© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Entwicklung der Wirbelsäule der Elasmobranchier.

Dritte Abhandlung über die Entwicklung der Wirbelsäule.

Von

C. Hasse.

(Aus der anatomischen Anstalt zu Breslau.)

Mit Tafel XXI.

Die Wirbelsäule der Elasmobranchier ist häufig Gegenstand der Untersuchung gewesen, und die Forscher haben sich seit den Zeiten J. Müller's mit Vorliebe dieser Thierabtheilung zugewandt und aus dem Bau und der Entwicklung derselben in stammesgeschichtlicher Beziehung weitgehende Schlussfolgerungen gezogen. Ich selber habe in meinem großen Werke: »Das natürliche System der Elasmobranchier«[1] und »Beiträge zur allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbelthiere«[2] die Wirbelsäule dieser Thiere benutzt, um nicht allein mit Hilfe derselben, sondern auch unter Heranziehung anderer bekannter Organisations- und Entwicklungsverhältnisse die Systematik und die Stammesgeschichte der einzelnen Vertreter derselben auf eine sichere Grundlage zu stellen, und zwar in der zuerst durch Gegenbaur angebahnten Erkenntnis, dass diese in vielen und wichtigen Dingen auf einer niederen Entwicklungsstufe stehengebliebenen Wirbelthiere besser wie andere uns in den Stand setzen, die ursprünglichen Organisationen zu erkennen. Sie sind dadurch zu einer wahren Fundgrube allgemein morphologischer Betrachtungen geworden. Vielfach wurde dabei über das Ziel hinausgeschossen, und es wurde die Bedeutung dieser Thierabtheilung weit überschätzt, allein die Anregungen auf morphologischem Gebiete sind darum doch nicht verloren, und eine Fülle von Material zur Lösung verwickelter Probleme ist durch sie geboten worden. Dabei

[1] Jena, G. Fischer. 1879—1882.

[2] Jena, G. Fischer. 1883.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sind natürlich die Beobachtungen über die Entwicklung in erster Linie von Ausschlag gebender Bedeutung.

Rathke[1] ist der Erste, welcher einen Fötus von Squalus mustelus von fast 2 Zoll Länge beschreibt. Der Länge nach durchgeschnitten, zeigte die Wand des Knorpelrohres in kleinen, abwechselnd auf einander folgenden Entfernungen eine schwache Verdickung und Verdünnung, so dass die Höhle des Rohres in bestimmten kleinen Abständen immer etwas enger und wieder weiter wurde. (Vertebrale Einschnürung.) An einem Fötus von Squalus canicula von 3 Zoll 5 Linien fand Rathke das Knorpelrohr an abwechselnden Stellen schon viel mehr verengert und den Wirbelkörpern entsprechend verdickt.

Ihm folgt Joh. Müller[2]. Dieser berühmte Forscher erwähnt, dass man in früherer Zeit und noch ziemlich spät bei dem Fötus der Haifische den Wirbelkörper ganz hohl und von einem häutigen Rohr eingenommen findet, das von Gallerte gefüllt ist (Chorda) und Anfangs ganz gleichförmig dick von vorn bis hinten verläuft. Um die Gallerte befindet sich eine Scheide aus Ringfasern gebildet. Das fibröse, aus Cirkelfasern gebildete Rohr (Chordascheide), welches die Gallerte enthielt, war schon in regelmäßig abwechselnde graue und schmälere helle Ringe abgetheilt. Um die Scheide der Gallerte lag eine andere Röhre herum (Wirbelkörperantheil der Bogen), welche ebenfalls fibrös knorpelig unten jederseits einen leistenartigen Vorsprung bildete, oben aber knorpelige Schenkel abgab, welche sich über dem Rückenmark bogenförmig vereinigten. Diese äußere Schicht ist der eigentliche Sitz der Skelettbildung, nicht die Scheide der Gallerte. Obgleich dieser äußere fibrös knorpelige Theil noch ganz zusammenhängend war, so war er doch schon durch cirkuläre Furchen abgetheilt, so dass man die Spuren der äußerlich um das Rohr sich bildenden Wirbelknorpel deutlich unterscheiden konnte. Merkwürdig ist noch, dass auch die Scheide der Gallerte zwar keine Furchen, aber doch helle und dunkle Abtheilungen zeigte, die jedoch verschwanden, wenn man das Rohr anspannte.

In dem Nachtrage zur Osteologie der Myxinoiden wies dann Müller später nach, dass die eigentliche Scheide der Gallerte bei den Plagiostomen dennoch den Wirbelkörper bilden hilft, und er unterscheidet nun einen centralen und corticalen Theil der Wirbelkörper, von denen der letztere das ganze Leben knorpelig bleibt, während der erstere ossificirt.

Leydig[3] unterscheidet zuerst die Elastica interna und externa, und

[1] Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. Halle 1827.

[2] Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Theil I. 1834.

[3] Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Hamm 1857.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zwischen beiden die Gallertscheide von J. Müller und weist bei einem fast reifen Embryo von Scymnus lichia nach, wie diese in eine Außen-, Mittel- und Innenzone zerfällt. Die zweite nennt er den bindegewebigen Antheil (centraler Doppelkegel), während die beiden anderen äußere und innere Knorpellage genannt werden.

Ausführlichere Angaben über den Aufbau und man kann eigentlich wohl sagen über die Entwicklung der Wirbelsäule der Elasmobranchier macht zuerst Kölliker[1]. Er unterscheidet ebenfalls die beiden Elasticae und stellt es als wahrscheinlich hin, dass die interna, welche an der Wirbelbildung keinen Antheil hat, ein Abscheidungsprodukt der Chordazellen ist. Die Elastica interna besteht nach ihm aus einem dichten Netzwerk von Fasern, die mit elastischen Fasern ganz übereinstimmen und in ihren ausgeprägtesten Formen sich in nichts von den elastischen Netzhäuten des Menschen unterscheidet.

Die Elastica externa erscheint als eine meist homogene Haut, die in der Mehrzahl der Fälle verschieden große Öffnungen besitzt, so dass sie einer gefensterten Haut der Arterien täuschend ähnlich wird. Ihre Stärke variirt von 0,0005 — 0,008‴.

Zwischen beiden liegt nach ihm die eigentliche Chordascheide. Diese bringt er in genetischen Zusammenhang mit der Chorda, und sie besteht ursprünglich aus faseriger Bindesubstanz.

Die Bogen entwickeln sich in einer außen um diese liegenden Schicht, der skelettbildenden Schicht oder der äußeren Chordascheide. Bei den Plagiostomen bildet sich der Wirbelkörper nun entweder aus der eigentlichen, zwischen den Elasticae gelegenen Chordascheide oder aus dieser und der äußeren skelettbildenden Schicht. Ersteres zeigen die Notidaniden, letzteres mit Übergängen bei den Haien die Rochen, deren vorderste Wirbel aber allein aus der äußeren skelettbildenden Schicht sich bilden.

Gegenbaur[2] bestätigt die Kölliker'schen Untersuchungen, weicht aber in der Deutung der Theile in so fern von ihm ab, als er beide Elasticae der Amphibien nicht für homolog den beiden Elasticae der Selachier hält, sondern die Elastica externa ist der interna der Elasmobranchier homolog und die interna eine den Amphibien neu zukommende Bildung. Damit fällt auch die Homologie des Intervertebralknorpels mit der Schicht, welche bei den Haien und Rochen zwischen

[1] Über die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderer Fische. Verhandlungen der Würzburger physikalisch-medicinischen Gesellschaft. 1859.

[2] Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den Cuticulae liegt. Freilich macht er dabei einen schwachen Versuch der Homologisirung, den er aber in seiner späteren Arbeit[1] vollkommen aufgiebt. Er rechnet dabei die zwischen den Cuticulae gelegene Masse der Chorda zu, während der Intervertebralknorpel der Amphibien der äußeren skelettbildenden Schicht entstammt. Er hegt dabei die Vermuthung, dass die Zellen dieser Schicht umgewandelte Chordazellen seien, etwa dem Chordaepithel entstammend.

W. Müller[2] fand bei Embryonen von 11 cm Länge von Mustelus auf dem Gallertkörper der Chorda eine allerdings wenig unterschiedene Rindenschicht, die aus ziemlich großen dickwandigen Zellen bestand und nach außen durch einen sehr schmalen, glänzenden, deutlich radiär gestreiften Saum von der anliegenden Cuticularschicht abgegrenzt war. Im Inneren der Chorda zeigt sich das Chordaband aus schmalen, seitlich abgeflachten, dickwandigen Zellen bestehend. Bei einem 20 cm langen Acanthias-Embryo fehlte die Rindenschicht und die Chorda zeigte beträchtliche Einschnürungen. Später erwähnt er von einem 3 cm langen Acanthias, dass die Rindenschicht vorhanden und um dieselbe eine mattglänzende Hülle befindlich sei. Diese zeigte eine sehr feine, parallele Streifung und an der Dorsalseite Andeutung einer radiären Streifung. Sie ließ nirgends zellige Elemente erkennen und war doppelt lichtbrechend. Bei älteren Acanthias-Embryonen setzte sich die Rindenschicht scharf gegen diese Hülle ab und zwar mit einem glänzenden, stark radiär gestreiften Saum. Somit unterscheidet Müller zwei Cuticularmembranen, von denen die innere der Rindenschicht der Chorda entstammt, während die äußere von ihm von der skelettbildenden Schicht abgeleitet wird. Er zweifelt ferner nicht daran, dass die skelettbildende Schicht, wie beim Frosch, aus der Adventitia der Aorta stammt.

In seinen kritischen Bemerkungen zur Geschichte der Untersuchungen über die Scheiden der Chorda dorsalis[3] hält Kölliker daran fest, dass bei den Selachiern die Chorda nur von einer cuticularen Hülle, der Elastica interna, umgeben ist.

Gegenbaur[4] kommt noch einmal auf den Aufbau und auf die Entwicklung der Wirbelsäule zurück. Er unterscheidet auf der Chorda

[1] Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschr. für Medicin u. Naturwissenschaft. 1867.

[2] Über den Bau der Chorda dorsalis. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft. 1871.

[3] Verhandlungen der Würzburger physikalisch-medicinischen Gesellsch. 1872.

[4] Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 3. Heft. Leipzig 1872.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bei 20—24 mm langen Acanthias-Embryonen die epithelartige Rindenschicht, welche, wie er bereits früher hervorhob, eine cuticulare Umhüllungsmembran absondert. Sie zeigt eine koncentrische Schichtung und eine feine senkrechte Streifung. Die äußerste Schicht derselben ist scharf kontourirt mit dem Anflug einer gelben Färbung. Um diese Hülle der Chorda befindet sich indifferentes Gewebe, die Anlage der Bogen. Aus dieser differenzirt sich eine ringförmige, die zellhaltige Hülle um die Chorda, welche nach außen durch eine feine Cuticularmembran (Elastica externa) abgegrenzt ist und auf der erst die knorpeligen Bogen aufsitzen. Diese aus der skelettbildenden Schicht entstandene, zellhaltige Chordascheide ist nicht mit der Chordascheide der Störe zu homologisiren, die nach ihm in allen Theilen der Chorda entstammt.

Cartier[1] beschränkt seine Schilderung lediglich auf die vertebrale Einschnürung der Wirbelkörper der Plagiostomen und auf den Zusammenhang derselben mit der Trennung der skelettbildenden Schicht in drei Lagen. Seine Beobachtungen gehen nicht über die seiner Vorgänger hinaus.

Balfour[2] dagegen verbreitet sich ausführlich über die Entwicklung der Chorda und ihrer Scheiden. In der frühesten Periode besteht die Chorda aus senkrecht gestellten Zellen mit Dotterkörnern und einer, vielleicht auch mehreren Vacuolen. Rings um die Rückensaite erstreckt sich eine gesonderte dünne, cuticulare Scheide. Allmählich häufen sich die Zellen im Centrum an, und es bildet sich ein größeres protoplasmatisches Lager, in welches später vom Centrum aus Kerne mit etwas Protoplasma wandern. In dieser Zeit bildet sich ein Zelllager in Beziehung zu der cuticularen Scheide. Die cuticulare Scheide der Chorda wächst dabei an Dicke. Die Zellen, welche die bleibenden Wirbel zu bilden bestimmt sind (skelettbildende Schicht), sind zuerst segmental angeordnet wie die Muskelplatten. Diese Segmentirung verschwindet bald und dann bildet das Gewebe der Wirbelsäule eine zusammenhängende Bekleidung der Rückensaite, welches nicht von dem benachbarten Bindegewebe unterschieden werden kann. Unmittelbar die Chorda umgebend beobachtet man eine einfache Reihe von Zellen, welche indess nicht besonders ausgeprägt ist. Dann erscheinen vier besondere Anhäufungen mesoblastischen Gewebes, zwei dorsale und zwei ventrale. Dieselben sind aber unsegmentirt und bilden vier Leisten an den Seiten der Chorda. Sie sind mit einander durch ein

[1] Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule. Diese Zeitschr. Bd. XXV. Suppl. 1872.

[2] Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lockeres Gewebslager verbunden und die Anlagen der Neur- und Hämapophysen. Sie wachsen und werden deutlicher und nehmen den Charakter embryonalen Knorpels an. Gleichzeitig hat sich um die Chordascheide ein besonderes Gewebslager gebildet. Es wächst schnell an Dicke und wird dann von einer besonderen Membran (Elastica externa) umgeben und von dem benachbarten Bogengewebe getrennt. Die weiteren Veränderungen der Bogentheile bieten kein weiteres Interesse, wohl aber möchte ich hervorheben, dass Balfour an der Cuticularscheide der Chorda (Elastica interna) eine besondere Membran unterscheiden konnte, welche gewöhnlich fest mit ihr zusammenhing, allein zuweilen von ihr getrennt werden konnte.

Goette[1], welcher eine ganze Anzahl Embryonen von Haien und Rochen untersuchte, unterscheidet nach außen von der Rindenschicht des Gallertkörpers und mit dem letzteren innig verbunden eine homogene und durchsichtige, nach außen durch einen scharfen Saum begrenzte Haut von 1—2 mm Dicke und ohne jede Spur einer Durchlöcherung. Sie ist ein Erzeugnis der Rindenschicht der Rückensaite. Eine nach außen davon befindliche Cuticularmembran vermochte er nicht wahrzunehmen, dagegen sah er eine zellenfreie Zone der skelettbildenden Schicht. Diese zellenfreie Schicht fand sich aber nicht bei allen Haifischembryonen, und sie kann überhaupt später durch Vorrücken der Zellen der skelettbildenden Schicht schwinden. Um die Wirbelsaite und ihre Cuticula befindet sich eine Zellschicht, welche von den Bögen geschieden ist und sich als eine der Chordaoberfläche angepasste Röhre darstellt, die äußere zellige Chordascheide. Bei seinen jüngsten Scyllium-Embryonen von 23 mm fand er rundum auf der ganzen cuticularen Chordascheide eine einfache Zellenlage, welche sich jedoch nur dadurch von dem angrenzenden lockeren Bindegewebe abhob, dass ihre Zellen sich unter einander berührten, also eine hautartige, aber nach außen noch nicht abgesonderte Schicht bildeten. Sie ist sicherlich eine Verdichtung jenes alle Hauptanlagen des Embryo gleicherweise umhüllenden Bindegewebes an der Oberfläche der Wirbelsäule. An den wenig älteren Embryonen von 27 mm lag an derselben Stelle eine ungefähr eben so dicke, 2—4 mm dicke Gewebsschicht, welche aber auf Querschnitten nach außen durch einen sehr scharfen, bei starker Vergrößerung doppelt kontourirten Saum, den Ausdruck einer feinen Cuticula (Elastica externa aut.) glatt abgeschlossen erschien. Diese äußere Chordascheide wächst anfänglich gleichmäßig

[1] Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XV. 1878.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

koncentrisch, später wuchert sie aber, sich in Außen-, Mittel- und Innenzone theilend, und es entsteht in der Mittelzone der centrale Doppelkegel.

Schneider[1] beobachtete an Embryonen von Spinax acanthias von 13—20 mm Länge um die äußerste Zellschicht der Chorda eine stark lichtbrechende, dünne Membran. Dieser Scheide sitzen die Bogen unmittelbar auf. So weit sie unter dem Rückenmarkskanal liegt, ist sie nur mit einer dünnen Lage von Zellen bedeckt. Bei Embryonen von 30 mm kann man erkennen, dass diese Membran zweischichtig ist. An Embryonen von 33—40 mm treten zwischen der äußeren und inneren Lage längliche, quergestellte Kerne auf. Diese Zellschicht tritt zuerst an der ventralen Fläche auf. Da nach Innen von der Elastica externa zuerst keine Zellen liegen, so dürften dieselben nach ihm wohl von außen hineingewachsen sein.

Ich selber[2] fasste zuerst die Elastica externa als eine durch Wachsthumsdruck entstandene Verdichtung der skelettbildenden Schicht auf, trat aber später von dieser Ansicht zurück ohne über die Entstehung nähere Auskunft geben zu können. Meine Untersuchungen erstreckten sich vor allen Dingen auf die späteren Umwandlungen der skelettbildenden Schicht.

Im Jahre 1881 schließt sich Balfour[3] bezüglich der Entstehung der Elastica externa um die interna durchaus an Schneider an, und dasselbe ist mit Retzius[4] der Fall, welcher aber auch keine Beobachtungen anstellte, um nachzuweisen, in welcher Weise die Zellen zwischen die beiden Cuticulae gelangen.

Der letzte Untersucher ist Lvoff[5]. Derselbe unterscheidet ebenfalls ein Chordaepithel und um dasselbe die cuticulare Elastica interna. Dann folgt die skelettbildende Schicht, deren innerste Lage bei Acanthias zellenlos ist, und diese zellenlose Lage homologisirt er mit der zwischen den Cuticulae gelegenen Faserlage bei den Stören. Dann folgt erst die Zellschicht der skelettbildenden Lage und dann um diese die Elastica externa, die jedoch an den Bogen fehlt. Diese betrachtet er als aus dem skelettbildenden perichordalen Gewebe hervorgegangen, wie auch die nach innen von ihr gelegene Hülle und stellt den allgemeinen Satz auf, dass überhaupt die zwischen den Cuticulae gelegenen

[1] Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879.

[2] Das natürliche System der Elasmobranchier. Jena 1879—1882.

[3] A treatise on comparative embryology. 1881.

[4] Einige Beiträge zur Histiologie und Histochemie der Chorda dorsalis. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1881.

[5] Vergleichend-anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheiden. Bulletin de la societé des naturalistes de Moscou. 1887.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Massen skeletogenen Ursprunges und nicht aus der Chorda entstanden sind.

Wie man sieht, gehen die Ansichten der Forscher recht weit aus einander. Das Chordaepithel, die um dasselbe gebildete Elastica interna, die zellenhaltige Chordascheide, welche aber in der innersten Lage zellenlos sein kann, die Entstehung derselben aus der skelettbildenden Schicht, sowie die Elastica externa mit den darauf sitzenden Bogen sind allgemein anerkannt, allein bezüglich der ersten Entstehung der Elastica externa und namentlich der zwischen ihr und der Elastica interna sich bildenden Schicht sind große Lücken in der Beobachtung, und Retzius hebt mit vollkommenem Recht hervor, dass es eine Hauptaufgabe der Zukunft sein müsse diese Bildungsvorgänge aufzuklären.

Darauf habe ich denn auch vor allen Dingen meine Aufmerksamkeit gerichtet, und ich glaube diese Lücke vollkommen ausgefüllt zu haben. Das Hauptresultat meiner Untersuchungen lässt sich in kurzen Worten folgendermaßen zusammenfassen:

Die Elasmobranchier besitzen wie die Urodelen und die Kröten eine von der Chorda und eine von der skelettbildenden Schicht gebildete Cuticula (Cuticula chordae s. Elastica interna aut. und Cuticula sceleti s. Elastica externa aut.). Zwischen beide wächst aus der skelettbildenden Schicht wie bei den Urodelen eine Zellschicht, die **Intercuticularschicht**, welche demnach dem Intervertebralknorpel der geschwänzten Amphibien homolog ist.

Meine Untersuchungen stellte ich an einem ausgezeichnet konservirten Material von Embryonen des Mustelus vulgaris an, deren Körperlänge 12—40 mm betrug. Ich wandte dabei vor allen Dingen lückenlose Quer- und Horizontalschnittserien an. Für etwaige Nachuntersucher will ich dabei bemerken, dass die kritischen Stadien zwischen 27 und 31 mm liegen. Die wichtigen, hier zu behandelnden und bis dahin nicht erkannten Vorgänge spielen sich also innerhalb einer außerordentlich kurz bemessenen Frist ab, und daraus erklärt es sich, dass dieselben den bisherigen Untersuchern entgangen sind. Was für Mustelus gilt, das scheint auch nach Schneider für andere Haie Geltung zu haben.

Durch die neueren Forschungen ist die Entstehung und die erste Umbildung der Rückensaite hinreichend klar gestellt und von den verschiedensten Autoren ausführlich beschrieben. Dem entsprechend habe ich mich nicht veranlasst gefühlt mich eingehend damit zu beschäftigen. Das von mir untersuchte früheste Stadium zeigt, wie die Chorda

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von der Peripherie aus vacuolisirt und wie die erste Bildung des Chordaepithels (Fig. 1 u. 2 *ch.ep*) erfolgt. Es treten große, unregelmäßige Zellen auf, welche noch kein einfaches Epithel bilden, sondern an einzelnen Stellen geschichtet lagern und dem Vacuolisirungsprocess unterliegen. Die Chorda besitzt im Übrigen einen kreisförmigen Querschnitt (Fig. 1). Die Rückensaite wird von einer sehr dünnen, homogenen Cuticula chordae (Fig. 1 und 2 *c.ch*) umhüllt, und um diese befindet sich (Fig. 1 und 2 *sc.sch*) die skelettbildende Schicht. Ventral zeigt sich ferner der subchordale Strang (Fig. 1 *s. ch. str.*) oftmals nur durch eine einzige Zelle repräsentirt und schon in dem nächsten Stadium verschwindend. Die skelettbildende Schicht (Fig. 1) ist an den Seiten der Chorda und seitwärts vom Rückenmark und der Aorta streng symmetrisch angeordnet. Die beiden Hälften kommen unter der Aorta und über dem Rückenmark zur Vereinigung, sind aber von der Chorda in der dorsalen Mittellinie vollkommen geschieden und hier liegt (Fig. 1) das Rückenmark der Cuticula chordae unmittelbar an. Eben so trennt sie in der ventralen Mittellinie unter der Chorda und über der Aorta der subchordale Zellstrang. An der Seite der Aorta ist die skelettbildende Schicht am stärksten entwickelt, stark ist sie auch an der unteren Seitenfläche des Rückenmarks, an der Stelle, wo sich später die Bogen bilden. Hier wird sie von längsverlaufenden Gefäßen durchsetzt (Fig. 1 und 2 *g*), welche um das Rückenmark (Fig. 2 *g*) metamere Zweige herumsenden. Überall sind nun aber die Zellen derselben in mehrfachen Schichten, mindestens in fünf Lagen angeordnet, ganz im Gegensatz zu den Amphibien. Diese starke Anhäufung der embryonalen, rundkernigen Zellen der skelettbildenden Schicht entspricht dem großen Abstande der Mesodermsegmente von dem Rückenmark, der Aorta und der Rückensaite. In dieser Zellmasse sind die unmittelbar an der Seite der Cuticula chordae gelegenen Zellen (Fig. 1) etwas dichter zusammengedrängt und unterscheiden sich dadurch von den übrigen. Damit ist die erste Andeutung der Sonderung einer inneren und äußeren Zellscheide gegeben, wie eine solche bei den Amphibien deutlich nachweisbar ist. Es liegt aber bei den Haifischen kein Grund vor anzunehmen, dass diese inneren Zellen früher entstanden sind, als die äußeren, im Gegentheil, die Untersuchungen, namentlich Balfour's, weisen darauf hin, dass die sämmtlichen Zellen der skelettbildenden Lage aus metamer im Bereiche der Mesodermsegmente, zwischen ihnen und der Chorda befindlichen Zellschichten hervorgegangen sind. Woher nun aber diese metameren Anlagen der skelettbildenden Schicht, welche durchaus mit denen der Amphibien korrespondiren, stammen, das bedarf noch näherer Forschung, und darüber

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sind die Akten durchaus noch nicht geschlossen, trotz Müller, der sie aus der Adventitia der Aorta, und trotz meiner Ansicht, die einer Entstehung aus derselben und vor Allen aus den embryonalen Blutzellen der Aorta das Wort redet. Bei einer Länge von 12 mm ist bei Mustelus vulgaris die metamere Anordnung verschwunden (Fig. 2), und wie das bereits Balfour für einen späteren Zeitpunkt der Entwicklung behauptet hat, bilden die Zellen eine über die ganze Chorda und unter sämmtliche Mesodermsegmente weggehende, zusammenhängende Lage, deren ursprüngliche metamere Gliederung höchstens noch durch in sie und zwischen die Mesodermsegmente eingelagerte Ganglien (Fig. 2 *gl*) angedeutet ist. Übrigens möchte ich bei dieser Gelegenheit nicht unerwähnt lassen, dass zu dieser Zeit durch die in die skelettbildende Schicht eingelagerten Ganglienmassen leichte intervertebrale Einschnürungen der Chorda (Fig. 2) bemerkt werden, welche in späteren Entwicklungsperioden wieder verschwinden (Fig. 3), und zwar in demselben Maße, wie die Dicke der skelettbildenden Schicht zunimmt. Bei einer Länge von 16 mm sind solche intervertebrale Einschnürungen der Chorda nicht mehr nachzuweisen (Fig. 3).

Bis zu einer Länge von 27 cm schreitet die Entwicklung der Wirbelsäule nur langsam vorwärts. Es handelt sich wesentlich nur um eine Massenvermehrung der bereits gebildeten Bestandtheile. Das Chordaepithel (Fig. 3 *ch.ep*) wird deutlicher, die Cuticula chordae dicker (Fig. 3 *c.ch*), der subchordale Zellstrang verschwindet, und die innerste Lage der skelettbildenden Schicht schiebt sich dorsal und ventral als dünne, platte, einfache Zellscheide um die Chorda herum, welche jetzt vollständig von derselben umhüllt wird. Zu dieser Zeit kann man von einer inneren Zellscheide (Fig. 3 *i.z.sch*), im Gegensatze zu einer äußeren (Fig. 3 *a.z.sch*) sprechen, obgleich eine scharfe Trennung der beiden an keiner Stelle vorhanden ist.

Bei 27 cm langen Mustelus-Embryonen gelang es mir dann zuerst in unzweifelhafter Weise einen wichtigen weiteren Fortschritt im Aufbau der Wirbelsäule nachzuweisen (Fig. 4 und 5). Rings um die dicke Cuticula chordae (Fig. 4 *c.ch*), welche leichte Andeutungen einer koncentrischen Streifung zeigte, lag eine zarte, homogene, von der Cuticula chordae leicht abhebbare Haut, die Cuticula sceleti (Fig. 4 und 5 *c.sc*). Gerade wie bei den Amphibien aus der inneren Zellscheide der skelettbildenden Lage entstanden, haftet sie dieser fester an, allein sie unterscheidet sich in einer Beziehung. War sie bei den Amphibien ursprünglich eine zusammenhängende, rings um die Chorda gelegene Haut, welche erst später von den Intervertebralwülsten unterbrochen wurde, so ist sie bei Mustelus, so weit meine Beobachtungen reichen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nur an den Seitenflächen und in der dorsalen und ventralen Mittellinie zusammenhängend, dagegen zeigt sie sich dort, wo sich aus der skelettbildenden Schicht die Bogenbasen entwickeln, aus einzelnen Platten (Fig. 4 *c.sc*) aufgebaut, welche sich dachziegelartig über einander schieben. Die Cuticularbildungen der einzelnen Zellen der Innenschicht der skelettbildenden Lage sind nicht mit einander verschmolzen. Überall liegt aber die Cuticula sceleti der Cuticula chordae dicht an. Diese Cuticula sceleti ist unzweifelhaft dieselbe, welche zuerst W. Müller und nach ihm Schneider, Balfour und Retzius klar und deutlich gesehen haben.

Die weiteren Bildungsvorgänge spielen sich ganz außerordentlich schnell ab. Sie beginnen bei Mustelus bei einer Körperlänge von 29 mm und sind bei 31 mm in ihrem Wesen abgeschlossen. Die Zellen der skelettbildenden Schicht beginnen durch die Cuticula sceleti (Elastica externa aut.) hindurch zu wuchern (Fig. 6, 7 und 8), dieselbe von der Cuticula chordae (Elastica interna aut.) abzuheben und als Intercuticularschicht, wie ich sie hier und bei den geschwänzten Amphibien statt Intervertebralknorpel nennen möchte (zellhaltige Chordascheide der Autoren), sich rings um die Chorda zu legen. Diese Intercuticularschicht (Fig. 6, 7, 8 *i.c.sch*) bewirkt dann die vertebrale Einschnürung der Chorda, bildet einen wesentlichen Bestandtheil der Wirbelkörper und sondert sich in deren Bereich in Außen-, Mittel- und Innenzone. Zuweilen zeigt sie auch an ihrer Innenfläche eine zellenlose Schicht, kurz sie macht Veränderungen durch, wie sie durch die Forschungen der letzten Jahrzehnte bekannt geworden sind und von mir auch in meinem großen Werke über »das natürliche System der Elasmobranchier« systematisch, paläontologisch uud phylogenetisch verwerthet wurden. Auf diese Schlussvorgänge in der Entwicklung brauche ich dem entsprechend hier nicht weiter einzugehen.

Diese Einwucherung der innersten Zellen der skelettbildenden Schicht findet, worauf bereits Schneider aufmerksam machte, zuerst und am ausgiebigsten an der Seite der Aorta (Fig. 7 und 8 *i.c.sch*), also dort, wo die Basen der Hämapophysen sich bilden, zu beiden Seiten der ventralen Mittellinie und erst später zur Seite der dorsalen Mittellinie, der Neurapophysenanlage entsprechend statt, also an den vier Stellen, wo die Cuticula sceleti bereits bei ihrer ersten Bildung getrennte, dachziegelförmig über einander liegende Stücke zeigte. Die Stücke werden aus einander gedrängt, und während im Bereich der Hämapophysen bereits reichlich Zellen eingewandert sind (Fig. 7 und 8 *i.c.sch*), finden sich im Bereich der Neurapophysen erst ganz wenige (Fig. 6 *i.c.sch*). Es zeigt sich demnach auf dem Querschnitt der Wirbelsäule (Fig. 7)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ganz dasselbe Bild, welches ich in der Fig. 13 der Abhandlung über die Entwicklung der Wirbelsäule des Triton taeniatus gegeben habe.

Ist nun somit die Intercuticularschicht der Elasmobranchier dem Intervertebralknorpel der geschwänzten Amphibien vollkommen homolog, so herrscht dennoch ein bedeutender Unterschied mit Bezug auf die Ausdehnung der Einwucherung. War dieselbe bei den Urodelen ausschließlich intervertebral und rings um die Chorda gehend, so ist dieselbe bei den Elasmobranchiern vollkommen asegmental. Sie zieht (Fig. 4) in der ganzen Länge der Wirbelsäule unter sämmtliche Metameren weg und zwar an den vier, den oberen und unteren Bogenanlagen entsprechenden Stellen und dehnt sich zusammenhängend von vorn nach hinten in vier Längsleisten aus. Die Wucherung fehlt an den Seitenflächen der Rückensaite und in der dorsalen und ventralen Mittellinie. Das zeigen Horizontalschnitte, welche genau durch die Bogenanlagen geführt sind (Fig. 9 *c.sc*).

Wenn nun dieses Einwuchern einmal begonnen hat, so erfolgt es immer rascher (Fig. 10, 11 *i.c.sch*). Die Zellen von einfacher, auf dem Querschnitt spindeliger Form (Fig. 11 *i.c.sch*) wuchern in koncentrischen Lagen rings um die Chorda herum, heben überall die Cuticula sceleti ab und bilden dann das bekannte starke, koncentrisch geschichtete Lager (Fig. 12 *i.c.sch*), welches die Rückensaite in gleichmäßiger Dicke umschließt und dessen Cuticula sceleti oder elastica interna, wie die Autoren immer wieder hervorheben, von den Bogenbasen unterbrochen ist.

Breslau, im September 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXI.

Buchstabenerklärung.

a.z.sch, äußere Zellscheide;
ba, Bogenanlage;
c.ch, Cuticula chordae;
ch.ep, Chordaepithel;
c.sc, Cuticula sceleti;
g, Gefäße;
gl, Ganglion;
hap, Hämapophyse;
i.z.sch, innere Zellscheide;
nap, Neurapophyse;
s.ch.str, subchordaler Zellstrang;
sc.sch, skeletogene Schicht.

Fig. 1. Querschnitt durch die Mitte der Rumpfwirbelsäule eines 12 mm langen Embryo von Mustelus vulgaris. Seibert Obj. 4 mm, Oc. 4; ausgezogener Tubus. Boraxkarmin.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 2. Horizontalschnitt durch die Rumpfwirbelsäule eines 12 mm langen Embryo von Mustelus vulgaris. Seibert Obj. 4 mm, Oc. 4; eingestoßener Tubus. Sublimat, Boraxkarmin.

Fig. 3. Horizontalschnitt durch die Rumpfwirbelsäule eines 16 mm langen Embryo von Mustelus laevis. Seibert Obj. 4 mm, Oc. 4; eingestoßener Tubus. Sublimat, Boraxkarmin.

Fig. 4. Stück eines Querschnittes durch den hinteren Theil des Rumpfes eines 27 mm langen Embryo von Mustelus laevis (Neurapophysenbasis). Seibert, homogene Immersion Obj. 2 mm, Oc. 4; ausgezogener Tubus. Sublimat, Boraxkarmin.

Fig. 5. Stück eines Querschnittes durch den Rumpf eines 29 mm langen Embryo von Mustelus laevis (Seitenfläche der Chorda). Seibert, homogene Immersion Obj. 2 mm, Oc. 4; ausgezogener Tubus. Sublimat, Hämatoxylin, Ehrlich.

Fig. 6. Stück eines Querschnittes durch den Rumpf eines 29 mm langen Embryo von Mustelus laevis (Neurapophysenbasis). Seibert, homogene Immersion Obj. 2 mm, Oc. 4; ausgezogener Tubus. Sublimat, Hämatoxylin, Ehrlich.

Fig. 7. Querschnitt durch die Rumpfwirbelsäule eines 29 mm langen Embryo von Mustelus vulgaris. Seibert Obj. 4 mm, Oc. 4; eingestoßener Tubus. Sublimat, Hämatoxylin, Ehrlich.

Fig. 8. Stück eines Horizontalschnittes durch das vordere Ende der Rumpfwirbelsäule eines 29 mm langen Embryo von Mustelus vulgaris (Nähe der Aorta). Seibert, homogene Immersion Obj. 2, Oc. 4; ausgezogener Tubus. Sublimat, Hämatoxylin, Ehrlich.

Fig. 9. Horizontalschnitt durch die Rumpfwirbelsäule eines 33 mm langen Embryo von Mustelus laevis (Neuroapophysenbasis). Seibert Obj. 16 mm, Oc. 4. Sublimat, Boraxkarmin.

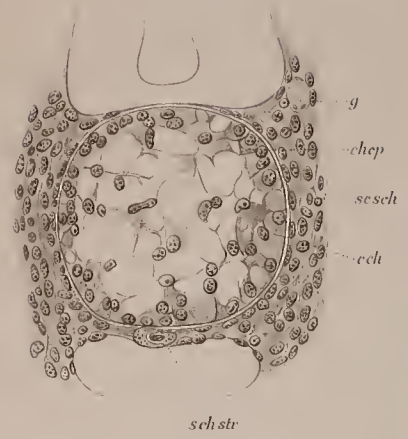
Fig. 10. Querschnitt durch die Rumpfwirbelsäule eines 35 mm langen Embryo von Mustelus laevis. Seibert Obj. 4 mm, Oc. 4; eingestoßener Tubus.

Fig. 11. Stück eines Querschnittes durch die Rumpfwirbelsäule eines 35 mm langen Embryo von Mustelus laevis (Neuroapophysenbasis). Seibert, homogene Immersion Obj. 2 mm, Oc. 4; ausgezogener Tubus. Boraxkarmin, Sublimat.

Fig. 12. Querschnitt durch die Rumpfwirbelsäule eines 38 mm langen Embryo von Mustelus laevis. Seibert Obj. 16 mm, Oc. 4; eingestoßener Tubus. Sublimat, Hämatoxylin.

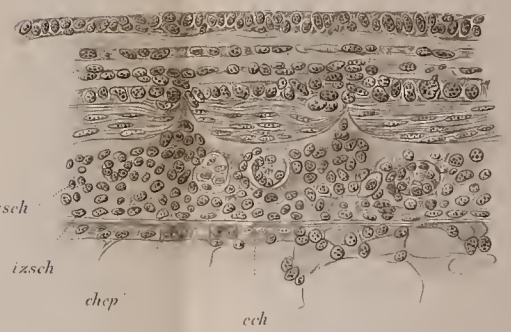
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1.



2.

3.

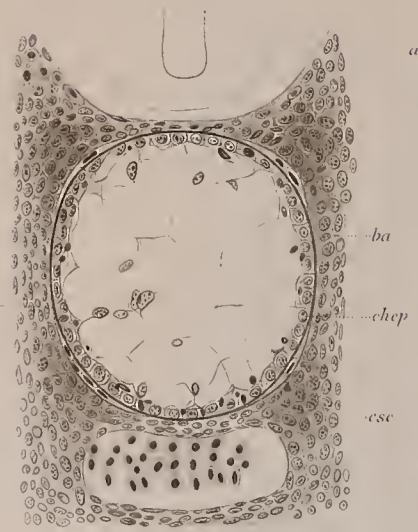


4.

5.

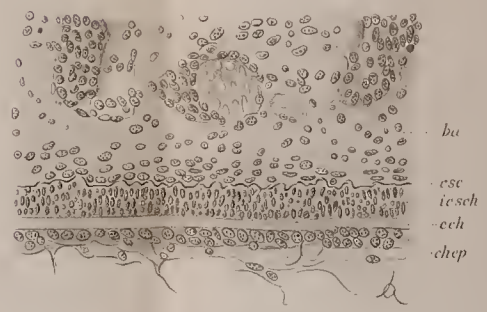
6.

7.

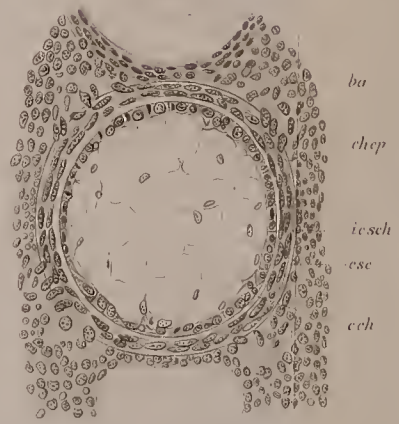


8.

9.

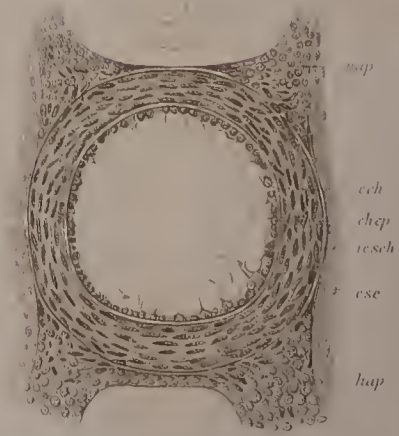


10.



11.

12.



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 Elasmobranchier. Dritte Abhandlung über die Entwicklung der Wirbelsäule. 519-531