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

Die Entwicklung der Wirbelsäule der Cyclostomen.

Sechste Abhandlung über die Entwicklung der Wirbelsäule.

Von

C. Hasse.

Aus der anatomischen Anstalt zu Breslau.

Mit Tafel XVI.

Mit dem ihm eigenen genialen Blick erkannte J. Müller die Bedeutung des Cyclostomen in morphologischer Beziehung. Allen Organen stellte er das Skelettsystem voran und entwickelte daran anknüpfend die wichtigsten Folgerungen für den Bau der übrigen Fische und für die Stellung der einzelnen Abtheilungen im System. Seine Ausführungen sind ein Leitstern für alle Zeiten und keiner vermag sie unberücksichtigt zu lassen. Vieles ist, wie ich bei anderen Gelegenheiten gezeigt habe[1], in ihnen enthalten, was die neuere Zeit als frisch entdeckt hinstellte, mancher Schatz ist aber auch noch darin enthalten, welchen erst die Zukunft zu heben im Stande sein wird.

Vor seiner Zeit hat bereits Meckel[2] sich eingehender mit dem Bau der Wirbelsäule der Cyclostomen und besonders der Neunaugen befasst, und erwähnt er des Achsentheils als eines von vorn nach hinten verlaufenden Doppelkegels, welcher aus einem äußeren und inneren Theile besteht. Der äußere ist hohl, faserknorpelig, sehr elastisch und aus dünnen Wänden gebildet, welche bei einem über zwei Fuß langen Petromyzon marinus kaum $^1/_5$ Linie betragen. Er bildet ein durchaus homogenes Ganze. Kreisförmige Einschnitte befinden sich an demselben und bewirken, dass es aussieht, als ob dieser Theil aus lauter dicht stehenden Ringen zusammengesetzt sei. Am unteren Theil sitzt auf beiden Seiten ein dreieckiger, fester, mehr gelblicher, mit der freien

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

[2] System der vergleichenden Anatomie. Theil II, 1. Halle 1824.

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

Spitze nach außen gewandter, kurzer Streif auf. Beide Ringe von Streifen werden durch eine weißliche, feste, aponeurotische, dünne Haut zusammengehalten. Diese setzt sich auch an den Seiten des knorpeligen Doppelkegels nach oben fest und schließt sich über den Bogentheil der Wirbelsäule, dessen oberen Theil sie in der That ganz bildet. Der innere Theil ist solide, halbflüssig wie geronnene Gallerte, überall von gleicher Festigkeit, gelblich weiß. Diese Substanz füllt den Kanal des äußeren Theiles genau aus (Chorda und Faserschicht der Chorda), so dass sie schwer abtrennbar ist. Sie besitzt keine eigene Membran.

Joh. Müller[1] untersuchte alle Cyclostomen, sowohl Myxine, wie Ammocoetes und Petromyzon. Die Wirbelsäule ist bei Myxine am einfachsten und ähnlich bei Ammocoetes gebaut, am komplicirtesten beim Neunauge und besteht aus einer Gallertsäule und dem darauf liegenden häutigen Kanal für das Rückenmark. Die Gallertsäule ist nicht ganz rund, sondern unter dem Rückenmark ein wenig ausgefurcht, sie ist im Ganzen cylindrisch. Vorn dünn, nimmt sie gegen die Mitte an Dicke zu, um gegen das äußerste Ende hin allmählich wieder an Stärke abzunehmen. Sie besteht aus einem festen fibrösen, aus Ringfasern gebildeten Rohr (Faserscheide) und einer weichen, darin enthaltenen Gallerte (Chorda), welche bis auf die Mitte gleichförmig aussieht, wo ein ebenfalls weicher, aber heller gefärbter, punktförmiger Kern (Funiculus chordae) auf Durchschnitten sichtbar wird. Die Gallerte zeigt sich gleichförmig durchscheinend, nicht körnig, von einem Netzwerk von Zellwänden durchzogen. Der Kerntheil ist ein weißer platter Faden, der aus feinen Fasern besteht. Auf der äußeren Oberfläche der Gallerte liegt noch innerhalb ihrer Scheide eine ganz dünne weiße Schicht, welche aus kleinen mikroskopischen Körnchen besteht (Chordaepithel). Sie lässt sich nicht als Haut von der Gallerte ablösen. Die die Gallertsäule umgebende Scheide ist sehr fest und ziemlich dick; um sie herum liegt eine andere äußere häutige Scheide (skelettbildende Schicht), welche oben allein das Rückenmarksrohr bildet. Bei Petromyzon enthält dasselbe an der Seite des Rückenmarksrohres Stücke von unvereinigten knorpeligen Schenkeln (Neurapophysen), welche Myxine und Ammocoetes fehlen; diese äußere Scheide breitet sich auch an der äußeren unteren Seite des Rückgrates jederseits in eine dicke Kante aus, welche in die Fascia superficialis interna übergeht, die gleichsam das Gerüst der Rumpfhöhle ist. Am Schwanze bildet sie einen Bogen, der die Arteria und Vena caudalis umfasst.

[1] Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Theil I. Berlin 1834.

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

Stannius[1] wiederholt ganz kurz die Beschreibung J. Müller's, ohne eigene Untersuchungen anzufügen.

Max Siegmund Schultze[2] untersuchte sehr frühzeitige Entwicklungsstadien von Petromyzon. Er fand die vorn und hinten zugespitzte Chorda aus dottergefüllten Zellen bestehend. Das vordere und hintere Ende enthält kleinere Zellen, als die Mitte. Der ganze Zellkomplex ist durch eine zarte Linie gegen die umgebenden Gewebe abgegrenzt. Dieselbe ist der Ausdruck der strukturlosen Scheide der Chorda, welche ein Sekret der Chordazellen zu sein scheint (Cuticula chordae). Dann werden die Chordazellen durchsichtig und schließen nur noch wenige Körnchen und einen kleinen excentrisch gelagerten, granulirten Kern ein. Die Zellen vermehren sich nicht allein in der Länge, sondern auch in der Dicke. Die Scheide ändert sich in den ersten sechs Wochen nicht.

Gegenbaur[3] giebt an, dass die Chordascheide der Cyclostomen im Wesentlichen mit der der Ganoiden und Teleostier übereinstimmt. Sie besteht aus einer dickeren inneren und einer dünneren äußeren Lamelle. Erstere ist homogen ohne Zellspuren, bei Larven nur mit leichten Streifungen in schräg sich kreuzender Richtung. Nach innen von ihr findet sich eine kontinuirliche Schicht kleiner Zellen, welche das blasige Chordagewebe umgiebt und als Matrix dient. Später tritt eine deutliche Zerklüftung auf, und man glaubt faseriges Bindegewebe zu sehen. Bei Myxine ist diese zerklüftete Lage in mehreren Schichten angeordnet. Diese Lamelle ist eine Cuticularmembran. Die äußere oder elastische Scheide (Elastica externa) bietet bei Myxine und Petromyzon nichts Abweichendes, da die Verschiedenartigkeit ihrer Durchbohrung gänzlich unwichtig ist.

Sehr ausführlich handelt Gegenbaur[4] in einem besonderen Aufsatze »Über das Skelettgewebe der Cyclostomen« über die die Wirbelsäule der Cyclostomen zusammensetzenden Bestandtheile. Er unterscheidet an der Chorda eine innere Hauptmasse mit radial gestellten Maschen, dann folgt eine kleinzellige Schicht mit spärlicher Intercellularsubstanz, und dann das Chordaepithel, welches die Chordascheide absondert. Die Zellen des Epithels sind cylindrisch. Von ihnen aus werden an der Peripherie der Rückensaite runde Zellen gebildet. Die Chorda-

[1] Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 2. Aufl. Berlin 1854.

[2] Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Gekrönte Preisschrift der holländischen Societät der Wissenschaften in Haarlem. 1856.

[3] Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus. Jenaische Zeitschr. f. Medicin u. Naturwissensch. Bd. III. 1867.

[4] Jenaische Zeitschr. f. Medicin u. Naturwissenschaft. Bd. V. 1870.

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

scheide zeigt auch eine radiale Faserung oder Streifung, die nach innen zu am deutlichsten ist. Die Entfernung derselben entspricht der Dicke der Zellen des Chordaepithels, und darin liegt nach ihm ein Beweis, dass sie aus diesem hervorgegangen sind. Die skeletogene Schicht beschreibt er im Wesentlichen wie seine Vorgänger, nur macht er darauf aufmerksam, dass bei Petromyzon nicht allein Neurapophysen, sondern auch Hämapophysen vorhanden sind.

W. Müller[1], welcher sowohl Myxine wie Petromyzon untersuchte, sah die Oberfläche der Chorda von einer dünnen Schicht sehr kleiner Zellen bedeckt. Diese waren bei erwachsenen Thieren flach mit Kern und deutlicher Membran versehen. Bei jugendlichen Exemplaren waren sie im Bereich der dorsalen Depression ebenfalls flach, seitlich dagegen und namentlich ventral mehr quadratisch und protoplasmareicher. Das Chordaband verhielt sich bei erwachsenen Thieren anders als bei den jüngeren. Es bestand bei ersteren aus glänzenden, parallel verlaufenden, hier und da wellig gebogenen Fasern und Plättchen. Bei den jüngeren Thieren lagen an der Stelle des zukünftigen Chordabandes zwischen den gewöhnlichen Chordaelementen Gruppen von Zellen, welche dorsoventralwärts eine beträchtliche Abplattung erfahren hatten. Um die Rindenschicht der Chorda liegt eine schwach lichtbrechende Hülle. Sie ist konstant bauchwärts dicker, als dorsalwärts. Die Hülle zeigt parallele und senkrechte Strichelung. Diese Cuticularschicht der Chorda wird dann von einer elastischen Hülle umgeben. Sie wird bei Myxine und Petromyzon von zahlreichen queren Spalten durchbrochen, welche in Abständen von durchschnittlich 0,012 mm auf einander folgen.

Goette[2] untersuchte nur Petromyzon. An der Wirbelsaite unterscheidet er einen Gallertkörper und eine denselben umschließende dicke Scheide, welche zu äußerst von einem fein durchlöcherten, strukturlosen Oberhäutchen überzogen wird. An der Außenfläche der Chorda fand er eine relativ dicke Rindenschicht von Zellen, welche aber kein Cylinderepithel bilden, sondern in Form und Lagerung unregelmäßig erscheinen. Die mit radiären Streifen versehene Chordascheide sah er Anfangs als dünne strukturlose Scheide, und somit ist es wahrscheinlich, dass die dicke Scheide als eine Cuticularscheide der Chorda gebildet ist. Durch sehr viel geringere Klarheit zeichnet sich seine Beschreibung der skelettbildenden Schicht aus, und es fällt schwer ein

[1] Über den Bau der Chorda dorsalis. Jenaische Zeitschr. f. Medicin u. Naturwissenschaft. Bd. VI. 1871.

[2] Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XV. 1878.

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

wirklich zutreffendes Referat über dieselbe zu geben. Sollte es mir nicht gelingen, so wäre das Unglück doch nicht allzu groß, da seine Befunde nach seinem eigenen Geständnis nur in untergeordneten Punkten von denen seiner Vorgänger, namentlich von Gegenbaur abweichen. Es handelt sich um ein dem Bindegewebe nahestehendes Gewebe, welches als zusammenhängende Masse rings die Chorda mit ihren Hüllen überzieht, dagegen an der Seite des Rückenmarkes und der Gefäße sich verdickt und in eine mittlere stärkere, eine äußere und eine innere Faserlage zerfällt. In der ersteren entwickeln sich dann die knorpeligen Bogen. Die mittlere Lage bildet dabei ein mehr netzförmiges Bindegewebe.

Perepelkin[1], welcher Petromyzon fluviatilis untersuchte, betrachtet die Elastica interna als aus platten Zellen bestehend (Chordaepithel). Die cuticulare Umhüllung besteht nach ihm aus einem fibrillären Bindegewebe mit Bindegewebszellen. Die Elastica externa besteht aus einem faserigen, elastischen Gewebe mit Öffnungen.

Schneider[2] beschäftigt sich ganz besonders mit der Chordascheide, von welcher er behauptet, dass dieselbe bei allen Cyclostomen gleich gebaut sei. Dieselbe besteht aus einer dünnen Elastica externa und einem dickeren fibrillären Theil. Die Elastica externa besteht aus einer homogenen Substanz mit querverlaufenden Vertiefungen an ihrer Innenfläche. An zahlreichen Stellen, die rhombisch vertieft sind, befinden sich cylindrische Öffnungen. Die äußere Fläche der Elastica ist zart längsgestreift. Der fibrilläre Theil der Scheide besteht aus Fasern von zweierlei Richtung, wie in einem Gewebe. Ein Theil der Fasern verläuft schief, ein anderer quer. Eine innere Grenzschicht fehlt der Faserscheide. Das Chordaepithel ist cylindrisch. Schneider nimmt dann weiter an, dass die Faserscheide der Rückensaite keine Cuticularbildung ist, sondern dem echten Bindegewebe angehört, dem sie sich chemisch gleichwerthig verhält.

Retzius[3] hat sich ganz besonders eingehend mit Myxine beschäftigt. Mit Bezug auf die Chorda schließt er sich den Beobachtungen W. Müller's an, bis auf die Porenkanäle in den Balken des Maschenwerkes, welche er leugnet. Die Balken sind nach ihm aus feinen Fasern zusammengesetzt und nicht als verschmolzene Zellmembranen

[1] Sur la structure de la notocorde de la lamproie. Bulletin de la societé Imp. des Naturalistes de Moscou. 1878.

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

[3] Einige Beiträge zur Histologie und Histochemie der Chorda dorsalis. Archiv f. mikr. Anatomie. 1881.

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

der embryonalen Chordazellen anzusehen. Das Chordaband besteht nach ihm aus zusammengepressten Chordazellen. Das Chordaepithel besteht aus kleinen, körnig protoplasmatischen Zellen. Sie sind platt und polygonal mit runden Kernen. Die Chordascheide besteht nach ihm aus vier getrennten Schichten, von denen die drei inneren aus Bindesubstanz bestehen, während die äußere aus elastischer Substanz zusammengesetzt ist. Eine besondere elastische Membran an der dem Chordaepithel zugekehrten Fläche war nicht nachzuweisen. Von den drei recht eigentlich der Chordascheide angehörenden Schichten ist die innere die dünnste, kaum halb so dick wie die beiden äußeren, welche wieder unter einander gleich dick sind. Die Schichten sind homogen, halb durchsichtig, die innere ist aber koncentrisch, die beiden äußeren sind schief gestreift und zeigen zuweilen eine schwach netzförmige Zeichnung. Außerdem werden die Schichten von radiären Streifen, die er weniger als Porenkanäle denn als Fasern betrachtet, durchsetzt. Zellen finden sich in den drei Schichten nicht, eben so wenig elastische Fasern. Nur in der Nähe der inneren Grenze der inneren Schicht treten nach Säurezusatz einzelne glänzende, elastisch aussehende, unregelmäßige, längsziehende, dicke Fasern hervor. Die drei Schichten sind ziemlich scharf getrennt, nur ventral in der Mittellinie vermischen sie sich durch Austausch und Verwebung ihrer Balken. Die Gesammtscheide ist an ihrer Innenfläche nicht überall eben, sondern besonders vorn kommen Längsreihen von kleinen Hügeln oder Höckern vor, in deren Furchen das Chordaepithel sich einsenkt. Nach außen findet sich dann die vierte Schicht, eine elastische, stark lichtbrechende Haut, scharf kontourirt, mit parallelen Kontouren. Sie zeigt in der Flächenansicht keine wirklichen Löcher, sondern nur querziehende, glänzende Linien und eine feine, von Unebenheiten herrührende, netzförmige Zeichnung. Die skelettbildende Schicht nach außen davon ist ein gestreiftes balkiges Bindegewebe. Der Bau der Wirbelsäule bei Petromyzon ist nach ihm der gleiche.

Balfour[1] fasst sich sehr kurz und erwähnt nur die Elastica externa, ohne näher auf die Chordascheide einzugehen, jedoch sagt er, dieselbe sei bis zu einem gewissen Grade homolog der Interculiculiarschicht der Elasmobranchier.

Lwoff[2] untersuchte Petromyzon und leugnet den faserigen Bau der Zellmembran der Chorda. Im Inneren des Chordabandes befindet sich ein Kanal, den auch Schneider gesehen hat. An der Peripherie

[1] A Treatise on comparative embryology. London 1881.

[2] Vergleichend-anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheide. Bulletin de la societé Imp. des Naturalistes de Moscou. 1887.

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

zeigt sich eine Lage körniger, protoplasmatischer Zellen. Sie sind polygonale, an einander liegende Körper, mit rundlichem Kern. Zwischen Chorda und Scheide existirt keine feste Verbindung. Auf den Zellen befindet sich ein feiner Saum (Cuticularsaum). Dieser Cuticularsaum ist ein Umwandlungsprodukt der Chordaepithelzellen. Die Scheide der Rückensaite besteht nach ihm aus echten bindegewebigen Fasern und Fibrillen. Es finden sich darin bindegewebige Zellen. Nach ihm fehlen die radialen Fasern und sind nur der optische Ausdruck der welligen Biegung der koncentrischen Fasern. Elastische Fasern finden sich auch nach ihm in der Scheide. Die Elastica externa besteht aus elastischen Fasern. Sie hat rundliche Öffnungen. An der äußeren Fläche derselben sind Bindegewebszellen angehäuft. Er nimmt dabei an, dass diese Zellen durch die Elastica in die Scheide eingewandert sind und die Faserscheide zusammensetzen.

Klaatsch[1] hat wohl von der Wirbelsäule des Petromyzon Abbildungen geliefert, allein im Text seiner Arbeiten kommt er auf die Cyclostomen nur ganz beiläufig zu sprechen, und was er vorbringt, geht nicht über das hinaus, was Andere bereits vor ihm gefunden haben. Von der Entwicklung ihrer Wirbelsäule ist fast gar keine Rede, obgleich diese Thiere nicht allein in morphologischer, sondern auch in stammesgeschichtlicher Beziehung überaus wichtig sind.

Was nun meine eigenen Untersuchungen betrifft, so erstrecken sich diese hauptsächlich auf Petromyzon fluviatilis, und stand mir von diesen außer erwachsenen Thieren eine zufriedenstellende und für einzelne Fragen Ausschlag gebende Reihe verschiedener Entwicklungsstufen zu Gebote. Außerdem habe ich auch erwachsene Myxine untersucht, allein bezüglich dieser Thiere kam ich wie meine Vorgänger alsbald zur Erkenntnis, dass der Bau der Wirbelsäule derselben sich in nichts Wesentlichem von dem der Neunaugen unterscheidet. Ich kann mich daher im Folgenden auf Petromyzon beschränken und als wichtigsten Satz stelle ich folgenden an die Spitze.

Der Wirbelsäule der Cyclostomen fehlt nicht allein eine Intercuticularschicht, sondern auch eine Cuticula sceleti (Elastica externa aut.). Dagegen besitzt sie außer einer Cuticula chordae (Elastica interna aut.) eine von den Zellen des Chordaepithels gebildete Faserscheide. Die Cyclostomen unterscheiden sich also wesentlich von den Elasmobranchiern und Urodelen, und die Entwicklung

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

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

ihrer Wirbelsäule vertritt einen ganz anderen Typus, dem zunächst die Ganoiden und wahrscheinlich auch die Dipnoi folgen.

Dieser Satz zeigt, dass meine in der vorigen Abhandlung geäußerte Hoffnung, dass es bei den Cyclostomen gelingen möchte die wichtige Frage nach der Bedeutung der Cuticularscheiden der Chorda auch für die Ganoiden zu lösen in Erfüllung gegangen ist. Der Bau der Wirbelsäule ist ja im Wesentlichen bei beiden Thierabtheilungen derselbe. Bin ich nun aber im Stande bei den Cyclostomen und den Ganoiden das Verhalten der wichtigsten Wirbelelemente klar zu stellen, so ist damit auch ein Hinweis gegeben, dass die Verhältnisse bei den Teleostiern und den Anuren die gleichen sind, dass aber wahrscheinlich auch die Dipnoi diesem Entwicklungstypus folgen. Die folgenden Abhandlungen werden ausführlich darlegen, in wie weit das richtig ist, während es dem glücklichen Zufall überlassen bleiben muss, ob es irgend einem Forscher gelingen wird, hinreichendes Material passender Entwicklungsstufen zu erlangen, um daran die Frage nach der Bedeutung und Entwicklung der Cuticularmembran und der zellenlosen Faserscheide der Wirbelsäule der Dipnoi endgültig zu lösen.

Die jüngsten der von mir untersuchten Thiere waren Ammocoetes von 4 mm Körperlänge, welche eben so wie die übrigen in Querschnitt- und Horizontalschnittserien zerlegt wurden. Sie zeigten sich allerdings ein wenig geschrumpft, so dass die Körperlänge während des Lebens wohl 5 mm betragen haben wird, im Übrigen war aber der Erhaltungszustand ein ganz vortrefflicher, und die Formen weichen nur unbedeutend von den lebendigen ab.

Die ein wenig geschrumpfte Rückensaite erscheint am Rumpfe (Fig. 1 *ch*) breiter als hoch und besitzt in diesem Entwicklungsstadium an der ventralen Fläche eine tiefe Furche zur Aufnahme der Aorta (Fig. 1 *ao*). Diese vermag ich nicht als ein Schrumpfungsprodukt anzusehen, so sehr man von vorn herein geneigt sein könnte ein solches anzunehmen. Ein Blick auf die Figur und auf das Verhältnis der einzelnen Theile zu einander lehrt aber, dass fast normale Zustände vorhanden sind. Innerhalb der Chorda hat die Vacuolisirung der Zellen begonnen (Fig. 1 *ch*), jedoch mehr in der Peripherie als in der Mitte, wo noch einige unveränderte große Zellen vorhanden sind, wie auch solche die Oberfläche der Rückensaite bedecken, um hier zum Chordaepithel zu werden. Diese Zellen der Oberfläche bilden aber zur Zeit noch nicht ein zusammenhängendes, gleichmäßiges Epithel, auch besitzen sie nicht überall die gleiche Form. Bald sind sie rundlich, bald mehr kubisch, und an anderen Stellen sogar cylindrisch. Hier und da

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

zeigen sie auch Schichtung (Fig. 1). Ein wirkliches Epithel bilden sie namentlich an der ventralen Fläche (Fig. 1 *chep*), und hier sind die Zellen deutlich cylindrisch. Zum Epithel sind die Zellen dann auch an der dorsalen Fläche zusammengefügt, nicht aber an den Seiten. Hier liegen sie in unregelmäßigen Abständen. Dennoch erscheint rings um diese Oberflächenzellen eine vollkommen zusammenhängende, feine Cuticularmembran (Fig. 1 u. 2 *cch*), eine Cuticula chordae (Elastica interna aut.), ein Beweis, dass dieselbe vor der Ausbildung des Chordaepithels zu einer Zeit entstand, wo sich die Chorda aus unveränderten Zellen zusammensetzte, wie das auch bei den Stören der Fall war. Dieselbe zeigt an einzelnen Stellen Ausbiegungen und Unregelmäßigkeiten im Verlauf, ein Zeichen, dass die Rückensaite in geringem Grade geschrumpft ist. Sie ist so dünn und zart, dass sie eigentlich nur als ein ungemein feiner, aber das Licht stark brechender Saum erscheint. Einen subchordalen Strang konnte ich nirgends mehr nachweisen. Wie das Rückenmark, so liegen auch die Zellen der Aortenwand der Cuticularmembran unmittelbar an. Dieselben sind dorsal viel weniger abgeplattet, zahlreicher und dichter zusammengedrängt, als ventral (Fig. 1 *ao*). Seitwärts von der Aorta und von dem Rückenmark befinden sich rundliche Zellen mit eingelagerten Dotterkörnern, welche den embryonalen Blutzellen sehr ähnlich sehen. Es sind die Zellen der skeletogenen Schicht (Fig. 1 *scsch*), welche den Raum zwischen dem Rückenmark, der Aorta und den Muskelplatten ausfüllen und sich seitlich von der Chorda zwischen die Cuticula chordae und den Muskelplatten einzuschieben beginnen, ohne jedoch in diesem Stadium die ganze Seitenfläche zu bedecken. Neben der Aorta ist ihre Zahl am größten, und hier hat es zuweilen den Anschein, als ständen sie in einem kontinuirlichen Zusammenhang mit den Muskelplatten, allein sieht man genauer hin, so lässt sich immer eine deutliche Trennung nachweisen, so dass es mir auch bei den Cyclostomen bisher nicht gelungen ist, den namentlich von Rabl behaupteten Ursprung dieser wichtigen Zellen aus den Elementen der Muskelplatte zu sehen. Andererseits vermag ich aber auch nicht mit Bestimmtheit zu behaupten, dass sie aus dem Inneren der Aorta oder von den Zellen ihrer Wandung stammen, wohl aber zeigt sich auch bei den Cyclostomen, dass dieselben ursprünglich streng segmental angeordnet sind, sich zwischen die Muskelplatten des Mesoderms (Fig. 2 *scsch*) ausdehnen und von hier aus ihre weitere Verbreitung finden in einer Weise, wie ich sie ganz besonders eingehend von den Urodelen aus einander gesetzt habe. Sie umhüllen das Rückenmark und die Aorta früher als die Chorda.

Bei Ammocoeten von 6,5 mm Körperlänge haben sich die Dinge

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

in so fern geändert, als (Fig. 3) die Furche für die Aorta an der Rückensaite verschwunden ist. Die Chorda ist dabei jetzt vollkommen vacuolisirt, sie hat in Folge dessen gegenüber der Aorta bedeutend an Volumen gewonnen, namentlich in dorsoventraler Richtung, so dass die Höhe derselben viel beträchtlicher ist, als die Breite. Diese Volumszunahme der Rückensaite hat auch das Verhalten der Oberflächenzellen, das Chordaepithel (Fig. 3 *chep*) beeinflusst. Die Zellen sind sparsamer, mit ihren Kernen aus einander gerückt, und namentlich an der ventralen Seite bedeutend abgeplattet. Nirgends sieht man mehr Cylinderzellen, und nur hier und da (Fig. 3 rechts und links oben) einige rundliche. Die Zellen der Oberfläche sind bei dem Wachsthum der Rückensaite einfach gedehnt worden und stellen jetzt fast überall (Fig. 4 *chep*) platte, gegen das Innere der Chorda flügelartig ausgezogene Körper dar. So weit es mir möglich war eine Flächenansicht derselben zu gewinnen, so zeigten sie sich als große, unregelmäßige Polyeder mit rundlichen Kernen. Ihr Zellleib ist hell, wenig gekörnt. Die Cuticula chordae hat nur wenig an Stärke zugenommen (Fig. 3, 4 *cch*). Was die Zellen der skelettbildenden Schicht (Fig. 3 u. 4 *scsch*) betrifft, so ist ihre Ausbreitung dieselbe, dagegen haben sie dort, wo sie die Cuticula chordae bedecken, also dorsal und ventral seitlich einen epithelartigen Charakter angenommen (Fig. 4 *scsch*). Sie sind abgeplattet, mit abgeplatteten Kernen, zusammenhängend und dicht der Cuticula chordae angeschmiegt. In diesem Zustande entsprechen sie der inneren Zellschicht der skeletogenen Scheide der anderen Wirbelthiere. Seitwärts von der Aorta haben sie sich in lockeres Bindegewebe umgewandelt, am Rückenmark dagegen bilden die inneren Zellen eine bindegewebige Hüllmembran, während die äußeren lockeres Bindegewebe darstellen.

Bei Thieren von 8 mm Körperlänge (Fig. 5) ist das Chordaepithel ein einfaches, überall gleichmäßiges Lager großer, platter Zellen (Fig. 5 *chep*). Im Übrigen hat die Cuticula chordae nur wenig an Stärke zugenommen, dagegen sind die Zellen der skelettbildenden Schicht sowohl zwischen Aorta und Cuticula chordae, als zwischen dem Rückenmark und der Cuticula chordae eingewandert, ja sie bedecken auch die Seitenflächen der Rückensaite und bilden überall einen epithelartigen Beleg (Fig. 8 *scsch*). In diesem Stadium ist also eine vollständige innere Zelllage der skelettbildenden Schicht um die Cuticula chordae vorhanden, während eine äußere Zellschicht nur an der Seite des Rückenmarkes und der Aorta nachweisbar ist.

Die wichtigsten Veränderungen bieten die Thiere mit einer Körperlänge von 1 cm, und daraus geht hervor, dass sich auch bei ihnen

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

die bedeutsamsten Vorgänge innerhalb einer außerordentlich kurzen Frist abspielen. Bei einer Länge zwischen 8 und 12 mm erfolgt die Bildung einer Faserscheide der Chorda (Fig. 6 *chfsch*). Im Übrigen sind die Veränderungen geringfügiger Natur. Die Rückensaite ist durch gleichmäßiges Auswachsen vollkommen cylindrisch geworden und erscheint auf dem Querschnitt kreisförmig. Das Chordaepithel hat sich in keiner Weise geändert (Fig. 6 *chep*), und nur die Cuticula chordae (Fig. 6 *cch*) ist beträchtlich dicker geworden. Die skeletogene Schicht ist gegenüber dem vorhergehenden Stadium in so fern verändert, als man am vorderen Rumpfende in der äußeren Zelllage die erste Andeutung der Knorpelbildung der Neur- und Hämapophysen beobachtet. Innerhalb der größten Zellanhäufung, seitlich ventral vom Rückenmark und seitlich dorsal von der Aorta zeichnen sich einige wenige Zellen durch besondere Größe, durch rundliche Form und helles Aussehen aus. Es sind embryonale Knorpel — Vorknorpelzellen, wie ich [1] sie genannt habe. Dieselben sitzen der Cuticula chordae nicht unmittelbar auf, sondern sind von derselben theils durch die Zellen der inneren Zellschicht theils durch noch nicht knorpelig gewordene Zellen der äußeren Lage der skelettbildenden Schicht getrennt. Außerdem entwickeln sich auch seitwärts von der Chorda Zellen der skelettbildenden Schicht zu einer äußeren, lockeres Bindegewebe darstellenden Zellmasse und schieben sich zwischen die Muskelplatten und die die Cuticula chordae ringsum bedeckende, epithelartige, innere Zellschicht.

Das Bedeutsamste ist nun aber das Auftreten einer feinen Schicht an der Innenseite der Cuticula chordae, zwischen ihr und dem Chordaepithel (Fig. 6 *chfsch*). Dieselbe geht in gleicher Dicke rings um das Chordaepithel, färbt sich stark in Hämatoxylin und hebt sich deutlich von der glänzenden Cuticula chordae ab. Gelang es mir auch nicht sie von dieser zu isoliren, so ist sie doch nicht etwa als der innere Rand derselben zu betrachten. Dagegen spricht einerseits ihre scharfe Abgrenzung, andererseits ihre Dicke. Die Zellen des Chordaepithels heben sich leicht von dieser Schicht ab, und dennoch, meine ich, ist keine andere Annahme möglich, als dass sie wie die Cuticula chordae von den Zellen desselben gebildet ist. Im weiteren Verlauf der Entwicklung nimmt sie an Dicke zu, und bei Thieren von 19 mm Körperlänge (Fig. 7 *chfsch*) besitzt sie dieselbe Dicke wie die Cuticula chordae (Fig. 7 *cch*), ohne im Übrigen ihr homogenes Aussehen zu verlieren. Diese Schicht entspricht durchaus der Lage, welche ich in der fünften

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

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

Abhandlung von den Stören beschrieben und abgebildet habe, und von der ich es vorläufig dahingestellt sein lassen musste, ob sie als die Cuticula chordae, oder als eine unter derselben entstehende, neue Bildung des Chordaepithels anzusehen sei. Es ist nur in so fern ein Unterschied vorhanden, als es mir bei den Cyclostomen nicht gelang zwischen dieser Schicht und den Zellen des Chordaepithels sich feine Fäden ausspannen zu sehen. Eine Faden- oder Faserstruktur erscheint erst später, bei einer weiteren Dickenzunahme derselben, und erst dann kann man sie mit Fug und Recht als Faserschicht der Chorda bezeichnen. Eine solche Struktur ist mir erst bei Ammocoeten von 4,5 cm Körperlänge entgegengetreten. Auf Horizontalschnitten durch die Wirbelsäule solcher Thiere (Fig. 8 *chfsch*) sieht man außer einer unendlich zarten, radiären Streifung eine unregelmäßige, radiäre Zerklüftung derselben, welche im weiteren Verlaufe der Entwicklung, wie bei Ammocoeten von 18 cm (Fig. 9 *chfsch*), noch deutlicher, aber zugleich auch komplicirter wird, und auf welche wohl die von den älteren Autoren beschriebene, quere Streifung der Wirbelsäule zurückzuführen ist. Ursprünglich zerklüftet die Schicht in der ganzen Dicke (Fig. 8), später dagegen (Fig. 9) ist das nicht mehr der Fall. Die Spalten sind dann bald mehr, bald minder tief, bald von der inneren Oberfläche ausgehend, bald unregelmäßig mitten in der Substanz, und diesen Wechsel in der Erscheinung vermag ich mir nur so zu erklären, dass in der Faserrichtung der Schicht mittlerweile Verwerfungen stattgefunden haben, welche ihren Ausdruck dadurch finden, dass man in späteren Entwicklungsstadien die Fasern nicht mehr einfach in radiärer Richtung, sondern auch in koncentrischer und schiefer Richtung verlaufen findet, ein Verhalten, welches ja Autoren wie Retzius[1] u. A. m. Veranlassung gegeben hat in der Faserschicht der Chorda mehrere Lagen zu beschreiben. Dabei will ich noch besonders darauf aufmerksam machen, dass die Zerklüftung später vielfach den Zellgrenzen des Chordaepithels folgt. Oft konnte ich (Fig. 9) in der Ausdehnung der Chordaepithelzellen an ihnen Stücke der Faserscheide haften sehen, ein Beweis für den innigen Zusammenhang der beiden in genetischer Beziehung. Wie nun aber die feinen Fasern entstehen, darüber vermag ich keine Aufklärung zu geben, ob die Zellen des Chordaepithels und etwaige Zellfortsätze wie bei den Ganoiden dabei betheiligt sind, oder ob es sich um physikalisch-chemische Vorgänge innerhalb einer von den Zellen gebildeten, ursprünglich homogenen Substanz handelt, steht dahin. Dass die Zellen des Chordaepithels an der Bildung und dem Ausbau der Faserscheide hervorragend, wenn nicht ausschließlich

[1] l. c.

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

betheiligt sind, das geht vor allen Dingen daraus hervor, dass dieselben mit dem Dickenwachsthum der Faserschicht Veränderungen erleiden, zu deren Schilderung ich mich jetzt wende.

Die Zahl der Zellen, welche die Rückensaite bedecken, ist ursprünglich eine beschränkte, und wie ich bereits hervorhob, stehen die Zellkerne in weiten und oftmals auch unregelmäßigen Abständen von einander. So ist es noch bei der ersten Bildung der Faserscheide der Chorda (Fig. 6). Mit der Dickenzunahme derselben mehren sich aber die Zellen des Epithels. Die Zellen bleiben allerdings zunächst platt (Fig. 7, 8 *chep*), aber sie werden kleiner, dichter gedrängt, und die Kerne derselben rücken in Folge dessen einander immer näher. Bei Thieren von 12—18 cm Körperlänge (Fig. 9, 10 *chep*) sind es schöne, polygonale, mehr kubische Zellen, mit runden und nicht abgeplatteten Kernen. Der Zelltheilungsprocess hat nun aber nicht bloß zu einer Vermehrung der Zellen in der Fläche, sondern auch zu einer solchen in der Dicke geführt, und damit erscheinen (Fig. 9 u. 11) unter dem Chordaepithel, aber unregelmäßig vertheilt, rundliche Zellen, auf deren Vorhandensein wohl unzweifelhaft die Dickenzunahme der Chorda beruht, indem sie in dem Maße, wie sie gebildet werden, dem Vacuolisirungsprocess unterliegen. Diese Zellwucherung dauert an der Oberfläche der Rückensaite bis zum erwachsenen Alter der Thiere, und ein Schnitt durch die Wirbelsäule eines erwachsenen Thieres (Fig. 14 *chep*) zeigt, dass die Zellen an der Oberfläche der Chorda sogar in mehrfache Lagen geschichtet sind.

In späteren Entwicklungsstadien, sowie beim erwachsenen Thiere zeigen sich dann noch einige Besonderheiten, und zwar zunächst an der Cuticula chordae, Besonderheiten, welche bereits von früheren Autoren, so namentlich von Schneider[1], hervorgehoben wurden. Zunächst zeigt dieselbe feine, unregelmäßige Durchbohrungen, Porenkanälchen, welche bald vereinzelt in weiten Abständen von einander die Membran durchsetzen, bald dichter in Gruppen zusammenrücken (Fig. 12). Ferner erscheint dieselbe bereits bei einer Körperlänge von 12 cm auf ihrer Außenfläche mit zarten Längsstreifen versehen, während dagegen die erwachsene Cuticula chordae (Fig. 14) auf ihrer Innenfläche leistenförmige, quer verlaufende Erhebungen zeigt. In welchem Verhältnisse die letzteren zur Faserscheide der Chorda stehen, ob sie aus dieser entstanden lediglich der Cuticula chordae anhaften, oder ob sie integrirende Bestandtheile dieser Membran sind, das vermag ich nicht zu entscheiden. Unzweifelhaft nimmt die Cuticula chordae nach Bildung der Faserschicht noch an Dicke zu, aber es gelingt nicht den Antheil

[1] l. c.

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

zu bestimmen, welchen die benachbarten Theile, die skelettbildende Schicht mit ihren inneren Zellen und die Faserscheide an dem Wachsthum nehmen. Aus sich vermag die Cuticula schwerlich zu wachsen, also muss es durch Hilfe der Umgebung geschehen, und Vieles spricht dafür, nicht am wenigsten die verhältnismäßig starken Leisten an der Innenfläche, dass es auf Kosten der Faserschicht geschieht, dessen Oberflächenmasse sich wohl in elastische Substanz allmählich umwandelt.

Bemerken möchte ich dann weiter noch, dass die Faserschicht der Chorda des erwachsenen Neunauges an einzelnen Stellen der Mitte der Myocommata entsprechend vertebrale Verdickungen und damit (Fig. 14) die erste Andeutung einer metameren vertebralen Gliederung der Chordascheide zeigt, ein Verhalten, welches gewiss nicht des allgemeinen Interesses entbehrt. Das Merkwürdige ist dabei, dass solche vertebrale Verdickungen bei den übrigen Wirbelthieren wohl an den zu der skelettbildenden Schicht gehörenden Theilen, nicht aber wie bei den Cyclostomen an den eigentlichen Chordascheiden beobachtet werden.

Von dem Funiculus chordae wüsste ich nichts Besonderes zu melden, was nicht schon Andere vor mir gesehen und beschrieben hätten. Das Schwergewicht meiner Untersuchungen liegt in dem Nachweis der Entstehung und der Ausbildung der Faserschicht der Chorda und in dem Nachweis, dass die sogenannte Elastica der Autoren nicht eine Cuticula sceleti (Elastica externa aut.), sondern die ursprüngliche Cuticula chordae (Elastica interna aut.) ist. Damit ist denn auch, wie ich bereits im Eingange hervorgehoben habe, die Frage nach der Bedeutung der Scheiden der Chorda bei den Ganoiden endgültig für mich entschieden, allein da die um die Chorda gelagerte, zellenfreie Faserschicht der Dipnoi, welche ich als eine Cuticula chordae gedeutet habe, den gleichen Bau wie die Faserscheide der Rückensaite der Cyclostomen und Ganoiden besitzt, so erscheint es, wie ich bereits in der vorigen Abhandlung hervorhob, durchaus nicht unwahrscheinlich, dass sie derselben homolog ist, und dass somit die Dipnoi zu den Tectobranchiern gehören. Sie sind dann von den Cyclostomen und Ganoiden durch den Besitz einer Intercuticularschicht unterschieden, durch eine Schicht, welche wie bei den Elasmobranchiern und Urodelen der skelettbildenden Schicht entstammt, aber nicht wie bei diesen durch eine von ihr gebildete Cuticula sceleti, sondern durch die ursprüngliche Cuticula chordae wucherte.

Breslau, Oktober 1893.

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

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

ao, Aorta;
cch, Cuticula chordae;
ch, Chorda;
chep, Chordaepithel;
chfsch, Chordafaserschicht;
m, Muskelplatte;
scsch, skeletogene Schicht.

Tafel XVI.

Fig. 1. Querschnitt durch die Rumpfwirbelsäule eines 4 mm langen Ammocoetes. Boraxkarmin. Seibert Immersion 4 mm, Oc. 6; ausgezogener Tubus.

Fig. 2. Stück eines Horizontalschnittes durch die Wirbelsäule eines 4 mm langen Ammocoetes. Boraxkarmin. Seibert homogene Immersion 2 mm, Oc. 4; ausgezogener Tubus.

Fig. 3. Querschnitt durch die Rumpfwirbelsäule eines 6,5 mm langen Ammocoetes. Boraxkarmin. Seibert System 3, Oc. 0.

Fig. 4. Stück eines Querschnittes durch die Rumpfwirbelsäule eines 6,5 mm langen Ammocoetes. Boraxkarmin. Seibert homogene Immersion 2 mm, Obj. 4; ausgezogener Tubus.

Fig. 5. Stück eines Horizontalschnittes durch die Rumpfwirbelsäule eines 8 mm langen Ammocoetes. Boraxkarmin. Seibert homogene Immersion 2 mm, Oc. 4; ausgezogener Tubus.

Fig. 6. Stück eines Querschnittes durch die Rumpfwirbelsäule eines 1 cm langen Ammocoetes. Hämatoxylin. Seibert Immersion 4 mm, Oc. 8; ausgezogener Tubus.

Fig. 7. Stück eines Querschnittes durch die Rumpfwirbelsäule eines 19 mm langen Ammocoetes. Boraxkarmin. Seibert Immersion 4 mm, Oc. 8; ausgezogener Tubus.

Fig. 8. Stück eines Horizontalschnittes durch die Rumpfwirbelsäule eines 4,5 cm langen Ammocoetes. Boraxkarmin. Seibert homogene Immersion 2 mm, Oc. 4; ausgezogener Tubus.

Fig. 9. Stück eines Horizontalschnittes durch die Rumpfwirbelsäule eines 18 cm langen Ammocoetes. Hämatoxylin, Delafield. Seibert homogene Immersion 2 mm, Oc. 4; ausgezogener Tubus.

Fig. 10. Chordaepithel eines 12 cm langen Ammocoetes von der Fläche gesehen. Hämatoxylin. Seibert homogene Immersion 2 mm, Oc. 4; ausgezogener Tubus.

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

Fig. 11. Tiefe Zellen des Chordaepithels eines 12 cm langen Ammocoetes, von der Fläche gesehen. Hämatoxylin. Seibert homogene Immersion Obj. 2 mm, Oc. 6; ausgezogener Tubus.

Fig. 12. Cuticula chordae eines 12 cm langen Ammocoetes, von der Fläche gesehen. Hämatoxylin. Seibert homogene Immersion 2 mm, Oc. 4; ausgezogener Tubus.

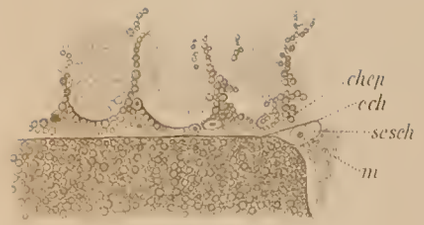
Fig. 13. Querschnitt durch die Schwanzwirbelsäule eines 12 cm langen Ammocoetes. Boraxkarmin. Seibert Obj. 16 mm, Oc. 2; eingestoßener Tubus.

Fig. 14. Stück eines Horizontalschnittes durch die Wirbeläule eines erwachsenen Petromyzon fluviatilis. Boraxkarmin. Seibert Obj. 3, Oc. 0.

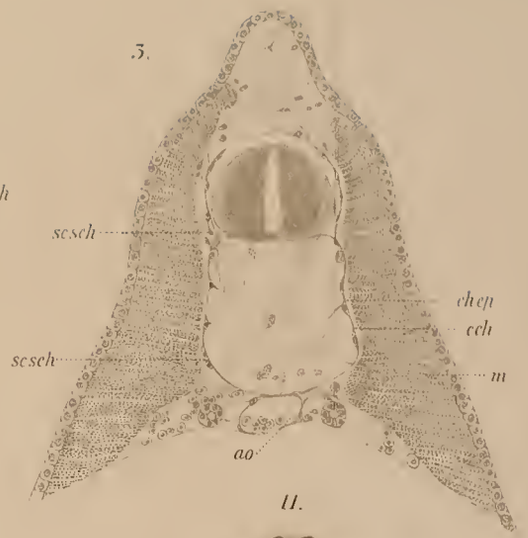
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1.

2.



3.



4.

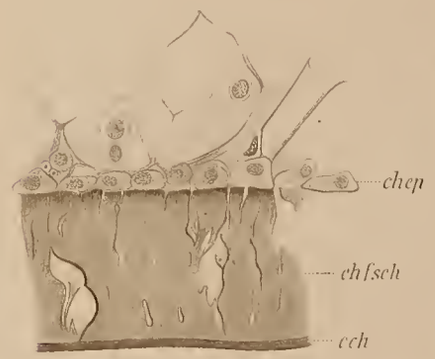
5.

6.

7.

8.

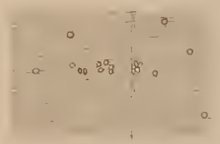
9.



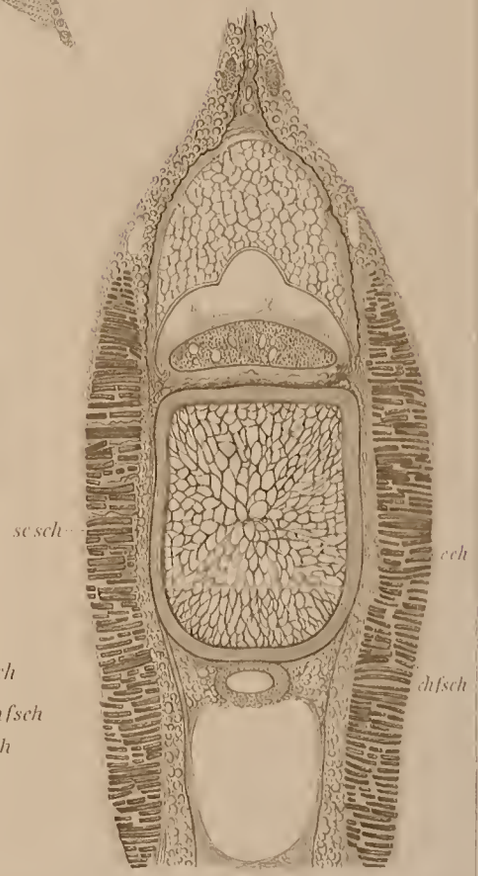
10.

11.

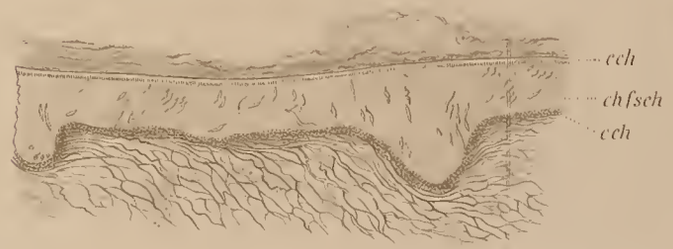
12.



13.



14.



Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig

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 der Wirbelsäule der Cyclostomen. Sechste Abhandlung über die Entwicklung der Wirbelsäule. 290-305