

Die Entwicklung der Wirbelsäule der ungeschwänzten Amphibien.

Zweite Abhandlung über die Entwicklung der Wirbelsäule.

Von

C. Hasse.

(Aus der anatomischen Anstalt zu Breslau.)

Mit Tafel XII.

DUGES¹ ist der Erste, welcher über die Entwicklung der Wirbelsäule von *Cultripes provincialis* Mittheilungen macht. Er weist nach, dass die Wirbelkörper lediglich aus den oberen Bogen hervorgehen, dass diese jedoch die Chorda nicht rings umfassen, sondern sich über derselben verbinden, so dass die Rückensaite an der unteren Fläche der Wirbelkörper zum Vorschein kommt.

Diesen Befund bestätigte JOH. MÜLLER² für *Cultripes* und weiterhin für *Pelobates fuscus* und *Pseudis paradoxa*, allein KÖLLIKER³ war es vorbehalten, die Entwicklungsvorgänge eingehender zu studiren, und zwar an einer aus Mexiko stammenden Batrachierlarve, welche offenbar in die Reihe der Kröten gehörte, sowie an *Cultripes* und *Pipa dorsigera*. Nach ihm gehören die Anuren zu denjenigen Wirbelthieren, deren Wirbel einzig und allein aus der äußeren skelettbildenden Schicht entstehen, und zwar so, dass sich die Wirbel aus zwei oberen knorpelig präformirten Bogen, welche auch die Querfortsätze bilden und aus einem unpaaren Körper, welcher mit zwei Seitenhälften, ohne knorpelig präformirt zu sein, aus der äußeren skelettbildenden Schicht hervorgeht und die Chorda ringförmig umgiebt, zusammensetzen.

¹ Osteologie et Myologie des Batraciens. Paris 1834.

² Vergleichende Anatomie der Myxinoiden.

³ Über die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Seelachier und einiger anderen Fische. Sitzungsberichte der physikalisch-medizinischen Gesellschaft in Würzburg. 30. Juli 1859.

Bei der von ihm untersuchten mexikanischen Larve unterscheidet er außen auf der Chorda eine zierliche, ganz dünne, kaum 0,004 bis 0,003''' messende und schwer zu erkennende Haut von der Beschaffenheit der elastischen Netzhäute, welche ganz und gar aus platten 0,004 bis 0,003''' und mehr breiten, anastomosirenden Fasern besteht, die *Elastica externa*. Dann folgt die eigentliche Scheide, an deren Innenfläche er die von ihm zuerst aufgestellte *Elastica interna* nicht zu finden vermochte, und die aus queren parallelen Bindegewebsbündeln von geringer Breite (0,002 bis 0,004'''), ohne Saftzellen und Kerne besteht. An der Chorda unterscheidet er ferner eine äußerste Lage von kleineren, kernhaltigen Zellen von 0,003—0,005—0,01''', die von der Fläche genau wie ein Pflasterepithel sich ausnehmen. Umhüllt wird die ganze Chorda von der äußeren skelettbildenden Schicht, die überall aus einer faserigen Grundsubstanz mit zahlreichen, länglichen Saftzellen besteht. Die knorpeligen und knöchernen Wirbelstücke entwickeln sich außerhalb der *Elastica externa* in der äußeren skelettbildenden Schicht, und die Chordascheide nimmt an der Wirbelbildung selbst keinen Antheil. Die äußere skelettbildende Schicht umhüllt am Rumpfe als ein dicker Ring die Gesamtchorda und diesem Ringe sitzen die aus hyalinem Knorpel bestehenden Bogen, ohne scharfe Grenze oben auf. Die unteren Bogen werden durch einen unten befindlichen, unpaaren Knorpel repräsentirt, welcher eben so dem ringförmigen Theile der skelettbildenden Schicht aufsitzt, wie die oberen Bogen.

Bei *Cultripes provincialis* gelang es ihm auch in der eigentlichen Chordascheide, an welcher er ebenfalls keine *Elastica interna* nachweisen konnte, eine aus querverlaufenden, dicht anastomosirenden Fasern bestehende *Elastica externa* zu finden. Die Gesamtchorda ist von einer äußeren Scheide von 0,04—0,06''' Dicke aus Bindegewebe mit Saftzellen umgeben, welche jedoch nicht rings herumgeht, sondern an bestimmten Stellen Verknorpelungen zeigt, welche bis an die eigentliche Chordascheide heranreichen. Solche kommen oben und unten vor. Die oberen Verknorpelungen sind die Anlagen der Bogen des Wirbelkörpers und der Intervertebralknorpel, der Gelenktheile der Wirbelkörper. Der untere Knorpel reicht vom Schwanz bis zur Mitte der Rumpfwirbelsäule und am zweiten Halswirbel sind die knorpeligen Theile rings um die Chorda verschmolzen. Die Verknöcherung erfolgt durch Ausbildung von Belegknochen.

Der Larve von *Pipa dorsigera* fehlte eine *Elastica externa*. Bei dieser war die eigentliche Chordascheide eine zarte Hülle von 0,002 bis 0,004''' Breite und homogen, an der jedoch an vielen Stellen vorhandene Fältchen häufig das Ansehen von Bindegewebe erzeugten. Die

äußere skelettbildende Schicht zeigte Bogen, welche im Allgemeinen wie bei *Cultripes* beschaffen waren, nur zeigte sich hier das Verhältnis der Bogen zur Chorda ganz anders, indem letztere unverhältnismäßig klein war. Nach unten hingen die Bogenpaare oder Wirbelanlagen unmittelbar mit einer dünnen, äußeren Scheide der Chorda zusammen, welche diese seitlich und unten umschloss, während sie nach oben unmittelbar an eine Rinne der Wirbelkörperanlage angrenzte. Der untere Knorpel reichte vom Schwanz bis an den siebenten Wirbel, von da an bis zum Schädel war die Chorda unten von einem Gewebe bedeckt, das man kaum als echten Knorpel anzusehen vermag. Dagegen reichen vorn am Schädel die Bogen so weit seitlich abwärts, dass unten nur ein schmaler Raum zwischen ihnen bleibt.

Noch eingehender beschäftigt sich GEGENBAUR¹ mit der Entwicklung der Wirbelsäule der schwanzlosen Amphibien, und er unterscheidet eine peri- und epichordale Entwicklungsform, von welchen erstere sowohl bei Fröschen, als bei Kröten vorkommt, während letztere nur Kröten eigenthümlich ist. Wie er selbst ausdrücklich hervorhebt, stehen diese beiden Entwicklungsweisen nicht in einem Gegensatz zu einander, sondern sie sind aus einander hervorgegangen, und zwar ist die epichordale eine Abänderung der perichordalen Entwicklung. Die epichordale Entwicklung wurde von ihm bei *Bombinator igneus*, ferner bei *Pseudis paradoxa*, *Pelobates fuscus* und bei *Pipa americana* gefunden, die perichordale bei *Rana esculenta*, *Bufo vulgaris* und *Bufo variabilis*. Er wies ferner nach, dass das aus einem Wirbelkomplex bestehende Schwanzstück der Wirbelsäule in beiden Fällen sich in derselben Weise entwickelte. Über den feineren Aufbau und die Entwicklung der Wirbelsäule der ungeschwänzten Batrachier machte er folgende Angaben:

Die bei den Salamandrinen vorhandenen, an der Oberfläche der Rückensaite gelegenen, jüngeren Zellen konnte er nicht in demselben Maße bei den ungeschwänzten Batrachiern nachweisen, denn sämtliche Chordazellen, auch die äußersten waren von ziemlich gleichartiger Beschaffenheit, und die äußerste aus etwas kleineren Zellen bestehende Lage zeigte eben so jene blasige Form ihrer Elemente, wie die centralen Partien. Was die Chordascheide angeht, so erkennt er bei dieser zwei gesonderte, durch Dicke, wie durch optisches Verhalten sich unterscheidende Membranen, beide von homogener Beschaffenheit. Die äußere ist die dünnere. Sie misst 0,0006''''. Sie verhält sich gegen Reagentien wie eine elastische Membran und legt sich bei der Kompress-

¹ Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule der Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.

sion der Chorda in feine, dichte Längsfalten. Zuweilen scheint es, als ob sie feine Spältchen besäße. Die innere, derbere hält zwischen 0,0015—0,0025 mm. Bei *Rana esculenta* ist sie im Allgemeinen mächtiger, als bei *Rana temporaria*. Im Gegensatz zu KÖLLIKER, der die erstere Membran als *Elastica externa*, die andere als eigentliche Chordascheide betrachtet, hält er die letztere für ein bei den Selachiern nicht vorkommendes Gebilde und deutet die KÖLLIKER'sche *Elastica externa* als zur Chorda gehörig, als *Elastica interna*. Die nach ihm den Batrachiern allein zukommende Scheide besitzt nie Zellen oder Zellendervivate, sondern ist homogen und eine Cuticularbildung, wie die ihr aufliegende äußere. Ferner lässt er im Gegensatz zu KÖLLIKER bei der perichordalen Entwicklung die skelettbildende Schicht rings um die Chorda gehen und in ihr sich die Bogen differenzieren, welche dann seitlich um die Rückensaite wachsend zur Vereinigung kommen, den Wirbelkörper bilden, und dann nach vorn und hinten auswachsend und die Chorda intervertebral einschnürend den Zwischenwirbelknorpel, den Gelenktheil des Wirbelkörpers bilden. Die Verknöcherung geschieht vor Allem durch die Ablagerung von Belegknochen. Am Schwanz tritt dann noch zu den epichordalen oberen Bogen ein hypochordaler Knorpel, der allmählich an den Seitenflächen der Chorda mit den oberen Bogenstücken verschmilzt, so dass die Chorda dann an dem späteren Steißbein rings vom Knorpel umschlossen ist. Dabei ist dieses Steißbein als ein aus mehreren Wirbeln entstandenes Stück anzusehen.

Bei den ungeschwänzten Amphibien mit epichordaler Entwicklung besteht die Chordascheide bei *Bombinator*, *Pelobates* und *Pseudis* wieder aus den beiden Lamellen, während er bei *Pipa* nur eine Andeutung der äußeren Lamelle sah. Bei *Bombinator* ist die innere eine elastische Membran von ansehnlicher Dicke (0,023 mm) und zeigt sich nicht vollkommen homogen, sondern mit zahlreichen, sehr feinen Querfasern ausgestattet. Eben so eigentümlich ist die Beschaffenheit der Chordascheide von *Pseudis*. Die äußere sehr dünne Lamelle liegt der skelettbildenden Schicht eng an, die innere dagegen der Chorda. Beide, innere und äußere Lamelle, sind nur lose mit einander verbunden. Die innere elastische Lamelle zeigt feine, aber zahlreiche Längsfaltungen, die von feinen, welligen, fast wie guillochirt erscheinenden Linien rechtwinkelig gekreuzt werden. Was die skeletogene Schicht betrifft, so unterscheidet sich die epichordale dadurch von der perichordalen Entwicklungsform, dass die seitliche Verwachsung der Chorda von Seiten der oberen Bogenknorpel nicht zu Stande kommt, und dass sich somit auch der Wirbelkörper und die Intervertebralknorpel nicht peri-, sondern epichordal entwickeln, wenigstens am Rumpfe. Somit bleibt

der größte Theil der die Chorda umgebenden skelettbildenden Schicht bindegewebig. Am Steißbein zeigen sich keine Unterschiede in der Entwicklung.

GEGENBAUR wiederholt dann in seiner Arbeit »Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus«¹ die Ansicht, dass bei den Amphibien die Chorda von zwei cuticularen Membranen umgeben sei.

In einer Arbeit, »Untersuchungen über die Entwicklung des Bombinator igneus«² hat dann GOETTE weitere Angaben gemacht, jedoch werden dieselben zum Theil verbessert, und zum Theil ausführlich wiederholt in seiner späteren großen Monographie.

Der Zeit nach folgt W. MÜLLER³, welcher *Rana temporaria* untersuchte. Aus den Zellen der Chorda bildet sich nach ihm eine protoplasmatische Rindenschicht und der Gallertkörper. Um die Rindenschicht bildet sich eine Zellmembran, und um diese von der skelettbildenden Schicht aus eine zweite. Die skelettbildende Schicht lässt er aus der Adventitia der Aorta stammen, dieselbe umwächst die Chorda erst seitlich, liefert die Anlage der Bogen und umwächst dann die Chorda oben und unten unter Bildung einer concentrischen, aus spindelförmigen Zellen bestehenden Umhüllung.

Im Jahre 1872 veröffentlichte KÖLLIKER⁴ seine kritischen Bemerkungen zur Geschichte der Untersuchungen über die Scheiden der Chorda dorsalis. Derselbe unterscheidet jetzt bei den einzelnen Amphibien, ohne zu sagen bei welchen, eine einfache von der Chorda gebildete Cuticularmembran, und bei anderen außer dieser noch eine äußere, beide von der Chorda gebildet.

In seiner großen Monographie schildert dann GOETTE⁵ ausführlich die Umwandlung der Chorda und die Ausbildung der dotterhaltigen Rindenschicht, in welcher er keine Zellen zu erkennen vermag. Um diese bildet sich eine allmählich dicker werdende, cuticulare Hülle, die innere Scheide der Wirbelsaite. Später treten in ihr schwache Querstreifen auf. Um diese Chordahülle bildet sich die äußere Chordascheide aus netzförmig zusammenhängenden Zellen bestehend, welche sich in den frei werdenden Raum zwischen Rückensaite und Urwirbelsegmenten eindringen und die Chorda rings umgeben. Sie verschmelzen

¹ Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaften. Bd. III. 1867.

² Zeitschrift für mikroskopische Anatomie. Bd. V. 1869.

³ Über den Bau der Chorda dorsalis. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaften. Bd. VI. 1874.

⁴ Sitzungsberichte der physikalisch-medicinischen Gesellschaft in Würzburg. 1872.

⁵ Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

allmählich zu einer kontinuierlichen bedeckenden Schicht. Später wird die Scheide durch Zelltheilungsprocesse mehrschichtig. Zwischen den beiden Chordascheiden bildet sich nach ihm sowohl bei Bombinator, wie bei der grauen Kröte eine feine, cuticulare Membran, welche er aber nicht zu isoliren vermochte, und welche er für ein Produkt der äußeren (skelettbildenden) Scheide hält. Die Bogenanlagen entstehen dort, wo die Muskelplatten zusammenstoßen, zwischen je zwei Spinalganglien selbständig auf der äußeren Chordascheide, mit welcher sie sich erst nachträglich fest verbinden. Die Bogenanlagen verknorpeln. Zwischen ihnen bilden sich aus der äußeren Chordascheide die Wirbelkörperanlagen, welche alsbald verknorpeln und integrirend mit den Bogen zusammenhängen, und zwischen diesen die die Chorda intervertebral einschnürenden Intervertebralknorpel. Im Übrigen polemisiert er gegen die Annahme einer epichordalen Entwicklung, indem er nachgewiesen zu haben glaubt, dass auch der untere Theil der skelettbildenden, äußeren Chordascheide an dem Aufbau des Wirbels Theil nimmt, wenn auch dem dorsalen Abschnitt der Haupttheil zukommt. Für den ersten Wirbel hebt er dann noch das weite Abwärtsragen der oberen Bogenanlagen hervor und schildert dann am Schwanztheil, wie seine Vorgänger die Bildung des hypochordalen Knorpels. Die Hauptmasse der äußeren skelettbildenden Schicht stammt nach ihm von dem inneren Theile der Urwirbelsegmente.

SCHNEIDER¹ unterscheidet bei dem Frosche zwei Cuticularmembranen, eine unmittelbar die Chorda umgebende, und auf dieser eine zweite.

KASTSCHENKO², welcher sowohl Frösche wie Kröten untersuchte, berichtet nur von einer um die Chorda gelegenen Cuticula.

Eben so verneint BALFOUR³ für die Amphibien eine äußere cuticulare Membran.

STÖHR⁴ wendet sich hauptsächlich gegen GOETTE's äußere Chordascheide, welcher er keine Berechtigung auf Selbständigkeit zuerkennen will, da dieselbe nur vorübergehend zu unterscheiden ist.

RETZIUS⁵ schließt sich eng an GEGENBAUR an und unterscheidet eben so wie HOFFMANN⁶ um die Chorda der Anuren, von denen er namentlich

¹ Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgesch. der Wirbelthiere. Berlin 1879.

² Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XIX. 1884.

³ A Treatise on comparative embryology. London 1884.

⁴ Zur Entwicklungsgesch. des Anurenschädels. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. 1882.

⁵ Archiv für Anatomie und Physiologie. 1884.

BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. (Amphibia.)

Bufo erwähnt, eine dickere innere, aus concentrischen Faserbündeln bestehende Membran und eine dünnere äußere, welche nach ihm offenbar elastisches Gewebe ist.

Indem ich mich nun zur Darstellung meiner eigenen Beobachtungen wende, will ich gleich das Hauptresultat derselben an die Spitze stellen:

Die Kröten haben wie die Fische und die geschwänzten Amphibien außer einer von der Chorda gebildeten und sie umgebenden Cuticula chordae (Elastica interna aut.), noch eine Cuticula sceleti (Elastica externa aut.), welche von der skelettbildenden Schicht gebildet wird.

Die Frösche entbehren, wie die Amnioten einer Cuticula sceleti und besitzen lediglich eine Cuticula chordae.

Die Anuren bilden somit ein Mittelglied zwischen den Fischen und Urodelen, bei denen eine besondere Weiterbildung im Bereiche der Cuticula sceleti stattfindet und den Amnioten, bei denen nicht allein die Bildung einer Cuticula sceleti vollständig unterdrückt wird, sondern bei denen auch die Chorda und die Cuticula chordae einer weiteren starken Rückbildung unterliegt.

Von den Fröschen habe ich *Rana fusca* und *esculenta*, von den Kröten *Pelobates fuscus* untersucht und kann ich den von KÖLLIKER, GEGENBAUR und GOETTE vorgebrachten Thatsachen über den Aufbau der Wirbelsäule und namentlich über den Antheil der knorpeligen Bogen und deren Beziehungen zur Gliederung der Wirbelsäule nichts hinzufügen. Dieselben stehen auch unter einander im besten Einklange, und die Bedenken, welche GOETTE wegen der epichordalen Entwicklung äußert, sind durchaus untergeordneter Art. Ich möchte meinen Standpunkt folgendermaßen festsetzen:

Die Anuren zeichnen sich durch den Mangel gesonderter knorpeliger Hämapophysen aus. Diese sind ersetzt durch den Hypapophysenknorpel, welcher auch bei den Amnioten eine wesentliche Rolle spielt. Derselbe ist als durch eine Verschmelzung der unteren Bogen entstanden anzusehen. Am Rumpfe ist eine beinahe vollkommene Reduktion der unteren Bogen vorhanden. Es fehlt die Knorpeldifferenzirung des Hypapophysenknorpels fast gänzlich. In Folge dessen hängt die Entwicklung der Wirbel des Rumpfes im Wesentlichen von den oberen Bogen ab, sei es, dass dieselben in der Entwicklung vorschreitend rings um die Chorda wachsen (perichordale Entwicklung), sei es, dass dieselben sich lediglich dorsal ausbilden und damit einen epichordalen Wirbelkörper und epichordale, intervertebrale Wirbelkörperepiphysen

entstehen lassen. Am Schwanze (Steißbein) entwickelt sich dagegen bei allen Anuren die Wirbelsäule sowohl aus den oberen Bogen, wie aus dem unteren Bogenrudimente, also durchaus perichordal. Das Wesentliche bei diesen Entwicklungsvorgängen ist ferner, dass die Wirbel der Anuren, ohne Betheiligung der Chorda und deren Scheide, wesentlich von den knorpeligen Bogen gebildet werden. Damit treten sie in einen Gegensatz zu einer Anzahl von Fischen und den Urodelen, bei denen eine besondere Schicht zwischen den beiden Cuticulae (Cuticula chordae und sceleti) entweder ausschließlich oder zu einem wesentlichen Theile den Wirbelkörper zusammensetzt. Sie schließen sich durch diese Entwicklung eng an die drei höheren Wirbelthierabtheilungen an, bei denen die Wirbelelemente ebenfalls wesentlich oder ausschließlich Abkömmlinge der knorpeligen Bogenstücke sind.

Meine Untersuchungen gipfeln vor allen Dingen in der Klarstellung des Verhaltens und der Bildung der um die Rückensaite sich lagernden Scheiden. Hier zeigen die bisherigen Beobachtungen wesentliche Lücken, welche ausgefüllt werden müssen, bevor ein klares, zutreffendes Urtheil über die Stellung der schwanzlosen Amphibien im System abgegeben werden kann. Die daran sich knüpfenden Fragen sind meines Erachtens mindestens eben so wichtig, wenn nicht wichtiger, als das Verhalten des weiteren Aufbaues und der Verknöcherung der Wirbelelemente.

Die allerersten Entwicklungsvorgänge, die Abschnürung der Rückensaite und die Bildung der Cuticula chordae sind auch bei diesen Thieren genügend klargestellt, weniger ist das mit der skelettbildenden Schicht der Fall. Leider muss ich auch hier wegen Mangels an geeignetem Material eine Lücke bestehen lassen. Ich vermag die Quelle derselben, die Beziehungen zum hypochordalen Strang und zur Aorta nicht aufzudecken, eben so wenig die Beziehungen zu den Mesodermsegmenten, obgleich ich je länger, desto mehr bezüglich ihrer Herkunft von denselben Zweifel hege.

Die jüngsten Stadien, welche ich von *Rana esculenta* untersucht habe, hatten eine Körperlänge von 7 mm. Die Chorda ist bereits vollständig vakuolisirt, auf dem Querschnitt nicht kreisrund, sondern vierseitig, mit größerem Höhen- und geringerem Breitendurchmesser (Fig. 1). An der Oberfläche befindet sich ein mit sparsamen, großen Kernen versehenes und stark mit Dotterkörnern durchsetztes, protoplasmatisches Lager, in welchem die Zellgrenzen nicht deutlich zu erkennen sind (Fig. 1 *ch.ep*). Sind solche überall vorhanden, so handelt es sich um sehr große Zellen, da im ganzen Umkreise nur etwa acht bis zehn Kerne, bald mehr bald minder, zu erkennen sind. Umgeben wird diese Rinden-

schicht, das Chordaepithel, von einer sehr zarten, oft leicht gefältelten, durchsichtigen, elastischen Membran, in welcher in keiner Weise irgend eine Struktur zu erkennen ist (Fig. 4 *c.ch*). Unter der Chorda befindet sich ein subchordaler Strang (Fig. 4 *sch.str*), aus etwa vier neben einander in einer Reihe zwischen Rückensaite und Aorta gelagerten Zellen bestehend. Die Kerne derselben stehen ziemlich dicht gedrängt, so dass die Zellen nur geringen Umfang haben können. In dem nächsten Entwicklungsstadium (8 mm) sind dieselben bereits nicht mehr gesondert nachzuweisen. Um die Chorda befindet sich dann die skelettbildende Lage (Fig. 4 *sc.sch*) und Alles spricht dafür, dass deren Entwicklung anfänglich genau in derselben Weise, wie bei den Urodelen erfolgt. Es sind große, runde, embryonale Zellen mit großen, sich stark färbenden, granulirten Kernen und Dotterplättchen im Inneren. Sie gleichen durchaus denen, welche sich in der Aorta befinden, woher sie aber stammen, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben. Sie erstrecken sich ventral über die ganze Wirbelsäule und sind neben der Aorta und dem subchordalen Zellstrang am stärksten angehäuft. Dasselbe ist in der dorsalen Mittellinie der Fall. An dem ventralen Theil der Seitenfläche des Rückenmarkes (Fig. 4) sind sie aber in den Zwischenräumen zwischen den Mesodermsegmenten in größerer Anzahl vorhanden und beginnen sich von hier aus dorsal über die Chorda, zwischen ihr und das Rückenmark zu schieben. Dasselbe geschieht an den Seitenflächen der Rückensaite. Auch hier wachsen sie, aber sowohl von der dorsalen, wie von der ventralen Seite her, den Räumen zwischen den Mesodermsegmenten entsprechend, um die Chorda herum, lassen aber anfänglich den Theil der Seitenfläche der Chorda, welcher der Mitte eines Mesodermsegmentes entspricht, frei, denn man sieht hier das Mesodermsegment der Rückensaite unmittelbar anliegen. Daraus geht klar hervor, dass die in der dorsalen und ventralen Mittellinie zusammenhängend von vorn nach hinten sich ausdehnende Masse der skelettbildenden Schicht seitlich ursprünglich vollkommen metamer, den Zwischenräumen der Mesodermsegmente entsprechend, gegliedert ist und sich von hier aus kontinuierlich um das Rückenmark und um die Chorda herum ausbreitet. Anfänglich sind die Zellen durchaus nicht regelmäßig um die Rückensaite gelagert (Fig. 4 *sc.sch*). Lagern sie sich auch in einfacher Schicht, so hängen sie doch durchaus nicht unter einander zusammen, bilden somit kein Epithel. Der Abstand zwischen ihnen ist bald größer, bald kleiner, je nach der Größe des Raumes, welcher für sie zwischen Chorda, Rückenmark und Muskelsegmenten bleibt. Das Verhalten ist also genau so, wie bei den Urodelen.

Wichtige Veränderungen gehen erst dann vor sich, wenn die Mesodermsegmente so weit von der Chorda abgertückt sind, dass die Zellen der skelettbildenden Schicht überall die Chorda umgeben. Die Veränderungen zeigen sich deutlich bei einer Larve von *Rana fusca* von 12 mm Länge (Fig. 2). Die Dotterplättchen sind überall in den Zellen verschwunden, die vakuolisirte Chorda ist ausgedehnter und die Rindenschicht trägt den Charakter eines echten Plattenepithels (Fig. 2 und 3 *ch.ep*). Die Zellen desselben sind zahlreicher geworden, dichter gedrängt, und sie sind dem entsprechend kleiner. Es hat an der Oberfläche ein lebhafter Kern- und Zellenvermehrungsprocess stattgefunden. Dabei erscheint der Querschnitt der Chorda bei *Rana fusca* als ein stehendes Oval. Die Cuticula chordae ist ein wenig dicker geworden, lässt aber immer noch keine Struktur erkennen. Die Zellen der skelettbildenden Schicht bilden rings um die Chorda herum ein einschichtiges Plattenepithel (Fig. 2 *sc.sch*) in der Weise, wie es GOETTE zuerst beschrieben hat, und wie ich es dann weiter für die Urodelen nachgewiesen habe. Die embryonalen Zellen haben sich regelmäßig angeordnet und mit einander epithelartig verbunden. Die Kerne sind dabei zahlreicher geworden, ein Zeichen lebhafter Zelltheilungsvorgänge. Dieses Zelllager um die Chorda (Fig. 2 *sc.sch*) entspricht meiner inneren Zellscheide der skelettbildenden Schicht bei den Urodelen und sondert sich jetzt scharf von den übrigen Zellen der skelettbildenden Schicht, welche (Fig. 2) das Rückenmark und die Aorta umgeben. Diese bilden die Bogenanlagen und entsprechen der äußeren Zellscheide der Urodelen. Diese innere Zellscheide der skelettbildenden Schicht (Fig. 3 *iz.sch*) sitzt der Cuticula chordae unmittelbar auf, und damit ist ein wesentlicher Gegensatz gegenüber den Urodelen geschaffen, denn es bildet sich nicht wie bei ihnen eine Cuticula sceleti (Elastica externa) auf der Cuticula chordae (Elastica interna aut.). Eben so wenig findet aber an irgend einer Stelle dieser inneren Zellscheide eine Wucherung statt nach Art der Intervertebralwülste der Urodelen. Die Zellen sind jetzt, wie auch später (Fig. 12) einfache, polyedrische Pflasterzellen, wie ja auch das Chordaepithel (Fig. 11) ein polyedrisches Plattenepithel ist. Dasselbe spielt von nun an bei den Fröschen im Aufbau der Wirbelsäule keine wesentliche Rolle mehr. Seine Bedeutung erlischt.

Bei den Larven von *Rana fusca* (14 mm Länge und mehr) machen sich aber andere Bildungsvorgänge geltend, welche wiederum durchaus den Vorgängen bei den geschwänzten Amphibien entsprechen. Die Zellen an dem ventralen Theil der Seitenfläche des Rückenmarkes und an der Aorta wuchern in derselben Weise, wie die Zellen der inneren Zellscheide wucherten und schieben sich (Fig. 3 und 7 *az.sch*) allmählich

als äußere Zellscheide der Chorda um diese herum, aber nicht in einfacher, sondern in mehrfacher Lage. Sobald das geschehen ist, hört allmählich die Möglichkeit der Trennung dieser beiden Zellscheiden der skelettbildenden Schicht (Fig. 4, 5, 9, 10) auf, und beide stellen ein einheitliches (Fig. 4 *sc.sch*), aus platten Zellen, mit hellen durchsichtigen Zelleibern (Fig. 5 *sc.sch*) konzentrisch um die Chorda geschichtetes Zellager dar, in welchem dorsal die Knorpelkerne der Bogen sich bilden, beziehungsweise ventral der Hypapophysenknorpel, welche dann die weiteren bekannten Veränderungen durchmachen.

Es fragt sich nun aber, wie ist es zu erklären, dass ein großer Theil der bisherigen Forscher bei den Fröschen eine *Cuticula sceleti* (*Elastica externa* aut.) fand? Ich glaube über diesen Punkt genügende Aufklärung geben zu können. Bei einer *Rana esculenta* von 22 mm Länge (Fig. 5 und 6 *c.ch*) fiel mir zuerst auf der Außenseite der Chorda eine besondere Schicht auf, welche sich auch noch in späteren Stadien (Fig. 9, 10 *c.ch*) nachweisen ließ. Lange Zeit habe ich mich eingehend mit ihr beschäftigt und sie auf alle mögliche Weise zu isoliren versucht; da ich in ihr die von den Autoren beschriebene *Elastica externa* gefunden zu haben glaubte. Der Versuch misslang aber regelmäßig. Niemals sah ich, dass, wenn die skelettbildende Schicht (Fig. 5 10 *sc.sch*) sich abgehoben hatte, sie der abgehobenen Fläche derselben anhaftete, wie das bei einer echten *Cuticula sceleti* stets der Fall ist, immer sah ich sie mit der *Cuticula chordae* im innigsten Zusammenhang. Dennoch war es auch hier ein vergebliches Bemühen sie von derselben zu trennen, und somit als eine selbständige Haut nachzuweisen. Somit muss ich behaupten, dass diese Schicht, welche wohl den Autoren als *Elastica externa* vorgeschwebt hat, nichts weiter ist als eine verdichtete Lage der *Cuticula chordae*, ohne irgend welche Beziehungen zur skelettbildenden Schicht. Dafür spricht auch unter Anderem ihr spätes Auftreten, während die *Cuticula sceleti* stets frühzeitig gebildet wird.

Ganz anders stellt sich nun das Bild bei *Pelobates fuscus*, dessen Wirbelentwicklung im Übrigen durchaus der von mir soeben geschilderten Entwicklungsweise der Froschwirbelsäule entspricht. Bei einer 14 mm langen Larve (Fig. 13), bei welcher sich rings um die *Cuticula chordae*, die stärker wie bei den Fröschen erscheint, die skelettbildende Schicht epithelartig als eine innere Zellscheide (Fig. 13 *iz.sch*) gelagert hat, erscheint die *Cuticula sceleti* (Fig. 13 *c.sc*) gerade wie bei den geschwänzten Amphibien als ein selbständiges Wesen an der inneren Oberfläche der dieselbe zusammensetzenden Zellen. Sie ist anfänglich außerordentlich dünn, zart und glasklar und dort, wo die Zellen nicht abgehoben sind, kaum zu unterscheiden (Fig. 13), sie verdickt sich aber

allmählich (Fig. 14, 15, 16 *c.sc*) und wird dann rings um die Cuticula chordae deutlich sichtbar. Dabei trennt sie sich immer mit größter Leichtigkeit (Fig. 14, 15 *c.sc*) von der unterliegenden Cuticula chordae und haftet den Zellen der skelettbildenden Schicht an. Von diesen ist sie aber ebenfalls leicht zu isoliren (Fig. 15 *c.sc*) und zeigt somit ein Verhalten, wie bei den geschwänzten Amphibien. Weitere Umwandlungen erleidet sie aber nicht, sondern sie bleibt als eine vollständige zusammenhängende Hüllmembran bestehen. Die Cuticula chordae verdickt sich allmählich sehr bedeutend (Fig. 14, 15, 16 *c.ch*) und bekommt dann das so oft beschriebene, quergestreifte Aussehen. Auch lässt sich in diesem Stadium der Entwicklung an der äußeren Oberfläche ein dunkler Streifen nachweisen (Fig. 14 und 15), welcher durchaus an die scheinbare *Elastica externa* der Frösche erinnert.

Breslau, im August 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

- c.ch*, Cuticula chordae s. *Elastica interna*;
ch.ep, Chordaepithel;
c.sc, Cuticula sceleti s. *Elastica externa*;
a.z.sch, äußere Zellschicht des skelettbildenden Gewebes;
i.z.sch, innere Zellschicht des skelettbildenden Gewebes;
sc.sch, skelettbildende Schicht;
nap, Neurapophysenknorpel;
s.ch.str, Subchordalstrang.

Tafel XII.

Fig. 1. Querschnitt durch die Wirbelsäule einer 7 mm langen Larve von *Rana esculenta*. SEIBERT Obj. 4 mm, Oc. 4, ausgezogener Tubus. Sublimat, Hämatoxylin, KLEINENBERG mit Orange.

Fig. 2. Querschnitt durch die Wirbelsäule einer 12 mm langen Larve von *Rana fusca* von der Schwanzbasis. SEIBERT Obj. 4 mm, Oc. 4, eingestoßener Tubus. Sublimat, Boraxkarmin.

Fig. 3. Stück eines Wirbelsäulenquerschnittes vom Rumpfe einer Larve von *Rana fusca* von 20 mm Länge. Dorsale Fläche der Chorda. SEIBERT, homogene Immersion Obj. 2 mm, Oc. 4, ausgezogener Tubus. Chromsäure, Hämatoxylin, Orange.

Fig. 4. Stück eines Horizontalschnittes durch die Rumpfwirbelsäule einer 20 mm langen Larve von *Rana fusca*. SEIBERT, homogene Immersion 2 mm, Oc. 4, ausgezogener Tubus. Chromessigsäure, Hämatoxylin, Orange.

Fig. 5. Stück eines Wirbelsäulenquerschnittes (Rumpf) einer 22 mm langen

Larve von *Rana esculenta*. SEIBERT, homogene Immersion 2 mm, Oc. 4, eingezogener Tubus. Chromsäure, Hämatoxylin, KLEINENBERG.

Fig. 6. Stück eines Horizontalschnittes durch die Rumpfwirbelsäule einer 22 mm langen Larve von *Rana esculenta*. SEIBERT, homogene Immersion 2 mm, Oc. 4, ausgezogener Tubus. Chromsäure, Hämatoxylin, KLEINENBERG.

Fig. 7. Querschnitt durch die Rumpfwirbelsäule einer 32 mm langen Larve von *Rana fusca*. SEIBERT, Obj. 16 mm, Oc. 8, ausgezogener Tubus. Chromsäure, Hämatoxylin, Crocein.

Fig. 8. Stüce eines Querschnittes durch die Rumpfwirbelsäule einer 32 mm langen Larve von *Rana fusca*. Neurapophysenbasis. SEIBERT, homogene Immersion 2 mm, Oc. 4, ausgezogener Tubus. Chromsäure, Hämatoxylin, Crocein.

Fig. 9. Stück eines Wirbelsäulenquerschnittes einer 40 mm langen Larve von *Rana fusca*. SEIBERT, homogene Immersion, Oc. 4, ausgezogener Tubus.

Fig. 10. Stück eines Querschnittes durch die Wirbelsäule einer 40 mm langen Larve von *Rana fusca*. SEIBERT, homogene Immersion Obj. 2 mm, Oc. 4, ausgezogener Tubus.

Fig. 11. Chordaepithelzellen einer 37 mm langen Larve von *Rana fusca*. SEIBERT, homogene Immersion Obj. 2 mm, Oc. 4, ausgezogener Tubus.

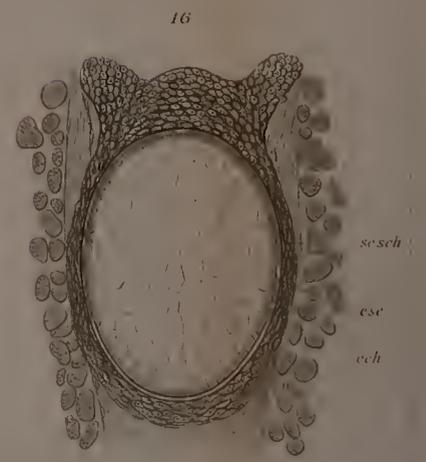
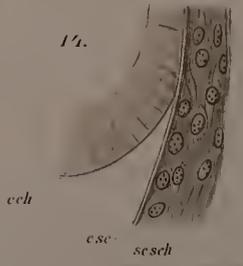
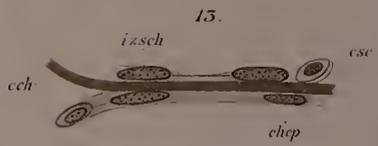
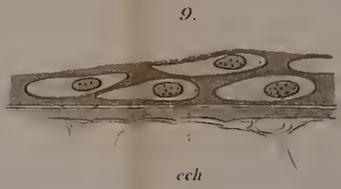
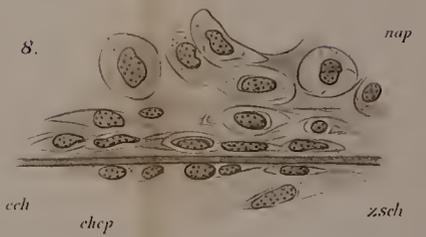
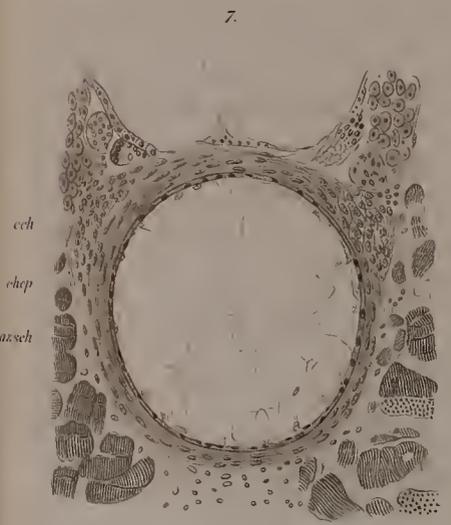
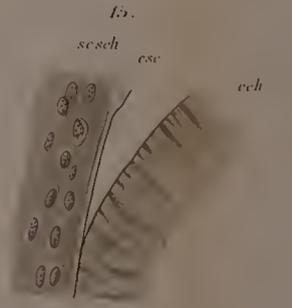
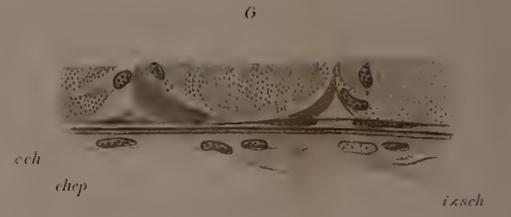
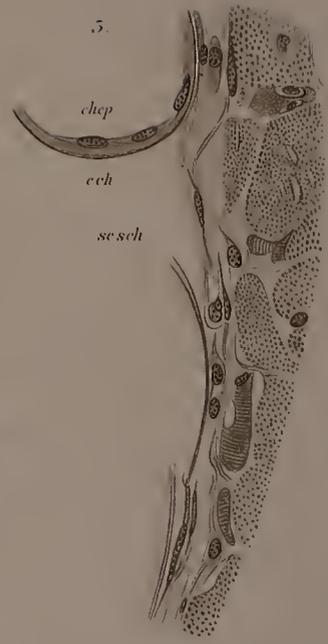
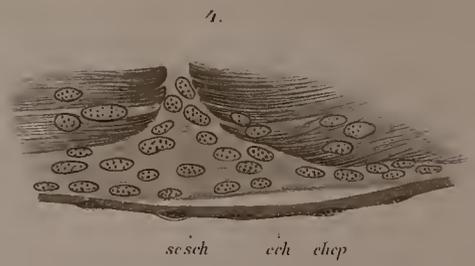
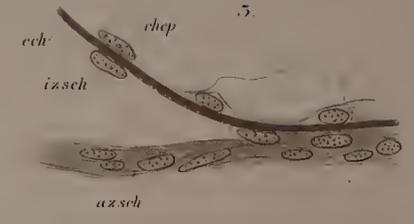
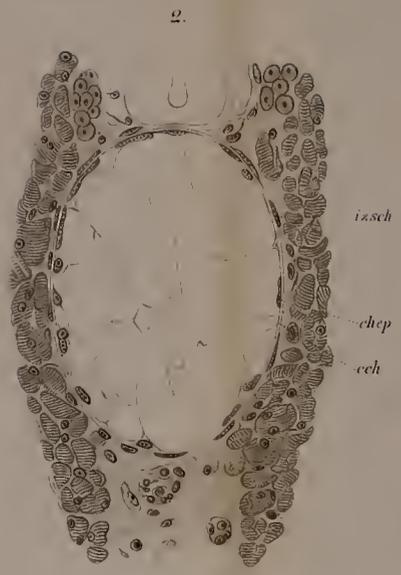
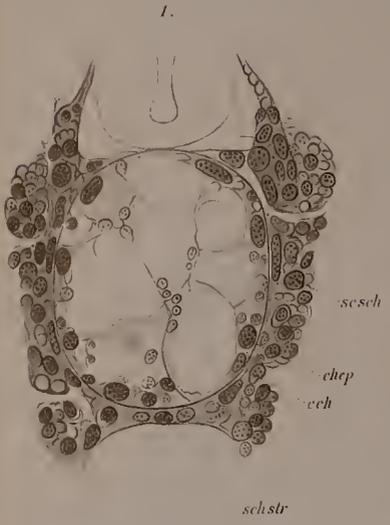
Fig. 12. Zellen der inneren Zellscheide der skelettbildenden Schicht einer 37 mm langen Larve von *Rana fusca*. SEIBERT, homogene Immersion Obj. 2 mm, Oc. 4, ausgezogener Tubus. Chromsäure, Hämatoxylin.

Fig. 13. Stück eines Wirbelsäulenquerschnittes durch den Rumpf einer 44 mm langen Larve von *Pelobates fuscus*. Dorsale Fläche. SEIBERT, homogene Immersion Obj. 2 mm, Oc. 4, ausgezogener Tubus. Alkohol, Hämatoxylin.

Fig. 14. Stück eines Horizontalschnittes durch die Wirbelmitte eines *Pelobates fuscus* mit hinteren, kleinen Extremitäten. SEIBERT, homogene Immersion Obj. 2 mm, Oc. 4, ausgezogener Tubus. Chromsäure, Hämatoxylin, Orange.

Fig. 15. Stück eines Querschnittes durch die Rumpfwirbelsäule eines *Pelobates fuscus* mit linker vorderer Extremität. SEIBERT, homogene Immersion Obj. 2 mm, Oc. 4, eingezogener Tubus. Chromsäure, Hämatoxylin, Orange.

Fig. 16. Querschnitt durch die Rumpfwirbelsäule eines 7,7 cm langen *Pelobates fuscus*. SEIBERT, Obj. 16 mm, Oc. 4, eingezogener Tubus. Chromsäure, Hämatoxylin.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1882-1893

Band/Volume: [55](#)

Autor(en)/Author(s): Hasse Carl

Artikel/Article: [Die Entwicklung der Wirbelsäule der ungeschwänzten Amphibien. Zweite Abhandlung über die Entwicklung der Wirbelsäule. 252-264](#)