIM ausspricht, so hält er trotzdem die Zusammensetzung der Vierfüßerrippen aus einer dorsalen und ventralen Rippe nicht für ausgeschlossen. In der neuesten Zeit hat man die Lehre von der Duplizität der Rippe so ziemlich verlassen. GÖPPERT (16) erkennt in dem Spangenstücke nur einen sekundären Auswuchs der Rippe, eine Apophysenbildung, welche eine festere Verbindung mit der Wirbelsäule ermöglichen soll. Diese letztere Ansicht erscheint jetzt am meisten verbreitet.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit ist es insbesondere, die Frage nach dem Ursprunge des Vierfüßerrippensystems einer kritischen Erörterung zu unterziehen. Der Ursprung des Vierfüßerrippensystems gehört zu den Problemen der vergleichenden Anatomie, und die Ansichten der Forscher sind heute noch vielfach widersprechend. Von den älteren Autoren halten OWEN (26, 27) und AUGUST MÜLLER (23) die Rippen für selbständige Bildungen. Während OWEN die Querfortsätze als Auswüchse des Wirbels auffaßt, betrachtet sie MÜLLER für abgegliederte Teile des selbständigen Seitenstrahles. — RATHKE (29) hat mit Rücksicht auf die Entwicklung der Amniotenrippen, das Rippensystem als Auswüchse aus jeweilig verschiedenen Wirbelelementen angesehen. — Die ersten präzisen Angaben finden wir bei GÖTTE (17). Dieselben beziehen sich ausschließlich auf Amphibien, und zwar zunächst auf die Anuren,

download unter www.biologiezentrum.at

gelten aber mit unwesentlichen Modifikationen auch für die Urodelen. Die GÖTTEschen Befunde lauten kurz folgendermaßen: Das Rippensystem der Amphibien wächst in kontinuierlicher knorpeliger Anlage aus den oberen Bogen hervor und zwischen die segmentalen Muskeln hinein; sobald dasselbe eine gewisse Länge erreicht hat, erkennt man an ihm eine Teilung in ein kurzes Innenglied (Querfortsatz) und ein längeres Außenglied (Rippe). — Gegen die von GÖTTE veröffentlichten Angaben erhob sich bald von mehreren Seiten Widerspruch; die betreffenden Arbeiten vertreten nämlich wieder den Standpunkt, daß das Rippensystem der Vierfüßer eine selbständige Entwicklung nehme. HOFFMANN (21) kommt bei seinen Untersuchungen an Schildkröten und Säugern zur Ansicht, daß die Rippen ursprünglich intervertebrale, aus der die Chorda umgebenden skeletogenen Schichte hervorwachsende Stücke darstellen, welche selbständig ossifizieren. Bei den meisten Vierfüßern dagegen haben die Rippen ihre intervertebrale Stellung wegen Schwund der intervertebralen Partien aufgeben müssen und sich sekundär vertebral verlagert. Die Querfortsätze gehören nicht dem System der Rippen an, sondern sind akzessorische, vom oberen Bogen ausgehende Bildungen. — Die GÖTTEschen Untersuchungen fanden ferner durch FIECK (9) eine eingehende Revision. Da seine rein embryologische Abhandlung mit dem Thema dieser Arbeit in engster Beziehung steht, so möchte ich dieselbe genauer besprechen. FIECK gibt bezüglich der Entwicklung des Rippensystems von *Triton* folgendes an: Die Rippe legt sich am peripheren Ende des Myokomma selbständig, zunächst in Form einer bindegewebigen Wucherung an, welche alsbald in Knorpelgewebe übergeht. Diese Rippenanlage liegt nach FIECK anfänglich völlig isoliert in dem Bindegewebe des transversalen Muskelseptums, durch eine breite Muskelschichte vom oberen Bogen getrennt. Die später ebenfalls selbständig auftretenden Querfortsatzanlagen repräsentieren sich als Knorpelzapfen, die von der Basis des oberen Bogens nach außen verlaufen und gleich den Rippen aus einer Vorknorpelanlage hervorgehen. Rippe und Querfortsatz entwickeln sich selbständig voneinander weiter, treten aber bald vermittelst einer Brücke von zerstreuten Knorpelkernen miteinander in Fühlung, um endlich vollständig zusammenzufließen. Der Knorpel des Querfortsatzes ist ursprünglich von dem des oberen Bogens deutlich durch eine Knochenschichte getrennt, nach deren Resorption erst eine Verschmelzung beider Knorpel stattfindet. Als Muttergewebe des Querfortsatzes führt der Autor das Perichondrium des oberen Bogens

download unter www.biologiezentrum.at

sowie die „skeletogene Schichte" GEGENBAURS an, als Muttergewebe der Rippe das intermuskuläre Bindegewebe. In dem als „Querspange" beschriebenen Rippenteil erkennt der Verfasser einen nachherigen Auswuchs der Rippe. — In der darauf erschienenen Erwiderung schränkte GÖTTE (18) seine früheren Angaben einigermaßen ein. Er gibt wohl zu, daß entgegen seiner früheren Behauptung Querfortsatz und Rippe nicht in continuo knorpelig aus dem oberen Bogen hervorwachsen; doch sei von allem Anfange ein von FIECK übersehener vorknorpeliger Zusammenhang zwischen Rippe, Querfortsatz und oberen Bogen vorhanden, welcher den genetischen Zusammenhang aller dieser Teile beweise. Dem Umstande, daß die Knorpelbildung getrennt vor sich gehe, könne nicht das Hauptgewicht zugeschrieben werden. — Gegen die letztere Deutung GÖTTES nehmen HASSE und BORN (19) Stellung, welche die entwicklungsgeschichtlichen Befunde FIECKS bestätigen. HASSE hält es für ungerechtfertigt, wenn GÖTTE einzig und allein auf Grund der bindegewebigen Anlage einen ursprünglichen kontinuierlichen Zusammenhang zwischen Rippe, Querfortsatz und oberen Bogen annimmt; er hält eben das Auftreten des Knorpels für das Wesentliche. Die strenge Berücksichtigung des bindegewebigen Stadiums führe zu Ungeheuerlichkeiten, da man dann schließlich das ganze intermuskuläre Bindegewebe als Rippenanlage bezeichnen müßte, obwohl aus demselben noch andere Gebilde (Gefäße, Nerven) hervorgehen. — Ein genetischer Zusammenhang zwischen Rippe, Querfortsatz und oberem Bogen wurde späterhin wieder von GERSTÄCKER (13) befürwortet, welcher auf Grund von Studien an Säugerskeletten Rippe und Querfortsatz als Differenzierungsprodukte derselben Art von Anhängen der oberen Bogen betrachtet und die Anfügung des Rippensystems an andere Wirbelbestandteile als sekundäre bezeichnet. Er verfällt in einen alten Irrtum, wenn er die Vierfüßerrippen mit den Hämalbogen des Schwanzes vergleicht. — Die zweite eingehendere Arbeit über die Entwicklung des Rippensystems von *Triton* verdanken wir KNICKMEYER (22). Leider konnte ich mir diese Arbeit nicht verschaffen; soviel ich aber aus der Abhandlung von GÖPPERT entnehme, stimmen die Resultate KNICKMEYERS im allgemeinen mit den Befunden von FIECK überein, ergänzen dieselben aber in wesentlichen Punkten. Nach KNICKMEYER hängen Rippe und Querfortsatz im Vorknorpelstadium zusammen, sind dagegen dem oberen Bogen nur angelehnt. Die Knorpelbildung findet später für Rippe und Querfortsatz gesondert statt, woraus der Verfasser auf eine selbständige Entwicklung beider schließt. Für die „Querspange"

download unter www.biologiezentrum.at

der Rippe hat der Autor gefunden, daß dieselbe einen eigenen Verknorpelungspunkt besitze. Ein derartiger Befund gibt natürlich der Lehre von der Duplizität der Rippe einen festen Stützpunkt. — Diesen Angaben von FIECK, HASSE und KNICKMEYER betreffs der selbständigen Entwicklung der Rippe stimmt auch RABL (28) bei, und zwar auf Grund ähnlicher Befunde an den nach seiner Ansicht mit den Vierfüßerrippen homologen Selachierrippen. — In neuerer Zeit wurde die selbständige Entwicklung der echten Rippen (Lateralrippen, obere R.) besonders von EIMER (8) befürwortet, welcher dieselben als gesonderte Bildungen des septalen Bindegewebes betrachtet und ihre Beziehungen zum Wirbel als sekundäre bezeichnet. Er stützt seine Behauptungen vorwiegend darauf, daß es bei den Fischen unmöglich sei, eine scharfe Grenze zwischen echten Rippen und Fleischgräten festzustellen, indem man einen allmählichen Übergang beider beobachten kann, ferner daß bei den Fischen Beziehungen der echten Rippen zu einem bestimmten Wirbelbestandteil nicht vorliegen, sondern vielmehr die verschiedensten Befestigungsarten am Wirbel und nicht minder die gänzliche Unabhängigkeit der Rippen vom Wirbel in den Bauchrippen realisiert seien. Die echten (oberen) Rippen sind somit nichts anderes als Fleischgräten, welche bei den Vierfüßern zu mächtigen Gebilden herangewachsen und sekundär in bestimmte Beziehungen zum Wirbel getreten sind.

Die gegenwärtig am meisten verbreitete Auffassung über den Ursprung der Vierfüßerrippen wurde im wesentlichen durch die Untersuchungen von GÖPPERT (14, 15) begründet, wenngleich schon früher WIEDERSHEIM (32) dieselbe kurz angedeutet hat. Dieser Auffassung zufolge betrachtet man die Vierfüßerrippen als Abkömmlinge der unteren Bogenschenkel der Fische, deren Reste noch in den Querfortsätzen der Amphibien mehr oder minder deutlich nachgewiesen werden können. GÖPPERT geht von der Ansicht aus, daß die Selachierrippen mit den Vierfüßerrippen homolog seien und beginnt seine Untersuchungen bei *Menobranchus lateralis*. Die unteren Querfortsätze von *Menobranchus* bestehen aus zwei knorpeligen Wurzeln, aus einer ventralen, welche unterhalb der Vertebralgefäße liegt und am Wirbelkörper ihren Ansatzpunkt findet, und einer dorsalen, welche seitlich die Vertebralgefäße flankiert und sich alsbald am oberen Bogen anlagert. Die ventrale Wurzel des unteren Querfortsatzes zeigt nun am Beginne des Schwanzes ein eigentümliches Verhalten: sie verschmilzt daselbst mit der Basis des unteren Bogens. Aus diesem Verhalten erkennt GÖPPERT, daß

download unter www.biologiezentrum.at

die ventrale Wurzel des unteren Rippenträgers von *Menobranchus* eine vollständige Übereinstimmung mit dem unteren Bogenschenkel (Basalstumpf) der Selachier zeigt und somit mit dem letzteren zu homologisieren sei. An der Hand der Ontogenie erläutert GÖPPERT ferner, daß der dorsale Anteil des unteren Rippenträgers, welcher die Verbindung mit dem oberen Bogen eingeht, phylogenetisch jünger sei, einen Auswuchs des ventralen Anteiles (Basalstumpf) darstelle und speziell als eine Neuerwerbung der Amphibien angesehen werden müsse. Da derselbe vom Knorpel des oberen Bogens meistens durch eine Knochenschicht getrennt ist, könnten irgendwelche genetische Beziehungen zu letzterem nicht abgeleitet werden. Bei *Salamandra* hat sich der Basalstumpf zum großen Teil nur mehr in Form einer unscheinbaren Knochenspange erhalten, während vorwiegend der sekundäre dorsale Anteil als Querfortsatz imponiert. Daß im Schwanze eine Verbindung jenes Basalstumpfrestes (Knochenspange) mit dem unteren Bogen nicht stattfindet, erscheine bei der starken Rückbildung dieses Gebildes nicht auffällig. Dagegen bezeugen nach GÖPPERT wieder die Gymnophionen in unzweifelhafter Weise die Natur ihrer Querfortsätze als Basalstümpfe. Die Querfortsätze der Gymnophionen (dieselben besitzen nur untere) sind nach ihrer Lage unterhalb der Vertebralgefäße mit den ventralen Wurzeln des Menobranchusquerfortsatzes vergleichbar; dieselben rücken am Beginne des Schwanzes nach abwärts bis an den Wirbelkörper und gehen an den folgenden Wirbeln vollständig in die unteren Bogen auf, wobei aber in allen Fällen eine Verbindung mit dem oberen Bogen erhalten bleibt. — DAVISON (6) hat an der Wirbelsäule von *Amphiuma* gefunden, daß die Anlage der Rippenträger mit jener der Hämalbogen nicht in Verbindung stehe, sondern aus der Basis der Neuralbogen abzuleiten sei. Die Basalstümpfe, die unter der *Arteria vertebralis* verlaufen und sich distal mit den Rippenträgern verbinden, entstehen als später verknöcherndes Ligament (zitiert nach den Neapler Jahresberichten). — Die konsequente Durchführung der GÖPPERTschen Ansicht zwingt uns zur Annahme einer Spaltung des ursprünglichen Basalstumpfes der Vierfüßer in zwei Teile, von denen der eine die Bildung des Hämalbogens im Schwanze besorgt, während der andere zum Querfortsatze wird und an seinem distalen Ende die Lateralrippe entwickelt. SCHAUINSLAND (30), der ganz auf dem Boden der GÖPPERTschen Ansicht steht, will nun bei gewissen Fischen *(Laemargus, Amia)* Anhaltspunkte für die Möglichkeit einer Spaltung des unteren Bogenschenkels gefunden haben. Indem er dieses Verhalten mit den

download unter www.biologiezentrum.at

Tetrapoden vergleicht, glaubt er der GÖPPERTschen Ansicht einen neuen Stützpunkt gebracht zu haben. — Nach der Ansicht von HATSCHEK (mündliche Mitteilung) handelt es sich im Rippensysteme der Vierfüßer um eine ursprünglich einheitliche Bildung, in der es erst sekundär zu einer Abgliederung in einen Querfortsatz und eine bewegliche Rippe gekommen ist. Das Rippensystem als Ganzes nimmt aber eine selbständige Entwicklung und verschmilzt nur sekundär mit dem einen oder anderen Wirbelbestandteil. HATSCHEK stützt sich dabei auf die Tatsache, daß das Rippensystem in der Reihe der Tetrapoden die verschiedensten Verschiebungen erleiden kann, die wahrscheinlich durch eine Verlagerung des Interstitiums zu erklären sind. Eine allmähliche Verschiebung des Rippensystems nach abwärts beobachten wir beispielsweise sehr deutlich in der hinteren Körperregion von *Ichthyosaurus* und in extremer Weise zeigt sich endlich in der Halsregion des Krokodils eine solche Verlagerung bis an das untere Bogensystem (Interzentren). So sei es auch denkbar, daß bei *Menobranchus* in der Schwanzregion eine Verschiebung des Rippensystems nach abwärts und eine Verbindung mit dem unteren Bogen eingetreten sei, ohne daß man dabei an eine Entstehung aus dem letzteren denken müsse.

B. Eigene Beobachtungen.

Als Untersuchungsobjekte verwendete ich vornehmlich die *Salamandra maculosa*, von der mir die verschiedensten Stadien des Embryonal- und Larvenlebens bis zur Metamorphose zur Verfügung standen. Zum Zwecke des Studiums bediente ich mich der Methode der Längs- und Querschnittserien.

Von den knorpelig präformierten Teilen der Wirbelsäule tritt in der Entwicklung zuerst das obere und untere Bogensystem auf. Der Vollständigkeit halber möchte ich zunächst einiges über die erste Anlage der beiden Bogen vorausschicken. Die oberen Bogen, welche die Bildung des Neuralkanales besorgen (Neuralbogen), treten im ganzen Bereiche der Wirbelsäule in typischer Ausbildung auf. Die unteren Bogen dagegen, die wir mit dem Rippensystem der Fische vergleichen, haben sich bei den Vierfüßern nur in geringer Ausdehnung, als die den Kaudalkanal bildenden Hämalbogen des Schwanzes erhalten. Als Rudimente von unteren Bogen im Rumpfe (Interzentren) dürften wohl die von GÖPPERT an einer Salamanderlarve gefundenen kleinen Knorpelchen an der Basis des Wirbels anzusprechen sein. Von ihnen konnte ich leider an den

download unter www.biologiezentrum.at

untersuchten zwanzig Individuen keine Spur sehen. Die Bildung beider Bogen und der an ihnen später auftretenden Anhänge geschieht aber nicht an allen Teilen der Wirbelsäule gleichzeitig, sondern wir sehen die Entwicklung an zwei Punkten, am 1. Rumpfwirbel und am Kreuzbeinwirbel einsetzen und von da nach rückwärts weitergreifen. Dieser Umstand gestattet es, an einem und demselben Tiere verschiedene Entwicklungsstadien beobachten zu können. Beide Bogensysteme entwickeln sich aus dem axialen Bindegewebe an der Grenze zweier Muskelsegmente, dort, wo sich bereits die erste Anlage des knöchernen Wirbelkörpers in Form einer dünnen, doppelkegelförmigen, die Chorda umschließenden Knochenhülse befindet. Daselbst beobachtet man zuerst jederseits eine starke Wucherung des axialen Bindegewebes, welche vom Wirbelkörper ausgehend, sich später nach aufwärts um das Rückenmark, bzw. nach abwärts um die Schwanzgefäße ausdehnt. In der bindegewebigen Anlage des oberen Bogens geht die erste Knorpelabscheidung zunächst in unmittelbarer Anlagerung an den knöchernen Wirbelkörper vor sich, und zwar gesondert auf der rechten und linken Seite. Die beiden knorpeligen Bogenhälften umwachsen sodann allmählich das Rückenmark, bis sie sich dorsal in der Medianlinie zu einem vollständigen Bogen schließen. Die Bildung des unteren Bogensystems geht parallel mit der Entwicklung des korrespondierenden oberen Bogens, so daß man beide Bogensysteme an demselben Wirbel im gleichen Entwicklungsstadium antrifft. Auch die unteren Bogen setzen sich aus einer rechten und linken Hälfte zusammen, deren Knorpel selbständig in unmittelbarem Anschluß an den Wirbelkörper entstehen, die Schwanzgefäße umwachsen und sich in der Mediane schließlich vereinigen; hierauf kommt es noch zur Bildung eines kurzen, unpaaren Dornfortsatzes. Zu bemerken wäre noch, daß die unteren Bogen eine nach hinten geneigte Stellung einnehmen. Bei *Salamandra* treffen wir dieselben vom 3., mitunter auch vom 2. Kaudalwirbel bis an das Ende des Schwanzes an, wobei die vorderen mancherlei Vereinfachungen und Rückbildungen erkennen lassen. An diesen erscheinen nämlich die knorpeligen Bogenbasen einander stark genähert, so daß dieselben in der Mitte zur Berührung kommen und nur durch eine Knochenschichte von einander getrennt werden. An den zwei vordersten Schwanzbogen (3. und 4. Kaudalwirbel) endlich verschmelzen die Bogenbasen vollständig zu einem unpaaren Stücke, aus dem die beiden Bogenhälften ihren Ausgangspunkt nehmen (Fig. 10 *a*). Am vordersten kommen überdies die Bogenhälften distal nicht mehr zur Vereinigung. An einem

Exemplar fand ich auch noch am 2. Kaudalwirbel ein Rudiment eines unteren Bogens in Form eines unpaaren Knorpelchens vor, welches also nur mehr den verschmolzenen Bogenbasen entspricht und mit Recht als ein typisches Interzentrum angesprochen werden könnte.

Ich komme jetzt zur Beschreibung der ersten Anlage der an den oberen Bogen auftretenden Rippenanhänge. Vorher habe ich aber auf eine Erscheinung aufmerksam zu machen, welche für die Auffassung des folgenden von Wichtigkeit ist. Die Entwicklung des oberen Bogens, welche am 1. Rumpfwirbel noch während des Embryonallebens beginnt, setzt in ziemlich rascher Folge auch an den übrigen Wirbeln ein, so daß die ausschlüpfenden Larven fast sämtliche oberen Bogen besitzen. Die Entwicklung des Rippensystems geht dagegen nicht parallel mit der des oberen Bogens; dieselbe beginnt wohl auch noch während des Embryonallebens am 2. Rumpfwirbel, pflanzt sich aber langsamer auf die folgenden Wirbel fort, so daß das Rippenpaar des letzten Rumpfwirbels erst in sehr vorgerückten Larvenstadien zur Anlage kommt. Es entspricht also einem bestimmten Entwicklungsstadium des oberen Bogens nicht in allen Regionen der Wirbelsäule der gleiche Entwicklungszustand des Rippensystems; während das letztere an den vorderen Rumpfwirbeln bei sehr unentwickeltem oberen Bogen auftritt, erscheint es an den hintersten Wirbeln bei bereits ziemlich ausgebildetem Bogen. Zur Darstellung der ersten Entwicklungsvorgänge des Rippensystems wähle ich den 6. Wirbel eines ca. 22 *mm* langen Salamanderembryos. An diesem Wirbel erscheint wohl der obere Bogen dorsal bereits geschlossen, er entbehrt aber noch vollständig eines knöchernen Überzuges. Der Wirbelkörper ist natürlich bereits angelegt, der Intervertebralknorpel noch größtenteils bindegewebig. Das erste Entwicklungsstadium des Rippensystems stellt sich an diesem Wirbel folgendermaßen dar: An der Basis des oberen Bogens tritt in der Höhe des Interstitium laterale eine ziemlich deutlich umgrenzte, rundliche Wucherung von Bindegewebszellen auf (Fig. 1 *a*). Verfolgt man die Serie nach vorwärts, so sieht man von dieser Bindegewebswucherung eine schmale Straße von Bindegewebszellen nach abwärts ausgehen, welche mit einer leichten Wendung nach vorn schräg gegen den Wirbelkörper zu verläuft, um sich an der halben Höhe des letzteren anzusetzen. Auf diese Weise wird mit dem Wirbelkörper und oberen Bogen eine Lücke angedeutet, durch welche die *Arteria vertebralis collateralis* verläuft. Die beschriebene Anlage ist in ihrem proximalen Teile im

download unter www.biologiezentrum.at

axialen Bindegewebe eingebettet und geht daselbst unmittelbar in das Perichondrium des oberen Bogens über (Fig. 1 *b* u. *c*). Distal erstreckt sie sich in das Interstitium hinein in Form eines Bindegewebsstranges, welcher in der Durchschnittslinie des Interstitiums und transversalen Muskelseptums gelegen ist. Diese Bildung ist daselbst eine Strecke weit peripher zu verfolgen, verliert sich aber später allmählich im septalen Bindegewebe. Vergleicht man mit diesem Stadium die weiter hinten folgenden Wirbel, welche noch viel weniger entwickelt sind, so beobachtet man, daß an den letzteren diese bindegewebige Anlage noch nicht so weit peripher vorgeschritten ist und schließlich überhaupt nur auf einen kleinen medialen Anteil beschränkt ist; daraus ergibt sich, daß diese bindegewebige Wucherung vom Wirbel ausgeht und sich von da peripher weiterentwickelt. Wir wollen das Entwicklungsstadium des Rippensystems, welches wir jetzt kennen gelernt haben, als bindegewebiges oder „vorknorpeliges" bezeichnen. An Fig. 1 *b* sehen wir dasselbe aus einem schmalen distalen und breiteren medialen Anteil zusammengesetzt. Vorgreifend will ich schon jetzt erwähnen, daß der starke mediale Teil die Anlage des (unteren) Querfortsatzes, der schwächere laterale dagegen die Anlage der Rippe darstellt. Von Bedeutung erscheint nun bis jetzt die Feststellung der Tatsache, daß Rippe und Querfortsatz in ihrem ersten, vorknorpeligen Stadium eine kontinuierliche Anlage darstellen, welche von der Skelettachse ausgeht und von da gegen die Peripherie auswächst. Manche Autoren erörtern nun die Frage, aus welcher Bindegewebsschichte die besprochenen Anlagen ihren Ursprung nehmen. Fieck leitet den medialen Abschnitt (Querfortsatz) vom Perichondrium des oberen Bogens und vom axialen Bindegewebe (skeletogene Schichte Gegenbaurs), den lateralen (Rippe) vom intermuskulären Bindegewebe (Fasziengewebe) ab. Für diese Angaben konnte ich aber keinen Anhaltspunkt finden; viel begründeter erscheint es mir dagegen, in dem septalen Bindegewebe den Ursprung der Rippe zu suchen; da der Querfortsatz mit der Rippe eine einheitliche Anlage darstellt, so dürfte er auch mit dieser eine gemeinsame Genese haben. Für letzteren käme nur noch das perichordale Bindegewebe in Betracht.

In dieser einheitlichen bindegewebigen Anlage beobachten wir alsbald den Übergang in das nächstfolgende, das knorpelige Stadium. Dabei ergeben sich für die verschiedenen Regionen der Wirbelsäule einige Differenzen, weshalb es notwendig erscheint, die Entwicklungsvorgänge in den einzelnen Abschnitten getrennt darzustellen.

Ich beginne nun die Veränderungen auseinanderzusetzen, welche sich in der vorderen Rumpfhälfte (2.—7. Wirbel) abspielen. Dabei haben wir vor allem den Entwicklungszustand des oberen Bogensystems genau zu berücksichtigen. Wie ich schon früher erläutert habe, tritt die Anlage des Rippensystems im vorderen Rumpfabschnitte zu einer Zeit auf, in welcher die oberen Bogen ziemlich unentwickelt sind; das breite Knorpeldach des oberen Bogens mit den daran befindlichen Gelenkfortsätzen ist noch nicht zur Ausbildung gekommen oder die beiden Bogenhälften sind überhaupt noch nicht zu ihrem dorsalen Schlusse gekommen. Worauf ich aber besonders hinweisen muß, ist der Umstand, daß die Abscheidung einer perichondralen Knochenschichte noch nicht stattgefunden hat. Die folgenden Angaben beziehen sich auf die vordersten Wirbel eines ca. 18 *mm* langen Embryos. Die erste Knorpelabscheidung erfolgt in jenem Abschnitte der Vorknorpelanlage des Rippensystems, welchen ich früher als erste Anlage der Rippe bezeichnet habe. In kurzem Abstande vom oberen Bogen sehen wir daselbst eine stärkere Wucherung der Bindegewebszellen, Umwandlung der spindelförmigen Bindegewebselemente in die rundlichen Knorpelelemente und gleichzeitig die Abscheidung von hyaliner Grundsubstanz eintreten. Verfolgt man die Wirbel nach vorn, so findet man an jedem vorderen Wirbel den Prozeß weiter vorgeschritten, als dessen Resultat man endlich ein kleines, dünnes Knorpelstäbchen erkennt, welches an der Oberfläche noch dicht von Vorknorpel überdeckt ist, auf dessen Kosten es seinen Umfang vergrößert. Dabei ist dieses Gebilde der vorknorpeligen Anlage des Querfortsatzes eng angelagert (Fig. 2 *e a*). Aus demselben geht, wie leicht zu erkennen ist, die Hauptmasse der späteren Rippe hervor. Nachdem sich die Rippe in der geschilderten Weise angelegt hat, beginnt auch der Knorpel des (unteren) Querfortsatzes aufzutreten. Von dem Bindegewebszellenmaterial, welches oben als vorknorpelige Anlage des Querfortsatzes bezeichnet wurde, beginnt in der dem oberen Bogen dicht anliegenden Schichte ein Knorpelbildungsprozeß; dabei lagern sich die jungen Knorpelzellen unmittelbar dem Knorpel des Bogens an und auch die neu auftretende Grundsubstanz fließt derart mit der des oberen Bogens zusammen, daß eine Abgrenzung beider Knorpel nicht möglich ist. Der ganze Prozeß erweckt den Eindruck, als ob es sich hier um einen Auswuchs des oberen Bogens handelte, wie es auch schon von mancher Seite gedeutet wurde (Fig. 2 *a*). Indem später die Knorpelbildung weitergreift, stellt sich an einem älteren Embryo der Querfortsatz als eine starke buckelförmige Erhebung

download unter www.biologiezentrum.at

der oberen Bogenbasis dar, welche mit der gesonderten knorpeligen Rippenanlage nur durch Vorknorpel zusammenhängt.

Zum Studium der entsprechenden Entwicklungsvorgänge in der hinteren Rumpfhälfte müssen wir bereits eine 30 *mm* lange Larve verwenden, denn ich habe schon früher auseinandergesetzt, daß das Rippensystem an den rückwärtigen Wirbeln ziemlich spät zur Entwicklung kommt. Wenn wir an einem rückwärtigen Wirbel die erste Knorpelanlage im Bereiche des Rippensystems beobachten, befindet sich der obere Bogen bereits in einem ziemlich vorgeschrittenen Entwicklungszustande. Die Veränderungen und Neubildungen, welche an demselben vor sich gegangen sind, will ich an späterer Stelle besprechen, möchte aber vorläufig bloß feststellen, daß an der lateralen Fläche desselben bereits eine perichondrale Knochenschichte von größerer oder geringerer Dicke aufgetreten ist. In dem Vorknorpelstadium, bezüglich dessen ich gegen früher nichts abweichendes zu konstatieren habe, findet die Bildung von Knorpelsubstanz zuerst im medialen Teile im Bereiche des Querfortsatzes statt, welcher hier im Gegensatze zu der vorderen Rumpfhälfte der Entwicklung der Rippe auch fernerhin vorauseilt. Bezüglich der Art und Weise der Knorpelbildung beobachten wir auch hier zunächst in der dem oberen Bogen anliegenden Schichte des Vorknorpels den Prozeß der Knorpelabscheidung eingeleitet, der sich sodann peripher fortsetzt. Trotzdem der erste Knorpel in unmittelbarer Anlagerung an den oberen Bogen auftritt, ist eine Vereinigung der Knorpelgewebe beider Gebilde wegen der sie trennenden Knochenschichte ausgeschlossen (Fig. 2 *b* und *e* β). Somit scheint eine Beteiligung des oberen Bogens an der Bildung des Querfortsatzes in diesem Falle nicht möglich, sondern wir müssen vielmehr zugeben, daß der Querfortsatz eine selbständige Entwicklung genommen hat. Die Knochenlamelle kann nach Anlagerung des Querfortsatzes an dieser Stelle ihre Dicke nicht mehr vergrößern, da die Osteoblasten daselbst zugrunde gegangen sind. Anderseits habe ich aber auch nirgends eine Resorption derselben beobachten können, wie dies von einigen Forschern behauptet wird; die Knochenlamelle ist in allen späteren Entwicklungsstadien bis zur Metamorphose in ihrer ursprünglichen Anlage zu verfolgen. Es kommt nicht selten vor, daß dieselbe beim Auftreten des Querfortsatzes noch nicht kontinuierlich angelegt ist, sondern Lücken enthält, die dann nach Anlagerung des Querfortsatzes als Fenster erscheinen; letztere sind also nicht auf Resorptionserscheinungen, sondern auf unvollkommene Entwicklung zurückzuführen.

download unter www.biologiezentrum.at

Ich habe nun noch in Kürze die entsprechenden Verhältnisse in der Sakral- und Schwanzregion zu skizzieren. Wie schon einleitend bemerkt wurde, beginnt die Entwicklung aller knorpeligen Wirbelteile am 1. Rumpf- und am Sakralwirbel ziemlich gleichzeitig und erstreckt sich von da fortschreitend auch auf die folgenden Wirbel. Wir treffen daher bei Embryonen, welche gerade erst in der vordersten Rumpfregion die oberen Bogen entwickelt haben, dieselben auch am Sakrum und im vordersten Schwanzabschnitte bereits angelegt. Vom 3. Kaudalwirbel angefangen, treten dann parallel mit den oberen Bogen auch die entsprechenden unteren auf. Die Entwicklung beider Bogensysteme geht fernerhin ziemlich rasch auch auf den rückwärtigen Schwanzabschnitt über, so daß die jungen Larven bereits sämtliche Bogen des Schwanzes besitzen. Analog den Verhältnissen des Rumpfes tritt das Rippensystem am Sakrum und an den vordersten Schwanzwirbeln sehr früh auf. Es ist zunächst die Sakralrippe, deren knorpelige Anlage noch während des Embryonallebens zu beobachten ist. Dieselbe wächst bald zu einem mächtigen Gebilde heran, welches frühzeitig mit dem Beckengürtel in Beziehung tritt. Bald nach der Anlage der Rippe tritt auch der dazu gehörige Querfortsatz in der Entwicklung auf. An den folgenden Schwanzwirbeln ist von einer Rippenanlage zunächst nichts zu sehen, wir können an ihnen vorläufig bloß die Anlage von Querfortsätzen konstatieren. Dabei ist zu beachten, daß sich die Bildung der letzteren sehr langsam von den vorderen auf die hinteren Wirbel fortpflanzt. Obwohl die Bildung des Querfortsatzes am 1. Kaudalwirbel im frühesten Larvenstadium stattfindet, besitzt die Larve in Verwandlung erst an vier bis sechs Schwanzwirbeln knorpelige Querfortsätze. Ähnlich wie im Bereiche des vorderen Rumpfes sehen wir auch am Sakrum und den zwei vorderen Kaudalwirbeln, an denen die Anlage der Querfortsätze bei sehr jungen und jeglicher Knochenhülse entbehrenden oberen Bogen auftritt, den Knorpel des Querfortsatzes in unmittelbarer Anlagerung an den Knorpel des oberen Bogens auftreten, aus letzterem also gleichsam herauswachsen. Vom 3. Kaudalwirbel angefangen beginnt die Entwicklung der Querfortsätze erst, nachdem am oberen Bogen bereits eine Knochenlamelle aufgetreten ist, welche von allem Anfang an eine scharfe Grenze zwischen Bogen und Querfortsatz bezeichnet. In diesem Falle werden wir wie in der hinteren Rumpfhälfte eine selbständige Entwicklung des Querfortsatzes zu konstatieren haben. Überblicken wir nun die ganze Wirbelsäule, so sehen wir zwei Modi der Entwicklung des Querfortsatzes: scheinbares Hervor-

download unter www.biologiezentrum.at

wachsen desselben aus dem oberen Bogen im Vorderrumpfe und an der Schwanzwurzel, selbständige Entwicklung desselben an den übrigen Teilen der Wirbelsäule. Dabei ist es aber nicht möglich anzugeben, an welchem Wirbel die selbständige Entwicklung des Querfortsatzes beginnt, da die Grenze sehr großen Schwankungen unterliegt. Ich habe zwei Individuen untersucht, an denen sich die Querfortsätze durchaus selbständig anlegten. In diesem Falle erkannte ich aber, daß die erste Anlage derselben auch an den vordersten Rumpfwirbeln sehr spät erfolgte, zumindest in jenem Stadium, in welchem der obere Bogen bereits Knochen entwickelt hatte. Bezüglich der Befestigungsweise des (unteren) Querfortsatzes am oberen Bogen wäre nachträglich noch zu bemerken, daß ersterer in der hinteren Rumpfhälfte eine geringfügige, aber immerhin wahrnehmbare dorsale Verschiebung an letzterem erkennen läßt. Dieselbe ist mit etwas größerer Deutlichkeit auch an den letzten Querfortsätze tragenden Kaudalwirbeln zu beobachten.

Bevor ich die weitere Entwicklung des Rippensystems bespreche, möchte ich in Kürze auseinandersetzen, welche Veränderungen seither am oberen Bogensysteme vor sich gegangen sind, bzw. sich während der folgenden Entwicklungsstadien abspielen werden. Ich habe erwähnt, daß die beiden knorpeligen Bogenhälften das Rückenmark umwachsen und sich dorsal endlich zu einem vollständigen Bogen schließen; das oberste Stück des nunmehr geschlossenen Bogens beginnt sodann in Form eines dachförmigen Vorsprunges nach hinten auszuwachsen. Gleichzeitig entwickeln sich in entsprechender Weise nach vorn jederseits zwei stabförmige Fortsätze, welche bald dem rasch entgegenwachsenden Bogendache des vorangehenden Wirbels begegnen und die vorderen Gelenkfortsätze darstellen. In diesem Stadium beginnt nun auch an dem nach rückwärts ausladenden Bogendache die Entwicklung zweier Fortsätze, welche sich über die vorderen Gelenkfortsätze des nachfolgenden Wirbels legen und mit ihnen später zur Bildung eines Gelenkes zusammentreten (hintere Gelenkfortsätze). Zur Ausbildung eines veritablen Dornes kommt es nicht; es findet bloß eine leistenförmige Erhebung des Knorpels an der Dorsalseite des Bogendaches statt, welche eventuell als Andeutung eines Dornfortsatzes angesehen werden könnte. Den Ossifikationsprozeß, der schon jetzt einsetzt, will ich im Zusammenhange erst später besprechen.

Wir kehren nun wieder zur Entwicklungsgeschichte des Rippensystems zurück; im Interesse einer möglichst synchronisti-

download unter www.biologiezentrum.at

schen Darstellung der Entwicklung aller zum Rippensystem gehörigen Teile ist es gelegen, an dieser Stelle die ersten Ansätze zu jenen Gebilden zu beschreiben, welche als Querspange der Rippe (Nebenspange) und als dazugehöriger oberer Querfortsatz bekannt sind. Noch an älteren Embryonen ist dicht oberhalb des jungen Querfortsatzes und des proximalen Teiles der Rippenanlage eine Wucherung von Bindegewebe im Transversalseptum zu beobachten; da dieselbe in unmittelbarem Anschlusse an die genannten Teile auftritt und von ihnen aus in dorsaler Richtung weiterwächst, ist zu schließen, daß diese Bindegewebswucherung genetisch nichts anderes als eine Verbreiterung der vorknorpeligen Anlage des Rippensystems an seinem proximalen Ende darstellt. Diese Anlage ist dem Perichondrium des oberen Bogens mit breiter Basis angelagert, verschmälert sich aber peripheriewärts rasch und verliert sich bald im Perichondrium der Rippe. So erhalten wir eine flächenhafte, dreiseitig begrenzte Vorknorpelanlage, welche uns die Grundlage zur Entwicklung des oberen Querfortsatzes und dorsalen Rippenkopfes darstellt. — Zum Studium der weiteren Entwicklungsvorgänge am unteren Querfortsatze wählen wir einen vorderen Rumpfwirbel einer jungen Larve. Wir haben den Querfortsatz in jenem Zustande verlassen, in welchem er sich im Vorderrumpf als eine starke buckelförmige Vorwölbung der Bogenbasis repräsentiert; der übrige noch vorknorpelige Anteil setzt sich nach rückwärts in eine die Vertebralarterie umgreifende Bindegewebsstraße fort und steht distal in kontinuierlichem Zusammenhange mit der knorpeligen Rippenanlage. Der Knorpel des Querfortsatzes wächst nun rasch, bis der ganze Vorknorpel desselben in hyalinen Knorpel umgewandelt erscheint, bleibt aber von der Rippe immer noch durch eine Knorpelschichte getrennt. Im Verlaufe der Weiterentwicklung erkennt man nun, daß der Querfortsatz in der Richtung der obenerwähnten Bindegewebsstraße nach abwärts zu wachsen und dabei die Vertebralgefäße bogenförmig zu umgreifen beginnt (Fig. 4). Ein Vordringen der Knorpelbildung bis an den Wirbelkörper findet in der Regel nicht statt; das Stück, welches noch fehlt, um den Bogen um die Vertebralarterie zu schließen, wird nicht knorpelig angelegt, sondern erscheint sofort knöchern. Die Zellen der genannten Bindegewebsstraße scheiden eine Substanz aus, die sich an der braunen Färbung mit Orange als Knochensubstanz verrät; die einzelnen Knochenpartikelchen fließen dann zusammen und bilden eine knöcherne Spange, welche die Verbindung des Querfortsatzes mit dem Wirbelkörper herstellt (Fig. 6).

download unter www.biologiezentrum.at

Eine an der Oberfläche liegende Periostschichte ermöglicht noch ein späteres Wachstum in die Länge wie in die Dicke. Die Knochenspange hat eine variable Ausdehnung, welche davon abhängt, wie weit die Knorpelanlage des Querfortsatzes heruntergewachsen ist. Ich habe einen Fall beobachtet, in welchem der Knorpel des Querfortsatzes die Vertebralarterie vollständig umwachsen hat und sich nur mit Hilfe eines ganz minimalen Knochenstückchens am Wirbelkörper befestigte. Solche Fälle sind bei *Salamandra* selten, erscheinen dagegen bei anderen Formen *(Menobranchus)* als Regel. Die Höhe, in welcher sich die Knochenspange am Wirbelkörper ansetzt, ist nicht konstant; während in der Mehrzahl der Fälle die Knochenspange in halber Höhe am Wirbelkörper inseriert, beobachten wir auch manchmal ein Hinabrücken derselben bis an die Basis des Wirbelkörpers (Fig. 6). In dem jetzt beschriebenen Stadium tritt der Querfortsatz an den vorderen Wirbeln bereits in Beziehungen zur knorpeligen Rippe, deren Weiterentwicklung den Gegenstand des folgenden Abschnittes bilden wird.

Als erste knorpelige Anlage der Rippe haben wir ein kleines, im Interstitium gelegenes Knorpelstäbchen kennen gelernt, welches an den vorderen Wirbeln der Entwicklung des Querfortsatzes vorausgeeilt war. Da sich aber die Entwicklung der Rippe auf die hinteren Wirbel viel langsamer fortpflanzt als die der Querfortsätze, so folgt, daß sich rückwärts das umgekehrte Verhältnis einstellen wird. Der Querfortsatz wird bereits eine ansehnliche Größe erreicht haben, wenn das Auftreten der knorpeligen Rippe einsetzt. Ferner müssen wir noch folgendes beachten: in der vorderen Region des Rumpfes entsteht die erste Anlage der knorpeligen Rippe in enger Nähe des Querfortsatzes, und die sie trennende Vorknorpelschichte ist sehr schmal, so daß man an der Kontinuität und Zusammengehörigkeit beider Bildungen nicht zweifeln kann. Je weiter wir nach rückwärts gehen, um so mehr sehen wir die knorpelige Rippenanlage distal rücken, wobei aber der Zusammenhang mit dem Querfortsatz überall durch eine Vorknorpelpartie hergestellt bleibt. Zur Demonstration der ersten Knorpelanlage von Querfortsatz und Rippe leistet uns also ein mittlerer Rumpfwirbel die besten Dienste; er zeigt uns beide Gebilde nebeneinander im selben Entwicklungsstadium, außerdem läßt er sehr deutlich das völlig getrennte Knorpelauftreten für Querfortsatz und Rippe erkennen, die aber durch eine schmale Vorknorpelstraße im Zusammenhang stehen (Fig. 2 *c, d*). Die Rippe wächst nun an beiden Enden weiter und nimmt dabei auch entsprechend an

Dicke zu, so daß sich dieselbe immer mehr dem Querfortsatz nähert. Infolge der engen Anlagerung beider Teile im Vorderrumpfe und der starken Entwicklung der Rippe kommt es hier frühzeitig zu einem Zusammentreffen beider Knorpel, die schließlich ganz ineinanderfließen. Dabei sind beide Gebilde noch relativ sehr jung. Weiter rückwärts kommt es aus den angeführten Gründen nicht so früh zu einer Verschmelzung, und wir sehen Rippe und Querfortsatz sich längere Zeit nebeneinander entwickeln, bis ihre Vereinigung erfolgt. Neben der geschilderten proximalen Rippenanlage habe ich in einem einzigen Falle auch einen distalen gesonderten Knorpelherd konstatieren können. Dieser Fall betrifft den 5. Wirbel einer ca. 30 *mm* langen Larve. An demselben hatte sich in der oben geschilderten Weise in der medialen Hälfte des Interstitiums ein kurzes Knorpelstäbchen als Rippenanlage gebildet; in dem lateralen Abschnitte der vorknorpeligen Rippenanlage hatte sich aber noch ein zweiter gesonderter Knorpelherd, vermutlich später, entwickelt. Derselbe lag ziemlich weit an der Peripherie, ungefähr dort, wo das Interstitium sich nach abwärts zu senken beginnt. Dieser distale Knorpelherd stand natürlich durch eine Straße von Vorknorpel in Verbindung mit dem medialen. Aus der Vereinzeltheit dieses Falles muß ich schließen, daß es sich hier um eine Variationserscheinung handelt. Ob derselben eine Bedeutung zukommt, kann ich nicht näher erörtern.

Wir kommen jetzt zur Beschreibung jenes Rippenstückes, welches in der Literatur gewöhnlich als Rippenspange oder Querspange bezeichnet wird. Gleichzeitig mit ihr entwickelt sich auch der zu ihr gehörige obere Querfortsatz, der uns später beschäftigen wird. Die Vorknorpelanlage beider Teile wurde schon an früherer Stelle besprochen; ich knüpfe an die dortige Darstellung an und führe aus, daß am oberen Rande der genannten, dreiseitigen Vorknorpelanlage eine Verdichtung der Bindegewebselemente stattfindet, welche von der Rippe ausgeht und sich gegen den oberen Bogen fortsetzt. In diesem stark wuchernden Rande beobachtet man auch das erste Auftreten von Knorpel in direktem Anschlusse an die Rippe, indem sich der neu auftretende Knorpel unmittelbar an den Knorpel der Rippe apponiert, welche zu dieser Zeit noch keinerlei Knochen an ihrer Oberfläche gebildet hat, sondern bloß von Periost bedeckt ist. Dieser Vorgang macht nun den Schluß sehr naheliegend, daß es sich hier um einen Auswuchs der Rippe handelt (Fig. 3 *a*). Späterhin sieht man dieses Gebilde sich weiter gegen den oberen Bogen erstrecken und sodann mit dem inzwischen gebildeten oberen

download unter www.biologiezentrum.at

Querfortsatz in Beziehung treten. Wenngleich der Knorpel der Nebenspange mit dem Rippenhauptstücke immer in deutlicher Kontinuität verbunden ist, so sieht man doch bisweilen, besonders an rückwärtigen Wirbeln, eine kleine Abweichung in der feineren Struktur beider Knorpel (Fig. 5 *d*). An die Entwicklung der Rippennebenspange anschließend, möchte ich gleich jetzt der Bildung der sogenannten „distalen Rippengabelung" Erwähnung tun, obgleich dieselbe erst später auftritt. Diese zuerst von GÖTTE beschriebene distale Rippengabel kommt dadurch zustande, daß sich in ähnlicher Weise, wie die jetzt beschriebene Querspange nach innen, eine Knorpelspange auch nach außen von der Rippe aus entwickelt. Diese Knorpelspange entspringt ebenfalls der dorsalen Seite der Rippe, ragt ein Stück in die Muskulatur und endigt daselbst frei. Hervorgehoben muß werden, daß dieses Gebilde keine allgemeine Verbreitung an der Wirbelsäule besitzt, sondern nur auf einige vordere Wirbel (2.—4.) und den Sakralwirbel beschränkt bleibt. Die Entwicklung dieser distalen Knorpelspange zeigt große Ähnlichkeit mit derjenigen der medialen Querspange. Nachdem die letztere bereits vollständig ausgebildet ist, tritt nicht weit von ihrem Ursprunge an der dorsalen Seite der Rippe eine Bindegewebswucherung auf. Auch hier tritt die Knorpelbildung am oberen Rande dieser Vorknorpelanlage auf, und zwar zuerst in direktem Anschlusse an die Rippe; wir sind also berechtigt, auch hier von einem Auswuchse der Rippe zu sprechen (Fig. 9 *c*). Diese Anlage wächst ein Stück distal im Myoseptum weiter und endigt schließlich frei in der Muskulatur. Bei der periostalen Ossifikation treten nicht selten knöcherne Verbindungsbrücken mit der Rippe auf. Der Rest der zwischen dieser so entstandenen Gabel befindlichen Vorknorpelanlage geht später zugrunde.

Nachdem wir so die Elemente, aus denen sich die Rippe zusammensetzt, kennen gelernt haben, wollen wir wieder die Entwicklung des Querfortsatzes weiterverfolgen. Ich habe die Entwicklung desselben bis zu jenem Stadium beschrieben, in welchem er einen geschlossenen Bogen um die *Arteria vertebralis* darstellt. Nunmehr beginnen jene Bildungsprozesse, welche die Entwicklung des oberen Querfortsatzes einleiten. Das Bildungsmaterial für den letzteren entstammt jener dreiseitig begrenzten Vorknorpelanlage, an deren oberen (dorsalen) Rande wir die Entwicklung der Rippenquerspange beobachtet haben. Ziemlich gleichzeitig mit der Bildung dieser beginnt auch in der dem oberen Bogen unmittelbar anliegenden Schichte jener Vorknorpelanlage ein Knorpelbildungs-

download unter www.biologiezentrum.at

prozeß, und zwar zunächst in direktem Anschlusse an den Knorpel des unteren Querfortsatzes. So entsteht an der Wurzel des letzteren ein knorpeliger Auswuchs, welcher sich dem oberen Bogen anlagert und an ihm emporwächst (Fig. 5 *a*, *b*). Diese Knorpelleiste, welche mit dem oberen Bogen fest verwächst, vom Knorpel desselben aber durch eine bereits aufgetretene Knochenschichte deutlich getrennt ist, dringt, mit einer leichten Neigung nach rückwärts, bis an den dorsalen Rand der besprochenen Vorknorpelanlage vor. Von da an beginnt sich das dorsale Ende gegen das Myoseptum hin zu verbreitern und der von außen kommenden Rippenspange zu nähern (Fig. 9 *b*). Der so entstehende obere Querfortsatz verschmilzt nun im vorderen Rumpfabschnitte sehr bald mit der bereits frühzeitig angelegten, weit vorgerückten Rippennebenspange; in der hinteren Rumpfhälfte dagegen sehen wir wieder den oberen Querfortsatz eine ansehnliche Größe erreichen, ehe die Verbindung mit der später auftretenden Rippennebenspange stattfinden kann. Die frühzeitige Verschmelzung der knorpeligen Querfortsätze und der entsprechenden Rippenteile, zwischen denen weiterhin jede Grenze verschwindet, macht eine getrennte Weiterverfolgung beider Teile unmöglich. Es könnte hier der Zweifel berechtigt sein, ob jene relativ kleinen Knorpel, die wir bis jetzt als unteren, resp. oberen Querfortsatz kennen gelernt haben, tatsächlich zu den im ausgebildeten Zustande so mächtigen Querfortsätzen werden, kurz, ob die Stelle, wo die Verschmelzung eintritt, jener Stelle entspricht, an welcher später die Gelenkhöhle erscheint. Wenngleich die Knorpel beider Teile ohne Grenze ineinander übergehen, so ergeben sich doch gewisse Anhaltspunkte, Rippe und Querfortsätze auch späterhin auseinanderhalten zu können; wie man an Längsschnitten sieht, besteht an der Grenze beider von allem Anfang an eine mehr oder minder starke Knickung, welche durch die verschiedene Lage der Rippe und Querfortsätze zur Querachse herbeigeführt wird. Die Rippe liegt eingebettet im Myoseptum und schließt daher, dem Verlauf desselben folgend, mit der Querachse einen Winkel von zirka 60° ein. Die Querfortsätze dagegen, welche außerhalb des Myoseptums in dem axialen Bindegewebe liegen, schließen mit der Querachse nur einen sehr kleinen Winkel ein oder liegen überhaupt ganz quer (Fig. 2 *c* und Fig. 9 *a*). Über die durch diese Knickung hervorgerufene Grenze können nun unmöglich Elemente der Rippe an die Querfortsätze oder umgekehrt kommen, sondern beide Teile können nur auf eigene Kosten ihre weitere Entwicklung nehmen. Das Wachstum der Querfortsätze in die Länge wird, wie es scheint, veranlaßt durch die

download unter www.biologiezentrum.at

mächtige Entfaltung des axialen Bindegewebes. Dasselbe besitzt anfänglich eine sehr geringe Ausdehnung, so daß die Muskulatur und die darin eingebettete Rippe sehr nahe an den oberen Bogen zu liegen kommen. Späterhin nimmt aber das axiale Bindegewebe sehr rasch an Dicke zu, wodurch die Muskulatur einigermaßen vom oberen Bogen weggedrängt wird. Parallel mit der Ausbildung des Bindegewebes geht auch das Wachstum der Querfortsätze in die Länge, die demnach die Aufgabe hätten, eine Verbindungsbrücke zwischen der in der Muskulatur befindlichen Rippe und dem oberen Bogen durch das reich entwickelte axiale Bindegewebe herzustellen. Ganz unzweifelhaft liegen aber die Verhältnisse im hinteren Teile des Rumpfes. Ich habe schon früher darauf hingewiesen, daß hier Rippe und Querfortsätze lange ihre Selbständigkeit bewahren. Besonders an den letzteren Wirbeln sehen wir den Querfortsatz ungemein weit der Rippe in der Entwicklung vorauseilen und eine ziemliche Größe erreichen, bis erst die Rippe als kleines Knorpelchen auftritt (Fig. 7). In diesem Falle können wir uns also überzeugen, daß der Querfortsatz aus jenem kleinen Knorpelchen in Fig. 2 *c* hervorgeht und auf eigene Kosten zu jener mächtigen Ausdehnung kommt wie in Fig. 7. Ganz ähnliche Verhältnisse lassen sich auch bezüglich des oberen Querfortsatzes beobachten (Fig. 8 *a* und *b*).

Ich möchte noch mit wenigen Worten die Rippenanhänge der Kaudalwirbel erledigen; an die schon früher gegebene Darstellung der ersten knorpeligen Anlagen füge ich nun an, was ich an den späteren Entwicklungsstadien bis zur Verwandlung beobachten konnte. Wie das Skelett des ausgewachsenen Tieres zeigt, tritt das Rippensystem bloß an den 10 vorderen Kaudalwirbeln in mehr oder minder guter Ausbildung auf; die letzten Rippenanhänge treten aber spät auf, denn die in Verwandlung begriffene Larve besitzt erst an 6—7 Kaudalwirbeln die Anlage von Rippenanhängen, die sich wohl zum größten Teil als bloße Querfortsätze erweisen. Wie uns die Betrachtung einer solchen Larve lehrt, durchlaufen auch im Schwanzabschnitte die Querfortsätze alle jene Stadien, wie wir sie am Rumpfe beobachtet haben. An den vordersten Kaudalwirbeln dieser Larve war auch bereits die Bildung eines oberen Querfortsatzes in der beschriebenen Weise vor sich gegangen. Beide Querfortsätze sind jedoch daselbst so nahe aneinander gerückt, daß sie in ihrem distalen Abschnitte vollständig miteinander verschmolzen erscheinen; nur proximal sind sie durch eine kleine Knochenschichte oder durch eine kleine Lücke voneinander gesondert. Ein solches

download unter www.biologiezentrum.at

Verhalten zeigt Fig. 10 *a* vom 3. Kaudalwirbel. An den folgenden Wirbeln ist eine Unterscheidung beider Querfortsätze überhaupt nicht mehr möglich, indem dieselben zu einer einheitlichen, soliden Knorpelmasse an der Basis des oberen Bogens vereinigt sind. Zu bemerken wäre noch, daß der untere Querfortsatz an den rückwärtigen Rippenanhänge tragenden Schwanzwirbeln eine leichte, dorsale Verschiebung längs des oberen Bogens erkennen läßt. Auch im Schwanz erscheint der Querfortsatz durch eine knöcherne Spange mit dem Wirbelkörper verbunden, wodurch ebenso wie im Rumpfe ein Bogen um die Vertebralarterie gebildet wird (Fig. 10 *b*). Infolge einer starken ventralen Verschiebung dieser Knochenspange bis an die Basis des Wirbels kann es eintreten, daß dieselbe in unmittelbare Nähe des unteren Bogensystems rückt, ohne jedoch mit dem letzteren in innigere Beziehungen zu treten. Von diskreten Rippenanlagen konnte ich im Schwanze wenig sehen. An der besprochenen Larve war bloß am distalen Ende der verschmolzenen Querfortsätze des ersten Kaudalwirbels ein kleines Knorpelchen als erste Anlage einer Rippe zu finden; an den übrigen war aber die Spur einer solchen auch nicht in der Vorknorpelanlage zu sehen. Wie Claus anführt, findet sich auch bei der ausgewachsenen *Salamandra* bloß ein einziges, ausnahmsweise noch ein zweites Schwanzrippenpaar vor. Alle übrigen Rippenanhänge stellen also nur die mehr minder kräftig entwickelten Querfortsätze dar (Fig. 10 *c*).

Ich habe nun die völlige knorpelige Entwicklung der beiden Bogen und des Rippensystems dargestellt; es erübrigt mir noch, den Ossifikationsprozeß, soweit ich denselben an dem mir zur Verfügung gestandenen Material verfolgen konnte, mit einigen Worten zu schildern. Die Ossifikation beginnt an den zuerst knorpelig angelegten Skeletteilen, den beiden Bogensystemen. Wir haben das erste Auftreten des Knochens schon kennen gelernt, und zwar in Form einer dünnen, oberflächlichen, anfangs homogenen Knochenschichte, welche zuerst an der Basis der Bogen, später aber auch an dem übrigen Abschnitte derselben auftrat, so daß schließlich der ganze Bogen von einer kontinuierlichen Knochenröhre eingeschlossen wurde. Die Bildung des Knochens ist natürlich dort unmöglich, wo sich frühzeitig der Knorpel des unteren Querfortsatzes an den oberen Bogen angelegt hat, woselbst eben eine Kontinuität beider Knorpel bestehen bleibt (vordere Rumpf- und Schwanzwirbel). Später nimmt diese perichondral entstandene Knochenhülse zusehends an Dicke zu und die späteren Schichten zeigen auch schon die Einlagerung von Knochenkörperchen. Jene Partie der äußeren

download unter www.biologiezentrum.at

Knochenschicht, an welche sich frühzeitig der obere Querfortsatz, bzw. die ihn tragende Knorpelleiste angelagert hat, wird selbstverständlich von einer späteren Dickenzunahme ausgeschlossen bleiben und in ihrer ursprünglichen Dicke weiterbestehen. Das Wachstum der Knochenhülse schreitet besonders an der Vorder- und Hinterseite des oberen Bogens in exorbitanter Weise vor sich, so daß der bisher siegelringförmige obere Bogen bald die Form einer kurzen Röhre annimmt, welche also zum größten Teil aus solidem Knochen besteht, nur in der Mitte den ursprünglichen Knorpelring enthält und dorsal von dem breiten knorpeligen Bogendache gedeckt wird. Während so die Knochenbildung immer mehr überhand nimmt, findet allmählich eine Rückbildung des Knorpels statt, welche zuerst im mittleren Teile des oberen Bogens auftritt, später aber auch den basalen Teil desselben ergreift. An der Stelle, wo oberer Bogen und Querfortsatz kontinuierlich zusammenhängen, wird nach Schwund des Bogenknorpels an der bloßen Stelle des Querfortsatzes nachträglich eine Knochenschichte gebildet. Der Dorsalabschnitt des Bogens (Bogendach) erhält sich lange knorpelig. Gleichzeitig mit dem Zerfalle des Knorpels bricht auch die Knochenhülse an der Innenseite des Bogens ein und fällt ihrer Auflösung anheim. Es bleibt somit an dieser Stelle nur die äußere Knochenschichte erhalten, die nun durch Apposition von neuen Knochen an der Innenfläche der Dicke des übrigen Knochens bald gleichkommt (Fig. 9 *d*). Die Ossifikation des oberen Bogens, soweit ich sie jetzt beschrieben habe, fällt noch zum größten Teil in die Zeit des Larvenlebens. Die Verknöcherung des Rippensystems, deren erste Spuren wohl auch schon während des Larvenlebens zu bemerken sind, geht erst nach der Metamorphose vor sich.

Da mir die entsprechenden Entwicklungsstadien leider nicht zur Verfügung standen, konnte ich den Ossifikationsprozeß daselbst nur in seinen Anfängen verfolgen. Die Ossifikation beginnt auch am Rippensystem, so wie überall, mit der Bildung einer homogenen Knochenschichte an der Oberfläche des Knorpels; dieselbe tritt zuerst an der Stelle der ersten Knorpelabscheidung auf, d. i. am proximalen Teile der Rippe und an der Basis des unteren Querfortsatzes. Die Knochenbildung greift dann weiter um sich, so daß schließlich alle Teile des Rippensystems von einer knöchernen Hülle umgeben sind. Ausgenommen davon bleibt bloß jene Stelle, an welcher Rippe und Querfortsatz zusammenhängen und wo später die Gelenkbildung erfolgt. Bis zu diesem Stadium, welches ungefähr durch einen vier Monate alten jungen Salamander repräsentiert wird, reichen

download unter www.biologiezentrum.at

meine eigenen Beobachtungen. Aus den zitierten Werken entnehme ich nun, daß neben dieser perichondralen später noch eine enchondrale Ossifikation stattfindet, indem an verschiedenen Stellen eine Degeneration des Knorpels und die Bildung von Markräumen statthat, an deren Wänden sodann die Abscheidung von Knochen erfolgt. An der Verbindungsstelle zwischen Querfortsätzen und Rippe kommt es später zu einer vollständigen Auflösung des Knorpelgewebes und zur Bildung einer Gelenkhöhle. Später treten noch akzessorische Knochenverbindungen zwischen den einzelnen Teilen des Rippensystems auf, welche morphologisch bedeutungslos sind. Dazu gehört eine dünne Knochenlamelle, welche die beiden Querfortsätze ihrer ganzen Länge nach verbindet, sowie nicht selten auftretende knöcherne Verbindungsstücke zwischen den Gabelstücken der medialen und distalen Rippengabel.

Zusammenfassung der gewonnenen Resultate:

1. Rippe und Querfortsatz stellen in ihrem vorknorpeligen Entwicklungsstadium eine kontinuierliche Anlage dar, welche von der Skelettachse aus gegen die Peripherie wächst.

2. Die erste Abscheidung von Hyalinknorpel findet für Rippe und Querfortsatz gesondert statt.

3. Der untere Querfortsatz entsteht entweder in unmittelbarer Anlagerung an den Knorpel des oberen Bogens (vordere Rumpfhälfte, Sakrum und vordere Schwanzwirbel) oder selbständig, vom oberen Bogen durch eine Knochenlamelle getrennt (die übrigen Abschnitte der Wirbelsäule). Der Entwicklungsmodus hängt jeweilig von der früheren oder späteren Anlage des Querfortsatzes im Verhältnis zur Ossifikation des oberen Bogens ab.

4. Der untere Querfortsatz stellt im bindegewebigen Stadium einen die Vertebralarterie umgreifenden Bogen dar, welcher aber nur in seinem dorsalen Teile in Hyalinknorpel übergeht, im ventralen in der Regel sofort verknöchert (Knochenspange). Die Entwicklung geht vom oberen Bogen aus nach abwärts.

5. Die Nebenspange der Rippe repräsentiert sich als ein dorsaler Auswuchs des proximalen Rippenendes und dementsprechend der obere Querfortsatz als Auswuchs des unteren. Beide Gebilde differenzieren sich aus einer flächenhaften, dreiseitig begrenzten Vorknorpelanlage, welche genetisch eine Verbreiterung der vorknorpeligen Anlage des Rippensystems an seinem proximalen Ende darstellt.

6. Direkte Beziehungen des Rippensystems zu den unteren Bogen lassen sich bei *Salamandra* nicht nachweisen.

download unter www.biologiezentrum.at

C. Schlußfolgerungen.

Im folgenden wollen wir nun erwägen, welche Konsequenzen sich aus einer genauen Betrachtung der im vorhergehenden festgestellten entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen ergeben. Dem Gange der Entwicklung entsprechend ist zunächst die Frage zu erörtern, ob Querfortsatz und Rippe als entwicklungsgeschichtlich selbständige Stücke oder aber als ein einheitliches Gebilde aufzufassen sind; der letzteren Möglichkeit entsprechend wäre dann der Querfortsatz als eine Abgliederung der Rippe zu betrachten. Für jede dieser Möglichkeiten lassen sich gewisse Anhaltspunkte finden, die, wie wir im ersten Abschnitte gesehen haben, von den Autoren zugunsten der einen oder anderen Ansicht ins Feld geführt wurden. Die Tatsache, daß die Knorpelbildung für Rippe und Querfortsatz gesondert auftritt, bildet das Argument für jene Ansichten, welche für eine vollkommen selbständige Anlage beider eintreten. Dabei wurde das Vorknorpelstadium entweder ganz vernachlässigt oder sehr geringgeschätzt, indem die Autoren, wie Hasse, nur das Auftreten von Knorpel für das Wesentliche halten (vgl. pag. 316). Fassen wir nun die Vorknorpelanlage nochmals ins Auge. Dieselbe repräsentiert sich als eine im septalen und axialen Bindegewebe gelegene Anhäufung von Bindegewebszellen, welche gegen die Umgebung ziemlich deutlich abgegrenzt erscheint. Zudem ist zu bemerken, daß aus den Elementen derselben später keine anderen Gebilde als Querfortsatz und Rippe hervorgehen, indem die Bindegewebszellen direkt in Knorpelzellen übergehen. Somit erscheint Hasses Einwurf nicht ganz begründet, und ein Blick auf Fig. 1 *b* wird lehren, daß wir berechtigt sind, dieses Stadium tatsächlich als „Anlage" des Rippensystems zu betrachten. Berücksichtigen wir ferner das progressive Vorwachsen der kontinuierlichen Vorknorpelanlage von der Achse gegen die Peripherie, so werden wir außerdem noch in Übereinstimmung mit Götte einen genetischen Zusammenhang zwischen Rippe und Querfortsatz annehmen müssen. Beide verraten ihre Zusammengehörigkeit als Glieder eines Systems auch dadurch, daß sie immer unzertrennlich miteinander verbunden sind; bei Verschiebungen des Rippensystems, welche ja bei den Vierfüßern nicht selten sind, sehen wir niemals die Rippe sich vom Querfortsatz abtrennen, sondern es findet immer eine gleichzeitige Verlagerung beider statt. Es ist somit eine gewisse genetische und morphologische Zusammengehörigkeit von Querfortsatz und Rippe nicht zu leugnen. Ob nun beide

download unter www.biologiezentrum.at

Gebilde in ihrer knorpeligen Ausbildung jemals ein einheitliches Ganze bildeten, ist auf Grund der Tatsachen nicht zu entscheiden. Es ist möglich, daß die Knorpelabscheidung für beide Teile schon von allem Anfang an getrennt in dem Vorknorpel stattgefunden hat. Das nachherige Zusammenwachsen der Knorpel, worauf GÖTTE besonders hinweist, kann meiner Ansicht nach nicht viel beweisen. Es ist eine bei den Amphibien verbreitete Erscheinung, daß überall dort, wo echte Gelenke auftreten, zunächst eine Verschmelzung der Knorpelstücke stattfindet und erst sekundär wieder die Diskontinuität im Gelenke erscheint (GEGENBAUR). Wir wollen daher unsere Ergebnisse wie folgt zusammenfassen: Es ist nicht zu entscheiden, ob knorpelige Rippe und knorpeliger Querfortsatz durch Gliederung eines ursprünglich einheitlichen Knorpelstabes entstanden sind; da aber beide Gebilde eine deutliche genetische und morphologische Zusammengehörigkeit verraten, so können wir sie wohl als selbständige Glieder eines einheitlichen Strahles bezeichnen. — Die selbständige Entwicklung der Rippe gegenüber dem Querfortsatz, der bloß als eine Bildung desjenigen Wirbelelements aufzufassen ist, an welches sich die Rippe anlegt, wurde neuerdings von EIMER hervorgehoben. Die Gründe, auf welche sich diese Ansicht stützt, sind vergleichend-anatomische Spekulationen, welche vom Skelettsystem der Knochenfische ausgehen. Es ist aber unrichtig, die Knochenfische als Ausgangspunkt für die Beurteilung des Seitenrippensystems zu wählen, da doch die Seitenrippen der Teleostier allgemein als rückgebildete Organe betrachtet werden. Wir finden in den meisten Fällen wohl nur einen schwachen, sofort knöchern angelegten Seitenstrahl, in welchem eine Gliederung in Rippe und Querfortsatz nicht zu beobachten ist und der in der verschiedensten Weise am Wirbel befestigt sein kann. Wenn wir nun sehen, daß diese rückgebildeten Seitenrippen äußerlich den Fleischgräten (Sehnenverknöcherungen) sehr ähnlich sind, so folgt nicht, daß sie auch dieselbe Genese wie jene besitzen. Die Verschiebungen der Seitengräten finden auch bei dem Seitenrippensystem der Vierfüßer ihre Parallele. Diese Erscheinung wäre eine Stütze der Ansicht, daß das Seitenrippensystem als Ganzes (Rippe + Querfortsatz) eine vom Wirbel unabhängige Entwicklung nimmt und erst nachträglich gewisse Verbindungen mit dem Wirbel eingeht. — Anknüpfend an die obigen phylogenetischen Erörterungen möchte ich kurz die Frage anfügen, ob wir die Urodelenrippen, id est Salamandrinenrippen, als Glieder einer aufsteigenden Entwicklungsreihe oder aber als in Rückbildung begriffene Gebilde aufzufassen haben. Die meisten

download unter www.biologiezentrum.at

Autoren neigen der letzteren Ansicht zu im Hinblick auf den allgemeinen Rückgang des Amphibienstammes. Wir haben in der Entwicklung keinerlei Anzeichen einer Rückbildung beobachten können. Vergleichen wir damit die fossilen Formen, so sehen wir nirgends umfänglichere Rippen auftreten, von denen wir annehmen könnten, sie reichten über die epaxonische Muskulatur hinaus. Auch im übrigen ist die Rippe der Salamandrinen den Rippen der Stegocephalen sehr ähnlich gebaut; von derartigen Rippenbildungen sind wohl die Rippen der übrigen Amphibien als vereinfachte und rückgebildete Formen abzuleiten. Die Salamandrinen stellen also unter den heute lebenden Vierfüßern den ursprünglichsten Zustand der Tetrapodenrippen dar; ihre Rippe besteht an sich nur aus einem Stücke und ist nur auf den Bereich der epaxonischen Muskulatur beschränkt. Erst bei den Amnioten nimmt sie vielleicht im Anschlusse an die mächtige Entfaltung der ventralen Rumpfmuskulatur an Ausdehnung zu, und indem sich an sie noch ein oder zwei Rippenstücke angliedern, kommt es zum vollständigen Umschließen der Leibeshöhle.

Wir haben ferner auf Grund der Entwicklungsgeschichte die Frage nach der Duplizität der Rippe zu beantworten. Gerade die Salamandrinen verlocken, wie wir gesehen haben, zur Annahme einer Duplizität des Rippensystems, indem ihre vorderen Rippen an beiden Enden deutlich ausgebildete Gabelungen besitzen, wodurch eine Zusammensetzung derselben aus zwei parallelen Strahlen vorgetäuscht wird, welche nur im mittleren Abschnitte eine ganz kurze Strecke verschmolzen sind und denen proximal der untere und obere Querfortsatz entsprechen. Wir werden aber sehen, daß sich eine derartige Auffassung mit den entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen keineswegs vereinigen läßt. Wir konnten in der Entwicklungsgeschichte nirgends Anhaltspunkte für die Selbständigkeit eines dorsalen Rippenstrahles finden, vielmehr beobachteten wir, daß alle jene einem dorsalen Rippenstrahl entsprechenden Teile als sekundäre Auswüchse bereits vorhandener Skelettstücke aufzufassen sind, und zwar der obere Querfortsatz als eigentümlicher Auswuchs des unteren, die Rippennebenspange als Auswuchs der eigentlichen Rippe. Auch bezüglich des distalen oberen Gabelastes läßt sich erweisen, daß derselbe aus dem Hauptstücke der Rippe nachher auswächst. Die Angabe Knickmeyers, daß die Nebenspange der Rippe eine selbständige Knorpelanlage besitze, trifft auf Grund der Nachuntersuchungen von Göppert nur für einige Wirbel von *Triton* zu. Wegen der Vereinzeltheit dieses Falles kann man, glaube ich, darauf kein besonderes Gewicht legen. Auf Grund dieser Befunde

download unter www.biologiezentrum.at

läßt sich schwer die Ansicht von der Existenz eines selbständigen dorsalen Rippenstrahles aufrecht erhalten. Die Entstehung der eigentümlichen Gabelungen am Ende der Rippe dürfte wohl eine ganz andere Erklärung finden. GEGENBAUR vermutet, daß sich diese Bildungen phylogenetisch aus einer ursprünglich einfachen Verbreiterung des Rippensystems an seinen Enden differenziert haben, von denen die mediale jedenfalls eine festere Anheftung an dem oberen Bogen ermöglichen soll. Diese Ansicht findet nun in der Entwicklungsgeschichte ihre trefflichste Stütze. Es hat sich herausgestellt, daß die eigentümliche flächenhafte, dreiseitig begrenzte Vorknorpelanlage, aus welcher der obere Querfortsatz und die Rippennebenspange hervorgehen, genetisch nichts anderes als eine dorsal sich ausdehnende Verbreiterung der vorknorpeligen Anlage des unteren Querfortsatzes und der Rippe ist und dementsprechend auch die Knorpelbildung im direkten Anschluß an die letzteren Gebilde vor sich geht. Wenn wir nun sehen, daß jene Vorknorpelanlage sich nicht in ihrer ganzen Ausdehnung in Hyalinknorpel umwandelt, sondern nur an ihren Rändern, so werden wir diese Erscheinung ganz begreiflich finden; einerseits leistet diese ringförmige Vorknorpelung mechanisch bessere Dienste als eine solide Vorknorpelung, anderseits wird nur durch sie die in ihrem Bereiche später auftretende Gelenkbildung und Beweglichkeit gewährleistet. An den vereinfachten Kaudalwirbeln sehen wir eine Fusion aller dieser knorpeligen Teile eintreten und eine solide Knorpelmasse an der Basis des oberen Bogens auftreten; in diesem sekundär vereinfachten Zustande könnte vielleicht die Rückkehr zu einem phylogenetisch ursprünglicheren Verhältnisse erblickt werden, aus dem sich dann die am Rumpfe ausgebildete Gabelung der Rippe und Spaltung des Querfortsatzes differenziert hat. Die Entwicklung der proximalen Rippengabel und die damit verbundene Entwicklung zweier Querfortsätze, welche in der Reihe der Vierfüßer fast ohne Ausnahme beobachtet wird, hat jedenfalls den Zweck, eine größere Verfestigung des Rippensystems an dem oberen Bogen zu bewerkstelligen, weil das Rippensystem der Vierfüßer einem bedeutend stärkeren Muskelzuge ausgesetzt sein dürfte, als das der Fische. Da dieselbe schon bei den Stegocephalen in guter Ausbildung vorkommt und auch ontogenetisch frühzeitig auftritt, werden wir wohl auf ein hohes Alter derselben schließen können. Die distale Rippengabel ist viel weniger konstant; wir beobachten sie bei den urodelen Amphibien bloß im Bereiche des Schulter- und Beckengürtels, woraus eine Beziehung derselben zu den letzteren sehr naheliegend

download unter www.biologiezentrum.at

erscheint. In ähnlicher Weise dürfte sie auch im Sakrum der Vögel und Schlangen erklärt werden können.

Im folgenden werden wir uns mit der überaus wichtigen Frage nach dem Ursprunge bzw. den Beziehungen des Rippensystems zu den übrigen Teilen des Wirbels zu beschäftigen haben. Wir finden dasselbe bei den Vierfüßern in der Regel mit dem oberen Bogen sehr innig verbunden; zu entscheiden, welcher Art diese Verbindung ist, wird zunächst unsere Aufgabe sein. Nach dem, was wir über die Entwicklung des unteren Querfortsatzes in der vorderen Rumpfregion gehört haben, wäre es naheliegend anzunehmen, daß das Rippensystem mit dem oberen Bogen genetisch zusammenhängt; die unmittelbare Anlagerung des knorpeligen Querfortsatzes an den Knorpel des oberen Bogens erweckte unwillkürlich den Eindruck, daß es sich hier um einen Auswuchs des ersteren aus dem Bogen handelt. In diesem Sinne wurde die Frage von Götte beantwortet. Seither hat sich aber eine große Anzahl von Forschern im entgegengesetzten Sinne ausgesprochen. Zunächst hat Fieck an Tritonen beobachtet, daß sich das Rippensystem auch selbständig, vom oberen Bogen durch eine Knochenschichte getrennt, entwickeln könne. Wir haben diese Beobachtungen durch unsere Befunde an den hinteren Wirbeln von *Salamandra* bestätigen können. Die tatsächlich selbständige Entwicklung des Rippensystems in der hinteren Rumpfhälfte macht nun die Voraussetzung einer solchen auch in der vorderen Rumpfhälfte naheliegend; dieselbe muß aber hier deshalb verdeckt erscheinen, weil der Knorpel des Querfortsatzes zu einer Zeit auftritt, wo am oberen Bogen noch keine Knochenhülse aufgetreten ist, so daß also schon von allem Anfang an wegen der engen Nachbarschaft beider Knorpel ein Zusammenfließen derselben eintritt und so ein Hervorwachsen des Querfortsatzes aus dem oberen Bogen vorgetäuscht wird. Die Richtigkeit dieser Auffassung ergibt sich aus der Entwicklungsgeschichte, welche lehrt, daß es nur von dem früheren oder späteren Auftreten des Querfortsatzes abhängt, ob und wie weit derselbe mit dem oberen Bogen verschmilzt. Damit erklärt sich auch die außerordentliche Variabilität jener Verhältnisse bei verschiedenen Individuen. Eine Auflösung der Knochenlamelle und nachträgliche Verschmelzung der Knorpel im Sinne Göttes erscheint ausgeschlossen und würde auch nichts beweisen, da die ursprünglichen Anlagen doch selbständig waren.

Wir wenden nun unsere Aufmerksamkeit auf die Beziehungen des Rippensystems zu den unteren Bogen, welche vor nicht langer

Zeit von Ernst Göppert gefunden wurden und der Ausgangspunkt von weitgehenden vergleichend-anatomischen Erörterungen geworden sind. Wir wollen untersuchen, inwieweit unsere entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen mit der Göppertschen Ansicht im Einklange stehen. Dem Gange der Göppertschen Abhandlung folgend, muß zunächst die Bedeutung der Götteschen Knochenspange näher erörtert werden. Dieselbe wurde von ihrem Entdecker bekanntlich für ein akzessorisches Gebilde gehalten; die Untersuchungen von Göppert haben aber erwiesen, daß derselben eine morphologische Bedeutung zukommt. *Menobranchus* zeigt uns nämlich jene Knochenspange in knorpeliger Ausbildung und gegen den Schwanz zu immer mehr die Funktion des Rippenträgers übernehmen, während gleichzeitig der dorsale Anteil rudimentär wird und bald verschwindet. Das letztere Verhalten findet man bei den Gymnophionen und Anuren im ganzen Bereiche der Wirbelsäule durchgeführt. Vergleichen wir nun damit, was wir über die Entwicklung der Knochenspange beim Salamander gehört haben. Das vorknorpelige Stadium des unteren Querfortsatzes in Form einer kontinuierlichen bogenförmigen Bindegewebsanlage um die Vertebralarterie lehrt uns, daß jene Knochenspange mit dem knorpeligen Teile des unteren Querfortsatzes vollständig gleichwertig zu bezeichnen ist, die in seltenen Fällen auch tatsächlich eine knorpelige Anlage erhalten kann. In der Regel aber macht jener Teil eine abgekürzte Entwicklung durch, indem mit Überspringung des knorpeligen Stadiums gleich die Abscheidung von Knochen beginnt. Göppert führt nun ferner aus, daß die ventrale Wurzel des Querfortsatzes die ursprünglichere ist, von der aus sich sekundär die dorsale gegen den oberen Bogen entwickelt hat, und beruft sich dabei auf die Entwicklungsgeschichte, welche bei *Menobranchus* lehrt, daß die ventrale Wurzel des Querfortsatzes auch in der Ontogenie früher auftritt. Die Entwicklung der mit der ventralen Wurzel des *Menobranchus*-Querfortsatzes homologen Knochenspange von *Salamandra* zeigt aber gerade umgekehrt eine viel spätere Entwicklung als der dazugehörige dorsale Knorpelanteil. Die bei den Salamandrinen rudimentäre Beschaffenheit der unteren Querfortsatzwurzel (Knochenspange), welche diese Verhältnisse als stark abgeleitete kennzeichnet, gestattet uns nicht, daraus irgendwelche sicheren Schlüsse zu ziehen; die Entscheidung in dieser Frage können wir eben nur von jenen Formen erwarten, welche die ursprünglichen Verhältnisse einigermaßen gewahrt haben. Auf Grund der bei *Menobranchus* von Göppert gefundenen embryologischen Befunde werden wir uns nun entschieden der Ansicht an-

download unter www.biologiezentrum.at

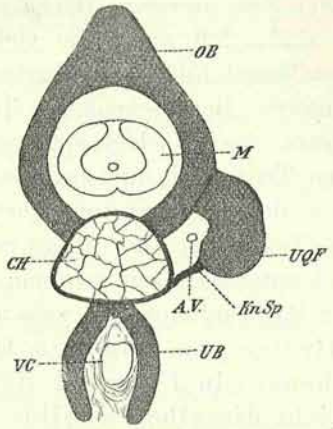
schließen müssen, daß die Knochenspange der Salamandrinen den primären Vierfüßerquerfortsatz in rudimentärer Form darstellt. Soweit müssen wir den GÖPPERTschen Auseinandersetzungen ohne weiteres folgen; dagegen muß es uns nicht ganz verständlich erscheinen, wieso GÖPPERT berechtigt ist, den primären Querfortsatz der Vierfüßer mit dem unteren Bogenschenkel (Basalstumpf) der Fische zu vergleichen. Vorerst noch einige Worte über die unteren Bogen der Tetrapoden. Es ist eine ziemlich allgemein verbreitete Ansicht, daß die unteren Bogen im Schwanze der Vierfüßer (im Rumpfe als Interzentren erhalten) den unteren Kaudalbogen der Fische homolog sind. Die nahe Verwandtschaft der Dipnoer mit den Vierfüßern läßt GÖPPERT vermuten, daß die unteren Bogen der letzteren sowohl aus einem dem unteren Bogenschenkel entsprechenden Stücke als auch einer der Fischrippe homologen Komponente bestehen; die Gliederung der Kaudalbogen bei den Krokodilen unterstützt eine derartige Auffassung. Die Entwicklungsgeschichte lehrt uns nun, daß die unteren Bogen bei *Salamandra* gleichzeitig mit den oberen auftreten, womit einerseits die Gleichwertigkeit beider Bogensysteme, anderseits die Übereinstimmung der Hämalbogen der Vierfüßer mit dem unteren Bogensysteme der Fische bekräftigt wird. Die diskrete Anlage eines unteren Dornes gelingt jedoch nicht nachzuweisen. Doch abgesehen davon: es ist ohne weiteres klar, daß sich die unteren Bogen der Vierfüßer wenigstens in ihrem basalen Teile aus einem dem unteren Bogenschenkel der Fische entsprechenden Stücke aufbauen. Der ganze Komplex des unteren Querfortsatzes entwickelt sich jedoch viel später, zu einer Zeit, wo der untere Bogen schon völlig geschlossen ist. Kehren wir nun wieder zur Arbeit von GÖPPERT zurück. Aus dem Umstande, daß bei *Menobranchus* die ventrale Wurzel des unteren Querfortsatzes (= primären Tetrapodenquerfortsatzes) am Beginn des Schwanzes nach abwärts verlagert und mit dem unteren Bogen verschmolzen erscheint, leitet GÖPPERT eine Homologie des erstgenannten Gebildes mit dem unteren Bogenschenkel der Selachier ab, welche aber bei einer genauen Betrachtung der Verhältnisse unverständlich bleibt. Bei den Selachiern sehen wir die am Rumpfe die Rippen tragenden Querfortsätze (Textfig. IV) sich im Schwanze stark verlängern und deutlich in die unteren Bogen übergehen, wodurch jene Querfortsätze ihre Natur als untere Bogenschenkel bezeugen. Es bleibt nur manchmal ein kleines Knorpelhöckerchen an der Außenseite des unteren Bogens bestehen, an welchem sich ein Rudiment einer Rippe ansetzt (Textfig. III). Und nun die Vierfüßer: es wird wohl heute niemand

bezweifeln, daß die Hämalbögen im Schwanze der Vierfüßer (im Rumpfe als Interzentren rudimentär) dem unteren Bogensystem (Hämalbogen) der Fische homolog sind, daß somit die Gebilde, welche bei den Vierfüßern den Kaudalkanal bilden, wenigstens in ihrem basalen Abschnitte den unteren Bogenschenkeln (Basalstümpfen) der Fische, also auch denen der Selachier entsprechen. Diese den Kaudalkanal begrenzenden Teile sind nun bei den Salamandrinen vollständig getrennt von der dem primären Querfortsatz entsprechenden Knochenspange (Textfig. I). Bei *Menobranchus* sehen wir ebenfalls Querfortsatz und unteren Bogen nebeneinander auftreten, wenngleich beide an der Basis miteinander zusammenhängen. Aus dem parallelen Auftreten von primärem Querfortsatz und unterem Bogenschenkel in Form der Hämalbögen ergibt sich, daß beide nicht dieselben Gebilde sein können; man müßte denn eine Spaltung des ursprünglichen Basalstumpfes annehmen. Für eine derartige Auffassung ergeben sich aber aus dem Tatsächlichen keine Anhaltspunkte. Wir sehen bloß, daß der primäre Querfortsatz tief nach abwärts rückt und mit der Basis des unteren Bogens verschmilzt (Textfig. II).

Auf Grund dessen lassen sich vielmehr nur folgende zwei Auffassungen verteidigen. Entweder man betrachtet das ganze Rippensystem überhaupt als selbständige Bildung, welche nur sekundär an der Schwanzwurzel von *Menobranchus* mit dem unteren Bogen verschmolzen ist, oder man faßt diese letztere Verbindung als ursprüngliche auf, indem man das Rippensystem als einen seitlichen Auswuchs der unteren Bogen betrachtet, der sich in der Reihe der Vierfüßer frühzeitig vom unteren Bogen losgelöst und gleichzeitig dorsal verlagert hat. In diesem Falle wäre der primäre Querfortsatz nicht als der Basalstumpf selbst, sondern bloß als ein seitlicher Fortsatz des unteren Bogenschenkels anzusehen. Ziehen wir nun auch die Crossopterygier in den Kreis unserer Betrachtungen und vergleichen wir die besprochenen Verhältnisse mit einem vorderen Schwanzwirbel von *Calamoichthys* (Textfig. V). Wir sehen hier den unteren Bogen zusammengesetzt aus den unteren Bogenschenkeln und den an ihnen angefügten unteren Rippen. Dagegen erscheint der die obere Rippe tragende, mächtig entwickelte Querfortsatz als ein vom unteren Bogenschenkel vollständig verschiedenes Skelettstück, welches mit der Basis des letzteren nur durch eine Knorpelleiste verbunden ist. Ob auch hier diese Verbindung eine ursprüngliche ist, d. h. ob der Querfortsatz der oberen Rippe einen seitlichen Auswuchs des unteren Bogenschenkels darstellt oder nur sekundär mit

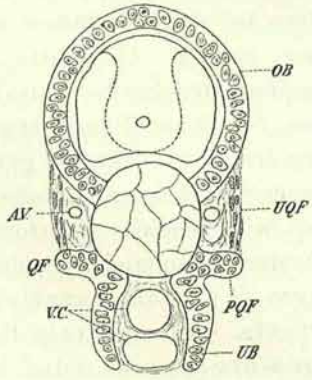
download unter www.biologiezentrum.at

Fig. I.



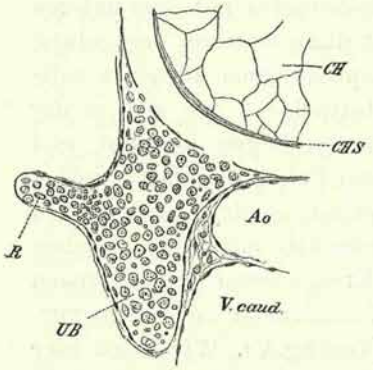
Salamandra mac.
3. Schwanzwirbel einer in Verwandlung begriffenen Larve. (Original.)

Fig. II.



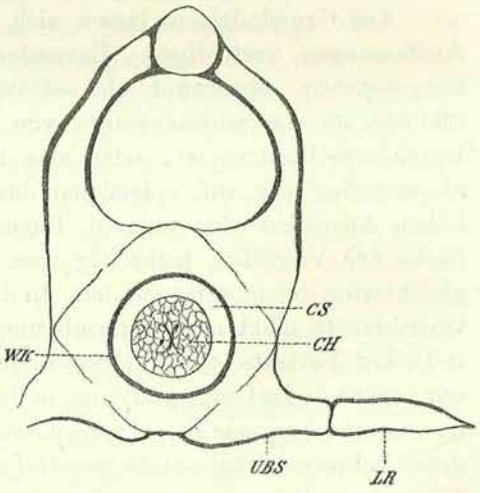
Menobranchus lat.
2. Schwanzwirbel einer 22 *mm* langen Larve. (Nach GÖPPERT.)

Fig. III.



Pristiurus.
Vorderer Schwanzwirbel eines 34 *mm* langen Exemplares. (Nach GÖPPERT.)

Fig. IV.



Scyllium can.
Vorderer Schwanzwirbel eines reifen Embryo. (Nach GÖTTE.)

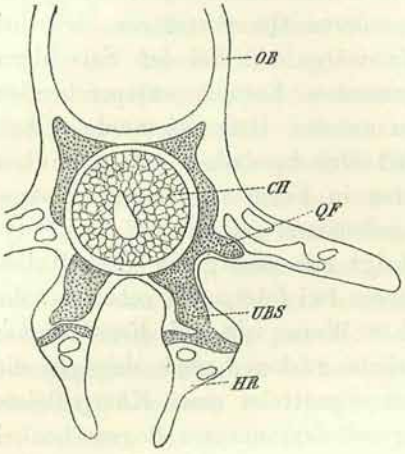
Erklärung für die Textfiguren I—VII:

AO Aorta	*LR* Lateralrippe	*R* Rippe
AV Arteria vertebr.	*M* Medulla spin.	*UB* Unterer Bogen
CH Chorda	*OB* Oberer Bogen	*UBS* Unterer Bogenschenkel
CHS Chordascheide	*OBS* Oberer Bogenschenkel	*UQF* Unterer Querfortsatz
HR Hämalrippe	*QF* Querfortsatz	*VC* Vasa caudalia
KnSp Knochenspange		*WK* Wirbelkörper

download unter www.biologiezentrum.at

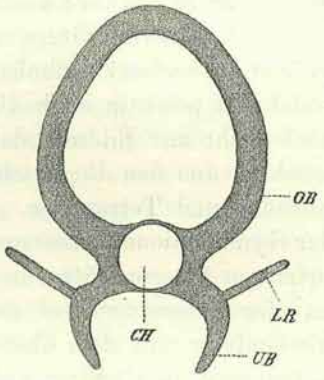
dem letzteren verschmolzen ist, muß vorläufig dahingestellt bleiben. Wir sehen somit, daß weder der primäre Querfortsatz der Tetrapoden noch der Querfortsatz der oberen Rippe von *Calamoichthys*

Fig. V.



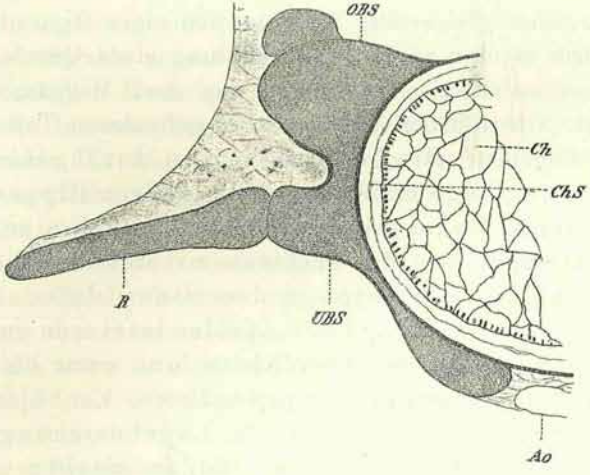
Calamoichthys cal.
2. Schwanzwirbel. (Nach GÖPPERT.)

Fig. VI.



Ichthyophis gl.
Vorderer Schwanzwirbel.
(Nach GÖPPERT.)

Fig. VII.



Amia calva.
Querschnitt durch einen vorderen Rumpfwirbel. (Nach SCHAUINSLAND.)

ohne weiteres mit dem Basalstumpf der Selachier zu vergleichen ist. Fassen wir im Sinne der GÖPPERTschen Annahme die Selachierrippe als eine obere Rippe auf, so ergibt sich für die Selachier

download unter www.biologiezentrum.at

folgendes: Bei den Selachiern erweisen sich die Rippen unzweifelhaft als Auswüchse der unteren Bogenschenkel. Diese Tatsache wäre wiederum ein sicherer Anhaltspunkt für die Ansicht, daß das obere Rippensystem von dem unteren Bogen abzuleiten ist. Die Rippen der Selachier sind aber direkt an den Basalstümpfen befestigt ohne Vermittlung eines besonderen Querfortsatzes, wie bei *Menobranchus* und *Calamoichthys*. Wo wären nun bei den Selachiern jene den Querfortsätzen der genannten Formen entsprechenden Stücke zu suchen? Offenbar in den unteren Bogenschenkeln selbst, welche in potentia auch die Querfortsätze darstellen, sofern es eben noch nicht zur Bildung der letzteren in Form von seitlichen Auswüchsen aus den Bogenschenkeln gekommen ist wie bei den Polypteriden und Tetrapoden. Es erübrigt nun noch, die Verhältnisse der Gymnophionen auseinanderzusetzen. Bei *Ichthyophis* sehen wir die primären Querfortsätze in ähnlicher Weise wie bei *Menobranchus* an der Schwanzwurzel nach abwärts rücken, ohne dagegen die Verbindung mit dem oberen Bogen vermittelst einer Knorpelleiste aufzugeben, und später vollständig mit dem unteren Bogenschenkel verschmelzen, so daß die Rippen unmittelbar am unteren Bogenschenkel seitlich angelagert erscheinen (Textfig. VI). In diesem Verhalten sehen wir eine auffallende Annäherung an die Rippenverhältnisse der Selachier. Wir haben auch hier einen unteren Bogenschenkel vor uns, welcher gleichzeitig die Funktion eines Rippenträgers besitzt, an dem es eben nicht zur Ausbildung eines Querfortsatzes in Form eines besonderen Auswuchses aus dem Bogenschenkel gekommen ist. Überblicken wir nun alle gefundenen Tatsachen, so ergibt sich folgendes: Die bei den Fischen durchgehends beobachteten engen Lagebeziehungen des oberen Rippensystems zu den unteren Bogenschenkeln lassen auch einen genetischen Zusammenhang des ersteren mit dem unteren Bogen mit Berechtigung vermuten in dem Sinne, daß das Rippensystem als ein seitlicher Fortsatz des letzteren entstanden ist. Die auch bei einigen Vierfüßern, und zwar bei Formen, welche im allgemeinen ursprüngliche Verhältnisse bewahrt haben, gefundenen engen Lagebeziehungen ihres Rippensystems zu dem unteren Bogen machen auch hier einen genetischen Zusammenhang wenigstens sehr wahrscheinlich. Dieses so durch sukzessives Auswachsen aus dem unteren Bogenschenkel entstandene obere Rippensystem hat sich dann bei den Vierfüßern vollständig von seinem Mutterboden losgelöst, gleichzeitig unter Bildung

download unter www.biologiezentrum.at

sekundärer Skelettstücke eine komplizierte dorsale Verlagerung erfahren und ist so sekundär mit dem oberen Bogen in Beziehung getreten.

Schließlich käme ich noch auf die Möglichkeit einer Spaltung des unteren Bogenschenkels im Sinne von SCHAUINSLAND zu sprechen; durch diesen Prozeß würde sich der Bogenschenkel in einen ventralen und dorsalen Teil gliedern, von denen sich der erstere zum Träger der Hämalrippe, der letztere dagegen zum Träger der Seitenrippe entwickelte. Wir haben erkannt, daß sich bei den Vierfüßern absolut keine Anhaltspunkte für eine derartige Ansicht finden lassen; es gibt aber Fische, nach den Beobachtungen HATSCHEKS vor allem *Conger* unter den Teleostiern, *Polypterus* unter den Ganoiden, welche einer derartigen Auffassung günstig sind. Dagegen kann die von SCHAUINSLAND angeführte *Amia*, wie später gezeigt werden soll, hierfür gar nicht in Betracht kommen. Die an den obengenannten Fischen beobachteten Erscheinungen lässen nun eine zweifache Deutung zu, und zwar die Möglichkeit einer Spaltung im strengen Sinne (Längsteilung) oder eine Gabelbildung, d. i. die Entwicklung eines seitlichen Auswuchses. Eine Längsteilung des Basalstumpfes, welche schon aus theoretischen Gründen problematisch erscheinen muß, ließe sich auch aus folgenden Gründen nicht recht verstehen; wie in der vorliegenden Arbeit die Wahrscheinlichkeit der Zusammengehörigkeit von Rippe und Querfortsatz zu einem einheitlichen Strahle betont wurde, so wird auf Grund derselben Befunde bezüglich Fischrippe und Bogenschenkel auch die Zugehörigkeit der letzteren Gebilde zu einem einheitlichen Strahle höchst wahrscheinlich. Es wäre nun nicht recht denkbar, daß in einem solchen einheitlichen Strahle bloß die Spaltung eines einzigen Gliedes einträte, ohne auch das andere zu ergreifen. Es ließe sich demnach bloß die Ansicht verteidigen, daß der Träger der Seitenrippe und auch die letztere mitinbegriffen durch seitliches Auswachsen mit dem unteren Bogenstücke entstanden sind. In einem solchen Falle kann es nicht angehen, den Seitenrippenträger direkt „Basalstumpf" mit GÖPPERT zu nennen; wir könnten ihn nur als einen „Seitenfortsatz" des letzteren im Gegensatze zu dem an seiner Innenseite auftretenden, mit den Blutgefäßen im Zusammenhange stehenden „Innenfortsatze" bezeichnen.

Die Verhältnisse der Amiaden (Textfig. VII), auf welche SCHAUINSLAND verweist, lassen sich erstens absolut nicht mit jenen der Vierfüßer vergleichen und berechtigten uns zweitens auch gar nicht zur Annahme einer Spaltung des unteren Bogenschenkels. Nach

download unter www.biologiezentrum.at

Schauinsland ist es durch letztgenannten Prozeß bei den Amiaden zur Bildung eines dorsalen und ventralen Basalstumpfabschnittes gekommen, von denen der ventrale, sich medial erstreckend, die Blutgefäße zu umgreifen sucht, während der dorsale Abschnitt an seinem distalen Ende eine Rippe trägt, welche sich unzweifelhaft als eine echte Fisch-(Hämal-)rippe erweist. Überdies läßt sich feststellen, daß der dorsale Basalstumpfabschnitt im Schwanze zur Bildung des Kaudalkanales verwendet wird. Die Möglichkeit einer Spaltung des Basalstumpfes hier und bei den Tetrapoden zugegeben, könnte dennoch auf Grund der genannten Tatsachen ein Vergleich des dorsalen Basalstumpfabschnittes mit dem Vierfüßerquerfortsatz nicht gezogen werden, da der letztere immer nur eine Lateralrippe trägt und niemals zur Bildung des Kaudalkanales herangezogen wird. Die morphologische Bedeutung dieses ventral mit dem Bogenschenkel zusammenhängenden Knorpelstückes der Amiaden ist wohl leicht zu erkennen. Man sieht sowohl in der Schwanzregion der Selachier als auch in der ganzen Rumpfregion der Störe von der Innenseite der Bogenschenkel kleine Knorpelstücke ausgehen, welche mit den vor der Wirbelsäule gelegenen Blutgefäßen in Beziehung stehen und gewöhnlich als *Processus aortici* bezeichnet werden. Sowie nun diese Fortsätze unzweifelhaft als innere Auswüchse der Bogenschenkel aufzufassen sind, könnte das Seitenrippensystem als äußerer Auswuchs der Bogenschenkel betrachtet werden, wofern man nicht eine selbständige Entwicklung desselben annimmt. Wir haben übrigens auch oben gesehen, daß die Gabelung des distalen und proximalen Rippenendes und des Querfortsatzes, welche früher durch Spaltung der betreffenden Skelettstücke erklärt wurde, in Wirklichkeit durch Bildung von seitlichen Auswüchsen zustande gekommen ist.

Bis zur Stunde ist es also nicht möglich, unzweifelhafte Beweise für die Entwicklung des Seitenrippensystems aus den unteren Bogen anzuführen. Die Klärung dieser Frage ist einzig von der genauen Untersuchung der Entwicklungsgeschichte von *Crossopterygiern, Menobranchus* etc. zu erwarten. Heute bleibt eben noch die Möglichkeit einer selbständigen Entwicklung des Seitenrippensystems im Sinne von Hatschek zu erwägen; die Hauptargumente für diese Ansicht wären die selbständige ontogenetische Entwicklung bei den meisten Vierfüßerformen und die verschiedenen Anheftungsarten, welche die Rippen daselbst erfahren können; das letztere Argument wird freilich durch die Annahme entkräftet, daß sich das Seitenrippensystem schon frühzeitig von

download unter www.biologiezentrum.at

seinem Mutterboden, dem unteren Bogenschenkel, losgelöst hat und sodann zu den verschiedensten Verschiebungen befähigt ist.

Zuletzt noch einige Worte über das Verhältnis der Vierfüßerrippen zu den Lateralrippen der Fische. Die Rippen der Selachier sind noch immer Gegenstand von Auseinandersetzungen; gewöhnlich werden sie auf Grund ihrer Lage im *Interstitium laterale* als Lateralrippen bezeichnet und mit den Vierfüßerrippen homologisiert (Wiedersheim, Göppert, Gegenbaur). Anderseits ist aber der Einwurf gemacht worden (Hatschek), daß die Selachierrippe bloß eine dorsal verschobene Fisch-(Hämal-)rippe sei, wie wir in ähnlicher Weise bei *Lepidosteus* eine Aufbiegung des distalen Rippenendes in die Muskulatur beobachten. Durch diese Annahme würde jedoch der sonst so scharfe Gegensatz zwischen Lateral- und Hämalrippen zum großen Teile verschwinden. Die deutliche Lagerung im *Interstitium laterale* ist jedenfalls das schwerwiegendste Argument für die Homologisierung der Selachierrippe mit der Lateralrippe aller übrigen Vertebraten. *Pristiurus*, der an den vordersten Schwanzwirbeln noch Rippen besitzt, zeigt uns, daß die unteren Bogen des Schwanzes ohne Vermittlung der Rumpfrippen gebildet werden, indem letztere seitlich an den Hämalbogen ansitzen. Götte gelang es endlich bei *Carcharias*, eine Gliederung des Schwanzbogens in ein proximales und ein davon abgesetztes distales Stück zu finden. Ein genaues Verfolgen der Wirbel ergibt, daß dieses distale Knorpelstück nicht einer Rumpfrippe entsprechen kann, sondern als Rudiment einer Hämalrippe angesehen zu werden verdient. Alle diese Tatsachen machen es wohl im höchsten Grade wahrscheinlich, daß wir in den Rippen der Selachier Lateralrippen vor uns haben. Eine direkte Ableitung der Vierfüßerrippen von den Selachierrippen ist natürlich unmöglich. Die mit den Vierfüßern am nächsten verwandten Fische sind die Dipnoer; sowohl die rezenten wie die fossilen Formen zeigen echte ursprüngliche Fischrippen, welche im Schwanze in die Y-förmigen Stücke (untere Dornen) übergehen. Nirgends ist dagegen eine Andeutung von oberen Rippen zu finden. Die ursprünglichen Verhältnisse der Wirbelsäule im allgemeinen lassen vermuten, daß sich diese alte Fischgruppe sehr frühzeitig von ursprünglichen Fischformen spezialisiert habe und so mit den Selachiern, die sich nach einer ganz anderen Richtung in aberranter Weise entwickelten, nichts zu tun habe. Daraus ergibt sich, daß die obere Rippe der Vierfüßer als eine Neuerwerbung der letzteren anzusehen ist, welche von ihnen festgehalten wurde, während die ursprünglichen Fischrippen nur mehr als Reste

download unter www.biologiezentrum.at

in den Hämalbogen des Schwanzes zu finden sind. In gleicher Weise kann man auch bezüglich der oberen Rippen der Polypteriden und Teleostier erkennen, daß sie weder untereinander noch mit jenen der Selachier und Vierfüßer Beziehungen aufweisen. Die fossilen Crossopterygier besaßen keine Spur von oberen Rippen, da solche sich erst bei den rezenten Polypteriden entwickeln, und ebenso sehen wir bei den Vorfahren der Teleostier, den Amiaden und *Heterocerci*, nur echte Fischrippen, während die oberen Rippen erst bei den Knochenfischen auftreten, wo sie aber bereits wieder in Reduktion begriffen sind. Aus dem Gesagten geht nun hervor, daß die oberen Rippen im Stamme der Vertebraten heterophyletisch entstanden sind. Faßt man den Begriff der Homologie im engen Sinne, indem man daraus heterophyletisch entstandene Gebilde ausscheidet, so könnte also von einer Homologie der Vierfüßerrippen weder mit der oberen Rippe der Selachier, noch der Ganoiden, noch der Teleostier gesprochen werden, sondern wir werden vorsichtiger die genannten Gebilde als bloße Parallelerscheinungen zu bezeichnen haben.

Zusammenfassung. Die speziell an den urodelen Amphibien gewonnenen Resultate, die in weiterer Ausdehnung auch auf die übrigen Vierfüßer Geltung haben, lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Rippe und Querfortsatz verraten eine deutliche genetische und morphologische Zusammengehörigkeit und können daher als selbständige Glieder eines einheitlichen Strahles aufgefaßt werden.

2. Es ist kein doppelter, sondern ein einfacher Strahl, welcher an seinem proximalen Ende und auch bisweilen distal eine aus einer ursprünglichen Verbreiterung hervorgegangene Spaltung besitzt.

3. Das Rippensystem entwickelt sich unabhängig vom oberen Bogen; das scheinbare Hervorwachsen des Rippensystems aus dem oberen Bogen im vorderen Rumpf- und Schwanzabschnitte ist wohl durch eine frühzeitige Verschmelzung der Knorpel beider zu erklären, welche hier wegen des zu dieser Zeit bestehenden Mangels einer trennenden Knochenschichte am oberen Bogen möglich ist.

4. Die bei einigen Vierfüßern aufgedeckten engen Beziehungen des Rippensystems zu den unteren Bogen und der Vergleich mit den oberen Rippen der Fische lassen die Vermutung rechtfertigen, daß das Rippensystem als ein seitlicher Auswuchs des unteren Bogenschenkels entstanden ist, wobei der Querfortsatz nicht mit dem Bogenschenkel selbst, sondern eben bloß mit einem seitlichen Fortsatz desselben verglichen werden könnte. Immerhin müßte auch die Mög-

download unter www.biologiezentrum.at

lichkeit einer selbständigen Entwicklung des Rippensystems berücksichtigt werden, der zufolge die Verbindung mit den unteren Bogen als sekundäre zu bezeichnen wäre.

Bemerkungen über die Nomenklatur (Textfig. VIII u. IX). Die Verschiedenartigkeit in der Auffassung und Deutung der einzelnen Wirbelbestandteile hat naturgemäß eine ganz verschiedene Bezeichnungsweise mit sich gebracht, welche eine ziemliche Verwirrung anrichtet, weshalb sich das Bedürfnis nach einer endgültigen Nomenklatur recht fühlbar macht. Bisher ist immer noch teilweise die alte Owensche Nomenklatur in Gebrauch, welche recht kompliziert und mit den Ergebnissen der neueren Forschung gar nicht mehr vereinbar ist. Im folgenden soll die nunmehr von Hatschek vorgeschlagene Nomenklatur auseinandergesetzt werden, die den neueren Forschungen Rechnung trägt und trotz ihrer Einfachheit recht präzis ist. An dem Wirbelkörper *(Corpus vertebrae)* setzt sich dorsal das obere Bogensystem *(Arcus superior)* an, welches das Nervensystem umgreift und daher auch als Neuralbogen *(Arcus neuralis)* bezeichnet werden kann. Dasselbe besteht bei den Fischen aus drei getrennten Stücken: den paarigen Bogenstücken *(Neurarcualia)* und dem unpaaren Dornstücke *(Neurospinale)*. Aus theoretischen Gründen ist es zweckmäßig, den basalen Teil der Bogenstücke speziell als neurale Bogenbasis von dem übrigen Teile, dem neuralen Bogenschenkel, abzugrenzen. Die beiden Bogenstücke umschließen einen Kanal, welcher bei den Fischen meistens durch zwei an der Innenseite der Bogenschenkel hervortretende quere Fortsätze (neurale Innenfortsätze) in zwei Hälften, in den Medullar- und Ligamentalkanal, geteilt wird. An der Vorder- und Hinterseite der Bogenschenkel entwickeln sich endlich die vorderen und hinteren Gelenkfortsätze *(Processus articulares anteriores et posteriores)*. Die einfachen Neuralbogen der Vierfüßer zeichnen sich durch den Mangel der Innenfortsätze und selbständigen Dornstücke aus, welch letztere vielleicht durch Verlängerungen der Bogenschenkel (Dornfortsätze) ersetzt worden sind. Die älteren Nomenklaturen sind weitaus nicht so präzis und unterscheiden nur zwei Teile, *Neurapophyse* und *Neurépine* (Owen), bzw. *Lames vertébrales* und *Apophyse épineuse* (Cuvier), bzw. Bogenschlußstücke und Dornen (Joh. Müller). Eine gewisse Homodynamie des unteren Bogensystems mit dem oberen voraussetzend, wendet die Hatschek'sche Nomenklatur alle besprochenen Bezeichnungen auch auf die entsprechenden Teile des unteren Bogensystems an. Das untere Bogensystem *(Arcus inferior)*, welches wegen seiner besonders im Schwanze

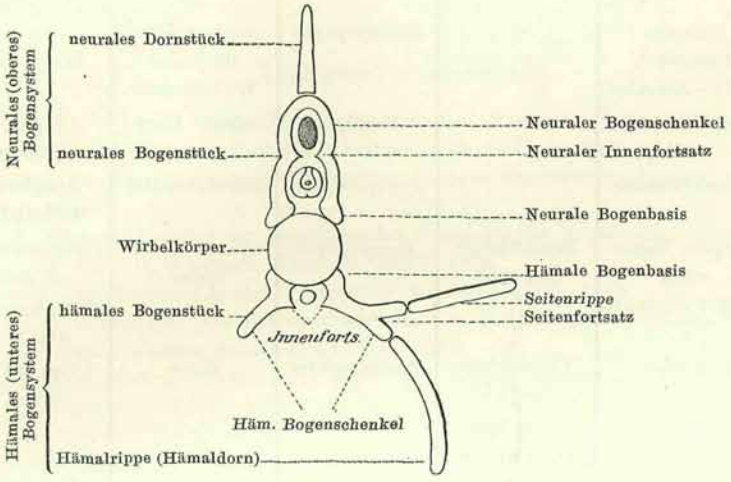
download unter www.biologiezentrum.at

unverkennbaren Beziehungen zu den großen Blutgefäßen als Hämalbogen *(Arcus haemalis)* bezeichnet werden kann, besteht bei den Fischen wieder aus drei Stücken, aus den paarigen hämalen Bogenstücken *(Haemarcualia)* und dem unpaaren Dornstücke *(Haemospinale)*, welches im Rumpfe deutlich in die paarigen, zwischen Peritonaeum und Muskulatur eingelagerten Rippen übergeht. Wegen ihrer Homologie mit den hämalen Dornen verdienen diese Rippen am besten den Namen Hämalrippen, welchen auch HERTWIG anwendet. Eine Abgrenzung des Bogenstückes in eine hämale Bogenbasis und einen hämalen Bogenschenkel erscheint auch hier notwendig. Ebenso finden wir auch an der Innenseite der Bogenschenkel bei manchen Fischen quere Fortsätze entspringen (hämale Innenfortsätze), welche den Gefäßkanal in zwei Etagen teilen. Die OWENsche Bezeichnung Parapophyse für den hämalen Bogenschenkel ist entschieden fallen zu lassen, da derselbe Autor auch die unteren Querfortsätze der Tetrapoden mit den letzteren homologisiert und ebenso bezeichnet. Die in neuerer Zeit so viel gebrauchte Bezeichnung Basalstumpf (GÖTTE) ist wenig prägnant. Die Hämalrippe ist wegen ihrer Lage an der Pleura nicht unpassend als Pleurapophyse (OWEN), beziehungsweise Pleuralrippe nach GÖTTE genannt worden; da sie speziell den Fischen eigentümlich ist, kam auch der Name Fischrippe oder wegen ihrer tiefen Lage „untere Rippe“ (GÖPPERT) in Schwung. EIMER unterscheidet diese Rippen als „echte“ Rippen von allen übrigen rippenähnlichen Gebilden („falsche“ Rippen). Es erübrigt nun noch das seitliche Rippensystem, welches von HATSCHEK direkt als Lateralbogensystem bezeichnet wird. Gemäß den in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Erörterungen läßt sich die Ansicht verteidigen, daß das Lateralrippensystem als ein seitlicher Auswuchs des hämalen Bogenschenkels aufzufassen sei. Aus dieser Auffassung entspringt die Bezeichnung „Seitenfortsatz“ für den Träger der freien Rippen, welche dementsprechend mit HERTWIG als Lateralrippe bezeichnet werden muß. Da OWEN alle Vertebratenrippen als homolog betrachtet, belegt er auch die letzteren Rippen mit dem Namen Pleurapophysen. Im Gegensatze zu den Hämalrippen werden sie auch „obere Rippen“ (GÖPPERT) genannt. Bei den Vierfüßern hat sich die Bezeichnung Querfortsatz für den Träger der Rippe so eingebürgert, daß sie schwer abgeändert werden könnte. Wir haben erkannt, daß nicht bei allen Tetrapoden die Querfortsätze entwicklungsgeschichtlich ganz gleichwertig sind. Wir unterscheiden am besten primäre Querfortsätze (Seitenfortsätze) bei den *Gymnophionen*, *Anuren*, *Menobranchus*, welchen bei den Salaman-

download unter www.biologiezentrum.at

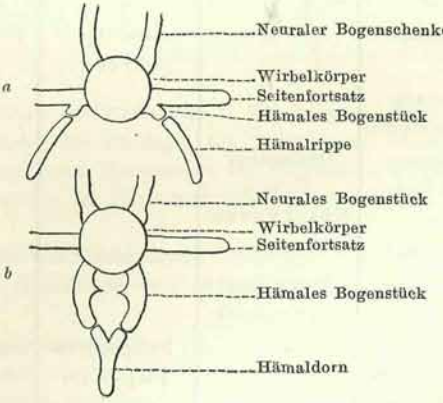
drinen als Rudiment die ventralen Knochenspangen entsprechen, während hier sowie bei allen übrigen Tetrapoden die Entwicklung von sekundären Querfortsätzen überwiegt. Die letzteren zeigen in der Regel eine Gliederung in einem ventralen und dorsalen Teil,

Fig. VIII.



Schema eines Fischwirbels.

Fig. IX.



Wirbelschemen gewisser Fische, welche das Überwiegen der Seitenfortsätze über die Bogenstücke, bzw. ihre Lostrennung von letzteren zeigen; *a* vom Rumpf; *b* vom Schwanz.

die wir einfach als *Processus transversus inferior et superior* bezeichnen können. Dieser Gliederung des Querfortsatzes entspricht auch eine Gabelung des proximalen Rippenendes in eine Haupt- und Nebenspange. Für den bisweilen distal auftretenden Seitenast der Rippe möchte ich den Namen Seitenspange in Anwendung bringen.

download unter www.biologiezentrum.at

Synonymen-Tabelle.

HATSCHEK	Neuere Forscher	OWEN	JOH. MÜLLER	CUVIER
Wirbelkörper	—	Zentrum	Wirbelkörper	Corps de vertèbre
Neurales Bogenstück (Basis + Schenkel)	—	Neurapophyse	oberes Schlußstück des Wirbelbogens	Lames vertébrales
Neurales Dornstück	—	Neurépine	oberer Dorn	Apophyse épineuse
Gelenkfortsätze	—	Zygapophysen	Gelenkfortsätze	Apophyse articulaire
Hämales Bogenstück (Basis + Schenkel)	Basalstümpfe (GÖTTE)	Parapophyse	unterer Wirbelbogen	Côtes sternales ou abd. Os ployé en chevron
Hämalrippe	Pleuralrippe (GÖTTE) untere Rippe (GÖPPERT)	Pleurapophyse	Rippe	Côtes vertébrales
Hämales Dornstück	—	Haemépine	unterer Dorn	Apophyse épineuse inférieure
Lateralrippe	—	obere Rippe (GÖPPERT)	Pleurapophyse	Côtes vertébrales
Hauptspange (capitulum costae)	—	—	—	—
Nebenspange (tuberculum costae)	Querspange (FIECK, KNICKMEYER)	—	—	—
Seitenspange	—	—	—	—
Primärer Querfortsatz	Basalstumpf (GÖPPERT)	—	—	—
sekundärer { oberer / unterer Querfortsatz	—	Parapophyse / Diapophyse	unterer / oberer } Querfortsatz	Apophyse transverse

Am Schlusse angelangt, drängt es mich, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. HATSCHEK, der die Anregung zu dieser Arbeit gab, dieselbe mit großem Interesse verfolgte und mich dabei freundlichst unterstützte, sowie den Herren Prof. K. C. SCHNEIDER und Dr. H. JOSEPH für ihre liebenswürdige Anleitung meinen innigsten Dank abzustatten.

Wien, am 14. Juni 1907.

Literaturverzeichnis.

1. G. Baur, On the Morphology of Ribs. Americ. Naturalist, 1887.
2. —, On the Morphology of Ribs. Journal of Morphology, 1889.
3. —, Über Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenklatur. Anatom. Anzeiger, 1894.
4. C. Claus, Beiträge zur vergleichenden Osteologie der Vertebraten. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien, Bd. XXIV, 1876.
5. Cuvier, Leçons d'Anatomie comparée, 2. édition, 1835—1846.
6. A. A. Davison, Preliminary Contribution to the Development of the Vertebral Column. Anatom. Anzeiger, XIV. Bd., 1897.
7. Dollo, Sur la Morphologie des Côtes. Bulletin scientifique de la France et Belgique, T. XXIV, 1892.
8. Th. Eimer, Die Entstehung der Arten III. Vergleich. anatom. u. physiol. Untersuchungen über das Skelettsystem der Wirbeltiere, 1901.
9. E. Fieck, Zur Entwicklung der Rippen und Querfortsätze. Arch. f. Anatomie und Physiologie, 1879.
10. C. Gegenbaur, Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus etc. Jenaische Zeitschr., III. Bd., 1867.
11. —, Einige Bemerkungen zu Göttes Entwicklungsgeschichte der Unke. Morphol. Jahrb., I. Bd., 1876.
12. —, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, I. Bd., Leipzig 1898.
13. Gerstäcker, Das Skelet des Döglings. Ein Beitrag zur Osteologie der Cetaceen und zur vergleichenden Morphologie der Wirbelsäule. Leipzig 1887.
14. E. Göppert, Zur Kenntnis der Amphibienrippen. Morpholog. Jahrb., XXII. Bd., 1895.
15. —, Die Morphologie der Amphibienrippen. Festschr. f. Gegenbaur, I, 1896.
16. —, Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Morpholog. Jahrb., XXIII. Bd., 1895.
17. A. Götte, Die Entwicklungsgeschichte der Unke, 1875.
18. —, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere, I. u. II. Arch. f. mikrosk. Anatomie, 15. u. 16. Bd., 1878 u. 1879.
19. Hasse und Born, Bemerkungen über die Morphologie der Rippen. Zoologischer Anz., 1879.
20. B. Hatschek, Die Rippen der Wirbeltiere. Anatom. Anz., IV. Bd., 1889.
21. C. K. Hoffmann, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Leyden 1878.
22. C. Knickmeyer, Über die Entwicklung der Rippen bei Triton taeniatus. Dissertation, München 1891.
23. August Müller, Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Müllers Archiv, 1853.

download unter www.biologiezentrum.at

24. J. A. Murray, The vertebral Column of certain primitif Urodela. Anatom.Anz., XIII, 1897.
25. R. Owen, Description of the Plesiosaurus macroceph. Geol. Transact., 2. Serie. Vol. V, 1838.
26. —, Principes d'Ostéologie comparée, 1855.
27. —, On the Anatomy of Vertebrates, Vol. I, 1866.
28. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. Morpholog. Jahrb., Bd. XIX, 1892.
29. Rathke, Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, 1861.
30. H. Schauinsland, Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein. In „Handbuch der vergleichenden und der experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere" von Oskar Hertwig, 1906.
31. C. Scheel, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierwirbelsäule. Morpholog. Jahrb., XX. Bd., 1893.
32. Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 2. Aufl. 1886.
33. —, Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere. Jena 1892.
34. —, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 5. Aufl., Jena 1902.

Tafelerklärung.

A v, Arteria vertebralis collateralis.
C H, Chorda dorsalis.
G sp, Ganglion spinale.
H Sp, Hauptspange der Rippe (Capitulum costae).
I l, Interstitium laterale.
I v, ventrales Interstitium.
I K, Intervertebralknorpel.
Kn Sp, Knochenspange.
M, Medulla spinalis.
N, Niere.
N l, Nervus lateralis.
N sp, Nervus spinalis.
N Sp, Nebenspange der Rippe (Tuberculum costae).
O B, oberer Bogen.
O Q, oberer Querfortsatz.
P, Peritonaeum.
p B, perichordales Bindegewebe.
R, Rippe.
S Sp, Seitenspange.
Str, Septum transversale.
U B, unterer Bogen.
U Q, unterer Querfortsatz.
W K, Wirbelkörper.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Salamandra maculosa*. Lineare Vergrößerungen: ca. 74 mal. Die Horizontalprojektionen Fig. 2 *e*, 3 *b*, 5 *b* und *d*, 9 *d*, 10 *c* bloß 45 mal.

Tafel I.

Fig. 1. Vorknorpelstadium des Rippensystems.
a) Querschnitt durch den 6. Wirbel eines 22 *mm* langen Embryos.
b) Längsschnitt durch den 10. Wirbel einer 26 *mm* langen Larve.
c) Ein höher geführter Längsschnitt durch denselben Wirbel, um die Anlagerung der Querfortsatzanlage an den oberen Bogen zu demonstrieren.

Fig. 2. Erste Knorpelanlage des Rippensystems.
a) Querschnitt durch den 5. Wirbel eines 22 *mm* langen Embryos.
b) Querschnitt durch den 7. Wirbel einer 30 *mm* langen Larve.
c) Längsschnitt durch den 7. Wirbel einer 26 *mm* langen Larve.
d) Ein etwas höher geführter Längsschnitt, um die enge Anfügung des Querfortsatzes an den oberen Bogen zu zeigen.
e) Links: Horizontalprojektion des 2. Wirbels eines 19 *mm* langen Embryos. Rechts: Horizontalprojektion des 6. Wirbels einer 30 *mm* langen Larve.

Fig. 3. Entwicklung der Nebenspange der Rippe.
a) Querschnitt durch den 4. Wirbel einer 26 *mm* langen Larve.
b) Horizontalprojektion des 3. Wirbels einer 26 *mm* langen Larve.

Fig. 4. Querschnitt durch den 3. Wirbel einer 26 *mm* langen Larve (Weiterentwicklung des unteren Querfortsatzes).

download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 5. Entwicklung des oberen Querfortsatzes.
a) Querschnitt durch den 3. Wirbel einer zirka 30 *mm* langen Larve.
b) Horizontalprojektion desselben Wirbels.
c) Querschnitt durch den 3. Wirbel einer 30 *mm* langen Larve.
d) Horizontalprojektion des 4. Wirbels derselben Larve.
Fig. 6. Querschnitt durch den 2. Wirbel einer 35 *mm* langen Larve (Knochenspange).

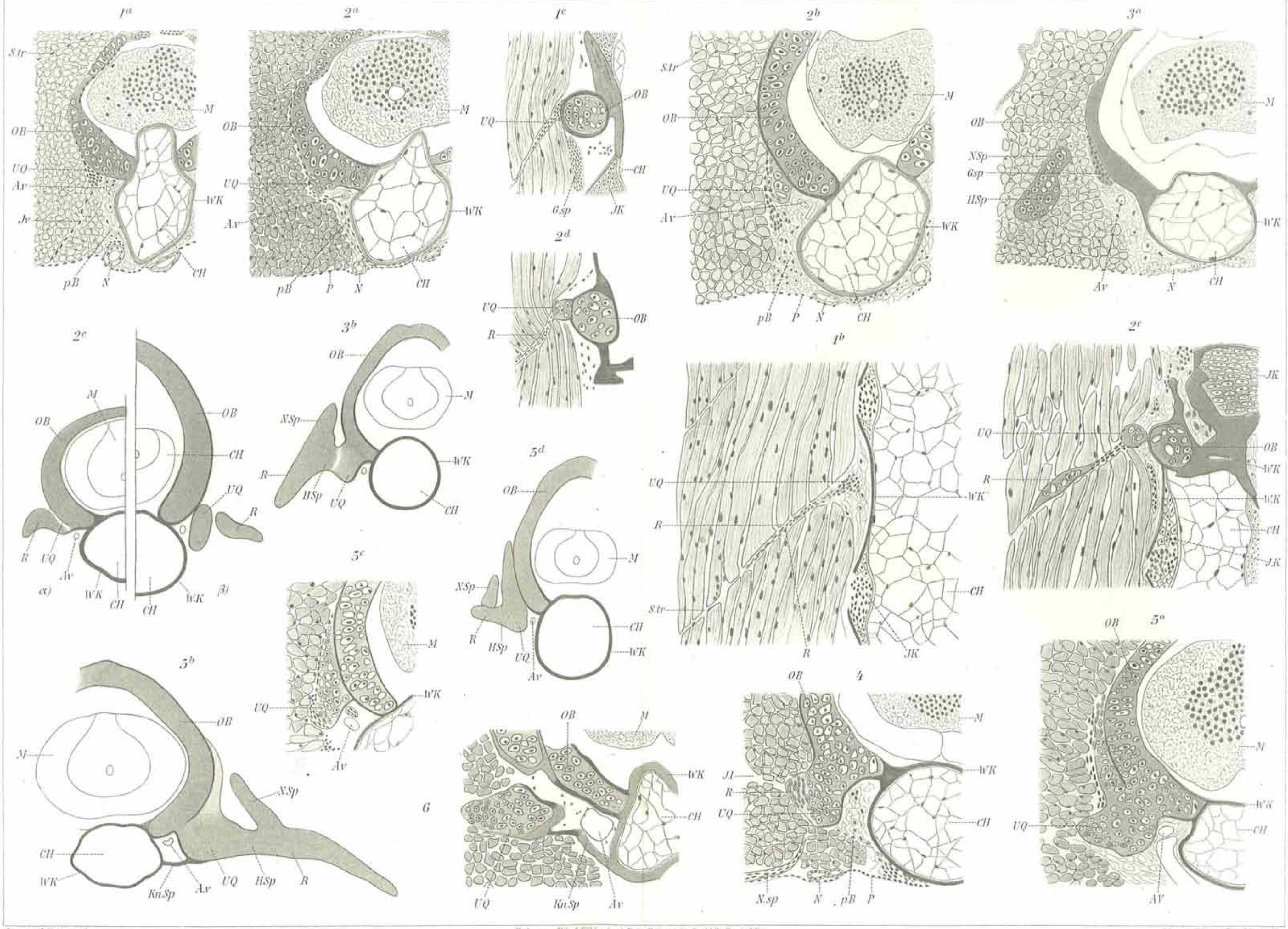
Tafel II.

Fig. 7. Längsschnitt durch den letzten Rumpfwirbel einer 40 *mm* langen Larve (unterer Querfortsatz und Rippe).
Fig. 8. Ausbildung des oberen Querfortsatzes.
a) Längsschnitt durch den 8. Wirbel einer 40 *mm* langen Larve.
b) Längsschnitt durch den 5. Wirbel eines jungen Salamanders.
Fig. 9. Ausbildung der beiden Querfortsätze und der Rippe.
a) Längsschnitt durch den 2. Wirbel einer 40 *mm* langen Larve.
b) Querschnitt durch den 4. Wirbel einer in Verwandlung begriffenen Larve.
c) Querschnitt durch den 3. Wirbel einer in Verwandlung begriffenen Larve.
d) Horizontalprojektion des 2. Wirbels einer in Verwandlung begriffenen Larve.
Fig. 10. Das Rippensystem in der Schwanzregion.
a) Querschnitt durch den 3. Kaudalwirbel einer in Verwandlung begriffenen Larve.
b) Ein mehr vorne geführter Schnitt durch denselben Wirbel.
c) Horizontalprojektion des 4. Kaudalwirbels derselben Larve.

NB. In Fig. 5 *d)* steht der Knorpel der Rippennebenspange mit dem Rippenhauptstück in kontinuierlicher Verbindung. Die daselbst gezeichnete Linie soll bloß die etwas verschiedene Knorpelbeschaffenheit beider Stücke zum Ausdruck bringen.

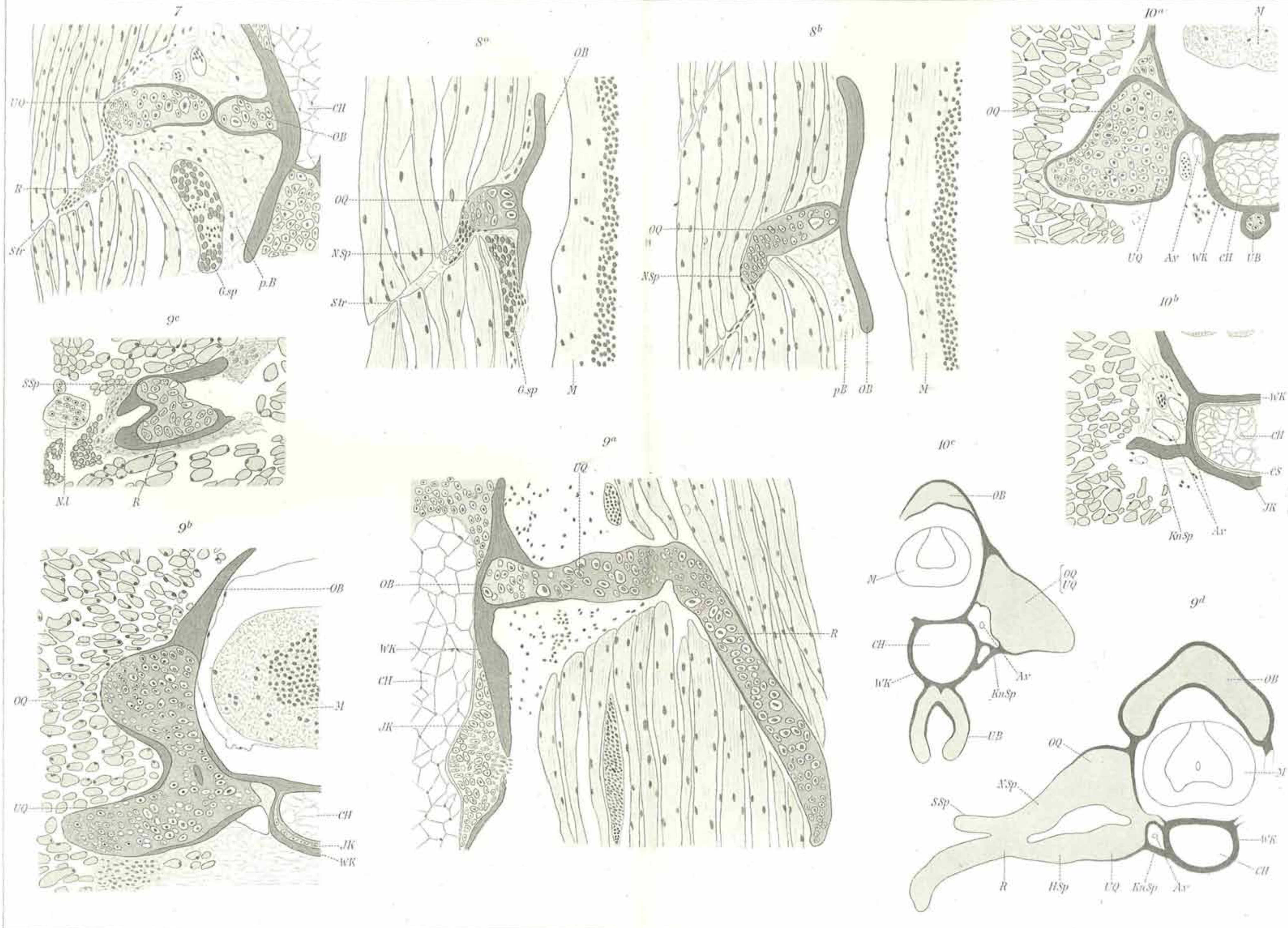
---

download unter www.biologiezentrum.at



Autor u. A. Kasper del.   Verlag von Alfred Hölder, k. u. k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien.   Werner u. Winter, Frankfurt a/M.

download unter www.biologiezentrum.at



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 17

Autor(en)/Author(s): Mayrhofer Franz

Artikel/Article: Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Rippensystems der urodelen Amphibien. 309-358