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

Die Entwicklung und der Bau der Wirbelsäule der Ganoiden.

Fünfte Abhandlung über die Entwicklung der Wirbelsäule.

Von

C. Hasse.

Aus der anatomischen Anstalt zu Breslau.

Mit Tafel V und VI.

Trotz der vielfachen Angaben über den Bau der Wirbelsäule der Störe ist dennoch keine Übereinstimmung in den Ansichten erzielt. Ich will daher zuerst die bisherigen Anschauungen über die Wirbelsäule der Knorpelganoiden hervorheben und darauf das vorbringen, was man über den Bau und die Entwicklung derselben bei den Knochenganoiden weiß.

Meckel[1] beschreibt die Wirbelsäule des Störes als einen die ganze Länge des Stammes durchlaufenden, knorpeligen mit einer gallertigen, weichen Masse angefüllten, unter dem Rückenmark liegenden Kanal. Derselbe bietet in so fern Spuren einer höheren Ausbildung, als seine Wand im Verhältnis zu der von ihr umgebenen Höhlung wenigstens doppelt so dick ist, als bei Petromyzon. Dieser Kanal ist wenigstens bei jungen Thieren so dehnbar, dass er um das Dreifache seiner Länge gedehnt werden kann. Die gallertige Masse enthält in ihrem Inneren, nicht völlig in der Achse, sondern etwas weiter nach unten einen runden, von einer eigenen Scheide, welche durch Erhärtung und Verdickung der gallertigen Substanz entsteht, umgebenen Kanal, in welchem sich eine dünne Flüssigkeit befindet. Außerdem erscheint die Anordnung der Wirbelsäule theils durch Vergrößerung und vollkommenere Ausbildung ihres Bogentheiles, theils durch Entstehung von Knorpelstücken im Umfange des beschriebenen Cylinders bedeutend vervollkommnet. Seitlich und an der Bauchfläche befinden sich vier-

[1] System der vergleichenden Anatomie. Halle 1824.

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

eckige Knorpel. Vorn biegen sie sich nur etwas gegen die Mittellinie, hinten dagegen fließen sie völlig zusammen. Dann beschreibt er in ausgezeichneter Weise die Häm- und Neurapophysen.

J. Müller[1] macht nur wenige Angaben über den Stör und sagt, es handle sich um ein Faserknorpelrohr mit Gallerte gefüllt, umgeben von einer fibrösen Haut, welche oben ein Rohr für das Rückenmark bildet. An dem oberen, häutigen Rohre Knorpelschenkel, an dem unteren Umfange der Säule paarige, knorpelige Basilartheile. Auf diese Bogenknorpel geht er wie Meckel besonders ein, allein diese Verhältnisse haben für die vorliegenden Fragen keine weitere Bedeutung.

Leydig[2] ist der Erste, welcher genauere Angaben über den feineren Bau der Störwirbelsäule macht. Die Chordasubstanz und die Scheide derselben bestehen nach ihm aus mehreren differenten Lagen. Die fibröse Scheide ist eine gallertige Substanz, undeutlich streifig, ohne weitere Formelemente in derselben, aber sie ist nach außen begrenzt von einer elastischen Haut (Elastica externa), die auf der Fläche streifig erscheint und in Fasern zerspaltbar ist. Nach innen von der Scheide, auf der Chorda, liegen kleine, rundliche Zellen mit feinkörnigem Inhalt (Chordaepithel). Die Bogenknorpel sind hyalin.

Kölliker[3] sah zuerst beim Stör eine Elastica interna, welche aus einem dichten Netzwerk elastischer Fasern bestehen soll. Sie ist als ein Abscheidungsprodukt der Chordazellen aufzufassen.

Gegenbaur[4] knüpft an die Leydig'schen Beobachtungen an. Er beschreibt die Faserscheide als aus feinsten, wellig verlaufenden Fibrillen bestehend, zwischen denen aber niemals Zellen oder Zellkerne vorhanden sind. Von einer Elastica interna fand er keine Spur, dagegen auf der Außenseite der Elastica externa Kalkkonkremente. Die Bildung der Faserscheide leitet er von den Zellen des Chordaepithels her. Die koncentrische Schichtung ist nach ihm die Folge einer auf einander folgenden Ablagerung. Die Fibrillen betrachtet er als Spaltprodukte der ursprünglich homogenen Masse.

In seinen kritischen Bemerkungen zur Geschichte der Untersuchungen über die Scheiden der Chorda dorsalis ergänzt Kölliker[5]

[1] Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1834.

[2] Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische u. Reptilien. Berlin 1853.

[3] Über die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderen Fische. Verhandlungen der physik.-medic. Gesellschaft Würzburg. Bd. X. 1860.

[4] Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschr. f. Medicin u. Naturwissensch. 1867.

[5] Verhandlungen der phys.-med. Gesellschaft Würzburg. 1872.

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

seine früheren Angaben dahin, dass er die von der Chorda gebildete, innere, zellenlose Elastica auch bei den Ganoiden aus einer äußeren und inneren elastischen Lage bestehen lässt, während die mittlere eine faserige Struktur besitzt.

Goette[1] macht darauf aufmerksam, dass die Wirbelsäule beim Stör ziemlich eben so gebaut ist, wie bei den Cyclostomen. Die Oberfläche derselben wird nach ihm von einer polyedrischen Rindenschicht gebildet, in der die Scheidewände der Chorda mit breiter Basis wurzeln. Wenn Zellen darin auftreten, so betrachtet er dieselben als nachträgliche Sonderungen um die Kerne dieses Protoplasmas. Die dicke Scheide besteht aus zwei Schichten, der gallertig fibrillären, inneren Gerüstmasse und dem dünnen, elastischen Oberhäutchen. Die von Kölliker beschriebene innere Grenzhaut konnte er nicht auffinden. Die Faserschicht ist eine cuticulare Bildung der Chorda.

Schneider[2] gelang es bei dem Stör auch nicht an der Innenseite der faserigen zellenlosen Chordascheide eine besondere elastische Membran aufzufinden.

Salensky nimmt in seiner ersten Arbeit[3], wenigstens den von ihm gegebenen Bildern nach zu urtheilen, die Ansicht, dass eine innere elastische Haut im Sinne von Kölliker vorhanden sei, wieder auf. In seiner Fig. 104 zeichnet er an der Innenseite der Chordascheide eine Elastica chordae. Im folgenden Jahre[4] beschreibt er das Verhalten der Rückensaite folgendermaßen: So wie sie erscheint, besteht sie aus Zellen, welche den anderen Zellen des Mesoderms gleichen. Ihr Protoplasma ist fein gekörnt, und jede Zelle umschließt einen Kern. Ein wenig später platten sie sich in der Richtung der Achse des Körpers ab. Später treten Vacuolen in ihnen auf. Eine feine Cuticularmembran, von den Zellen der Chorda abgesondert, erscheint an der Oberfläche. Außer dieser Membran (Membrana interna) bildet sich noch eine Externa. Diese begrenzt den Hohlraum der skelettbildenden Schicht, welche den Raum für die Chorda bildet und hat nichts mit der Chorda zu thun. Auf seiner Fig. 29 zeichnet er dann die skelettbildende Schicht als ein einfaches Zelllager an der Seite der Chorda und des Rückenmarkes, ohne sich näher darüber auszulassen, woher diese

[1] Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystemes der Wirbelthiere. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XV. 1874.

[2] Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgesch. der Wirbelthiere. Berlin 1879.

[3] Acipenser ruthenus. (Russisch.) Kasan 1880.

[4] Recherches sur le developpement du sterlet. Archives de Biologie. Tome II. Paris 1881.

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

Zellen stammen. Sie sind nach ihm lediglich mesodermatischen Ursprungs.

Auch Retzius[1] glaubt eine innere elastische Membran gefunden zu haben. Im Übrigen sagt er, dass es ihm bei dem Stör nicht gelungen sei die feine Faserung des Chordamaschenwerkes zu sehen, dagegen fand er, dass das Chordaepithel ein verschieden langes Cylinderepithel sei, welches auf dem Querschnitt polygonal erscheine. Jede Zelle löst sich in mehrere kleine, feine, glänzende Zacken und Fibrillen auf, mittels welcher sie sich dem dünnen, elastischen Häutchen an der Innenfläche der Faserschicht der Chorda anheften. Diese ist undeutlich fibrillär und balkig, mit vorwiegend koncentrischer Streifung, ohne Zellen. Nach außen ist sie durch die hellglänzende Elastica externa abgegrenzt, in welcher hier und da ovale Löcher vorhanden sind, und der die knorpeligen Bogen aufsitzen.

Balfour[2] betrachtet die Faserscheide der Chorda auch bei den Stören nicht als eine neue Bildung, sondern als ein Homologon der Intercuticularschicht der Elasmobranchier.

Ich selber[3] fasste die Resultate meiner Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelsäule des Sterlets in folgenden Satz zusammen: Die sogenannte Chordascheide der Knorpelganoiden ist wie die der Cyclostomen chordalen Ursprunges und der sogenannten Cuticula chordae oder der Elastica interna, vor Allem der Amphibien und Amnioten homolog. Dieselbe entsteht in ihrem wesentlichen Bestandtheile, der Faserschicht, in derselben Weise wie das Dentin und hat, abgesehen von der Verkalkung oder Verknöcherung, denselben Bau wie dieses. Die skeletogene Schicht entsteht durch Auswanderung von embryonalen Blutzellen aus der Aorta. Ich nahm also dabei an, dass zuerst die Elastica externa der Autoren von der Chorda gebildet werde, dass dann die Faserschicht folge und schließlich die innere Grenzhaut derselben sich aus der Chorda bilde.

Diesen Ansichten trat Lvoff[4] entgegen und stellte im Widerspruch zu allen vorangegangenen Forschern den Satz auf, dass die sogenannte Faserscheide der Chorda nicht von den Chordazellen gebildet werde und zellenlos sei, sondern, dass dieselbe zellenhaltig aus von der skelettbildenden Schicht herstammenden Zellen hervorginge. Ein

[1] Einige Beiträge zur Histologie und Histochemie der Chorda. Archiv für mikr. Anatomie. 1881.

[2] A treatise of comparative embryology. London 1881.

[3] Beiträge zur allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbelthiere. Jena 1883.

[4] Vergleichend-anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheide. Bulletin de la société imp. des naturalistes de Moscou. 1887.

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

Beweis dafür liegt ihm einmal in der leichten Lösbarkeit der Chorda von der Scheide und in der Durchbohrung der Elastica externa. Die Vacuolen der Rückensaite betrachtet er als mit Gas gefüllt. Die Zellen sind nach ihm dabei zu Scheiben angeordnet. Der Funiculus chordae besteht aus zusammengepressten Zellen, welche die Wand eines Kanales bilden. Die Vacuolen entstehen durch Vacuolisirung der Zellen der Oberfläche, welche eine Zellmembran bilden. Das Chordaepithel ist cylindrisch und bildet an seiner Oberfläche eine feine, cuticulare Membran, die bereits Kölliker beschrieben hat, während Andere sie leugnen. Die Faserschicht besteht aus wellig gebogenen Fasern, welche Bindegewebsfasern sind, zwischen denen kleine, spindelförmige Zellen liegen. Die Radialfasern sind nichts weiter als abgebogene Theile der koncentrischen Fasern. Die Elastica externa besteht aus elastischen Fasern, die in das Prochondralgewebe eindringen. Außen ist dieselbe von jungen Bindegewebszellen bedeckt.

In der neuesten Zeit hat sich Klaatsch[1] auch mit der Wirbelsäule der Störe beschäftigt und wendet sich dabei gegen meine Auffassung über die Entstehung der faserigen Chordascheide aus dem Chordaepithel, und vor Allem gegen den herangezogenen Vergleich mit dem Zahnbein, lediglich weil es ihm nicht gelang Fortsätze an den Chordazellen zu sehen, wie sie schon Retzius beschrieben hatte. Wenn ich ihn recht verstehe, betrachtet er die Chordascheide als eine ursprünglich homogene Masse, in welcher sich später Fasern bilden, anders wenigstens vermag ich seine Worte, »das Bild der radiären Streifung wird hervorgerufen durch wellige Biegungen der fibrillären Differenzirungen in der Chordascheide«, nicht zu deuten. Er unterscheidet aber ein koncentrisches System, welches auf eine schichtweise Ablagerung hindeutet und schräge Fasermassen, welche spiralig, terminal und ventral und terminal und dorsal ansteigen. In seiner zweiten Abhandlung giebt er dann eine Abbildung eines Stückes eines Wirbelsäulenquerschnittes von einem 12 cm langen Acipenser ruthenus bei schwacher Vergrößerung, welche wesentlich zur Unterstützung seiner in der ersten Arbeit geäußerten Ansichten über den Bau der Faserscheide der Chorda dient. Außerdem beschreibt er aber eine Aufnahme von Theilen der Elastica externa in die Knorpelbögen und leitet daraus im Allgemeinen den Schwund der Cuticula sceleti her. »Die Funktion der Elastica als geschlossener Hülle der Chordascheide geht in demselben Maße an der Stelle der Bogenbasen verloren, als diese von ersterer selbst elastische Theile aufnehmen.« Als weiteres Beispiel für dieses

[1] Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XIX u. XX. 1892 u. 1893.

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

Verhalten beruft er sich dann auf Chimaera. Für die Knochenganoiden fehlen ihm eigene Beobachtungen, und sützt er sich bei Inbetrachtnahme dieser Thiere wesentlich auf die Angaben von Gegenbaur, Balfour und Parker.

Dies die bisherigen Ansichten über den Bau und die Entwicklung der Hauptbestandtheile der Wirbelsäule der Knorpelganoiden. Was nun die Knochenganoiden betrifft, so ist es namentlich mit Bezug auf ihren Zusammenhang mit den Knorpelganoiden wichtig das Verhalten der primären Elemente ihrer Wirbelsäule kennen zu lernen und zu sehen, welche Ansichten darüber herrschen.

Leydig[1] verdanken wir, so weit ich finde, die ersten Angaben über den feineren Bau der Wirbelsäule der Knochenganoiden. Das Fachwerk der Chorda zeigt nach ihm bei Polypterus in der Mitte einen centralen Streifen (Funiculus chordae) und ist an der Peripherie am wenigsten stark, während die Substanz gegen die Mitte an Stärke zunimmt. Das mikroskopische Aussehen des Fachwerkes, einer Zwischenzellsubstanz ist vollkommen das des Bindegewebes hier mehr homogen, dort mehr streifig und im Centrum so wellig lockig, dass es an Sehnengewebe erinnert. Die Scheide der Chorda besteht aus heller Bindesubstanz, die entweder undeutlich gestreift erscheint, oder stellenweise auch eine vollkommen lockige Zeichnung sehen lässt, ganz wie bei Sehnen. Einzelne Strecken der Chordascheide sind an der Außenseite verkalkt.

Kölliker[2] beschreibt am Ende des Schwanzes eines Polypterus die Chorda als mit einer elastischen Hülle (Elastica interna) versehen, die jedoch nicht immer rings herum deutlich ist und entweder homogen erscheint oder feinere Lücken enthält, hier und da auch netzförmig aussieht. Dann folgt eine hellere, dicke Hülle, die bindegewebige eigentliche Scheide, in der außer einer koncentrischen Streifung keine weitere Struktur sich erkennen lässt, und die sich besonders dadurch auszeichnet, dass sie am Schwanzende mehr oder minder verkalkt ist. Um die Scheide findet sich eine Elastica externa. Der Bau bei Amia ist derselbe. Bei Lepidosteus verhalten sich die Dinge etwas anders. Die Elastica externa besitzt eine große Menge von Lücken. Sie umschließt dabei am Schwanzende die Faserhülle der Chorda nicht dicht, sondern steht bald da, bald dort unregelmäßig von ihr ab. In den Zwischenräumen liegt hyaliner Knorpel und dieser ist aus der äußersten Lage der Faserhülle hervorgegangen. Die Elastica externa schickt sowohl

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

[2] Über das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden u. einiger Teleostier. Leipzig 1860.

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

nach außen, wie nach innen elastische Fasern aus. Die Faserhülle oder die Bindegewebsscheide der Chorda zeigt nichts Besonderes, außer dass ihre Fasern mit kleinen eingesprengten, spindelförmigen Saftzellen einfach koncentrisch angeordnet sind, eben so wenig die dünne Elastica interna, die auch hier nicht fehlt.

Gegenbaur[1] untersuchte einen jungen Lepidosteus. Die Chorda war intervertebral eingeschnürt, vertebral erweitert. Die sehr ansehnliche Chordascheide bestand aus zwei Lamellen, einer inneren, sehr dicken, glashellen und einer äußeren dünneren, welche viel stärker lichtbrechend erschien und von feinen Spalten durchsetzt war. Die Scheide zeigte dabei intervertebral Längsfaltungen, welche besonders deutlich an der äußeren, einer gefensterten elastischen Membran gleichkommenden Lamelle sichtbar waren. Um die Chorda lagert sich der Wirbelkörper, der die intervertebrale Einschnürung bedingt. Er besteht anfänglich aus Knorpel, und aus diesem gehen die Bogen hervor, ohne dass die Chorda einen Antheil an der Bildung des definitiven Wirbelkörpers nimmt. Er findet dann weiter, dass die Chordascheide keine Zellen enthält, auch keinen Knorpel umschließt. Die beiden Lamellen liegen dicht an einander, die innere zeigt dabei undeutliche Streifung. An der Oberfläche der Chorda befindet sich ein bereits von Leydig gezeichnetes Chordaepithel, welches nach ihm die Chordascheide bildet.

Balfour und Parker[2] sind die Letzten, denen wir über den Bau und die Entwicklung der Wirbelsäule der Knochenganoiden Aufklärung verdanken. Wie schon der Titel ihrer Arbeiten zeigt, haben sie Lepidosteus untersucht, und die wesentlichsten Resultate sind folgende:

Rings um die Rückensaite wird frühzeitig eine mesoblastische Scheide gebildet, welche sich in zwei dorsale und zwei ventrale Leisten sondert, von denen die ersteren sich über dem Rückenmark vereinigen. Um die Cuticularscheide der Chorda bildet sich dann eine elastische Membran, die Elastica externa. Die neuralen Verdickungen werden stärker in jedem Intermuskularseptum, und diese Verdickungen werden alsbald in Knorpel umgewandelt und bilden so eine Folge von Neurapophysen, welche mittelbar der Elastica externa aufsitzen, und welche sich $^2/_3$ aufwärts an den Seiten des Rückenmarkes erstrecken. Gleichzeitig bilden sich Hämapophysen in derselben Weise, wie die Neurapophysen.

[1] Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergl.-anat. Bemerkungen. Jenaische Zeitschr. für Medicin u. Naturwissensch. Bd. X. 1867.

[2] On the structure and development of Lepidosteus. Proceedings of the royal society. 1881. — On the structure and development of Lepidosteus. Philosophical transactions. Vol. CLXXIII. 1882.

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

Darauf bildet sich eine Folge vertebraler Einschnürungen der Chorda. Die Scheide ist nun viel dicker vertebral als intervertebral und das wird durch eine besondere Differenzirung der Oberflächentheile der Scheide bewirkt, welche körniger erscheinen als der Rest und in jeder Vertebralregion einen Cylinder bilden. Zwischen diesem und dem Gallertgewebe der Chorda bleibt eine dünne, unveränderte Lage der Scheide, welche mit den intervertebralen Theilen der Scheide zusammenhängt. Die Neur- und Hämapophysen, welche im Laufe der Entwicklung vertebral zu liegen kommen, vereinigen sich rings um die Chorda in den Zwischenwirbelräumen und gehen von einem Wirbel zum anderen. Jeder dieser Intervertebralringe wird in zwei Theile zerlegt für je zwei auf einander folgende Wirbel, und die gebogene Linie, die dies anzeigt, entsteht schon sehr frühzeitig. Diese Intervertebralknorpel entstammen also den Bogenknorpeln und sind in der Mitte dicker, als an den Enden. Im letzten Stadium von 11 cm Länge werden die vertebralen Einschnürungen durch die Intervertebralknorpel, welche ausgeprägte intervertebrale Einschnürungen bedingen, weniger sichtbar. In den Zwischenwirbelräumen verschwindet die Membrana Elastica externa am hinteren Ende jedes Wirbels, und der Rest ist transversal beträchtlich gefaltet. Die innere Scheide der Chorda ist in den Zwischenwirbelräumen längsgerunzelt. Das äußere gekörnte Lager der Scheide in der vertebralen Region ist weniger dick, als in den letzten Stadien und zeigt eine zarte, radiale Streifung. Die beiden Forscher heben dann hervor, dass die Wirbelsäule des Lepidosteus nicht mit der Wirbelsäule der Urodelen, wohl aber mit der der Teleostier zu vergleichen ist.

Man sieht nun aus allem Diesen, dass die Forscher mit Ausnahme von Kölliker und Lwoff darüber einig sind, dass sowohl bei den Knorpelganoiden wie bei den Knochenganoiden die um die Rückensaite, nach innen von der Elastica externa gelagerte Scheide zellenlos ist und von der Chorda gebildet wird, allein in welcher Weise diese Bildung vor sich geht, darüber habe ich seiner Zeit allein Angaben gemacht. Von den Knochenganoiden stand mir leider kein Entwicklungsmaterial zu Gebote, dafür ist es mir aber bei den Stören vergönnt gewesen, wenn auch nicht in lückenloser Reihenfolge Entwicklungsstufen zu untersuchen, welche meiner Ansicht nach für die Hauptfragen eine gewisse ausschlaggebende Bedeutung besitzen. Da nun aber nach der Meinung sämmtlicher Forscher, denen auch ich mich anschließe, die Wirbelsäule der Knochenganoiden denselben Bau wie bei den Stören besitzt, so ist kein Grund vorhanden anzunehmen, dass die Entwicklung in anderer Weise vor sich geht. Die Verfolgung der Entwicklungs-

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

vorgänge von Seiten Balfour's und Parker's kommt auch zu keinem wesentlich abweichenden Ergebnis.

Ich stelle wiederum das Hauptresultat meiner Untersuchung voran. Dasselbe lautet folgendermaßen:

Die Knorpel- und die Knochenganoiden entbehren, wie die Anuren, einer Intercuticularschicht. Sie zeigen also gegenüber den Elasmobranchiern, den Dipnoi und den Urodelen, welche eine solche besitzen, wesentliche Unterschiede.

Das jüngste Stadium, welches ich untersuchen konnte, war ein Querschnitt durch die Wirbelsäule eines Acipenser sturio 47 Stunden nach der Befruchtung (Fig. 1). Die Rückensaite ist ein dicker, cylindrischer Strang, welcher aus Zellen besteht, deren Grenzen sich nicht genau bestimmen lassen. Die Kerne sind unregelmäßig und mehr in der peripheren Zone gelagert, dabei ungleich groß und rundlich. An der Peripherie sind die Zellen mit Dotterkörnchen vollgepfropft, während diese im Centrum sparsamer erscheinen. Rings um die Chorda ist eine vollkommen gleichmäßige, zarte Cuticula chordae abgesondert (Fig. 1 *c.ch*). Von skeletogenen Zellen war an dem Präparate nichts zu entdecken. Das Medullarrohr lag der Cuticula chordae unmittelbar an, und eben so der zwischen Chorda und Entoderm eingeschobene, etwas abgeplattete Subchordalstrang (Fig. 1 *sch.str*), dessen undeutlich abgegrenzte, mit ovalen Kernen versehenen Zellen ebenfalls mit Dotterelementen vollgepfropft waren.

Das nächstfolgende Stadium stammt aus dem dritten Tage nach der Befruchtung und ist ganz besonders werthvoll durch die Übereinstimmung, welche dasselbe mit den jüngeren Entwicklungsstufen der Amphibien und der Selachier darbietet. Die Zellen der Rückensaite sind im Centrum vollkommen vacuolisirt, und nur hier und da sieht man einen Kern. Dagegen hat sich an der Oberfläche ein vollkommenes Zelllager, ein Chordaepithel (Fig. 2 *ch.ep*), ausgebildet, dessen Zellen bald mehr rundliche, bald mehr abgeplattete, längsovale Kerne besitzen. Die Zellen sind platt, nicht cylindrisch, von ungleicher Größe und dem entsprechend stehen die Kerne bald dichter an einander gedrängt, bald weiter aus einander. Im großen Ganzen ist es ein unregelmäßiges Pflasterepithel (Fig. 3 *ch.ep*). Die Cuticula chordae ist ein klein wenig dicker geworden und tritt deutlicher hervor, allein sie ist vollkommen homogen geblieben und zeigt durchaus keine Struktur oder Schichtung. Sie besitzt ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen, als früher. Der Subchordalstrang ist jetzt verschwunden, dagegen lagert sich um die Cuticula chordae eine Zellmasse, welche namentlich ventral,

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

in der Umgebung der Gefäße ganz besonders entwickelt erscheint, sich aber noch nicht zwischen Chorda und Rückenmark eingedrängt hat. Die Zellen beginnen erst an der Peripherie (Fig. 2 rechts) sich zwischen sie einzudrängen. Es ist die Zellmasse der skeletogenen Schicht. Wie diese Zellen entstehen, wie weit bei ihrer Bildung der subchordale Strang, wie weit dabei die Gefäße betheiligt sind, oder ob dieselben in der Weise entstehen, wie es Rabl[1] vor allen Dingen von den Selachiern behauptet, darüber vermag ich leider keine Auskunft zu geben. Das zahlreiche Auftreten der Zellen an der ventralen Fläche der Chorda, die zahlreichen Mitosen daselbst sprechen für ein Entstehen ventral von der Rückensaite und für ein allmählich vor sich gehendes, dorsales Vorschieben der Zellmassen um die Chorda und um das Rückenmark. Deutlich lässt sich nun aber eine innere (Fig. 2 *i.zsch*) und eine äußere (Fig. 2 *ä.zsch*) Zellschicht nachweisen. Erstere bildet um die Cuticula chordae eine Art epithelialen Belags von platten Zellen (Fig. 3 *sc.sch*), welche während des Wachsthums des Rückgrats auch von den äußeren Zellen ergänzt zu werden scheint, indem man (Fig. 3) sieht, wie sich von außen her Zellen zwischen sie einzudrängen suchen. Die äußere Zellschicht (Fig. 2 *ä.zsch*) bildet dagegen gerade wie bei den Urodelen ein unzusammenhängendes, lockeres Zelllager.

Mit dem Erscheinen dieser inneren epithelartigen Zellschicht des skeletogenen Gewebes, und mit dem Herumwachsen derselben rings um die Chorda zeigt sich bei jungen Stören 26—32 Tage nach dem Ausschlüpfen zunächst eine Veränderung in dem Chordaepithel. Die Kerne desselben rücken aus einander und liegen zerstreut unter der Cuticula chordae (Fig. 4 u. 5 *chep*), ohne Zweifel in Folge der Dehnung der zugehörigen Zellen. Diese ist wiederum abhängig von der Zunahme des Inhaltes der Vacuolen und von dem damit zusammenhängenden excentrischen Wachsthum der Rückensaite. Dabei hat die Dicke der rings um dieselben gelagerten Cuticula chordae (Fig. 4 u. 5) zugenommen, und es zeigt sich jetzt (Fig. 4, 5 *c.c'*) eine Sonderung an oder in derselben, welche die höchste Aufmerksamkeit in Anspruch nimmt. Es erscheint in derselben eine undeutlich ausgeprägte Trennungslinie, welche eine Zusammensetzung der cuticularen Hülle aus einer inneren und einer äußeren Lage andeutet. Welche von beiden die stärkere ist, ist schwer zu sagen, eben so sind die Unterschiede im Lichtbrechungsvermögen nicht erheblich, ja, an manchen Schnitten und an manchen Stellen des Querschnittes ist es mir nicht möglich gewesen eine solche Trennung mit Bestimmtheit nachzuweisen.

[1] Theorie des Mesoderms. Morphologisches Jahrbuch.

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

Es liegt ja außerordentlich nahe anzunehmen, dass die innere Lage die ursprüngliche Cuticula chordae, die äußere dagegen die der skelettbildenden Schicht angehörende Elastica sceleti ist, dass wir es also mit Bildungen zu thun haben, welche den gleichen Bildungen der Elasmobranchier, Dipnoi und Urodelen homolog sind, und so habe ich sie[1] in meinen allgemeinen Bemerkungen vorläufig aufgefasst, allein was mich immer wieder stutzig machte, das war der Umstand, dass es mir an keinem Schnitte gelingen wollte eine vollkommene Trennung derselben an der Trennungslinie zu bewirken, wie das bei den Urodelen so leicht möglich, trotzdem an den mir zur Verfügung gestellten Schnitten Verbiegungen und scharfe Knickungen der Cuticularmembran reichlich vorhanden waren, und unter solchen Verhältnissen die Trennung sonst leicht gelingt. Ich würde wenig Werth auf diesen Umstand gelegt haben, wenn ich nicht selber in meinen Beiträgen zur Stammesgeschichte der Wirbelthiere[2] auf Grund der Untersuchung junger Entwicklungsstadien von Acipenser ruthenus es zweifelhaft gelassen hätte, ob bei den Acipenseres eine Cuticula sceleti vorhanden ist. Ich neigte mich dahin anzunehmen, dass eine solche fehle, und in jüngster Zeit weiter geführte Untersuchungen an frühzeitigen Entwicklungsstadien von Petromyzon haben mich weiter stutzig gemacht. Bei den Neunaugen ist es mir trotz des eifrigsten Bemühens bisher nicht gelungen mit vollster Bestimmtheit eine Cuticula sceleti nachzuweisen, obgleich es sich um Stadien handelte, welche durchaus diesem Entwicklungsstadium von Acipenser sturio entsprachen. Somit ist die Frage, existirt bei den Cyclostomen und den Ganoiden und endlich auch bei einigen Anuren, wie Kröten, neben einer Cuticula chordae noch eine Cuticula sceleti, noch nicht vollkommen spruchreif, und dem entsprechend behalte ich mir für die Zukunft eine wesentliche Änderung meiner vor Kurzem veröffentlichten Anschauungen über die Stammesgeschichte der Wirbelsäule vor.

Angesichts dieser auf unabweisbaren Thatsachen ruhenden Zweifel würde ich kaum diese Arbeit veröffentlicht, sondern ruhig gewartet haben, bis ein ausreichendes und möglichst lückenloses Material von entsprechenden Entwicklungsstadien der Störe, Neunaugen und Kröten von mir auf diesen Punkt hin untersucht wäre, allein die jüngst veröffentlichten, auf ein durchaus ungenügendes und zum Theil oberflächlich untersuchtes Material sich stützenden Anschauungen von Klaatsch lassen es mir doch, trotz des unsicheren Standes der Frage

[1] Anatomischer Anzeiger. VIII. 1893. p. 8 u. 9.

[2] Jena 1887.

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

wünschenswerth erscheinen öffentlich vorzugehen, um zu verhindern, dass seine Ansichten mehr Verbreitung finden, als sie verdienen.

Ist es also nach dem bisherigen Stande der Untersuchung zweifelhaft, ob sich bei den Stören eine Cuticula sceleti, eine von der skelettbildenden Schicht abgesonderte Elastica externa der Autoren findet, und ob nicht das, was die meisten Forscher bisher als Cuticula sceleti betrachteten, in Wirklichkeit die Cuticula chordae ist, so will ich dem entsprechend zunächst von der Bezeichnung Cuticula chordae und Cuticula sceleti absehen, und die beiden bei den Stören gefundenen, undeutlich ausgeprägten Lagen der Cuticularscheide der Chorda als äußere (Fig. *c*) und innere Lage (*c'*) bezeichnen. In jedem Falle bin ich im Stande weitere Entwicklungsvorgänge aufzuklären und nachzuweisen, dass meine von Klaatsch kurzer Hand abgewiesenen, früheren Ansichten über die Entstehung der Faserscheide der Chorda bei den Stören im Wesentlichen richtig waren. Das mir zur Verfügung gestellte Material von Acipenser sturio reichte dafür allerdings nicht aus, dafür hatte ich aber Gelegenheit an den mir seiner Zeit von Salensky gütigst zur Verfügung gestellten Embryonen und Larven von Acipenser ruthenus eingehende Untersuchungen anzustellen. Die jetzt zu beschreibenden Entwicklungsvorgänge setzen bei einer Körperlänge von 13 mm ein.

Zunächst zeigen sich wesentliche Änderungen im Chordaepithel. Dasselbe (Fig. 6 *chep*) besteht aus dicht gedrängten, mehr rundlichen Zellen, deren Kerne überwiegen, während der Zellleib nur eine schmale, helle Zone um dieselben bildet. Alles weist darauf hin, dass zu dieser Zeit ein lebhafter Zelltheilungsprocess an der Oberfläche der Chorda stattfindet und andauert, denn auch in späteren Stadien erscheinen die Chordaepithelzellen so dicht gedrängt, dass eine Sonderung der Zellen selten möglich ist, und das Ganze oft wie ein dicht gedrängtes Kernlager erscheint. Mit dieser starken Zellvermehrung im Chordaepithel tritt dann bei Acipenser ruthenus sowohl, wie bei sturio die Gliederung in der Cuticularscheide der Chorda auf (Fig. 6 links). Wo der Zusammenhang der Theile gewahrt ist (Fig. 6 links), da sieht man in der inneren Lage (Fig. 6 *c'*) derselben lediglich grubenartige Vertiefungen, welche zur Aufnahme der Zellen des Chordaepithels dienen, wo aber dieser Zusammenhang zwischen dem Chordaepithel und der Cuticularscheide aufgehoben war, da vermochte ich an einzelnen Stellen besondere Thatsachen festzustellen, welche, wie ich glaube, ein klares Licht auf die Entstehung der Faserscheide werfen. In denselben liegt aber weiter eine Erklärung der Erscheinung, dass die Sonderung der Cuticularscheide in zwei Lagen an einzelnen Stellen

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

fehlt, und außerdem werfen sie ein großes Schwergewicht zu Gunsten der Ansicht in die Wagschale, dass den Stören und wahrscheinlich auch den übrigen Tectobranchiern (Cyclostomen, Teleostier und Anuren) nicht bloß eine Intercuticularschicht, sondern überhaupt eine Cuticula sceleti fehlt, und dass das, was bisher von den Forschern als Cuticula sceleti (Elastica externa) bei diesen Thieren angesehen wurde, in der That die ursprüngliche Cuticula chordae (Elastica interna aut.) ist. Die Vertiefungen in der inneren Schicht der Cuticularscheide (Fig. 6 Mitte) erscheinen zuweilen so tief, dass sie bis an die äußere Lage heranreichen. Demnach erscheint die Cuticularhülle an diesen Stellen nur einschichtig, und die innere Lage ist hier unterbrochen. Darin liegt aber ein Hinweis darauf, dass diese Lage später als die äußere gebildet wurde, wenn man nicht annehmen will, dass die innere Schicht (Fig. 6 *c'*) die eigentliche ursprüngliche Cuticula chordae ist, welche, nachdem um sie herum eine zusammenhängende Cuticula sceleti, die äußere Lage (Fig. 6 *c*), gebildet wurde, einem Einschmelzungsprocess von Seiten der Zellen des Chordaepithels unterlag. Es giebt nun aber Thatsachen, welche der Annahme in dem Weg stehen, dass diese innere Schicht ursprünglich und zuerst entstand, und somit als Cuticula chordae anzusehen ist, und dazu zwingen anzunehmen, dass sie später und unter der eigentlichen Cuticula chordae, der äußeren Lage der Cuticularscheide entstand, somit eine Neubildung ist. Dafür spricht vor allen Dingen der kontinuirliche Übergang derselben in Fäden (Fig. 6 *chf*), welche theils frei in den künstlich geschaffenen Raum zwischen dem Chordaepithel und der Cuticularscheide hineinragen, theils zwischen letzterer und den Zellkörpern des Chordaepithels ausgespannt sind. Was stellen nun diese Fäden dar? Ich meine, sie lassen sich nicht anders als die ersten Elemente der immer stärker sich entwickelnden, zellenlosen Faserschicht der Chorda (Fig. 7 *chfsch*) deuten, welche ja bei den Knorpelganoiden den wesentlichsten Theil der Chordascheide zusammensetzt, und auf deren Vorhandensein die Festigkeit und die Elasticität derselben und damit die der Wirbelsäule überhaupt beruht.

Diese Fibrillen sind also als cuticulare Umbildungen von Zellfortsätzen des Chordaepithels anzusehen, und als solche beschrieb ich sie ja bereits früher, und damit liegt denn auch der Vergleich mit den Zahnbeinfasern durchaus nicht so weit vom Wege ab, wie Klaatsch es meint. Bei dem weiteren Wachsthum der Faserscheide haben wir nun anzunehmen, dass die Zahl der umgewandelten Fortsätze der Zellen des Chordaepithels immer mehr zunimmt, dass dieselben immer länger werden, und dass dadurch das Chordaepithel immer weiter von der

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

ursprünglichen Cuticula chordae, der äußeren Schicht der Cuticularscheide abrückt. Dafür spricht vor Allem auch der schöne Fund von Retzius[1], welcher nachwies, dass die Zellen des Chordaepithels an ihrem einen Ende feine Zacken und Fäserchen zeigen. Nur darin muss ich meinem verehrten Freunde widersprechen, dass sich diese Fibrillen an eine an der Innenfläche der Faserscheide befindliche Cuticula (Elastica interna aut.) ansetzen. Trotz aller Bemühungen ist es mir nicht gelungen an der angegebenen Stelle eine besondere Cuticularmembran nachzuweisen. Was Retzius, ich und andere Autoren als innere elastische Haut beschrieben, ist ein leichter färbbarer Saum an der Innenfläche der Faserscheide, der aber unselbständig nichts weiter ist als die leichter färbbaren, centralen Enden der Faserscheidenfibrillen, wie solche auch die Dipnoi zeigen. Zu erklären wäre nun noch der komplicirte Verlauf der Fäserchen, welcher von den früheren Forschern richtig dargestellt ist, und theils in radiärer und schiefer, theils in koncentrischer Richtung geht. Ich nehme dafür Verschiebungen des Chordaepithels an der Hülle, oder Verschiebungen der letzteren an ersterem, oder auch Verschiebungen beider gegen einander in Folge ungleichen Wachsthums und ungleicher Wachsthumsrichtungen an den verschiedenen Stellen der Berührungsflächen in Anspruch. Hervorheben will ich dann noch, dass bei fortschreitender Entwicklung der Faserscheide die ursprünglich zu ihr gehörende innere Lage der Cuticularscheide der Chorda immer undeutlicher wird, jedoch gelingt es auch dann noch oft (Fig. 7 *c'*) dieselbe nachzuweisen und eben so deren unregelmäßige Hervorragungen, welche mit den Fibrillen zusammenhängen.

Mittlerweile haben auch in der skelettbildenden Schicht Veränderungen Platz gegriffen. Zunächst ist dieselbe rings um das Rückenmark und um die Blutgefäße gewuchert (Neural- und Hämalrohr), und die knorpeligen Bogenstücke (Neur- und Hämapophysen) beginnen sich getrennt von einander in der an der Rückensaite gelegenen Basis des neuralen und hämalen Rohres zu entwickeln. Diese erste Entwicklung der knorpeligen Bogenstücke erfolgt niemals, weder bei den Stören, noch bei den übrigen Fischen unmittelbar an der Cuticularscheide der Rückensaite, wie es Klaatsch in der Fig. 1 seiner zweiten Abhandlung von einem 12 cm langen Acipenser ruthenus zeichnet, sondern, wie man selbst noch an einem 26 cm langen Acipenser oxyrhynchus sehen kann, befindet sich zwischen den knorpeligen Bogenbasen und der cuticularen Chordahülle ein perichondrales Gewebe. Ich habe, um

[1] l. c.

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

jeden Zweifel auszuschließen (Fig. 7, 8, 9) und an demselben Objekt die Klaatsch'schen mangelhaften Beobachtungen aufzudecken, ebenfalls von einem 12 cm langen Acipenser ruthenus die einschlägigen Verhältnisse abgebildet. Dieses perichondrale, der ursprünglichen skelettbildenden Schicht histologisch nahestehende und als Bindesubstanz anzusprechende Gewebe lässt noch die Trennung in eine äußere und innere Zelllage (Fig. 7 *izsch*, *äzsch*) erkennen, und daraus geht klar hervor, dass die Entwicklung der knorpeligen Bogen nicht in der inneren, sondern in der äußeren Zellschicht des skeletogenen Gewebes erfolgt. Selbstverständlich ist damit nicht ausgeschlossen, dass später sowohl bei Thieren mit einer Intercuticularschicht, als ohne eine solche die Bogenknorpel unmittelbar der Elastica externa anliegen. Dieses Stadium hat offenbar Klaatsch zum Ausgangspunkt seiner allgemeinen Betrachtung genommen, in welcher er die Intercuticularschicht von den Bogenknorpeln entstehen lässt. Dabei scheint Klaatsch die Neigung zu haben meine eigenen Äußerungen in dem Sinne zu deuten, als ob ich ebenfalls einen ursprünglichen Zusammenhang zwischen den knorpeligen Bogen und der Intercuticularschicht, namentlich bei den Elasmobranchiern, annehme. Ich bin weit davon entfernt und in den vorhergehenden Abhandlungen bemerkte ich ausdrücklich, entweder erfolgen die Einwucherungen intervertebral zwischen den Bogen, wie bei den Urodelen, oder vertebral an den Bogen, wie bei den Dipnoi, oder in der ganzen Länge der Wirbelsäule den Bogenbasen entsprechend wie bei den Elasmobranchiern, und damit ist doch wohl nur ein Lagerungsverhältnis, aber kein Zusammenhang beschrieben. Ich will aber noch einmal besonders hervorheben, dass die Einwucherung ursprünglich nicht von Seiten der Zellen der knorpeligen Bogenbasen erfolgt, sondern von Seiten der primären noch nicht in Knorpelgewebe umgewandelten, perichondralen, zwischen den knorpeligen Bogentheilen und den Chordascheiden befindlichen Zellen der ursprünglichen skeletogenen Schicht. Dabei sind es besonders die Zellen der inneren Zellschicht, welche bei einer etwaigen Einwucherung in Betracht kommen. Später erst betheiligen sich die Zellen der knorpeligen Bogenbasen an der intercuticularen Einwanderung. Dies zur Klarstellung meiner Ansichten und zur Abwehr der Klaatsch'schen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch einen weiteren, folgenschweren Irrthum von Klaatsch aufdecken, welcher ebenfalls in seinen allgemeinen Folgerungen eine Rolle spielt, und wofür er vor allen Dingen die Dipnoi ins Feld führt. Er stellt die Sache so dar, als ob unter der Elastica externa aut. eine Faserschicht vorhanden sei, in welche durch die Lücken der Elastica die Zellen der Bogen hinein-

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

wandern, und dass nur dicht an dem Chordaepithel eine Lage übrig bleibe, welche diese Zellen nicht enthält. Diese Lage, welche ich als Cuticula chordae gedeutet habe, fasst er als die innere Schicht einer von der Chorda gebildeten Faserlage auf, welche demnach der Faserschicht der Chorda der Tectobranchier gleichzustellen wäre. Nach der Einwanderung der Zellen der skeletoblastischen Schicht, seinen Scheidenzellen, soll also die Intercuticularschicht nach ihm aus skeletoblastischen und von der Chorda her gebildeten Faserelementen bestehen. Den Beweis für diese Behauptung ist er schuldig geblieben. Frühzeitige, zur Entscheidung der einschlägigen Fragen geeignete Entwicklungsstufen der Dipnoi haben ihm eben so wenig wie mir zur Verfügung gestanden, dennoch überträgt er seine Hypothese einfach auf die Elasmobranchier, ohne auch hier den klaren Beweis zu führen, dass vor der Einwanderung der skeletogenen Zellen eine Substanz zwischen den beiden Cuticulae vorhanden war. Ich selber habe in lückenloser Reihe den Einwanderungsprocess verfolgt und an keiner Stelle solche Massen gesehen, und da er selber keine Bilder der entsprechenden Verhältnisse giebt, wie es von mir aus geschehen, so meine ich sind seine Behauptungen bis auf Weiteres lediglich Hypothesen.

Immerhin haben die Ausführungen von Klaatsch für mich das Interesse gehabt, dass sie mich zuerst zur Stellung der Frage veranlassten: Ist bei den Dipnoi wirklich, wie ich es behauptet habe, die an dem Chordaepithel liegende, zellenlose, dicke, faserige Schicht die Cuticula chordae, oder ist sie der Faserschicht der Ganoiden homolog und somit in derselben Weise wie diese entstanden? Diese Frage kann natürlich nur an der Hand von Untersuchungen an einem entsprechenden Material von Embryonen endgültig entschieden werden. Einstweilen ist es durchaus nicht unwahrscheinlich, dass ich Unrecht hatte, und dass wie bei den Knorpelganoiden, so auch bei den Dipnoi die bisher als Cuticula sceleti betrachtete Elastica externa die eigentliche Cuticula chordae ist, dass somit auch den Dipnoi eine Elastica sceleti fehlt, und dass die um die Chorda gelegene Faserschicht eine den Elasmobranchiern und Urodelen fehlende Neubildung ist. Würde sich dies bestätigen, dann allerdings ständen die Dipnoi nicht, wie ich es bisher behauptet habe, in der Entwicklung ihrer Wirbelsäule den Urodelen nahe. Sie sind dann überhaupt nicht in die Abtheilung der Elasmobranchier zu rechnen, sondern, wie ich es in den Beiträgen zur allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbelthiere[1] behauptet habe, Tectobranchier und nehmen in dieser Abtheilung neben den Ganoiden

[1] l. c.

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

eine besondere Stellung ein, wie ich solche in der zweiten Stammtafel ausgedrückt habe. Sie glichen den Knorpelganoiden durch den Besitz einer Faserscheide der Rückensaite, unterschieden sich aber von denselben durch einen Einwanderungsprocess skeletogener Zellen durch die Cuticula chordae in das faserige Bildungsprodukt der Chorda. Der Einwanderungsprocess würde der gleiche wie bei den Elasmobranchiern sein, allein der Ort der eingewanderten Zellen ein durchaus verschiedener. Bei jenen befinden sich die eingewanderten Zellen auf der Cuticula chordae, unter einer besonders gebildeten Cuticula sceleti, bei diesen befinden sie sich unter der Cuticula chordae auf und in einer besonderen, von der Rückensaite gebildeten Faserschicht.

Die Zukunft wird lehren, was das Richtige ist, einstweilen wende ich mich wieder zur Wirbelsäule der Knorpelganoiden, um eine weitere, auf mangelhafter Beobachtung beruhende Behauptung von Klaatsch zu berichtigen. Derselbe beschreibt in den Basen der Bogen eines 12 cm langen Acipenser ruthenus Fasern, von denen er behauptet, sie hingen mit der Elastica externa zusammen. Er beschreibt sie als elastische Fasernetze und knüpft daran die Hypothese, dass durch die Aufnahme von Bestandtheilen der Elastica in die knorpeligen Bögen dieselbe geschwächt und für die Durchbohrung von Seiten der Zellen der skelettbildenden Schicht vorbereitet werde. Zu Gunsten seiner Hypothese verwerthet er die von mir früher beschriebenen, verzweigten Elastica-Elemente an den Bogenbasen der Holocephalen und der Dipnoi. Es ist ein eigen Ding mit Hypothesen, wenn sich dieselben nicht auf unzweifelhafte und genau beobachtete und eingehend in ihrem Entstehen verfolgte Thatsachen stützen. Faserelemente in den Bogen der Plagiostomen, Holocephalen und Dipnoi sind mir schon lange wohl bekannt und von mir ausführlich beschrieben[1]. Es sind die feinen zarten Knorpelfibrillen, welche Gegenbaur zuerst an dem Kopfknorpel der Selachier beobachtet hat, und deren Existenz und Verhalten dann von mir, von Flesch, Zuckerkandl etc. weiter verfolgt wurde. Diese haben aber mit den elastischen Elementen und mit der Cuticula sceleti (Elastica externa aut.) nicht das Geringste zu thun, selbst wenn sie an dieselbe anstoßen. Sie unterscheiden sich von vorn herein durch ihr geringeres Lichtbrechungsvermögen. Solche Elemente scheint mir Klaatsch bei Ceratodus vor Augen gehabt und in der Fig. 4 seiner zweiten Abhandlung dargestellt zu haben. Doch hier handelt es sich ja zunächst nicht um die Dipnoi, sondern um die seiner Auflösungstheorie zu Grunde liegende Beobachtung bei den Stören. Da bin ich denn in der glücklichen Lage die Beobachtung an einem eben so langen

[1] Das natürliche System der Elasmobranchier. Jena 1874—1882.

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

Acipenser ruthenus (12 cm), wie er ihn untersucht hat, kontrolliren zu können (Fig. 8 u. 9). Wendet man schwache Vergrößerungen an (Fig. 8), so kann man in der That an manchen Stellen faserartige Bildungen sehen, welche, wie es auch Klaatsch zeichnet, namentlich an der Peripherie der Bogenbasen reichlicher sind. Dieselben erscheinen jedoch, wie es auch Klaatsch in seiner Fig. 1 zeichnet, immer heller als die Cuticula. Auch verzweigte Figuren lassen sich sehen, wie es auch den Anschein hat, als ob dieselben unmittelbar an die Elastica anstoßen. Sieht man nun aber genauer zu, analysirt man feinste Schnitte mittels homogener Immersion (Fig. 9), so sieht man, dass diese Bildungen überhaupt keine Fasern sind, dass sie mit der Cuticula sceleti nichts zu thun haben, sondern so lange eine chondroblastische Schicht zwischen den Bogenknorpeln und der Elastica vorhanden ist, an der Grenze derselben enden. Die Erscheinung des von Klaatsch bei den Stören angenommenen elastischen Fasernetzes hat einen ganz anderen Grund. Es sind in der Knorpelgrundsubstanz ausgesparte, von langen und verzweigten Fortsätzen der jugendlichen Knorpelzellen eingenommene Räume, deren Entstehen mit dem auch von Klaatsch beschriebenen eigenartigen Verhalten der peripheren Knorpelzellen der Bogenbasen zusammenhängt. Es weist auf einen lebhaften Knorpelbildungsprocess an den fraglichen Stellen hin. Die Zellen stammen aus dem skeletogenen, perichondralen Gewebe, welche spindelförmig, mit stäbchenförmigem Kern und langen Ausläufern versehen im Begriff sind sich in Knorpelzellen umzuwandeln, nachdem sich bereits Knorpelgrundsubstanz in ihrer Umgebung gebildet hat. Dass dann bei den Dipnoi und den Plagiostomen in späteren Entwicklungsstadien die Knorpelzellen der Bogen bei ihrer Einwanderung in die Intercuticularschicht wieder zu dieser embryonalen Form zurückkehren können, das will ich durchaus nicht leugnen, habe es im Gegentheil oft genug bildlich dargestellt.

Nach dieser Schilderung der Verhältnisse bei den Knorpelganoiden wende ich mich nun zu den Knochenganoiden. Kann ich auch aus leicht begreiflichen Gründen keine entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen vorbringen, so war es mir dafür möglich sämmtliche Angehörige der Abtheilung auf den Bau ihrer Wirbelsäule hin zu untersuchen und ganz besonders die Elemente auf ihr Verhalten zu prüfen, welche wesentlich Gegenstand dieser Abhandlungen sind. Der Bau der Wirbelsäule bei erwachsenen und halb erwachsenen Thieren stimmt vollkommen mit dem der Störe überein, und somit ist es, worauf schon die Untersuchungen von Balfour und Parker[1] hinweisen, im höchsten

[1] l. c.

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

Grade wahrscheinlich, dass die Entwicklung derselben in der gleichen Weise vor sich geht.

Bei Polypterus, Calamoichthys und Lepidosteus (Fig. 11, 12 *chep*) entspricht das Chordaepithel durchaus dem der Störe. Es erscheint platt, mit eben so abgeplatteten Kernen. Die Zellen sind dabei namentlich bei Polypterus groß, und dem entsprechend liegen die Kerne ziemlich weit von einander entfernt. Anders dagegen verhält sich das Epithel bei Amia calva (Fig. 14 *chep*, Fig. 15). Hier ist dasselbe ein schönes, unregelmäßig polygonales Cylinderepithel, dessen Zellen centralwärts gegen die Chorda hin eine bauchige Erweiterung zeigen, in welcher sich der runde Kern befindet. Die Zellen sind dabei sehr fein granulirt. Mit ihrem abgestutzten Ende legen sie sich der Chordascheide unmittelbar an. An dieser lässt sich eben so wenig wie bei den Stören eine gesonderte, cuticulare, innere Grenzmembran nachweisen. Allerdings kann eine solche auch bei diesen Thieren (Fig. 14) vorgetäuscht werden, allein die Unselbständigkeit zeigt sich schon darin, dass dieselbe als einfach kontourirter, lineärer Saum auftritt.

Darauf folgt die Faserschicht der Chorda (Fig. 11, 12, 13, 14 *chfsch*), welche im Wesentlichen denselben Bau wie bei den Stören besitzt, nur dass die wellig verlaufenden, feinen Fasern durchgängig einen koncentrischen Verlauf besitzen. Nirgends finden sich Spuren von Zellen, höchstens habe ich, worauf ja übrigens Kölliker bereits aufmerksam gemacht hat, bei Polypterus in den Bogenbasen sparsam (Fig. 10 unten) eine direkte Auflagerung von Zellen, ein klein wenig unter dem Niveau der cuticularen Umhüllung (Elastica externa aut.) gesehen. Bei den übrigen Thieren habe ich dergleichen nicht gefunden. Werthvoll erscheint mir aber die Beobachtung, dass die Dicke der Faserschicht bei den verschiedenen Knochenganoiden durchaus verschieden ist. Verhältnismäßig am dicksten ist sie bei Polypterus und Calamoichthys, am dünnsten bei Lepidosteus und Amia. Diese Beobachtung erscheint mir um desswillen interessant, weil die Crossopterygier paläontologisch betrachtet älter sind, als die Lepidosteidae und die Amiadae. Von den älteren bis zu den jüngeren Formen wäre also die Faserscheide der Rückensaite in rückschreitender Bildung begriffen, und das ist im Hinblick auf die Verhältnisse bei den Teleostiern und den Anuren bedeutsam. In der Stammesgeschichte der Wirbelthiere[1] habe ich bereits die Aufmerksamkeit der Forscher auf diese Erscheinung gelenkt.

Umgeben ist die Faserschicht der Chorda von der Cuticularscheide,

[1] l. c.

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

der cuticularen Membran (Fig. 10, 11, 12, 13 *c*), deren morphologischer Werth wie bei den Dipnoi und den Knorpelganoiden endgültig erst durch noch genauere und lückenlosere, entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen festgestellt werden kann. Ist es die Cuticula sceleti, oder, was noch wahrscheinlicher, die Cuticula chordae, das ist die Frage, welche ich für die Dipnoi gar nicht und für die Knorpelganoiden nicht vollkommen lösen konnte. Die weiteren Arbeiten werden aber hoffe ich Aufklärung in dem einen, oder in dem anderen Sinne bringen. Bei Lepidosteus und Calamoichthys finde ich dieselbe ohne Unterbrechung, rings um die Faserscheide und in gleichmäßiger Dicke ziehen, bemerke aber dabei ausdrücklich, dass es sich in beiden Fällen um halberwachsene Thiere handelt. Bei dem vollkommen ausgewachsenen Polypterus und der Amia zeigen sich, ohne dass eine regelrechte Einwanderung von Zellen unter dieselbe stattfindet, an den Bogenbasen Lücken. Die Überreste der Membran (Fig. 10, 11, 14 *c*), welche sich nach den Enden hin allmählich verdünnen und verlieren, weisen darauf hin, dass es sich um eine Dehnung und schließliche Zerreißung der Membran gehandelt haben muss, und zwar in Folge des Flächenwachsthums der anliegenden Massen, sei es der Faserschicht der Rückensaite, sei es der Bogen oder beider zugleich, während sie selber an den entsprechenden Stellen entweder gar kein, oder doch geringeres Wachsthum zeigt. Auf das Verhalten der skeletogenen Schicht und namentlich der Bogen werde ich in den folgenden Arbeiten zurückkommen.

Breslau, im August 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

äz.sch, äußere Zelllage der skeletogenen Schicht;
c, äußere Lage der cuticularen Scheide der Chorda;
c', innere Lage der cuticularen Scheide der Chorda;
chf, Fasern der Chordascheide;
chfsch, Faserscheide der Chorda;
izsch, innere Zelllage der skeletogenen Schicht;
nap, Neurapophyse;
s.ch.str, Subchordalstrang;
sc.sch, skeletogene Schicht.

Tafel V.

(Knorpelganoiden.)

Fig. 1. Querschnitt durch die Chorda eines Acipenser sturio, 47 Stunden nach der Befruchtung. Seibert Oc. 4, Obj. 4 mm.

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

Fig. 2. Querschnitt durch die Wirbelsäule eines Acipenser sturio, 6 Tage nach dem Ausschlüpfen. Karmin. Seibert Oc. 4, Obj. 4 mm.

Fig. 3. Stück eines Querschnittes durch die Wirbelsäule eines Acipenser sturio, 6 Tage nach dem Ausschlüpfen. Karmin. Seibert Oc. 4, homogene Immersion 2 mm, eingestoßener Tubus.

Fig. 4. Stück eines Querschnittes durch die Wirbelsäule eines Acipenser sturio, 26 Tage nach dem Ausschlüpfen. Karmin. Seibert Oc. 4, Obj. homogene Immersion 2 mm, eingestoßener Tubus.

Fig. 5. Stück eines Querschnittes durch die Wirbelsäule eines Acipenser sturio, 32 Tage nach dem Ausschlüpfen. Hämatoxylin, Karmin. Seibert Oc. 4, Obj. homogene Immersion 2 mm, eingestoßener Tubus.

Fig. 6. Stück eines Querschnittes durch die Wirbelsäule eines Acipenser ruthenus von 13 mm Körperlänge. Karmin. Seibert Oc. 6, homogene Immersion 2 mm, ausgezogener Tubus.

Fig. 7. Stück eines Querschnittes durch die Wirbelsäule eines Acipenser ruthenus von 12 cm Körperlänge. Karmin. Seibert Oc. 4, homogene Immersion 2 mm, eingestoßener Tubus.

Fig. 8. Stück eines Querschnittes durch die Wirbelsäule eines Acipenser ruthenus von 12 cm Körperlänge. Karmin. Seibert Oc. 2, Obj. 2.

Fig. 9. Stück eines Querschnittes durch die Wirbelsäule eines Acipenser ruthenus von 12 cm Körperlänge. Karmin. Seibert Oc. 4, homogene Immersion 2 mm, eingestoßener Tubus.

Tafel VI.

(Knochenganoiden.)

Fig. 10. Stück eines Querschnittes durch die Wirbelsäule von Polypterus senegalensis. Hartnack Obj. 5. Karmin.

Fig. 11. Stück eines Querschnittes durch die Wirbelsäule von Polypterus senegalensis. Hartnack Obj. 5. Karmin.

Fig. 12. Stück eines Querschnittes durch die Wirbelsäule eines Calamoichthys calabaricus. Hartnack Obj. 5 mm. Karmin.

Fig. 13. Stück eines Querschnittes durch die Wirbelsäule von Lepidosteus osseus. Hartnack Obj. 5. Karmin.

Fig. 14. Stück eines Querschnittes durch die Wirbelsäule einer Amia calva. Hartnack Obj. 5. Karmin.

Fig. 15. Flächenansicht des Chordaepithels von Amia calva. Hartnack Obj. 7. Karmin.

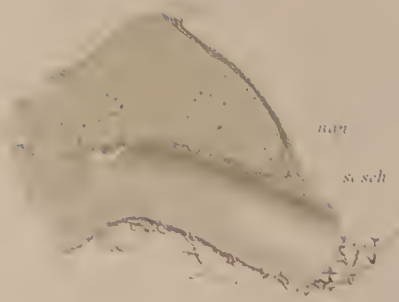
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1

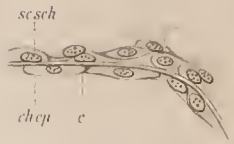
2.

6

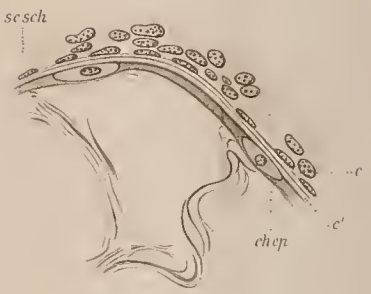
8



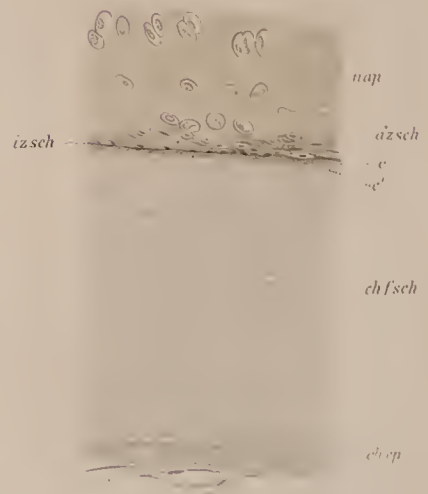
3.



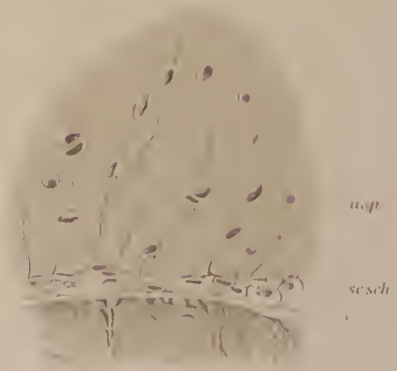
5.



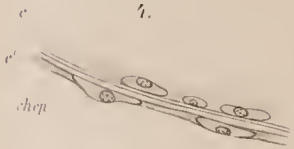
7.



9.



4.

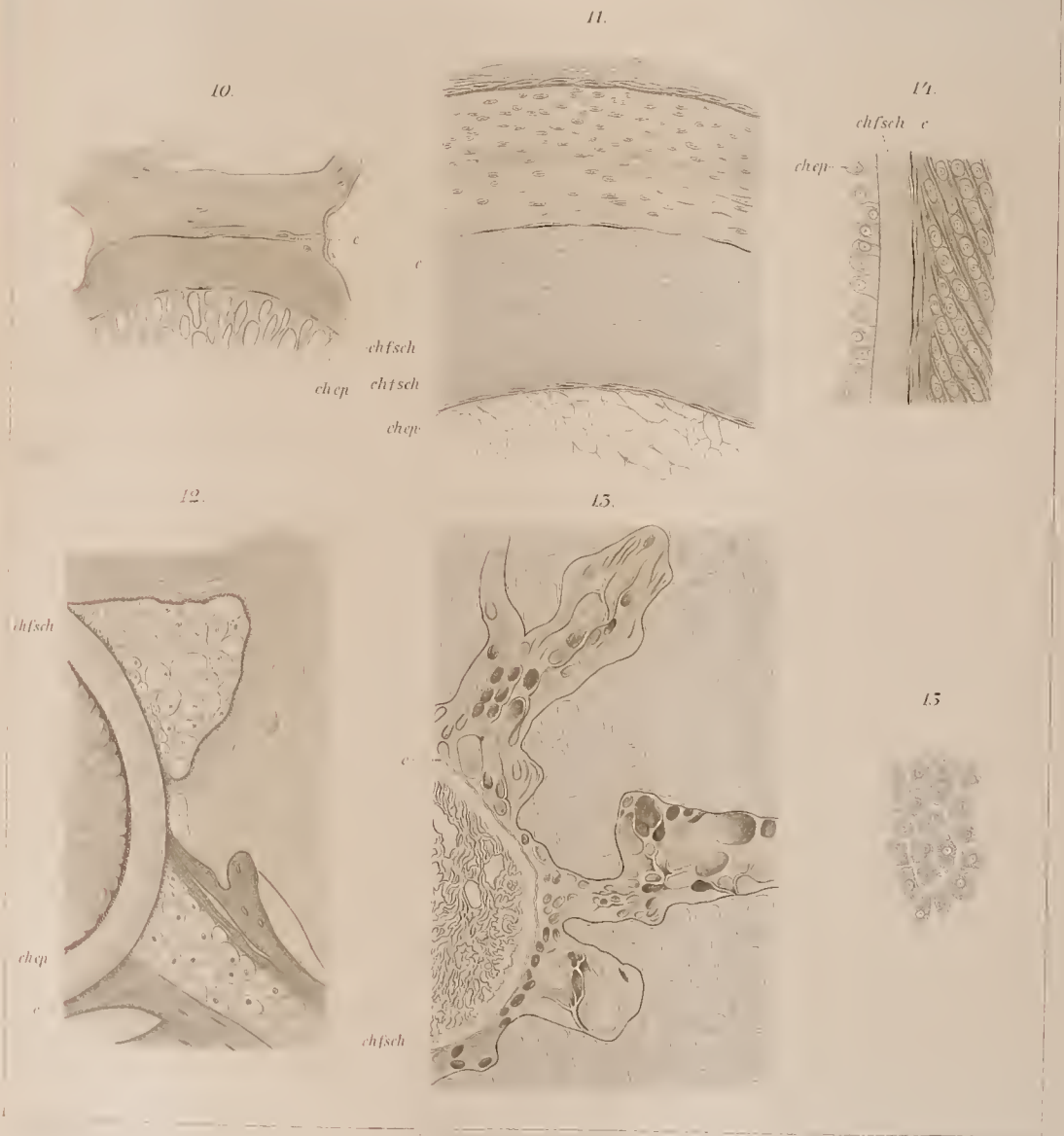


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

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

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

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



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1893-1894

Band/Volume: 57

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

Artikel/Article: Die Entwicklung und der Bau der Wirbelsäule der Ganoiden. Fünfte Abhandlung über die Entwicklung der Wirbelsäule. 76-96