

# Die Entwicklung der Wirbelsäule der weissen Ratte, besonders der vordersten Halswirbel.

Von

caud. med. **Armin Weifs**

(Wien).

(Aus dem I. anatomischen Institut in Wien.)

---

Mit Tafel XXXVIII und XXXIX und 2 Figuren im Text.

---

Es giebt kaum ein Gebiet der Morphologie, das eine so vielseitige Bearbeitung erfahren hätte, wie die Entwicklung der Wirbelsäule, ohne dass die Durchsicht der Litteratur ein in jeder Hinsicht einheitliches Bild der Verhältnisse darbieten würde.

Der Erste, der in seinen Untersuchungen an Schildkröten die heute allgemein gültige Ansicht aussprach, dass der untere Atlasbogen dem Körper der übrigen Wirbel nicht entspreche, war nach RATHKE's Bericht CUVIER.

RATHKE (19) selbst stellte für die *Natter* die Behauptung auf, dass der Atlas ursprünglich wie die übrigen Wirbel gebaut sei, dann aber sein Körper sich durch Verflüssigung seiner Zwischensubstanz vom Bogen trenne und schließlich mit dem des Epistropheus verwachse. Gleichzeitig glaubt er, dass auch bei höheren Wirbelthieren der Processus odontoideus dem Körper des Atlas entspreche.

BERGMANN's (2) Resultate lauten folgendermaßen: Der Dens epistrophei ist der Körper des Atlas, seine craniale Epiphyse ist das Os terminale, Ligamentum transversum und Bogenbasen sind ergänzende Bestandtheile; der Arcus anterior ist »unteres Wirbelement«, das Intervertebralstück zwischen Atlas und Epistropheus ist eine Doppel-epiphyse.

Nach ihm bestätigte RATHKE (19a) in Untersuchungen an *Schildkröten* seine früheren Befunde, indem er nachwies, dass die Chorda dorsalis durch den Dens epistrophei und das Ligamentum suspensorium

dentis in den Schädel eintrete; eine Erscheinung, die er selbst an *Krokodilen* (19b) und H. MÜLLER an *Säugetern* beobachtete. Endlich wurden auch von ROBIN (21) diese Verhältnisse beschrieben.

RETZIUS (20) fand gleich RATHKE, dass der untere Atlasbogen eine Hypapophyse sei, die bei *Vögeln* auch am Epistropheus, bei *Reptilien* an allen Halswirbeln, zuweilen auch an den Brustwirbeln zu finden wäre<sup>1</sup>.

HASSE (15) sah an *Rinds-* und *Schweineembryonen* Folgendes. Die Chorda dorsalis liegt im Schädel, wie in den Wirbelkörpern zuerst in der Mitte, später aber der ventralen Fläche genähert. An allen Wirbeln unterscheidet er eine helle »chordale« und eine dunkle »skeletogene« oder »fortsatzbildende« Schicht. Im Gebiete der Wirbelcentren überragt die chordale Schicht die skeletogene an Mächtigkeit, im Gebiete der Intervertebralknorpel kehrt sich das Verhältnis um. Die chordale Schicht hat eine »rosenkranzähnliche« Form und bildet die Centren aller Wirbel und Intervertebralknorpel, während von der skeletogenen das Periost und die Fortsätze (Bogen etc.) abstammen. Am Atlas erfährt dieses Schema folgende Modifikation. Der Dens epistrophei oder Körper des Atlas ist reine Chordalschicht, die mit dem Körper des Epistropheus verwachsen ist und sich von der ihm zugehörigen skeletogenen (Ligamentum transversum, dorsalen Bogenhälften und Arcus anterior) getrennt hat. Alle diese Bestandtheile sind zusammen einem gewöhnlichen Wirbelkörper äquivalent. Im Gelenkraum zwischen Atlas und Occipitale entspricht das Ligamentum suspensorium dentis der chordalen Schicht des Intervertebralknorpels, die Ligamenta alaria der skeletogenen Schicht desselben. Der Apparatus ligamentosus ist Umbildungsprodukt der skeletogenen Schicht gleich dem Ligamentum commune anticum und posticum der übrigen Wirbel.

Nach ihm hat FRORIEP (6 a u. b) eine ausführliche Untersuchung der Wirbelsäulenentwicklung an *Hühnchen-* und *Rindsembryonen* angestellt. Dieselben beziehen sich zunächst auf die Halswirbelsäule und die Occipitalregion. Ich gebe hier in Kürze die Resultate, da ich auf Einzelheiten ohnehin im Texte zurückkommen muss.

FRORIEP unterscheidet drei Stadien: den »primitiven Zustand« »die Übergangsperiode« und den »definitiven Zustand«.

Primitiver Zustand. Axiales Stützorgan ist die Chorda dorsalis. An derselben sind in »regelmäßigen, den intermuskulären

<sup>1</sup> Die ältere Litteratur citirt nach HASSE.

Zwischenräumen entsprechenden Abständen schräg caudal lateralwärts gerichtete, bindegewebige Stützplatten, die primitiven Wirbelbogen« befestigt. An ihren lateralen Rändern liegen die Myomeren.

Übergangsperiode: »Die primitiven Wirbelbogen verlieren durch Auflockerung ihres perichordalen Theiles den Halt an der Chorda. Sie bleiben außerdem im Wesentlichen unverändert bestehen als hypochordal geschlossenes bindegewebiges Bogenpaar, welches auch fortdauernd die intermuskuläre Stützplatte bleibt, jedoch erst durch die Bildung eines Körperknorpels wieder axialen Halt bekommt.«

Definitiver Zustand: Derselbe bildet sich dadurch aus, dass der Bogen, während seine hypochordale Spange sich zurückbildet und schließlich gänzlich verschwindet, in seinen lateralen Theilen knorpelig wird und mit der von vorn herein knorpelig auftretenden Anlage des Körpers zu einem einheitlichen Ganzen verschmilzt. Dies ist der knorpelige Wirbel als definitives Skelettglied, das dann schließlich verknöchert. Atlas und Epistropheus zeigen während des Primitivzustandes und der Übergangsperiode im Wesentlichen dieselben Entwicklungsverhältnisse. Erst am Ende der zweiten Periode bemerkt man einen Unterschied. Bogenknorpel und Körperknorpel verschmelzen hier nicht. Hingegen tritt in der hypochordalen Spange Knorpel auf, der sich mit den Bogenknorpeln zu einem einheitlichen Ring vereinigt. Gleichzeitig verschmälert sich der Körper des Atlas in seinem cranialen Antheil, während der caudale simsartig vorspringt.

Auch an der hypochordalen Spange des Epistropheus kommt es zur Bildung von Knorpel, der sich jedoch wieder zurückbildet. An den hypochordalen Spangen der folgenden Wirbel tritt nur andeutungsweise Knorpel auf, verschwindet aber rasch.

Der Occipitalwirbel unterscheidet sich in seiner Entwicklung von den übrigen gar nicht. Jedoch findet seine Selbständigkeit durch Verschmelzung mit dem »scheinbar ungegliederten Abschnitt« ein Ende. Dieser besteht aus drei nachweisbaren Bogenrudimenten mit den zugehörigen Ursegmenten und modificirten Spinalnerven, von denen der erste nur eine ventrale Wurzel besitzt. Die Anlage der hypochordalen Spange ist am Occipitalwirbelbogen nur angedeutet, am »scheinbar ungegliederten Abschnitt« fehlt sie.

So verhält sich im Wesentlichen die Entwicklung der Wirbelsäule beim *Hühnchen*, wie beim *Rind*. Die Unterschiede in der Entwicklung beider Thiere sind folgende:

1) Das Auftreten von Knorpel erfolgt beim Hühnchen zuerst im Bogen und dann im Körper, beim Säuger umgekehrt.

2) Die Anlage des Körperknorpels erfolgt beim Säuger bilateral, beim Hühnchen vor der Chorda in der Mitte, sie von hier aus umwachsend.

3) Beim Hühnchen bildet die hypochordale Spange eine Vorrugung an der cranioventralen Kante des Körpers, bei Säugern ist sie weiter herabgerückt.

4) Beim Hühnchen ist die hypochordale Spange knorpelig wohl entwickelt und bildet an der ventralen Seite des Körpers einen Vorsprung. Beim Säuger kommt es, ausgenommen am Atlas, zu einer derartig starken Ausbildung dieser Spange überhaupt nicht.

5) Die dorsale Verschmelzung der Bogen erfolgt beim Hühnchen viel rascher als beim Säuger.

Die Entwicklung der Drehwirbel ist bei beiden Thierklassen gleich.

Nur ist der verbreiterte untere Theil des Atlaskörpers beim Säuger eine einfache Körperverbreiterung, während er beim Hühnchen durch die emporgerückte hypochordale Spange des Epistropheus gebildet wird.

Der Vergleich der Occipitalregionen zeigt, dass nur der Säuger einen selbständigen Occipitalwirbelbogen neben dem »scheinbar ungliederten Abschnitt« besitzt, während beim Hühnchen nur der letztere vorhanden ist.

Außerdem finden sich beim Hühnchen wenig ausgebildete Occipitalspinalnerven, jedoch Arteriae interprotovertebrales in der Kopfregion. Die letzteren fehlen beim Säuger; hingegen sind die ersteren bei ihm besser entwickelt.

Die Arbeiten, die nach FRORIEP erschienen sind, beschäftigen sich hauptsächlich mit den allerersten Stadien der Wirbelsäulenentwicklung, deren Ergebnis die sogenannte »primitive Wirbelsäule« — der Ausgangspunkt der FRORIEP'schen Untersuchungen — ist. Da diese Untersuchungen hauptsächlich an niederen Thieren gemacht wurden, bei denen Chorda und Chordascheiden in der Entwicklung eine große Rolle spielen, was in Folge der nur rudimentären Entwicklung dieser Gebilde bei Säugern nicht der Fall ist, so halte ich es für angemessen nur jener Arbeiten ausführlicher Erwähnung zu thun, die für die Entwicklung der Wirbelsäule der *Amnioten* von Wichtigkeit sind, und zwar um so mehr, als bereits eine Reihe vorzüglicher zusammenfassender Darstellungen über dieses Thema veröffentlicht worden sind<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Ich erwähne hier nur die treffliche zusammenfassende Darstellung von GAUPP (10). Als Ergänzung dazu die zusammenfassenden Darstellungen über

v. EBNER (4) untersuchte junge Embryonalstadien von *Tropidonotus*. Das Ergebnis dieser Untersuchungen war die Bestätigung der Richtigkeit der REMAK'schen Theorie von der segmentalen Anlage der Wirbelsäule und ihrer Beziehung zu den Urwirbeln (sogenannte »Neugliederung der Wirbelsäule«), die durch die Entdeckung der Intervertebralspalte — dem Abkömmling der Urwirbelhöhle — einen neuen Stützpunkt gewann. Die Entstehung der definitiven Wirbel erfolgt auch nach v. EBNER durch Vereinigung zweier, von je zwei auf einander folgenden Urwirbeln herstammenden Sclerotomhälften. Ähnliche Verhältnisse fand er auch bei Vögeln und Säugern.

CORNING (3) sah an Embryonen von *Tropidonotus*, *Lacerta vivipara* und *Anguis fragilis* die von v. EBNER beobachteten Spalten, hält aber den genetischen Zusammenhang für weniger wichtig, als die Thatsache, dass die durch sie gegebene Eintheilung der bleibenden Segmentirung entspricht. Auch ist er bezüglich der »Neugliederung« anderer Ansicht als v. EBNER, vor Allem desswegen, weil seiner Meinung nach dadurch die Arteriae interprotovertebrales in die bleibenden Wirbel zu liegen kämen. Nach CORNING's Beobachtungen treten besonders am caudalen Rande der Intervertebralspalten Verdichtungen auf, die sich seitlich zwischen die Myomeren hin erstrecken und die Anlagen der oberen Bogen darstellen. Durch die Vereinigung ihrer Basen längs der äußeren Chordascheide, und von dieser selbst entstünden die Wirbel. Die Neugliederung der Wirbelsäule scheint ihm »durch die Verschiebung der letzteren (der Wirbel) im Anschluss an die Muskelaktion« gegeben.

v. EBNER (5) theilt in seiner folgenden Arbeit — eine Erwiderung an CORNING — etwas ausführlicher seine Befunde an Reptilien mit. Er behauptet gleich FRORIEP, dass der Knorpel zuerst im Körper, und zwar bilateral auftrete. Hingegen hält er im Widerspruch zu diesem die Primitivwirbelbogen FRORIEP's für Bildungen, die mit den späteren Bogen in keine Beziehung gebracht werden können, und behauptet, dass die ersten Skelettanlagen die Körper seien.

Unserem Thema näher liegen die neueren Arbeiten von GOETTE (13) und MÄNNER (18) an Reptilien.

GOETTE untersuchte *Lacerta* und *Anguis*, außerdem *Ascalaboten*, *Hatteria* und auch einzelne höhere Wirbelthiere. Nach ihm gehen die Reptilienwirbel aus einer ursprünglich einheitlichen Perichordal-

---

die Entwicklungsgeschichte des Kopfes von FRORIEP (8) und KUPFFER (17) und die »Metamerie des Schädels« von GAUPP (12).

schicht hervor, die sich durch Anschwellung an den Stellen der späteren Zwischenwirbelgelenke in die einzelnen Wirbelkörper theilt. Ihre vollkommene Ausbildung erfahren sie durch die Anlagerung der verbreiterten Bogenbasen, wodurch auch ihre ursprüngliche »Fadenrollenform« (Doppelkegel) verloren geht. Die Bogen sind breite Platten. Diese Breite der Bogen stammt nach seinen Beobachtungen von der Doppelanlage der Bogen, die er in der Schwanzregion noch deutlich beobachten konnte. Er schließt daraus und durch Vergleich mit paläontologischen Funden, dass der Beginn der Entwicklung vollständiger Wirbel mit Körper und Bogen in der Reihe der *Amiaden*, *Stegocephalen* und aller jetzt lebenden *Digitaten* in der embolomeren Form, d. h. in Form der Doppelwirbel erfolge, woraus durch paarige Verschmelzung, bei gleichzeitiger Rückbildung beider Wirbel (*Ganoiden*), oder nur des caudalen, (*Digitaten*) die einfachen Wirbel entstehen. Seine Funde an den Bogen der Schwanzregion der *Reptilien* deutet GOETTE als vererbte Reste der Doppelbildung.

MÄNNER untersuchte gleichfalls *Reptilien*. Er bestätigt das Vorhandensein der v. EBNER'schen Intervertebralspalte, wodurch das Sclerotom in zwei Hälften zerlegt wird, welche bei den einzelnen Species verschieden ausgebildet sind. Interessant ist, dass MÄNNER an jenen Species, an denen GOETTE Doppelbildungen der Bogen nachwies, eine gleich starke Ausbildung der vorderen und hinteren Sclerotomhälfte fand, was bei den übrigen nicht der Fall war. Bei allen untersuchten Thieren jedoch wächst das Myotom keilförmig in die Intervertebralspalte vor, wodurch die ursprünglich zusammengehörigen Sclerotomhälften getrennt werden, und sich nunmehr jede caudale Hälfte mit der cranialen des caudalwärts anschließenden Segmentes verbindet. Dies will MÄNNER als »Neugliederung des skeletogenen Gewebes« (entsprechend REMAK's »Neugliederung der Wirbelsäule«) bezeichnet wissen. Wo nun die vordere Sclerotomhälfte reducirt ist, kommt durch die Neugliederung das typische »Primitivwirbelbogen-Stadium« FROEYER's zu Stande. Außerdem fand MÄNNER wieder die hypochordale Spange, die am Atlas den unteren Bogen bildet, während die des Epistropheus an den unteren Rand des Atlas rückt und die untere Gelenkfläche für den ventralen Atlasbogen darstellt. Die übrigen Spangen bleiben nach Verlagerung an das caudale Ende des vorhergehenden Wirbels bei *Lacerta* bestehen; bei den übrigen Formen werden sie reducirt.

SCHULTZE (22) giebt in Kürze die Resultate seiner Untersuchungen an *Säugetern*. Er fand dabei die schon von den früheren Auto-

ren beobachtete Intervertebralspalte. Die hintere dunkle Sclerotomhälfte bildet den primitiven Wirbelkörper (REMAK); zwischen den eiförmigen, theils dicht an einander gedrängten, theils nur durch dichtes Gewebe verbundenen »primitiven Wirbelkörpern« tritt der erste Knorpel des definitiven Wirbelkörpers auf, in den durch Verknorpelung der primitive aufgenommen wird; so dass wir ein Stadium einer nicht segmentirten Knorpelsäule haben, aus der sich erst sekundär die Intervertebralscheiben bilden. Der Verknorpelung geht die »Umgliederung« voran, in die auch die Membrana reuniens posterior durch eine der Ursegmentirung entsprechende Gliederung einbezogen wird. Die hypochordale Spange fand er nicht.

HAGEN (14) erwähnt in seiner Abhandlung über »die Bildung des Knorpelskelettes beim menschlichen Embryo« bezüglich der Wirbelsäule in so fern einen von FRORIEP abweichenden Befund, als er eine selbständige Verknorpelung der hypochordalen Spange nicht gefunden hat. Eben so vermag er das Vorhandensein von Resten der hypochordalen Spangen am Epistropheus und den folgenden Halswirbeln nicht mit Sicherheit anzugeben.

Schließlich muss ich noch einer Reihe von Beobachtungen Erwähnung thun, die, obwohl sie, so weit mir bekannt, nur von makroskopischen Untersuchungen herrühren, doch für meine Befunde an Rattenembryonen von größerem Interesse sind. Sie betreffen die Wirbelrudimente des von RATHKE (19b) zuerst bei *Krokodilen* beobachteten, und von ALBRECHT als Proatlas bezeichneten Wirbels, der zwischen Atlas und Hinterhaupt liegt. Er fand Rudimente oberer Bogen. Außerdem wurden von anderen Autoren sowohl Bogen als auch Körperrudimente in verschiedenen Thierklassen gefunden, und zwar:

Neurapophysen (obere Bogen) bei: *Rhynchocephalen*, *Dinosauriern* (fossil) und *Lacertiliern* als konstante Rudimente, bei *Chelonia*, *Marsupialiern*, *Edentaten*, *Insectivoren* und *Primaten* als accidentelle Rudimente.

Centra (Körper) bei *Lacertiliern*, *Carnivoren* und *Primaten*. Der ganze Wirbel soll nach den Autoren dem Atlas der *Anammier* entsprechen.

Den folgenden Untersuchungen stehen die Befunde ALBRECHT's (23) und DOLLO's (28) am nächsten, welche rudimentäre Centren des Proatlas bei *Primaten* betreffen. Dieselben mögen daher hier eine eingehendere Besprechung erfahren.

ALBRECHT's Befund stammt von einem *Macacus arctoides*. In

seiner Zusammenfassung sagt der Verfasser: »En résumé nous avons trouvé chez un squelette de *Macacus arctoides* I Geoffr. le centre du pro-atlas réuni par la partie préproatlantique du ligament suspenseur de la dent au bord caudal du basioccipital. Ce ligament consiste donc en deux parties, qui ont la valeur morphologique de fibrocartilages intervertébraux.«

ALBRECHT scheidet durch dieses Centrum das Lig. suspensorium dentis in zwei Fibrocartilagine, eine »proatlanto-occipitale« und eine »proatlanto-atlantique«. Der diesem Centrum zugehörige Spinalnerv ist der zwischen Hinterhaupt und Atlas austretende.

DOLLO fand das Knöchelchen bei einem *Macacus*, einem *Cynocephalus* und einem *Hunde*. Beim *Macacus* und beim *Hund* ist dieses Centrum des Proatlas ein »osselet pisiforme«.

Bei *Cynocephalus* sagt er: »L'osselet est ici plutôt aplati trapezoidal.« Bei allen dreien ist es »relié au bord caudal du basioccipital par un ligament« (Ligamentum suspensorium).

Beide Autoren halten die Funde für den Körper »das Centrum« des Proatlas. Es kann nach Beiden weder die craniale Epiphyse des Atlas noch die caudale des Hinterhauptes sein, da es mitten im Ligament liegt. DOLLO hält es überdies für eine perichordale Ossification und glaubt, dass es knorpelig vorgebildet ist.

Auch CORNET (27) machte dieselben Befunde wie DOLLO bei einem *Macacus* (von zwei untersuchten Fällen), hält aber denselben für eine accidentelle Verknöcherung des Ligamentum suspensorium, wie er auch im Gegensatz zu den beiden obigen Autoren die oberen Bogen eines Proatlas bei einem *Erinaceus* als Schaltknochen bezeichnet.

Übrigens finden sich auch bei HENLE und LUSCHKA bereits ähnliche Bildungen erwähnt.

HENLE (36) sagt vom Ligamentum suspensorium dentis: »Es schließt zuweilen einen hyalinen Knorpelstreif ein« (nach LUSCHKA).

Bei LUSCHKA (40) findet man: »Nicht selten habe ich in ihm auch beim erwachsenen Menschen eine aus hyalinem Knorpel gebildete, von fibrösem Gewebe umschlossene Achsenformation gefunden.«

---

Die vorliegende Untersuchung wurde an der weißen Ratte durchgeführt. Verwendet wurden Sagittal-, Frontal- und Horizontalserien aus der Sammlung des hiesigen Institutes, und zwar: Frontalserie eines Rattenembryo von SS (Scheitel-Steißlänge) = 5 mm.



## I.

Embryo *A* SS = 5 mm.Embryo *B* SS = 7 mm.

Der Embryo besitzt einen wohl ausgebildeten Mandibularbogen, dessen Oberkieferfortsatz mit dem Stirnfortsatz bereits zu verschmelzen beginnt; daran anschließend der Hyoidbogen. Cervicalbucht deutlich sichtbar, Geruchsorgan als Grübchen angelegt, Gehörbläschen äußerlich nicht wahrnehmbar. Extremitäten stummelförmig.

Der Embryo besitzt erst drei Aortenbogen. Er wurde in eine Serie von 10  $\mu$  Schnittdicke zerlegt und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt.

Die Schnittrichtung trifft die Hals- und Caudalregion frontal, die Mitte horizontal.

Da die frontal getroffene Caudalregion die primärsten Verhältnisse zeigt, und mir ein jüngeres Stadium nicht zur Verfügung stand, so möge dieselbe hier kurz Erwähnung finden.

Die Schnitte (Fig. 1) zeigen drei bis vier Ursegmente und die von ihnen herstammenden Sclerotome, die sich gegen die Chorda und das Rückenmark hin vorgeschoben haben. Die ersteren bestehen aus den für sie charakteristischen cylindrischen Zellen. Außen- und Innenlamelle sind an den meisten noch deutlich. Die im Centrum der Urwirbel gelegene Urwirbelhöhle setzt sich in die Sclerotome als v. EBNER'sche Intervertebralspalte fort. Im Inneren der Urwirbelhöhle finden sich spindelförmige Zellen mit länglichem Kern als Anlagen der Myomeren, die an einzelnen Stellen bereits in die Intervertebralspalte vorzudringen scheinen, wie dies MÄNNER bei Reptilien beobachtete.

Von den beiden durch die Intervertebralspalten getrennten Sclerotomhälften besteht sowohl die craniale als die caudale gleichmäßig aus dicht gedrängten Zellen mit großen Kernen. Dieselben stehen lateral in der Nähe der Ursegmente noch dichter als medial. Die Sclerotome reichen in dorsaler Richtung nirgends über das ventrale Ende der Spinalganglien hinaus. Die Abgrenzung der von einem Urwirbel abstammenden Sclerotomhälften gegen die des nächsten, bilden die Arteriae interprotovertebrales.

Die Region des Halses (Fig. 2) und die des Rumpfes zeigen, auf ziemlich gleicher Entwicklungsstufe stehend, gegenüber der Schwanzregion, bereits einen bedeutenden Fortschritt.

An den Frontalschnitten sieht man die Chorda dorsalis als einen

in ihrem ganzen Verlaufe gleich dicken Strang von ca.  $25 \mu$  im Durchmesser. Sie besteht aus dicht gedrängten Zellen mit großen runden Kernen. Den Strang entlang stehen die Zellen etwas dichter, als in der Umgebung. Dies ist die Perichordalschicht der Autoren. Was die Urwirbel und ihre Abkömmlinge, Sclerotom und Myotom betrifft, so gilt davon Folgendes: Von den Urwirbeln ist — ausgenommen an den Horizontalschnitten der Thorakalregion — wo sich noch einzelne ihrer charakteristischen Zellen an den hinteren Rändern der Myomeren finden, nichts mehr wahrzunehmen. Die Myomeren selbst sind zu bauchigen, spindelförmigen Körpern ausgewachsen. Ihre Zellen sind ebenfalls deutlich spindelförmig mit ovalem oder stäbchenförmigem Kern. Ihr medialer Rand springt, wie dies besonders deutlich an den dorsal von der Chorda gelegenen Schnitten zu sehen ist, medialwärts gegen das Sclerotom hin keilförmig vor und zwar gerade an jener Stelle, wo, wie die caudalen Schnitte zeigen, die Intervertebralspalte lag. Von dieser selbst ist hier nichts mehr zu sehen.

Die Sclerotome, die durch das Vordringen des Myotoms wie durch einen Keil aus einander gedrängt erscheinen, zeigen hier ein wesentlich anderes Aussehen. Man sieht nämlich helle und dunkle Streifen mit einander abwechseln, von denen jeder dunkle mit dem cranialwärts von ihm gelegenen hellen, als von demselben Ursegment stammend, zusammengehören. Die ersteren (dunklen) sind die aus dicht gedrängten Zellen bestehenden caudalen, die letzteren die aus nur locker gefügten Elementen bestehenden cranialen Sclerotomhälften, welche die in diesem Stadium auch am Halse noch direkt von der Aorta abgehenden Arteriae interprotovertebrales und die zugehörigen Spinalnerven enthalten. Beide liegen lateral nahe der Myomere. Ich habe nun oben erwähnt, dass durch das keilartige Vordringen des Myotoms zwischen die beiden einem Ursegmente zugehörigen Sclerotomhälften, dieselben wie aus einander gedrängt erscheinen, wesshalb sie nicht mehr einfach quer liegen, sondern die craniale etwas cranialwärts, die caudale etwas caudalwärts abgelenkt ist. Diese Thatsache ergibt nun, dass der Embryo in der vordersten Halsregion sich bereits im Übergangsstadium zum FROEYER'schen »primitiven Zustand der Wirbelsäule« befindet; d. h. wir haben es hier mit der beginnenden »Umgliederung der Wirbelsäule« zu thun. Die dunklen caudalen Sclerotomhälften, welche die hellen cranialen des folgenden Sclerotoms von der Seite her umgreifen und so mit ihr in innigere Beziehung treten, sind die ersten Anlagen der Primi-

tivwirbelbogen. Die folgenden (hellen) cranialen des nächsten caudalen Sclerotoms sind »Körperbezirk«. Die Verbindung der beiderseitigen Sclerotomhälften erfolgt ventral und dorsal von der Chorda. Während aber die letztere Verbindung nur aus einer oder zwei Zellreihen besteht, die sich zwischen Rückenmark und Chorda dorsalis einschieben, so ist die erstere ein breiter Zug von Zellen, deren größte Achse in querer Richtung zieht.

Die vorliegende Abbildung (Fig. 2), welche die drei vordersten Wirbelanlagen darstellt, zeigt, dass dieselben in diesem Stadium nicht als spezifische Bildungen zu erkennen sind. Ihre Differenzierung gelingt erst durch die Betrachtung der Gefäße. Dieselbe ergibt Folgendes: Die erste caudale (dunkle) Sclerotomhälfte, oder der erste »Primitivwirbelbogen« muss der Anlage des Hinterhauptes angehören, da die mit dem ersten Spinalnerven verlaufende Arteria interprotovertebralis caudal davon liegt<sup>1</sup>. Es ist daher diese Anlage mit der von FRORIEP als Wirbelanlage in der Occipitalregion bezeichneten identisch. In der vom selben Urwirbel herstammenden cranialen Sclerotomhälfte liegt lateral der ihr als Spinalnerv zugehörige Nervus hypoglossus. Cranialwärts besitzt diese Sclerotomhälfte keine Grenze mehr. Als letzten Rest der Metamerie sieht man neben ihr noch eine Myomere. Die dem Primitivwirbelbogen des Occipitalwirbels folgende helle craniale Sclerotomhälfte bildet nach der »Neugliederung der Wirbelsäule« den Körperbezirk der Occipitalwirbelanlage. Die ihr folgende dunkle ist der Primitivwirbelbogen des Atlas, die caudal davon gelegene helle sein Körperbezirk. In gleicher Weise folgen dann Primitivwirbelbogen und Körperbezirk des Epistropheus und der übrigen Wirbel. In jedem Körperbezirk liegt lateral der dem betreffenden Wirbel zugehörige Spinalnerv und die Interprotovertebralarterie, woraus hervorgeht, dass nach der »Umgliederung« der Nervus spinalis I und die Arteria interprotovertebralis I (II) dem Occipitalwirbel angehören, während der cranial von ihm liegende Nervus hypoglossus einem nicht mehr angelegten Wirbel, in dessen Körperbezirk er liegt, als modificirter Spinalnerv zukommt.

Die Schnitte des Embryo *B* zeigen vollkommen horizontal ge-

<sup>1</sup> Die mit dem Nervus hypoglossus verlaufende (erste) Arteria interprotovertebralis [HOCHSTETTER, Morpholog. Jahrbuch Bd. XVI] ist bei diesem Embryo nicht mehr mit Sicherheit nachzuweisen. Zur Bestimmung der einzelnen Primitivwirbelbogen wurden die Interprotovertebralarterien benutzt, da diese genau die Grenzen zwischen den einzelnen Sclerotomhälften einhalten, während die Spinalnerven eigentlich in der hellen Sclerotomhälfte gelegen sind.

treffen in der Brust- und Halsregion nichts Neues, bieten jedoch für die Verhältnisse an den Anlagen des Atlas und des Occipitalwirbel eine wichtige Ergänzung. Während nämlich, wie oben erwähnt, an den Anlagen der übrigen primitiven Wirbel die Verbindung der rechten und linken Hälfte sowohl dorsal wie ventral von der Chorda in dichteren Zellreihen erfolgt, sehen wir sowohl an der Atlas- wie an der Occipitalwirbelbogenanlage, dass die Hälften der »Primitivwirbelbogen« sich an der ventralen Seite der Chorda, und zwar sogar in ziemlich beträchtlichem Abstände von ihr, durch dichte Zellreihen verbinden. Nur am cranialen Ende der Atlasanlage finden sich auch dorsal von der Chorda dichtere Zellreihen; jedoch überragt auch hier der ventral von der Chorda gelegene Theil den dorsalen an Mächtigkeit.

Dem ersten Spinalnerven fehlt die dorsale Wurzel mit dem Spinalganglion.

## II.

Rattene mbryo (SS = 9 mm, Färbung Hämatoxylin-Eosin.  
Schnittdicke 10  $\mu$ ).

Die äußere Ansicht dieses Embryos zeigt Folgendes: Auge nahezu vollständig entwickelt, äußeres Ohr in Form eines Grübchen sichtbar. Nasenfortsatz mit dem Oberkiefer noch nicht vollkommen verwachsen, Rautenhirn durch die allgemeinen Decken nur mehr un deutlich zu sehen. Die Extremitäten zeigen bereits Andeutung von Gliederung.

Das Aortenbogensystem zeigt in diesem Stadium: 1) An Stelle des Carotisbogens eine Carotis communis mit den beiden Hauptästen. 2) Vorhandensein beider Aortenbogen, von denen jedoch der rechte bereits viel schwächer als der linke ist. 3) Obliteration des rechten Pulmonalbogens bei bestehendem linken. (Ductus Botalli.)

Die Entwicklung der Wirbelsäule bietet folgendes Verhalten (Fig. 3):

Die Chorda dorsalis ist auch hier noch ein allenthalben gleich dicker Strang von ca. 20  $\mu$  im Querdurchmesser, der aus den bereits oben beschriebenen Zellen besteht.

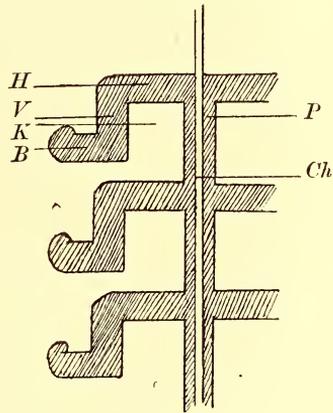
Der Verlauf der Chorda ist im Rumpf ein ziemlich geradliniger. Erst circa in der Höhe der vierten Halswirbelanlage beginnt sie sich in sanfter gleichmäßiger Krümmung allmählich ventralwärts zu wenden, um auf der cranialen Fläche der Schädelbasis nach vorn zu verlaufen und in der Nähe der Hypophyse zu enden.

Die Perichordalschicht, aus zwei bis drei Zellreihen bestehend,

ist ebenfalls schärfer ausgeprägt, als bei den früheren Stadien. Eine außerordentliche Volumzunahme zeigen die primitiven Wirbelbogen, besonders in ihren Perichordalthteilen. Diese perichordalen Theile der »Primitivwirbelbogen«, d. h. ihre Ansätze an der Chorda, sind zu mächtigen, ovalen, aus dicht gedrängten Zellen bestehenden Massen angewachsen, die gegen die Perichordalschicht nicht mehr abgrenzbar sind, wesshalb die letztere nur in den Körperbezirken sichtbar ist. Weiter lateral nehmen sie an Mächtigkeit ab und bilden quere, im Sagittalschnitt ungefähr rechteckige Platten. Noch weiter lateral nehmen sie wieder an Breite zu, so dass die dichten Zellhaufen der einzelnen primitiven Bogen sich nahezu berühren. Am dorsalen Ende dieser Verdichtungen, und zwar nahe ihrem unteren Rande, sieht man einen kleinen aus gleichem Gewebe bestehenden Fortsatz abgehen, der die Wurzel des definitiven Bogens darstellt.

Verfolgt man die Sagittalserie lateralwärts, so sieht man den weiteren Verlauf der Bogen mit den zwischen ihnen liegenden Spinalnerven und Interprotovertebralarterien. Die Bogen reichen dorsalwärts nur bis an den ventralen Rand des Ganglions, lateral dringen sie zwischen die Myomeren ein. Irgend welche Anlage von Knorpelgewebe fehlt. Aus dem oben Gesagten ergibt sich, dass der Primitivwirbelbogen aus folgenden Theilen besteht: 1) einer Horizontalplatte, die mit der Perichordalschicht in innigem Zusammenhang steht und auf sie meniscusartig übergeht (Vorläufer der Bandscheibe), 2) einer Vertikalplatte (späteres Verbindungsstück zwischen Bogen und Körper), an deren hinterem Rand 3) der eigentliche Bogen abgeht (Textfig. 1). Der

Primitivwirbelbogen zeigt in allen seinen Theilen eine ganz gleichmäßige Struktur. Er besteht durchweg aus dicht gedrängten stark sich färbenden Zellen. Die eigenthümliche Form seiner Anlage bedingt eine starke Einengung des Körperbezirkes. Dieser besteht aus zwei kleinen Feldern zu beiden Seiten der Perichordalschicht. Seine Grenzen sind: cranial und zum Theil auch vorn die Horizontalplatte, lateral die Vertikalplatte des primitiven Wirbelbogens,



Textfig. 1.

Drei Primitivwirbelbogen vor ihrer Theilung und dem Auftreten des Körpers (schematischer Frontalschnitt). *Ch*, Chorda dorsalis; *P*, Perichordalschicht; *H*, Horizontalplatte; *V*, Vertikalplatte; *B*, Bogen; *K*, Körperbezirk.

dorsal in der Mitte die Anlage des Lig. longitudinale posterius. Seitlich davon fehlt jede Begrenzung, eben so zum größten Theile vorn. Die caudale Grenze bildet die Horizontalplatte der folgenden Wirbelbogenanlage. Das Gewebe des Körperbezirks ist noch das typische, lockere Gewebe der hellen Sclerotomhälfte. Dieses eben beschriebene, fast schematische Verhalten zeigen nur die Thorakalwirbel.

Die Halswirbel bieten eine geringe Abweichung, die, wie der Mittelschnitt (Fig. 3) lehrt, darin besteht, dass zunächst die von der Chorda durchsetzten Horizontalplatten nach vorn geneigt sind und etwa keilförmige Gestalt haben. Ferner ist hier die Abgrenzung der Vertikalplatten gegen die eigentlichen Bogen hin nur undeutlich ausgesprochen, da sie nicht am hinteren Rand derselben, sondern mehr seitwärts abgehen. In den Bogen sieht man bereits die Anastomosen der Arteriae interprotovertebrales (Arteria vertebralis) (Fig. 4), während sie selbst den Zusammenhang mit der Aorta aufgegeben haben. Zwischen den Bogen treten die Spinalnerven durch.

Epistropheus. Derselbe verhält sich in seiner Entwicklung wie die übrigen Halswirbel.

Der Atlas und der vor ihm gelegene Occipitalwirbel FRORIE'S zeigen manche wesentliche Abweichung von der typischen Bildung. Zunächst fällt hier die mächtigere Entwicklung der Perichordalschicht auf, die in dem Körperbezirk des Atlas aus ca. drei bis vier Zellreihen besteht und im Körperbezirk des Occipitalwirbels in Form eines kugeligen Zellhaufens endet. Das Ende der Perichordalschicht liegt etwas dorsal vom Mittelstück des primitiven Occipitalwirbelbogens.

Auch die primitiven Wirbelbogen des Atlas und des Occipitalwirbels zeigen eine eigenthümliche Übereinstimmung, wie schon bei dem Embryo von 7 mm und können daher zusammen abgehandelt werden. Vor Allem stehen sie zu den anderen Wirbeln dadurch in Gegensatz, dass eine eigentliche Horizontalplatte nicht existirt, weil ihre Bogen nicht an die Perichordalschicht angelagert, sondern ventral von der Chorda spangenartig verbunden sind. Daher ist hier die Perichordalschicht gegen eine Hypochordalschicht deutlich abgegrenzt. In der Hinterhauptanlage beruht dies auf dem bereits erwähnten eigenthümlichen Verlauf der Chorda unter dem cranialen Perichondrium, den sie sowohl über dem Occipitalwirbel, wie über dem scheinbar ungegliederten Abschnitt beibehält. Auch seitlich legt sich der Primitivwirbelbogen weder beim Atlas noch beim Occipitalwirbel dicht der Perichordalschicht an.

Sowohl der primitive Atlas- wie der Occipitalwirbelbogen sind außerdem den typischen Primitivwirbeln gegenüber dadurch charakterisirt, dass sie in ihrem perichordalen Theil keine Verbreiterung zeigen, ja dass im Gegentheil eher der eigentliche Bogen im cranio-caudalen Sinne verbreitert ist. Daraus ergibt sich, dass diese Primitivwirbelbogen ihren zugehörigen Körperbezirk seitlich nicht begrenzen; das heißt den Primitivwirbelbogen des Atlas und des Occipitalwirbels fehlt die Vertikalplatte.

In dorsaler Richtung reichen die Bogen der beiden Wirbel ziemlich gleich weit, aber beide um ein Beträchtliches weiter, als die der übrigen Wirbel. Lateralwärts jedoch überragt der Occipitalwirbel auch den Atlas an Ausdehnung. Zwischen den Anlagen der beiden Wirbel liegt die in den Schädel eintretende Arteria vertebralis und der durch das Fehlen des Spinalganglions charakterisirte Nervus spinalis I (Fig. 4). Dem vor der Chorda gelegenen ventralen Verbindungsstück des Occipitalwirbels ist eine besondere Gewebsformation eigen. Man sieht hier nämlich das erste Auftreten von Knorpel. Dasselbe kennzeichnet sich dadurch, dass man in der Mitte der Anlage regelmäßig angeordnete Zellen mit großen, runden, hellen Kernen sehen kann, die eine sehr dunkel gefärbte Kernmembran besitzen. Das Protoplasma bildet, wie die Hämatoxolin-Eosin Färbung deutlich zeigt, um die Kerne cirkulär angeordnete, fädige, blass violett gefärbte Massen, die sich auch unter einander verbinden.

Im Inneren des »scheinbar ungliederten Abschnittes« ist ebenfalls Knorpel im Beginne der Entwicklung zu sehen. Derselbe ist von dem des Occipitalwirbels vollkommen getrennt. Die Verbindung bildet ein Streifen von Zellen ohne charakteristische Merkmale.

Seitlich, wo Knorpelgewebe fehlt, ist die Verbindung beider Anlagen, die aus dicht gedrängten Zellen bestehen, eine so innige, dass sie gegen einander nicht abgrenzbar sind. Verfolgt man die Serie weiter seitwärts, so verschwindet die Anlage des »scheinbar ungliederten Abschnittes« immer mehr, so dass dieselbe am Sagittalschnitt winklig gegen den Occipitalwirbelbogen abgeknickt, wie ein schief aufsteigender Fortsatz desselben aussieht. Gerade in dem Winkel ist der Durchtritt der Hypoglossuswurzeln, und somit ist hier wieder die Grenze zwischen Occipitalwirbelanlage und der des »scheinbar ungliederten Abschnittes« deutlich sichtbar (Fig. 4).

## III.

¶Rattenembryonen SS = 10 mm.

Außere Ansicht: Grenze zwischen Stirn- und Oberkieferfortsatz nur mehr als leichte Einsenkung erkennbar, Ohrmuschel in Form einer spitzen Erhebung angelegt, Extremitäten gegliedert, die vorderen auch im distalen Segment.

Von diesen Embryonen wurde einer in eine sagittale, der andere in eine horizontale Serie von der Schnittdicke  $10 \mu$  zerlegt. Der eine wurde mit Koehenille-Alaun, der zweite nur zum Studium der Anlage des Knorpels mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt. Im Übrigen wurden die Entwicklungsverhältnisse nach dem ersten beschrieben.

Das Aortenbogensystem dieses Stadium zeigt bereits die definitiven Verhältnisse.

Die Chorda dorsalis hat sich schon vollkommen von dem sie umgebenden Gewebe losgelöst und verläuft nun scheinbar in einem Hohlraume, welcher von DURSÝ so aufgefasst, als »Chordakanal« bezeichnet wurde. Ihr Durchmesser ist noch immer an allen Stellen ein gleich großer. Die Zellstruktur der Chorda ist die gleiche wie früher, nur scheinen die Zellen dort, wo die Region der späteren Bandscheiben liegt, das ist also wo die primitiven Wirbelbogen von der Perichordalschicht abgehen, etwas dichter zu stehen. Außerdem ist die wellige feine Membran, die die Chorda gegen die Umgebung früher abgrenzte, nunmehr verschwunden. Nur ganz vorn im Schädel, nahe der Hypophysenanlage, wo die Chorda endet, sieht man noch Reste derselben. Der Verlauf der Chorda im Schädel verhält sich wie früher.

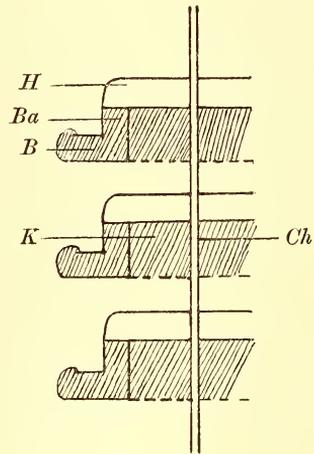
Die Veränderungen, die die Wirbelsäulenanlage selbst betreffen, bestehen zunächst darin, dass im Gebiete der typischen Wirbel der Brustregion die Perichordalschicht vollkommen verschwunden ist (Fig. 5). Ferner zeigen sich hier eigenthümliche Veränderungen im Primitivwirbelbogen, wie auch im Körperbezirk. Der Primitivwirbelbogen bestand früher aus der Horizontalplatte und der Vertikalplatte mit dem eigentlichen Bogen, welcher an ihrem hinteren Rande abging. Seine Theile bildeten ein einheitliches Ganzes, das gleichmäßig aus einem dichten, zelligen Gewebe bestand. Nunmehr aber zeigt sich deutlich eine Theilung des Primitivwirbelbogens in zwei Stücke, die sich durch verschiedene Gewebsdichte gegen einander abgrenzen. Es sind dies die aus sehr dicht gedrängten Zellen bestehende, dunkel gefärbte Horizontalplatte und die hellere, lockerer gefügte

Vertikalplatte mit dem eigentlichen Bogen, welch' letzterer wieder eine dichtere Struktur besitzt. Das erklärt auch die eigenthümlichen Bilder an lateralen Sagittalschnitten. Man sieht hier immer dunkle Zellanhäufungen und darunter hellere, die aber nicht so hell wie das Gewebe des Körperbezirkes sind. Erstere entsprechen der Horizontal-, letztere der Vertikalplatte. Das hellere Gewebe der Vertikalplatte verschmälert sich allmählich in dorsoventraler Richtung und ist schließlich als beginnender eigentlicher Bogen dem dichteren Gewebe der Horizontalplatte, und zwar ihrem unteren Rande dorsal angelagert (Fig. 6).

Von hier weiter lateral nimmt die Horizontalplatte immer mehr an Dichte des Gewebes ab, um schließlich ganz zu verschwinden, während umgekehrt der Bogen aus dicht stehenden Zellen besteht; in seiner Achse ist bereits eine Aufhellung mit regelmäßiger Anordnung der Zellen als erste Anlage von Knorpel zu sehen. Der Knorpel beginnt in ziemlichem Abstand vom lateralen Rand des Körpers. Die Verknorpelung erfolgt nahezu im ganzen Bogen gleichzeitig. Der Bogen selbst ist dorsalwärts so weit vorgerückt, dass er das Ganglion von der lateralen Seite her umgreift.

Die früher dargestellten Veränderungen in den Anlagen des Primitivwirbelbogens lassen erkennen, dass derselbe eigentlich nicht mehr besteht, und man diese Bezeichnung nun nicht mehr anwenden kann. Ich sehe daher in der Folge davon ab. Gleichzeitig glaube ich aber für die Vertikalplatte den Ausdruck »Bogenbase« setzen zu dürfen, welcher von GOETTE für das Ansatzstück des Bogens

am Körper bei Reptilien gebraucht wurde. Ich thue dies — ohne diese Theile einander unbedingt homolog setzen zu wollen — abgesehen von der Bequemlichkeit des Ausdruckes desshalb, weil, wie wir später sehen werden, durch die Verknorpelung dieses Theiles die Einheit von Körper und Bogen hergestellt wird (Textfig. 2). Auch der Körperbezirk (Fig. 5) hat eine auffällige Veränderung erfahren, zunächst dadurch, dass, wie man an der Sagittalserie sieht, die Perichordalschicht nahezu vollkommen verschwunden ist. An der Horizon-



Textfig. 2.

Drei Primitivwirbelbogen nach ihrer Theilung und dem Auftreten des Körpers (schematischer Frontalschnitt). *Ch*, Chorda dorsalis; *H*, Horizontalplatte; *Ba* = *V*, Bogenbase; *B*, Bogen; *K*, Körper.

talserie ist sie, wenn auch nicht scharf abgegrenzt, dennoch nachweisbar. Die Begrenzungen des Körperbezirks sind im Wesentlichen dieselben geblieben. Es bildet daher die »Bogenbase« selbstverständlich die seitliche Begrenzung des Körperbezirkes.

Von Wichtigkeit ist das Auftreten erster Knorpelanlagen im Wirbelkörper; dasselbe erfolgt, wie die Horizontalserie zeigt, hier etwas früher als im Bogen und ist bilateral in zwei Herden zu beiden Seiten der Chorda dorsalis zu sehen; jedoch erfolgt die Verschmelzung zu einem ringförmigen Knorpel sehr rasch. Dabei entsteht derselbe thatsächlich aus dem lockeren Gewebe der hellen Sclerotomhälfte, die bis zum vorigen Stadium aus distant stehenden, durch Ausläufer verbundenen Zellen bestand. Eine Verdichtung des Gewebes, wie es im Bogen vor der Verknorpelung besteht, ist hier nicht wahrzunehmen. Die Kochenille-Alaunfärbung zeigt Zellen mit großen, runden, hellen Kernen, die ziemlich regelmäßig angeordnet sind; zwischen ihnen liegt eine ungefärbte Grundsubstanz. Verbindungen zwischen den Zellen sind nicht mehr vorhanden. Im mit Hämatoxylin gefärbten Präparate erscheinen die Kerne blassblau gefärbt, mit deutlich dunklerer Kernmembran. Die Grundsubstanz ist ziemlich diffus blau gefärbt, zwischen den Zellen sieht man an einzelnen Stellen Andeutung von Kittlinien.

An den Halswirbeln sind die Verhältnisse eben so. Bilaterale Anlage des Körperknorpels, der hier früher auftritt als im Bogen und die eigenthümliche Umwandlung des primitiven Wirbelbogens. Die Horizontalplatte erscheint gerade so, wie an der Brustwirbelsäule in der Mitte verschmälert, so dass sie am Sagittalschnitt (Fig. 5) wie biskuitförmig aussieht. Abweichend von der Brustwirbelsäule ist das Verhältnis der Bogenbase und des Bogens, weil der letztere nicht am hinteren Rande derselben in schief dorsaler Richtung abgeht, sondern vielmehr lateral breit an die Bogenbase angesetzt von ihr entspringt und dann erst dorsalwärts abbiegt. Desshalb zeigen die lateral von der Chorda gelegenen Schnitte näher der Mitte eine craniale aus dicht gedrängten dunkel gefärbtem Gewebe bestehende Schicht (Horizontalplatte), die lateralwärts immer mehr an Dichte abnimmt und schließlich ganz verschwindet, während dies bei der caudal davon gelegenen Bogenbase mit dem Bogen sich gerade umgekehrt verhält. Daher lassen sich die beiden durch die Differenz ihres Baues, wenn auch schwieriger als in der Brustregion, von einander abgrenzen. Durch diese Art des Bogenansatzes in der Halsregion werden auch Bilder, wie das in Fig. 7 abgebildete, verständlich, wo der Rest

der Horizontalplatte als hellere Masse der dichteren des Bogenwurzelstückes cranial aufsitzt.

Der *Epistropheus* zeigt im Wesentlichen dieselben Verhältnisse. Nur ist die Sonderung des primitiven Wirbelbogens in seine Bestandtheile noch nicht zu sehen. Der Fortschritt der Entwicklung gegenüber dem früheren Stadium besteht in dem Auftreten von Knorpel in der Körper- und Bogenanlage.

Atlas und Occipitalwirbel (Fig. 5). Im Körperbezirk des ersteren ist die bilaterale Knorpelanlage bedeutend kleiner als an den übrigen Wirbeln, besonders deshalb, weil hier die Perichordalschicht noch deutlich erhalten ist.

Die ventrale Spange des Atlasbogens hat sich von der Horizontalplatte nahezu vollkommen getrennt und liegt vor dem zugehörigen Körper. Sie ist am Sagittalschnitt ein runder Zellhaufen aus dicht gedrängten, stark mit Koehenille tingirten Zellen. Knorpelbildung fehlt noch, während sie im eigentlichen Bogen an der Sagittalserie schon zu sehen ist. An der Horizontalserie fehlt sie auch hier. Die Bogen des Atlas überragen auch jetzt die der übrigen Wirbel beträchtlich an Ausdehnung in dorsaler Richtung. An den zwischen Atlas und Occipitalwirbel gelegenen Nerven und an der Arteria vertebralis bestehen die bereits geschilderten Verhältnisse.

Einen ziemlich beträchtlichen Unterschied den übrigen Wirbeln gegenüber zeigt der Körperbezirk des Occipitalwirbels. Es ist nämlich hier das craniale Ende der Perichordalschicht weiter gewachsen und zeigt eine deutliche Kugelgestalt von folgenden Durchmesser:

craniocaudal	ca. 120 $\mu$
dorsoventral	ca. 100 $\mu$
quer	ca. 100 $\mu$ .

Die Zellkerne derselben sind oval und sowohl mit Koehenille, wie Hämatoxylin stark tingirt. Gegen die Horizontalplatte des Primitivwirbelbogens des Atlas ist diese Bildung nicht abgrenzbar, sondern erscheint als ein ihr aufgesetzter Zapfen, durch dessen Mitte die Chorda zieht. Cranial legt sie sich der Mitte der ventralen Verbindungsspange des Occipitalwirbelbogens an.

Die Bogenanlage des Occipitalwirbels zeigt auch einen wesentlichen Entwicklungsfortschritt. Der im ventralen Verbindungsstück bereits im vorigen Stadium wahrnehmbare Knorpel hat sich mächtig weiter entwickelt. Auch in den Bogen ist nunmehr deutliche Knorpelbildung zu sehen, jedoch hängen die Knorpel derselben mit dem des

ventralen Verbindungsstückes nicht zusammen, sondern sind durch eine noch unverknorpelte Strecke des Bogens von einander getrennt. Der scheinbar ungegliederte Abschnitt der Hinterhauptsanlage ist mit dem ventralen Verbindungsstück des Occipitalwirbelbogens vollkommen verschmolzen. Nur in der Mitte, eben dort wo die Chorda dorsalis über ihn hinwegzieht, sieht man eine Trennung der beiden Anlagen.

Die Grenze zwischen ihnen ist in Form einer im Knorpel befindlichen, durch Bindegewebe ausgefüllten Lücke gegeben. Die Durchmesser derselben betragen:

dorsoventral ca.	90 $\mu$
quer	ca. 110 $\mu$ .

Die über sie hinziehende Chorda erscheint etwas nach links verschoben. Seitlich ist die Grenze zwischen beiden Anlagen durch die zwischen ihnen durchtretenden Wurzeln des Nervus hypoglossus genau bestimmt.

#### IV.

Rattenembryonen SS = 11 mm.

Die untersuchten Serien sind eine mit Kochenille-Alaun gefärbte sagittale und zwei horizontale, von denen eine mit Kochenille-Alaun, die zweite mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt war. Die Schmittdicke betrug 10  $\mu$ .

Die Wirbelsäule zeigt in diesem Stadium nur wenig Veränderung. Die Chorda dorsalis befindet sich im Beginne deutlicher Rückbildung. Man sieht bereits eine Auflockerung, jedoch ohne eine Volumsverminderung im Gebiete der Körper, während im Gebiete der Horizontalplatte (Region der später sich entwickelnden Bandscheibe) die bekannten spindelförmigen Anschwellungen schon deutlich zu sehen sind.

Von der Perichordalschicht ist im Gebiete der typischen Brust- und Halswirbel nichts mehr vorhanden. Die Anlagen der Wirbelkörper haben an Größe bedeutend zugenommen. Der Körperknorpel steht mit dem Bogenknorpel durch die Verknorpelung der Bogenbasen bereits in Verbindung. Der Bogen ist in seiner ganzen Ausdehnung verknorpelt und reicht nunmehr bis an das dorsale Ende des Spinalganglions. Da die Vergrößerung des Wirbelkörpers in cranio-caudaler Richtung auf Kosten der ursprünglichen Horizontalplatte des Primitivwirbelbogens erfolgt, so sehen wir dieselbe reducirt. Diese Reduktion erfolgt hauptsächlich in der Mitte, wodurch die Horizontalplatte

die Form eines Meniscus erhält. Die vorderste, über den Körperbezirk vorragende Partie des Meniscus zeigt überdies eine Veränderung ihrer Struktur. Die Zellen stehen hier nämlich nicht mehr so dicht gedrängt wie früher, und zwischen den runden Kernen sieht man auch zahlreiche stäbchenförmige Kerne, die zum Theil längsverlaufend, zum Theil aber deutlich concentrisch angeordnet sind. Die Horizontalserie zeigt dasselbe. Es ist dies die erste Anlage des Annulus fibrosus, die in dieser Form nur an der Ventralseite besteht.

Die Halsregion zeigt so ziemlich die gleichen Verhältnisse wie die des Thorax. Die Unterschiede sind nur durch die Krümmung des Halses bedingt. Daraus ergibt sich eine Neigung der Horizontalplatten in dorsoventraler Richtung, wodurch die Meniscusform weniger deutlich ausgeprägt ist, andererseits haben dadurch auch die Körper der Halswirbel eine keilförmige Gestalt. Die Basis des Keiles ist dem Rückenmark zugewendet. Außerdem zeigen auch die vor der Arteria vertebralis gelegenen Theile der Bogen, wie die Rippen schon im früheren Stadium, erste Andeutungen der Knorpelbildung. Die Verhältnisse der Spinalnerven und der Arteria vertebralis sind mit denen der früheren Stadien vollkommen identisch.

Der Epistropheus verhält sich eben so, wie die übrigen Halswirbel. Die zwischen seinem und dem Atlaskörper gelegene Horizontalplatte besteht noch.

Atlas und Occipitalwirbel: Am Atlaskörper hat sich, abgesehen von Größenzunahme und Fortentwicklung des Knorpels, nichts geändert. Dagegen zeigt sich im ventralen Bogen des Atlas deutlich der Beginn von Verknorpelung. Dieselbe erfolgt bilateral in zwei Herden, jederseits ca. 0,09 mm von der Mittellinie. Dies zeigt sowohl die Sagittalserie, wie die Horizontalserie. Man sieht rechts und links zwei Knorpelherde als deutliche Aufhellungen, während das Mittelstück, wie früher aus dicht gedrängten, dunkel gefärbten Zellen besteht (Fig. 8). Das schon früher beschriebene, im Körperbezirk des Occipitalwirbels gelegene vordere, kugelige Ende der Perichordalschicht zeigt, abgesehen von seiner Größenzunahme — seine Durchmesser betragen nunmehr —

cranio-caudal	ca. 120 $\mu$
dorsoventral	ca. 150 $\mu$
quer	ca. 100 $\mu$

und von seiner schärferen Abgrenzung gegen den Rest der Horizontalplatte des Atlas zweierlei Veränderungen.

Erstens eine topographische: Es ragt nämlich jetzt über die craniale Fläche der ventralen Verbindungsspanne der Occipitalwirbelanlage nach aufwärts. Daher ist nun das Lageverhältnis der ventralen Verbindungsspanne des Occipitalwirbelbogens zu diesem Gebilde dasselbe, wie das des vorderen Atlasbogens zu seinem Körper. Außerdem ist durch diese Lageveränderung auch eine eigenthümliche Veränderung der Lage der Chorda bedingt. Während dieselbe früher in sanften Bogen auf das Hinterhaupt übergang, findet sich jetzt an dieser Stelle eine scharfe winkelige Knickung (Fig. 10 folg. Embryo). Endlich sind dadurch die ventralen Spangen des Atlas und des Occipitalbogens näher an einander gerückt. Die zweite Veränderung besteht darin, dass im Inneren dieser kugeligen Anlage eine schwache Aufhellung des dicht karminisirten Gewebes zu sehen ist, wie dies überall für den Beginn von Knorpelbildung charakteristisch erscheint. Im Occipitalwirbel selbst hat sich die knorpelige Anlage des eigentlichen Bogens mit der der ventralen Verbindungsbrücke bereits vereinigt. An der Übergangsstelle erscheint am Horizontalschnitt (Fig. 9) als eine tiefe Grube, das Foramen hypoglossi. In derselben Frontalebene liegt auch jene Lücke im Knorpel, die in der Mittelebene die Grenze zwischen Occipitalwirbel und »scheinbar ungegliedertem Abschnitt« bildet. Ihre Durchmesser sind<sup>1</sup>:

dorsoventral ca. 100  $\mu$   
 quer ca. 70  $\mu$ .

Am Horizontalschnitt sieht man auch, wie die Chorda, die dieser Knorpelunterbrechung aufliegt, in einer tiefen Rinne zwischen zwei seitlichen Knorpelwällen gelegen ist. Rechts und links von ihr erscheinen auf dem Knorpel zahlreiche Gefäße.

## V.

Rattenembryo SS = 12 mm.

Zur Untersuchung kamen eine sagittale Serie, Färbung: Koehle-Alaun und eine horizontale, Färbung: Hämatoxylin-Eosin. Die Schnittdicke beträgt 10  $\mu$ . Auch in diesem Stadium zeigt die Entwicklung nur geringe Veränderungen, so dass der Embryo in der Hauptsache dem vorigen gleicht.

Fortschritte zeigt zunächst die Chorda in ihrer Rückbildung, so

<sup>1</sup> Die in diesem Stadium so von Zahlen bei den übrigen Embryonen abweichenden Größenverhältnisse der Durchmesser dieser Lücke dürften wohl als eine individuelle Abweichung aufzufassen sein.

dass sie im Körperbezirk nur mehr aus ca. zwei bis drei lockeren Zellreihen besteht. Die Zellkerne zeigen deutlich denselben Charakter, wie die des sie umgebenden Knorpels. Das zwischen ihnen liegende Gewebe ist blassroth mit Karmin tingirt. Auch in dem die Chorda umgebenden »Chordakanal« DURSÝ's finden sich theils fädige, theils homogene, blass mit Karmin tingirte Massen. Die mit Hämatoxylin gefärbte Horizontalserie zeigt dieselben eben so wie den Knorpel stark mit Hämatoxylin blau gefärbt.

Die Anschwellungen der Chorda in den Resten der Horizontalplatte haben an Größe zugenommen. Weitaus die größte ist, wie im früheren Stadium, die im Atlas (und zwar hier in seinem Körper) gelegene, die die anderen besonders im Längsdurchmesser überragt. Der Verlauf der Chorda verhält sich wie in den früherem Stadium (Fig. 10). Eben so hat sich an den Anlagen der typischen Wirbel wenig geändert.

Die Körper haben auf Kosten der Horizontalplatte in cranio-caudaler Richtung an Größe zugenommen. Die im vordersten Theile der Horizontalplatte bestehende Aufhellung verhält sich wie früher. Der Bogen ist in dorsaler Richtung kaum merklich gewachsen. Sein Verlauf ist zuerst gerade dorsal, dann aber biegt er stumpfwinkelig caudalwärts ab. An der Stelle der winkeligen Knickung, die sich ungefähr im vordersten Drittel des dorsalen Bogens befindet, erscheint derselbe auch verdickt. Diese Verdickungen sind die ersten Anlagen der Gelenkfortsätze. Die Verbindungen der auf einander folgenden Fortsätze bildet ein dichtes Gewebe, das, obwohl es noch keine bestimmte Struktur zeigt, wohl die Anlage des Bandapparates darstellt.

Der Epistropheus verhält sich so wie die übrigen Wirbel. Was den Atlas anlangt, so ist er wie früher den anderen Wirbeln in dorsaler Richtung im Wachsthum voraus. Der Körper des Atlas zeigt keine Veränderung. An der ventralen Spange sind die Knorpelherde der beiden Seiten immer noch getrennt, wenn sie auch schon sehr nahe an einander gerückt erscheinen. Auch fehlt eine völlig einheitliche knorpelige Verbindung des dorsalen und des ventralen Bogens, obwohl bereits eine Umwandlung des zwischenliegenden Gewebstreifens zu Knorpel in den ersten Anfängen sichtbar ist.

Occipitalwirbel: Das im Körperbezirk des Occipitalwirbels gelegene vordere Ende der Perichordalschicht zeigt folgende Größenverhältnisse der Durchmesser:

dorsoventral	ca. 150 $\mu$
craniocaudal	ca. 140 $\mu$
quer	ca. 150 $\mu$ .

Die Aufhellung im Inneren derselben hat an Deutlichkeit und Ausdehnung auffallend zugenommen. Es finden sich in derselben wohl vereinzelt Zellen mit großen runden Kernen, jedoch ist eine typische Knorpelstruktur noch nicht nachweisbar. Die Abgrenzung gegen den Körper des Atlas bilden die Reste der Horizontalplatte dieses Wirbels. An der lateralen Seite der oben beschriebenen Anlage, deren Mitte die Chorda durchsetzt, zieht der erste Spinalnerv vorbei.

Die Bogen des Occipitalwirbels und ihre ventrale Verbindungsspanne bilden jetzt eine einheitliche mächtige Knorpelmasse. Die in der Mitte des Basalthells der Occipitalanlage befindliche lochförmige Unterbrechung im Knorpel, die, abgesehen vom Foramen hypoglossi die Grenze zwischen dem »scheinbar ungegliederten Abschnitt« und dem Occipitalwirbel bildet, hat mit dem Wachstum ihrer Umgebung beträchtlich an Größe zugenommen, und überdies eine äußerst scharfe Umgrenzung erhalten. Durch diese in der Mitte, an der Grenze zwischen Occipitalwirbel und »scheinbar ungegliederten Abschnitt« gelegene Lücke treten zwei Venen. Dieselben ziehen rechts und links an der Chorda dorsalis vorbei und bilden über ihr eine Anastomose. Sie stellen die Verbindung retropharyngealer Venennetze mit denen der Hirnhäute her. Es sind die letzteren jene Venen, die man auch schon im früheren Stadium nahe an die Lücke herantreten sehen konnte, ohne dass dieselbe von ihnen durchsetzt wurde (Fig. 11). Die Durchmesser der oben erwähnten Lücke betragen:

dorsoventral ca. 100  $\mu$   
 quer ca. 240  $\mu$ .

## VI.

Rattenembryo SS = 13 mm.

Der Embryo wurde sagittal geschnitten; gefärbt wurde mit Hämatoxylin-Eosin. Die Schnittdicke beträgt 10  $\mu$ .

Die Chorda dorsalis ist in diesem Stadium noch weiter rückgebildet. Sie zeigt deutliche Volumszunahme in der Zwischenwirbelregion, deutliche Volumsabnahme im Körperbezirk. Ihre Zellen haben theils große, runde, schwach gefärbte, theils kleine, dunkel gefärbte Kerne. Die Zellen sind durch etwas stärker violett gefärbte Stränge unter einander verbunden. Zwischen diesen liegt eine blassblaue Grundsubstanz, die auch DURSÝ's »Chordakanal« ausfüllt. Bei sehr starker Vergrößerung zeigt sich die scheinbar homogene Grundsubstanz als ein äußerst feinmaschiges Netzwerk. Der Bau der Wirbelsäule bietet,

abgesehen von der beträchtlichen Größenzunahme, nur wenig Neues. Die Wirbelkörper sind vollkommen verknorpelt. Die Verknorpelung ist bereits so weit vorgeschritten, dass die Horizontalplatte in der Mitte bis auf ein, zwei Zellenreihen geschwunden ist (Fig. 12), und damit die knorpelige Verschmelzung der Körper eingeleitet erscheint (vgl. den folgenden Embryo).

Seitlich und eben so dorsal und ventral sind die Reste der ursprünglichen Horizontalplatte noch vorhanden. Der ventrale Abschnitt derselben zeigt hier deutlicher als in den früheren Stadien die schon erwähnte Auflockerung des Gewebes. Dieselbe besitzt jedoch eine von Knorpel wesentlich verschiedene Struktur. Man sieht (Fig. 12) größtentheils strangartig in craniocaudaler Richtung verlaufende Zellreihen. Was aber diese Partie von dem angrenzenden Knorpel besonders scharf abgrenzt, sind zahlreiche, dunkle, sehr kleine, stäbchenförmige, manchmal fast punktförmige Zellkerne. Zwischen ihnen befinden sich auch hellere, längliche Kerne, jedoch überwiegen die ersteren an Zahl. Durch diese eigenthümliche Struktur gegen die vordere, dichtere, längsverlaufende Schicht (Anlage des Ligamentum longitudinale anterius) abgegrenzt, dokumentirt sich dieses Gewebe als Anlage des Annulus fibrosus, um so mehr, da dasselbe auch an der Horizontalserie eines Embryo von 12 mm SS deutliche fibrilläre Struktur zeigt.

Der dorsale Theil des Horizontalplattenrestes steht in inniger Verbindung mit der längs der dorsalen Fläche der Wirbelkörper verlaufenden Anlage des Ligamentum longitudinale posterius.

Die Bogenanlagen unterscheiden sich gegenüber dem früheren Stadium nur durch die weitere Ausbildung des Knorpels und ihre Größenzunahme. Die Verbindung der Gelenkfortsätze zeigt noch keine ligamentöse Struktur.

Die Verhältnisse der Halswirbel sind im Wesentlichen die gleichen, wie die der Brustwirbel. Nur haben die Körper hier eine etwas andere Form. Sie sind nämlich, wie dies bereits von FROBIEP beschrieben wurde, in ihrem cranialen Antheile verjüngt.

Der Epistropheus unterscheidet sich von den übrigen Wirbeln nur dadurch, dass die knorpelige Verschmelzung seines Körpers mit dem des Atlas in größerer Breitenausdehnung erfolgt, als dies zwischen je zwei der anderen Wirbelkörper der Fall ist.

Der Körper des Atlas unterscheidet sich von denen der übrigen Halswirbel nicht wesentlich. Er ist eben so wie die anderen cranialwärts etwas verjüngt. Die Grenze zwischen den Körpern des Atlas

und Epistropheus, die in großer Ausdehnung knorpelig verschmolzen sind, bildet nur mehr eine an der ventralen Seite gelegene Einziehung, in der sich, wie an allen Wirbeln, die Anlage des Annulus fibrosus befindet.

Der ventrale Atlasbogen ist vollkommen verknorpelt; jedoch zeigt sich deutlich, dass der Knorpel in der Mitte jünger ist als weiter lateral. Außerdem ist die Verschmelzung zwischen dorsalem und ventralem Bogen bereits eingetreten. Der Atlasbogen überragt in diesem Stadium die übrigen um ein Bedeutendes an Ausdehnung in dorsaler Richtung. Andererseits ist er auch lateralwärts über die folgenden Wirbelbogen ziemlich stark hinausgerückt. Dadurch ergibt sich eine Veränderung im Verlauf des obersten Stückes der Arteria vertebralis. Sie muss nämlich nun, um auf die Schädelbasis zu gelangen, sich zuerst lateral und nach dem Verlassen der Knorpelrinne am Atlas wieder medialwärts wenden (definitive Lage der Arteria vertebralis).

Occipitalwirbel. Wir haben schon im früheren Stadium in der im Körperbezirk dieser Anlage liegenden, kugeligen Auftreibung eine Aufhellung gesehen, die in der Mitte der Auftreibung begann, von hier sich weiter ausdehnte und die auf beginnende Verknorpelung schließen ließ. Diese Verknorpelung ist nun thatsächlich eingetreten. Man sieht hier, wie früher an den übrigen Wirbeln durch blauviolett gefärbte Kittlinien von einander abgegrenzte Zellen, mit großen, runden, nur schwach tingierten Kernen. Die Grundsubstanz zeigt diffuse Blaufärbung. Wir haben es also hier mit einer selbständig verknorpelten Perichordalschicht zu thun, die uns die rudimentäre Anlage eines Wirbelkörpers vorstellt. Die Begründung dieser Behauptung möge in der Zusammenfassung am Schlusse ihren Platz finden.

Die eben erwähnte Wirbelkörperanlage ist aber in diesem Stadium in der Mitte nicht mehr selbständig, sondern bildet, mit dem Atlaskörper knorpelig verschmolzen, die Spitze des Dens epistrophei (Fig. 12). Seitlich jedoch ist die Grenze zwischen beiden Anlagen in Form mehrerer Reihen unverknorpelter Zellen (Reste der Horizontalplatte der Atlasanlage) noch deutlich sichtbar (Fig. 13). Über diese Verhältnisse giebt auch die Abbildung des Plattenmodells deutlich Aufschluss (Fig. 14).

Die Durchmesser dieser nun knorpeligen Anlage betragen:

craniocaudal	ca. 150 $\mu$
dorsoventral	ca. 180 $\mu$
quer	ca. 180 $\mu$ .

Dieser rudimentäre Wirbelkörper reicht so weit in das Hinterhauptslot hinauf, dass eine in der Medianebene durch die Mitte des ventralen Verbindungsstückes der Occipitalwirbelanlage gedachte Horizontale gerade die Grenze zwischen ihm und dem Atlaskörper treffen würde. Durch die Mitte der Anlage dieses Wirbelkörpers zieht die Chorda. Über ihre hintere und obere Fläche zieht das Ligamentum longitudinale posterius. An ihrer vorderen Seite liegt das ventrale Verbindungsstück des Occipitalwirbelbogens. Der Rest der an der cranialen Fläche des Atlas gelegenen Horizontalplatte ist in das Perichondrium der angrenzenden Knorpelanlagen aufgenommen (Fig. 12). In der Anlage des Occipitalwirbels selbst hat sich nichts wesentlich geändert. Die beiden Bogenhälften haben sich mit dem ventralen Verbindungsstück, wie mit dem »scheinbar ungegliederten Abschnitt«, zu einer breiten, bis an die Gehörkapsel sich erstreckenden Platte vereinigt, von der sich der Bogen nur durch die Foramina hypoglossi und die mittlere Lücke abgrenzen lässt. Über dieser Lücke verläuft die Chorda, durch sie noch beide Venen.

Die Durchmesser der Lücke betragen:

dorsoventral	ca. 100 $\mu$
quer	ca. 230 $\mu$ .

## VII.

Rattenembryonen SS = 15 mm.

Zur Untersuchung gelangten eine Horizontal- und eine Sagittalserie, beide mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt. Die Schnittdicke beträgt 10  $\mu$ .

Die Chorda dorsalis ist in diesem Stadium in starker Rückbildung begriffen. Ihr Gewebe ist aufgelockert und enthält, wie dies besonders deutlich in den Anschwellungen der Zwischenwirbelregionen zu merken ist, Zellen mit großen Kernen und eine faserige Grundsubstanz. Der Verlauf der Chorda hat sich nicht geändert. Der »Chordakanal« DURSÝ's, der in der Intervertebralregion von den großen Chordaanschwellungen ganz ausgefüllt ist und daher nur mehr in der Wirbelkörperregion sichtbar wird, ist hier von einer deutlich blau gefärbten scheinbar homogenen Masse erfüllt.

Die Wirbelkörper zeigen eine bedeutende Größenzunahme und Fortbildung des Knorpels. Dieser besitzt deutliche Grundsubstanz zwischen den distanter stehenden Zellen. Auch der Bogen weist größere Ausbildung des Knorpels auf. Sein dorsales Ende reicht weit über das Spinalganglion hinaus, jedoch ist es in diesem Stadium zu einer

dorsalen Vereinigung der Bogenhälften noch nicht gekommen. Eigenthümlich verhält sich der Knorpel an der Grenze zwischen Bogen und Körper. Hier sind die Knorpelzellen besonders groß, mit sehr dicken Kittlinien und großen, blass gefärbten Kernen. In der Halsregion liegt diese Stelle gerade dorsal von der Arteria vertebralis.

Charakteristisch ist übrigens für dieses Stadium die schon von SCHULTZE beobachtete vollständige Verknorpelung der Horizontalplatte, mit Ausnahme jenes vordersten Antheiles, der sich zum Annulus fibrosus umgewandelt hat und deutlich fibrilläre Struktur zeigt (Fig. 15). Die Wirbelkörpersäule ist also in diesem Stadium ein einheitlicher Knorpelstab, wie es auch SCHULTZE beschreibt. Vor dem Annulus fibrosus liegt das Ligamentum longitudinale anterius. Dasselbe ist viel weniger deutlich entwickelt als das posterius. Der Epistropheus verhält sich wie die übrigen Wirbel.

Der Atlaskörper ist in diesem Stadium eben so breit wie die Körper der übrigen Wirbel. Seine eigenthümliche Form ist durch den mit ihm verwachsenen perichordalen Wirbelkörper gegeben, der seiner cranialen Fläche aufsitzt. Die beiden sind nun knorpelig einheitlich verschmolzen. Die durch dieses Wirbelrudiment gebildete Spitze des Dens epistrophei ragt noch immer ein beträchtliches Stück in das Foramen occipitale hinein und wird in der Mitte von der Chorda durchsetzt. Die Grenze zwischen dem rudimentären, perichordalen Wirbelkörper und dem des Atlas bildet nur eine Einziehung an der ventralen, wie an der dorsalen Seite, und die bekannte überall zwischen je zwei Wirbeln liegende, intervertebrale Chordaanschwellung. Dieselbe hängt mit der Chordaanschwellung am Atlas durch eine schmale Brücke zusammen (Fig. 15).

Hinter der perichordalen Wirbelkörperanlage spannt sich die Anlage des Ligamentum transversum zwischen den beiden Seitentheilen des Atlas aus. Von der Spitze des Dens epistrophei (dem perichordalen Wirbelkörper) sieht man, deutlich entwickelt, die Anlagen der Ligamenta alaria beiderseits an den Occipitalbogen ziehen.

Die Grenze des ventralen Verbindungsstückes des Occipitalwirbelbogens gegen den »scheinbar ungegliederten Abschnitt« bildet nun nur mehr die Durchtrittsstelle des Nervus hypoglossus, da die centrale Lücke durch Knorpelgewebe geschlossen ist. Freilich ist die an ihrer Stelle gelegene Knorpelplatte bedeutend schmaler als der Knorpel der Umgebung (Fig. 15).

## VIII.

Rattenembryonen SS = 19 mm, SS = 20 mm.

Der erstere der beiden Embryonen ist eine mit Hämatoxylin-Eosin gefärbte Horizontalserie, der letztere eine Sagittalserie, die mit Koche-nille-Alaun gefärbt wurde. Die Chorda ist in der Körperregion so stark reducirt, dass sie hier nur als ein feiner Faden sichtbar ist. Ihr Verlauf ist überall dem des früheren Stadium völlig gleich. Die Ausbildung des Körpers besteht nur in Größenzunahme; im Knorpel desselben hat sich eben so wie in dem des Bogens reichlich Grund-substanz gebildet. Der Bogen hat wohl das Rückenmark nahezu vollkommen umgriffen, aber zur dorsalen Vereinigung der beiden Bogenhälften ist es noch nicht gekommen. Im Übrigen sehen wir an diesem Embryo die beginnende Entwicklung der definitiven Bandscheiben, die, abgesehen von dem viel älteren Annulus fibrosus, erst jetzt entstehen. Es geschieht dies in folgender Weise: In der Region der früheren Horizontalplatte sieht man eine Verdichtung der Knorpel-zellen, indem diese hier enger zusammentreten, als in den Anlagen der Körper, so dass man im Gegensatz zum früheren Stadium wieder Wirbel von Wirbel deutlich abgrenzen kann (Fig. 16). Der unterste Theil der Wirbelkörper springt noch deutlicher vor als früher.

Der Epistropheus verhält sich wie die übrigen Wirbel. Eben so auch der Atlas, dessen Bogen, obwohl sie sich dorsal nahezu berühren, noch nicht zur Verschmelzung gekommen sind. An der Hinterhaupt-anlage ist der verdünnte Abschnitt zwischen Occipitalwirbel und »scheinbar ungegliedertem Abschnitt« völlig verschwunden, und der Basaltheil des Hinterhauptes besteht nunmehr aus einer einheitlichen, gleichmäßig breiten Platte. Die Anlage des im Körperbezirk des Occipitalwirbels aufgetretenen, rudimentären, perichordalen Wirbel-körpers ist mit dem Atlaskörper vollkommen verschmolzen. An den medianen Sagittalschnitten lässt nur eine kaum merkbare Einziehung von der Ventral- und der Dorsalseite her die ursprüngliche Selbst-ständigkeit der Anlagen erkennen.

Ältere Embryonen, deren ich noch einige, sowohl sagittal als horizontal geschnitten, untersuchte, glaube ich hier nicht mehr speciell behandeln zu müssen, da der Entwicklungsfortschritt nur in der wei-teren Ausbildung der bisher angelegten Theile besteht.

Von Interesse scheint mir nur folgendes Verhalten an der neu-geborenen Ratte. Die durch die Mitte der Wirbelsäule geführten

sagittalen Schnitte zeigen den Epistropheuskörper mit dem Zahn als eine einheitliche, noch nicht verknöcherte Masse. In derselben lassen sich aber auch jetzt noch die ursprünglich getrennt angelegten Theile gegen einander abgrenzen, und zwar die Körper des Atlas und Epistropheus durch eine flache Einziehung an der ventralen Seite und durch die intervertebrale Chordaanschwellung; die Körper des Atlas und des postoccipitalen Wirbelrudimentes nur durch eine zarte spindel-förmige Anschwellung der Chorda dorsalis.

Die bei älteren Embryonen sichtbaren, auch von FRORIEP beschriebenen Vorsprünge am unteren Rande jedes Wirbelkörpers sind bei der neugeborenen Ratte nicht mehr wahrzunehmen.

### Zusammenfassende Darstellung.

Die Betrachtung der durch die Untersuchung gewonnenen Resultate ergibt, dass wohl das Grundprincip der Wirbelsäulenentwicklung sich bei der Ratte in denselben Bahnen bewegt, wie bei den übrigen untersuchten Wirbelthieren, dass aber in Einzelheiten doch Abweichungen auch vom Typus der Rindsembryonen FRORIEP's bestehen.

Die allerersten Entwicklungsverhältnisse stimmen wohl mit den Beobachtungen der Autoren an anderen Thieren überein. Die frühesten Anlagen zeigten uns die hinteren Körperabschnitte eines Embryo von 5 mm SS. Die craniale und caudale Sclerotomhälfte bestehen aus gleich dichtem Gewebe und sind durch die EBNER'sche Intervertebralspalte getrennt. Die Grenzen der Sclerotome gegen einander bilden die Interprotovertebralgefäße. In der vorderen Rumpfregeion, die in der Entwicklung vorseilt, sehen wir eine helle, craniale und eine dunkle, caudale Sclerotomhälfte. Es zeigt sich nun, übereinstimmend mit den Befunden MÄNNER's bei Reptilien, dass das Myotom in die Intervertebralspalte vordringt und bei gleichzeitigem Verschwinden derselben die beiden Sclerotomhälften scheinbar aus einander gedrängt werden, wobei an der caudalen dunkleren ein deutliches Abbiegen in caudaler Richtung wahrnehmbar ist. Das laterale abgebogene Ende jeder dunklen Sclerotomhälfte umwächst nun seitlich die vom folgenden Ursegment herkommende helle Sclerotomhälfte sammt den in ihren lateralen Theilen liegenden Interprotovertebralarterien und Spinalnerven.

Durch diesen eigenthümlichen Process, der »Umgliederung der Wirbelsäule« oder, wie es MÄNNER nennt, durch »Umgliederung des skeletogenen Gewebes«, entwickelt sich der »primitive Zustand«

(FRORIEP). In diesem Stadium zeigt die Ratte dieselben Verhältnisse wie das Rind.

An der von der Perichordalschicht umgebenen Chorda dorsalis sind in gleichen Abständen die aus den dicht gedrängten Zellen der dunklen Sclerotomhälfte bestehenden, primitiven Wirbelbogen befestigt, welche die helle ihnen folgende Sclerotomhälfte des nächsten Sclerotoms — den aus locker gefügtem Gewebe bestehenden Körperbezirk — von der lateralen Seite her umgreifen und dorsalwärts gegen das Rückenmark hin vorgeschoben sind. In lateraler Richtung setzen sie sich als Myosepten zwischen die Myotome hinein fort. Diesem Stadium schließt sich ein Übergangsstadium an. Während dieses aber beim Rind dadurch gekennzeichnet ist, dass der Primitivwirbelbogen durch Auflockerung seines perichordalen Antheiles den Halt an der Chorda dorsalis verliert, verhält sich dies bei der Ratte anders. Ich unterscheide an dem Primitivwirbelbogen der Ratte ursprünglich drei Theile: Die Horizontalplatte, die Vertikalplatte — dieselbe umgreift den Körperbezirk von der lateralen Seite — und den eigentlichen Bogen, der in der Brustregion am hinteren, unteren Rande der Vertikalplatte abgeht. In der Halsregion, wo der Bogen seitwärts abgeht, ist die Abgrenzung weniger deutlich. Diese drei oben erwähnten Theile bilden ursprünglich ein einheitliches Ganze, den primitiven Wirbelbogen.

Das »Übergangsstadium« der Wirbelsäule der Ratte charakterisiren nun zwei Prozesse, die sich nahezu gleichzeitig abspielen. Diese sind: Zerfall des Primitivwirbelbogens und Auftreten von Knorpelanlagen im Körperbezirk, wie im Bogen.

Der Zerfall des »Primitivwirbelbogens« erfolgt an der Grenze von Horizontal- und Vertikalplatte; die beiden Platten erhalten nun eine verschiedene Struktur. Die Horizontalplatte besteht aus sehr dicht gefügtem, zelligem Gewebe, das in lateraler Richtung konstant an Dichte abnimmt. Die Struktur der Vertikalplatte, die mit dem Bogen in einheitlichem Zusammenhang bleibt, ist medial lockerer und wird weiter lateral dichter. Da die Vertikalplatte die Verbindung zwischen Bogen und Körper herstellt, so bezeichne ich dieselbe nach dem Zerfall des Primitivwirbelbogens als »Bogenbase«. Zur selben Zeit erscheint Knorpel im Körperbezirk unter gleichzeitigem Verschwinden der Perichordalschicht, und zwar bilateral zu beiden Seiten der Chorda dorsalis. Die Anlage des Knorpels erfolgt thatsächlich, wie schon FRORIEP beobachtete, »wie mit einem Schlage« im früher lockeren Gewebe der hellen Sclerotomhälfte, ohne dass vorher irgend

eine Verdichtung des Gewebes aufgetreten wäre. Es legt sich demnach der definitive Wirbelkörper wohl primär knorpelig an. Die beiden bilateralen Knorpelherde verschmelzen sehr rasch dorsal und ventral von der Chorda, so dass die ursprünglich bilaterale Anlage dem Beobachter leicht entgehen kann. Nahezu gleichzeitig mit dem Körperknorpel erscheint auch Knorpel im Inneren des dichten Bogengewebes.

Der »definitive Zustand« kommt dadurch zu Stande, dass mit der Verknorpelung der Bogenbase die einheitliche Verbindung von Körper und Bogen hergestellt wird.

Der weitere Fortschritt der Entwicklung besteht im Wesentlichen in Vergrößerung von Körper und Bogen, von denen sich der erstere in craniocaudaler Richtung auf Kosten der Horizontalplatte derart vergrößert, dass dieselbe völlig knorpelig wird und man mit SCHULTZE thatsächlich ein Stadium in der Wirbelsäulenentwicklung annehmen muss, in welchem dieselbe einen ununterbrochenen Knorpelstab darstellt. Die definitive Bandscheibe ist ein sekundäres Gebilde, das durch Rückbildung des Körperknorpels in der Intervertebralregion entsteht. Nur der Annulus fibrosus ist ein primärer Abkömmling des vordersten Antheiles der Horizontalplatte. So weit das Verhältnis der typischen Wirbel. Der Epistropheus unterscheidet sich davon in seiner Entwicklung nur unwesentlich. Seine abnormale Gestalt erhält er erst durch die Verbindung mit dem Atlaskörper.

Eigenartige Verhältnisse zeigt die Region des Atlas und des Occipitalwirbels, und an dieser Stelle besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen Ratte und Rind. FRORIEP fand, dass die besondere Ausbildung des Atlas bei Rindsembryonen im »Übergangsstadium« beginne, indem sich der Bogen dieses Wirbels mit seinem Körper nicht verbinde, sondern sich ventral vom Körper mittels einer »hypochordalen Spange« schließe. Solche hypochordale Spangen fand FRORIEP vorübergehend in rudimentärer Ausbildung am Occipitalwirbel, Epistropheus und an den übrigen Halswirbeln.

Bei der Ratte sind derartige rudimentäre Spangenanlagen an den Halswirbeln in keinem meiner Stadien zu sehen. Am Occipitalwirbel fand FRORIEP Körper und Bogenanlagen; in beiden selbständige Knorpelherde, die dann mit dem aus rudimentären Wirbelanlagen bestehenden, »scheinbar ungegliederten Abschnitt« des Schädels knorpelig verschmelzen.

Bei der Ratte sind die Verhältnisse der Atlas- und Occipitalwirbelentwicklung anders. Ihr besonderer Entwicklungsgang ist

bereits durch ihr primäres Verhalten gekennzeichnet und zwar für beide Wirbel in nahezu gleicher Weise. Ihre Anlagen sind dadurch charakterisirt, dass die seitliche Umwachsung des Körperbezirks durch den Primitivwirbelbogen nicht zu Stande kommt; das heißt: dem Atlas und dem Occipitalwirbel fehlen die Vertikalplatten oder Bogenbasen. Daraus folgt von vorn herein, dass an diesen zwei Wirbeln eine Verbindung zwischen Körper und Bogen nicht eintreten kann. Wir finden dafür an diesen Anlagen ventral von der Chorda eine Verbindung der beiden Bogenhälften.

Im Übrigen verläuft die Chorda dorsalis unter dem der cranialen Fläche der Schädelbasis aufsitzenden Perichondrium bis in die Gegend der Hypophysis cerebri, so dass auch der »scheinbar ungegliederte Abschnitt« in der Mitte ventral von ihr zu liegen kommt<sup>1</sup>.

Bezüglich der Horizontalplatte der beiden Wirbel wäre zu erwähnen, dass dieselbe am Primitivwirbelbogen des Atlas wohl vorhanden, jedoch nicht deutlich ausgebildet ist. Am Occipitalwirbel fehlt sie vollkommen.

Die Körperanlage des Atlas bietet, abgesehen von der fehlenden Vereinigung mit dem Bogen, nichts Abweichendes dar. Eigenthümliche Verhältnisse aber zeigt der zwischen den Primitivwirbelbogen des Occipitalwirbels und des Atlas gelegene Körperbezirk. Es nimmt nämlich hier die Perichordalschicht im Gegensatz zu ihrem Verhalten in den übrigen Körperbezirken, wo sie mit dem Auftreten des Knorpels verschwindet, konstant an Größe zu. Es wird dabei dieses craniale Ende derselben kugelig aufgetrieben und schließlich tritt in ihrem Inneren Knorpel auf. Sobald dieser völlig deutlich geworden ist, verschwindet die zwischen ihm und dem Körperknorpel des Atlas gelegene mittlere Partie der Horizontalplatte des Atlas. Da die seitlichen Antheile derselben noch einige Zeit erhalten bleiben, so ist hier die Grenze zwischen beiden Anlagen noch deutlich erkennbar. Schließlich verschmilzt diese Anlage mit dem Atlaskörper völlig und bildet die Spitze des Dens epistrophei. Jedoch lässt sich bei genauer Beobachtung die Grenze zwischen beiden durch geringe Einziehungen an der ventralen und dorsalen Seite und endlich durch eine kleine Chordaanschwellung an dieser Stelle bis zur neugeborenen Ratte verfolgen. Zweifellos feststehend erscheint es mir, dass diese Bildung

<sup>1</sup> Über den Verlauf der Chorda dorsalis im Schädel siehe: v. MIHALCOVICS (35), H. MÜLLER (34), KÖLLIKER (33), FRORIEP (32). HASSE zeichnet sie in den Abbildungen seiner Arbeit über Atlas und Epistropheus in die Knorpelmitte der Anlage der Schädelbasis.

einem durch Verknorpelung der Perichordalschicht entstandenen rudimentären (primären) Wirbelkörper entspricht, der mit dem Atlaskörper knorpelig verschmilzt und die Spitze des Dens epistrophei bildet.

Die Berechtigung diese Bildung als Wirbelkörper aufzufassen ergibt sich erstens aus dem Auftreten desselben in einem Körperbezirk, und zweitens aus dem Durchtreten der Chorda dorsalis durch denselben.

Es steht nun noch die Frage offen, welchem Wirbel diese Bildung als Körper angehört. Eine definitive Entscheidung über die Zugehörigkeit dieser postoccipitalen Wirbelkörperanlage erscheint mir nach den bisherigen Beobachtungen noch verfrüht. Immerhin aber glaube ich, dass derselbe vorläufig in zweierlei Weise gedeutet werden könnte, und zwar erstens: als »Centrum« (Körper) eines rudimentären Proatlas, dessen Bogen fehlen. Dafür sprechen Funde von Bogen- und Körperrudimenten zwischen Atlas und Hinterhaupt bei verschiedenen Thieren. In diesem Falle aber bestände der Occipitalwirbel, der sich mit dem »scheinbar ungegliederten Abschnitt« des Schädels verbindet, nur aus den beiden, durch eine ventrale Spange verbundenen Bogenhälften. Denn, obwohl bei oberflächlichem Vergleich meiner Bilder mit denen FROEYER'S das ventrale Mittelstück dem Occipitalwirbelkörper der Rindsembryonen identisch erscheinen könnte, so ist diese Deutung unmöglich, da dasselbe der Abkömmling einer dunklen Sclerotomhälfte ist. Der eigenthümliche Verlauf der Chorda dorsalis auf der Dorsalseite der Occipitalwirbelanlage kommt bei ihrem bekannten variablen Verhalten erst in zweiter Linie in Betracht (siehe Anm. p. 525). Zweitens: als rudimentärer Körper des Occipitalwirbels, der sich mit dem Dens epistrophei verbindet, während seine Bogen, wie die des Atlas, sich ventral von der Chorda vereinigen und dem scheinbar ungegliederten Abschnitt anschließen. Für diese Auffassung spricht vor Allem die Entwicklung dieses rudimentären Wirbelkörpers in dem zum Occipitalwirbel gehörigen Körperbezirk. Übrigens stimmt nach dieser Auffassung das entwicklungsgeschichtliche Verhalten des Occipitalwirbels mit dem des Atlas überein. Zweifellos feststehend aber ist das eine, dass der zur Schädelbildung herangezogene Theil des Occipitalwirbels nur ein ventral von der Chorda geschlossenes Bogenpaar ist.

Ob der von mir gefundene rudimentäre Wirbelkörper mit dem Os terminale in irgend welchem genetischen Zusammenhang steht, so

dass dieses vielleicht keine Epiphyse wäre, darüber geben die Untersuchungen bis zur neugeborenen Ratte keinen Aufschluss, da um diese Zeit in dieser Gegend noch keine Spur einer Verknöcherung zu sehen ist. Zweifellos aber scheint mir der bei der Ratte vorkommende rudimentäre Wirbelkörper mit den makroskopischen Befunden DOLLO's und ALBRECHT's identisch, die unter dem Namen »Centrum des Pro-atlas« bekannt sind. Freilich wäre es dabei die Frage, ob nicht diese Funde Rudimente eines Occipitalwirbelkörpers seien.

Der zu dem beschriebenen Wirbelkörper gehörige Nervus spinalis I ist, wie dies FRORIEP bei erwachsenen Ratten sah, auch embryonal rudimentär, da er keine dorsale Wurzel mehr besitzt.

Die Abgrenzung des Occipitalwirbels gegen den »scheinbar ungliederten Abschnitt« bildet bei der Ratte neben der Durchtrittsstelle des Nervus hypoglossus durch längere Zeit hindurch eine bisher nicht beschriebene, mediane Gefäßlücke im Knorpel, über deren Mitte die Chorda dorsalis liegt, und durch welche zwei Venen ziehen. Nach ihrem Verschwinden bildet der Nervus hypoglossus die letzte craniale Abgrenzung des Occipitalwirbels gegen den »scheinbar ungliederten Abschnitt« der Basis cranii.

---

Kurz gefasst hätten wir also bei der Ratte folgende ihr eigenthümliche Verhältnisse in der Entwicklung der Wirbelsäule.

1) Die Verbindung zwischen Körper und Bogen erfolgt an allen Wirbeln dadurch, dass der Primitivwirbelbogen sich an der Grenze von Horizontal- und Vertikalplatte trennt und die letztere die Verbindung zwischen Bogen und Körper herstellt (Bogenbase).

2) An den Brustwirbeln entspringt der Bogen am hinteren Rande der Vertikalplatte, während er in der Halsregion seitlich von ihr abgeht; der Epistropheus verhält sich wie die übrigen Halswirbel.

3) Aus der Horizontalplatte geht nur vorn die Anlage des Annulus fibrosus hervor; der übrige Theil der Bandscheibe ist eine sekundäre Bildung (vgl. SCHULTZE).

4) Der primitive Wirbelbogen des Atlas besitzt keine Vertikalplatte. Daher ist eine Verbindung von Körper und Bogen schon primär ausgeschlossen. Auch seine Horizontalplatte ist nur gering entwickelt. Dafür schließen sich die beiden Bogen ventral von der Chorda (Hypochordalspange FRORIEP's). Die Anlage des Knorpels in dieser ventralen Verbindungsspanne erfolgt bilateral. Solche ventrale Spangen fehlen an allen übrigen Halswirbeln der Ratte.

5) In dem zwischen Occipitalwirbel- und Atlasanlage gelegenen Körperbezirk entwickelt sich nur aus der Perichordalschicht ein rudimentärer, postoccipitaler Wirbelkörper, der verknorpelt, schließlich mit dem Atlaskörper verwächst und die Spitze des Dens epistrophei bildet. Diese Körperanlage ist entweder das Rudiment eines Proatlas oder der rudimentäre Körper des Occipitalwirbels.

6) Die Occipitalwirbelanlage selbst besteht aus einem (einer dunklen Sclerotomhälfte entstammenden) hypochordal geschlossenen primitiven Wirbelbogenpaar, das sich eben so wie die ihm entsprechende Anlage des Atlas verhält, nur dass hier auch die Horizontalplatte des Primitivwirbels vollkommen fehlt.

Daraus geht hervor, dass bei der Ratte nur ein ventral von der Chorda geschlossenes Bogenpaar ohne Körper als Occipitalwirbel in den Schädel einbezogen wird.

7) An der Grenze zwischen Occipitalwirbel und »scheinbar ungliedertem Abschnitt« besteht in der Mitte der Basis cranii eine Lücke, durch die zwei Venen ziehen, die Verbindungen von Venennetzen an der Schädelbasis und retropharyngealen Venennetzen darstellen. Über diese Lücke zieht die Chorda dorsalis. Bei Rattenembryonen von ca. 13—15 mm SS schließt sich die Lücke knorpelig.

---

Meinem verehrten Lehrer und Chef, Herrn Hofrath Professor Dr. ZUCKERKANDL, sei für seinen unermüdlichen Rath, mit dem er meine Arbeit jederzeit unterstützte an dieser Stelle mein aufrichtigster Dank ausgesprochen.

Wien, im December 1900.

---

### Nachtrag.

SCHAUINSLAND, Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hatteria (Archiv für mikr. Anatomie Bd. LVI). Diese erst nach Abschluss meiner Arbeit in meine Hände gelangte Publikation erscheint mir in so fern sehr interessant, weil nach derselben die Region zwischen Atlas- und Hinterhauptsanlage bei Hatteria ganz ähnliche Verhältnisse zeigt, wie bei der weißen Ratte.

---

Litteraturverzeichnis<sup>1</sup>.

## a. Über Entwicklung der Wirbelsäule.

1. AHLBORN, Über Segmentation des Wirbelthierkörpers. Diese Zeitschr. Bd. XL.
2. BERGMANN, Einige Beobachtungen und Reflexionen über die Skelettsysteme der Wirbelthiere, deren Begrenzung und Plan. Göttinger Studien 1845.
3. CORNING, Über sogenannte Neugliederung der Wirbelsäule und Schicksal der Wirbelhöhle bei Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XVII.
4. v. EBNER, Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule. Sitzungsber. der kais. Akad. der Wissensch. Abth. III. Bd. XLVII.
5. Derselbe, Über die Beziehungen der Wirbel zu den Urwirbeln. Ebenda. Abth. III. Bd. LI.
6. FRORIEP, Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. a. Nach Untersuchungen am Hühnchen. Archiv für Anat. und Physiol. Anat. Abth. 1883. b. Nach Untersuchungen an Rindsembryonen. Ebenda. 1886.
7. Derselbe, Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Ebenda. 1882.
8. Derselbe, Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgesch. Bd. I u. III.
9. FRORIEP u. BECK, Über das Vorkommen dorsaler Hypoglossuswurzeln mit Ganglion in der Reihe der Säugethiere. Anat. Anz. Bd. X.
10. GAUPP, Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule. (Zusammenfassende Darstellung.) Zool. Centralblatt. Jahrg. 3, Nr. 10, u. Jahrg. 4, Nr. 16, 25, 26.
11. Derselbe, Referat über das Kopfskelett. Jahresbericht für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. II.
12. Derselbe, Metamerie des Schädels. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. VII. 1897.
13. GOETTE, Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbelthieren. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.
14. HAGEN, Die Bildung des Knorpelskeletts beim menschlichen Embryo. Arch. für Anat. und Physiol. Anat. Abth. Heft 1/2. 1900.
15. HASSE, Die Entwicklung des Atlas und Epistropheus des Menschen und der Säugethiere. Anat. Studien. Bd. I.
16. KOLLMANN, Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. Archiv für Anat. und Physiol. Anat. Abth. Heft 1. 1891.
17. v. KUPFFER, Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. II.
18. MÄNNER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule bei Reptilien. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. Heft 1.

<sup>1</sup> Bei der ungeheuren Anzahl der Arbeiten über dieses Thema kann natürlich die angeführte Litteraturzusammenstellung in keiner Weise Anspruch auf Vollständigkeit machen. Es schien mir dies auch nicht zweckmäßig, da ohnedies in letzter Zeit vorzügliche zusammenfassende Darstellungen (siehe l. c.) über dieses Thema erschienen sind. Es wurden daher nur jene Arbeiten, die Amnioten betreffen und in näherem Zusammenhang mit meiner Arbeit stehen, erwähnt.

19. RATHKE, Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.
- 19a. Derselbe, Über Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig 1848.
- 19b. Derselbe, Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.
20. RETZIUS, Bidrag till kändedom om halskotorna. Medicinsk Archif 1864. I. c. bei HASSE.
21. ROBIN, Notes sur le développement de la notochorde. I. c. HASSE.
22. SCHULTZE, Über embryonale und bleibende Segmentirung. Verhandl. der anat. Gesellsch., 10. Versammlung in Berlin.

b. Litteratur über den Proatlas.

23. ALBRECHT, Sur le centre du Proatlas chez un *Macacus arctoides*. J. Geoffr. Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. 1883.
24. Derselbe, Über den Proatlas, einen zwischen dem Occipitale und dem Atlas der amnioten Wirbelthiere gelegenen Wirbel. Zool. Anzeiger. 1880.
25. BAUR, The Proatlas and Axis of the Crocodilia. American Naturalist. Vol. XX. No. 3.
26. Derselbe, Über den Proatlas einer Schildkröte. Anat. Anzeiger. Bd. X. 1895.
27. CORNET, Note sur le prétendu proatlas des Mammifères et de *Hatteria punctata*. Bull. Acad. Roy. Belg. Tome XV. 1888.
28. DOLLO, Sur le centre du Proatlas. Bruxelles 1889. Extr. d. Bulletin de la Société anthropolog.
29. FUNKE, Über einen Processus odontoideus atlantis hominis. Anat. Anzeiger. Bd. XIV. Nr. 15.
30. HOWES, On *Hatteria* (Proatlas). Proceed. of the Zool. Soc. of London for 1890. Part III.
31. TROLARD, Note sur la presence d'un petit arc osseux dans l'épaisseur du ligament atlanto-occipital postérieur. Comptes rendus hebdomaire de la société de biologie. Série IX. Tome IV.
- 31a. WEISS, Ein postoccipitaler Wirbelkörper bei Rattenembryonen. (Vorläufige Mittheilung.) Verh. des physiol. Klubs zu Wien. Sitzung am 8. Mai 1900.

c. Litteratur über den Kopftheil der *Chorda dorsalis*.

32. FRORIEP, Kopftheil der *Chorda dorsalis*.
33. KÖLLIKER, Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1884.
34. H. MÜLLER, Über Vorkommen von Resten der *Chorda dorsalis* bei Menschen nach der Geburt etc. Zeitschr. für ration. Medicin. Reihe III. Bd. II. 1858.
35. v. MIHALKOWICZ, Wirbelsaite und Hirnanhang. Arch. für mikr. Anat. Bd. XI. 1875.

d. Lehr- und Handbücher.

36. HENLE, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Bänderlehre. Braunschweig 1872. p. 49.
37. O. HERTWIG, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. Jena 1898.
38. KÖLLIKER, siehe Nr. 33.
39. KOLLMANN, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.

40. LUSCHKA, Anatomie des Menschen. Bd. I. p. 58.

41. SCHULTZE, Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere. Leipzig 1897.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Gemeinsame Bezeichnungen:

<i>b</i> , Primitivwirbelbogen = dunkle caudale Sclerotomhälfte;	<i>I</i> , mediane Lücke zwischen Occipitalwirbel und scheinbar ungliedertem Abschnitt;
<i>B</i> , Wirbelbogen;	<i>R</i> , Rückenmark;
<i>Ch</i> , Chorda dorsalis;	<i>U</i> , scheinbar ungliedertem Abschnitt;
<i>H</i> , Horizontalplatte;	<i>V</i> , ventrale Verbindungsspanne der Bogen.
<i>k</i> , Körperbezirk = helle craniale Sclerotomhälfte;	
<i>K</i> , knorpeliger Körper;	

Von den den Buchstaben angehängten Indices bedeutet:

*o*, Occipitalwirbel; *1*, Atlas; *2*, Epistropheus; *n*, typischer Wirbel.

#### Tafel XXXVIII und XXXIX.

Fig. 1. Embryo *A* SS = 5 mm, Vergr. 100/1. Das frontal getroffene hintere Ende des Embryo. *E*, Extremität; *I*, Intervertebralspalte; *My*, Myotom; *Sc*, Sclerotom; *i*, Interprotovertebralgefäße; *u*, Urwirbel; *uh*, Urwirbelhöhle.

Fig. 2. Frontalschnitt durch die vorderste Halsregion desselben Embryo. Vergr. 50/1. Der Schnitt zeigt die Anlage des Occipitalwirbels und der ersten drei Halswirbel. *Hy*, Nervus hypoglossus; *My*, Myotom; *i*, Interprotovertebralgefäße; *N*, Spinalnerv; *R'*, Rautenhirn.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch die Mitte eines Embryo von SS = 9 mm, Vergr. 50/1. Der Embryo zeigt die einzelnen Anlagen der Horizontalplatten und der Körperbezirke. Außerdem das Verhältnis der ventralen Verbindungsspannen der Atlas- und Occipitalwirbelanlage zur Chorda dorsalis und die erste Anlage des postoccipitalen Wirbelkörpers. *Ph*, Pharynx; *k<sub>x</sub>*, postoccipitaler Wirbelkörper.

Fig. 4. Lateraler Sagittalschnitt durch den Embryo von SS = 9 mm, Vergr. 50/1. Die Abbildung zeigt den Durchtritt des Nervus hypoglossus (*Hy*). Die Spinalnerven (*N*<sub>1, 2, 3</sub>), welche mit Ausnahme des ersten Ganglien (*G*<sub>2, 3, 4</sub>) besetzen. Außerdem die Bogenanlagen der einzelnen Wirbel. *A<sub>v</sub>*, Arteria vertebralis.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch die Mitte eines Embryo von SS = 10 mm, Vergr. 50/1. Die Figur zeigt hauptsächlich den Beginn der Knorpelanlagen der Wirbelkörper, die stärkere Isolation des ventralen Atlasbogens von seiner Horizontalplatte und die Fortbildung des postoccipitalen Wirbelkörpers (*k<sub>x</sub>*). *Ph*, Pharynx.

Fig. 6. Lateraler Sagittalschnitt in der Brustregion desselben Embryo. Vergr. 100/1. Diese Figur zeigt das Lageverhältnis des Bogens zur Horizontalplatte bei seinem typischen Abgang am hinteren Rande der Vertikalplatte (Brustregion).

Fig. 7. Lateraler Sagittalschnitt durch die Halsregion desselben Embryo,

Vergr. 100/1. Diese Figur zeigt das Lageverhältnis des Bogens zur Horizontalplatte bei seinem vom Typus abweichenden Abgang (Halsregion).

Fig. 8. Horizontalschnitt durch einen Embryo von  $SS = 11\text{mm}$ . Vergr. 50/1. Derselbe zeigt den knorpeligen Körper und die mit demselben verbundenen knorpeligen Bogen des Epistropheus. Vor demselben den noch bindegewebigen ventralen Bogen des Atlas mit den bilateral auftretenden Knorpelherden (*kno*).

Fig. 9. Horizontalschnitt durch einen Embryo von  $SS = 11\text{ mm}$  an der Grenze zwischen Occipitalwirbel und scheinbar ungegliedertem Abschnitt. Vergr. 50/1. Derselbe zeigt die an der Grenze zwischen Occipitalwirbel und »scheinbar ungegliederten Abschnitt« befindliche mediane Lücke. Außerdem die Durchtrittsstelle des Nervus hypoglossus (*Hy*) und Venennetze (*Ve*) auf der Schädelbasis wie dorsal vom Pharynx.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch die Mitte eines Embryo von  $SS = 12\text{ mm}$ , Vergr. 50/1. Derselbe zeigt fortschreitende Verknorpelung der Wirbelkörper bei gleichzeitiger Rückbildung der Horizontalplatte und der Chorda. In dem postoccipitalen Wirbelkörper ( $K_x$ ) Beginn von Knorpelbildung. Außerdem die durch die basale Lücke im Occipitale ziehenden Venen (*Ve*).

Fig. 11. Horizontalschnitt durch die Occipitalregion eines eben so großen Embryo, wie in Fig. 10, an der Grenze von Occipitalwirbel und scheinbar ungegliedertem Abschnitt. Vergr. 50/1. Zeigt die Anastomose der durch die Lücke durchtretenden Venen (*Ve*) über der Chorda dorsalis. *Hy*, Nervus hypoglossus.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch die Mitte eines Embryo von  $SS = 13\text{ mm}$ , Vergr. 70/1. Der Knorpel des postoccipitalen Wirbelkörpers ( $K_x$ ) ist deutlich entwickelt, der vorderste Theil der Horizontalplatten hat sich zum Annulus fibrosus (*Af*) umgewandelt. Im Übrigen ist die Horizontalplatte nahezu verschwunden. Das Ligamentum longitudinale posticum (*L.l.p*) bereits deutlich entwickelt.

Fig. 13. Ein lateraler Sagittalschnitt desselben Embryo. Vergr. 70/1. Derselbe zeigt, dass der Knorpelherd des postoccipitalen Wirbelkörpers ( $K_x$ ) von dem des Atlas seitlich noch vollkommen getrennt ist. *Af*, Annulus fibrosus; *Ph*, Pharynx.

Fig. 14. Plattenmodell eines Embryo von  $SS = 13\text{ mm}$ . Vergr. 75/1, in der Zeichnung auf  $1/2$  verkleinert. Die Bogen des Atlas wurden weggelassen, um den postoccipitalen Wirbelkörper ( $K_x$ ) in der Ansicht von vorn zeigen zu können. Man sieht überdies die verschmolzenen Körper des Atlas und Epistropheus ( $K_1 + K_2$ ) und zum Theil den Körper des dritten Halswirbels ( $K_3$ ). Die zugehörigen Bogen sind  $B_2$  und  $B_3$ .  $R_2$  und  $R_3$  sind die vorderen Spangen des Querfortsatzes oder das Rippenäquivalent. *It*, die Incisura transversaria (ungeschlossenes Foramen transversarium), in der die Arteria vertebralis liegt.

Fig. 15. Sagittalschnitt durch die Mitte eines Embryo von  $SS = 15\text{ mm}$ . Die Stelle der früheren Lücke (*L'*) jetzt durch Knorpel ausgefüllt, aber die Grenze zwischen dem Mittelstück des Occipitalwirbels und dem »scheinbar ungegliederten Abschnitt« noch sichtbar. *L.l.p*, Ligamentum longitudinale postic.; *Af*, Annulus fibrosus;  $K_x$ , postoccipitaler Wirbelkörper.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch die Mitte eines Embryo von  $SS = 20\text{ mm}$ . Die Wirbelkörper der drei ersten Wirbel bilden den Epistropheus mit dem Zahn. Schädelbasis (*Ba*) in der Occipitalregion eine einheitliche Platte. *Af* und *L.l.p* siehe Fig. 15. Der unterste Theil der Wirbelkörper springt ventral vor.

Fig. 1.

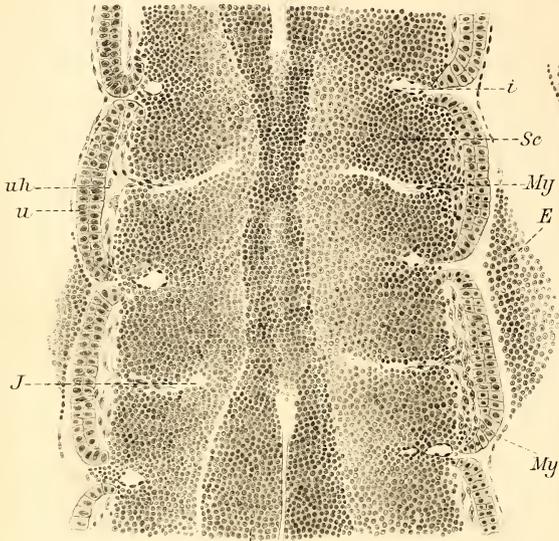


Fig. 2.

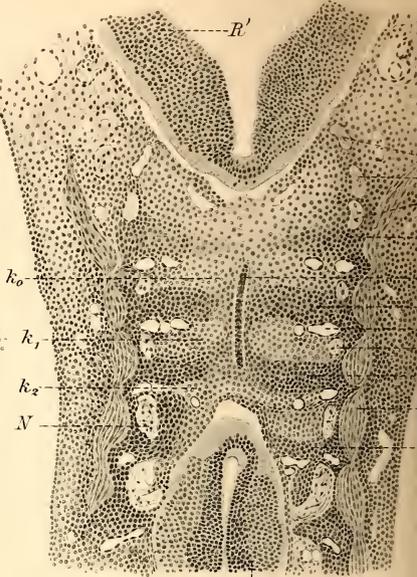


Fig. 3.

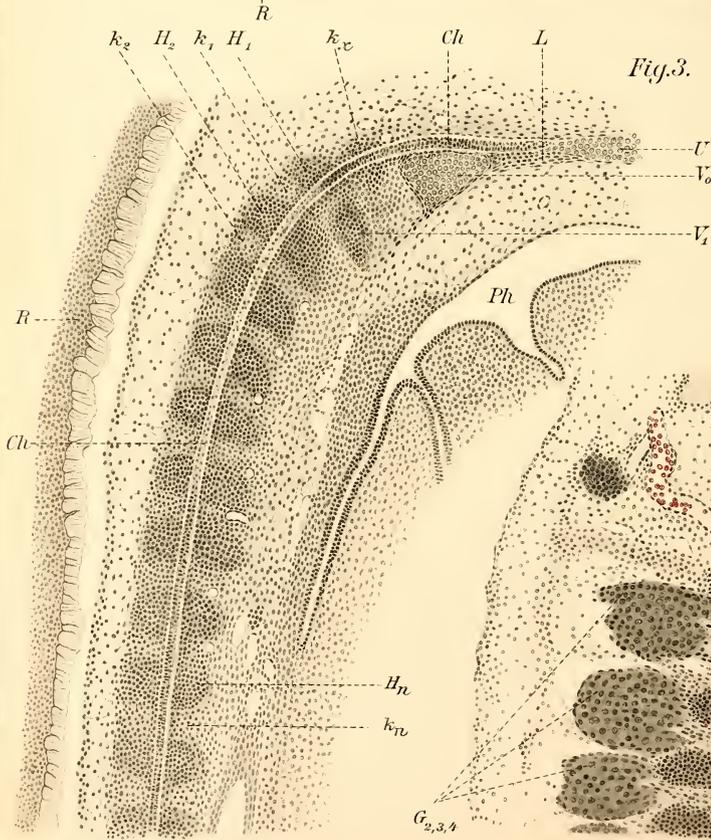


Fig. 4.



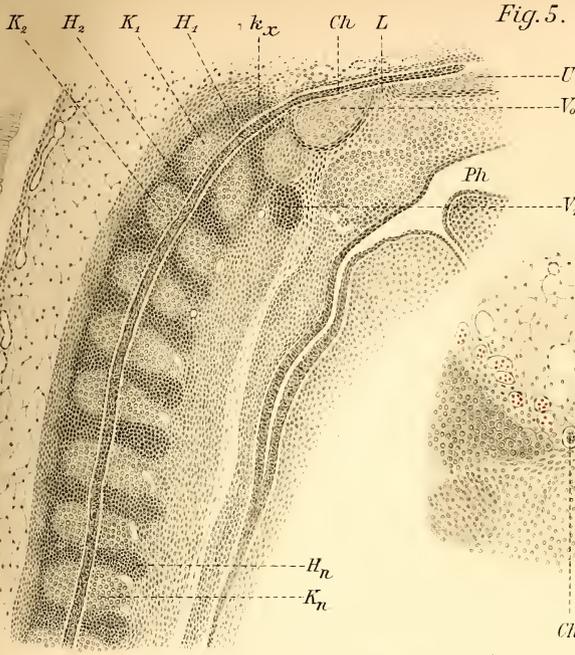


Fig. 5.

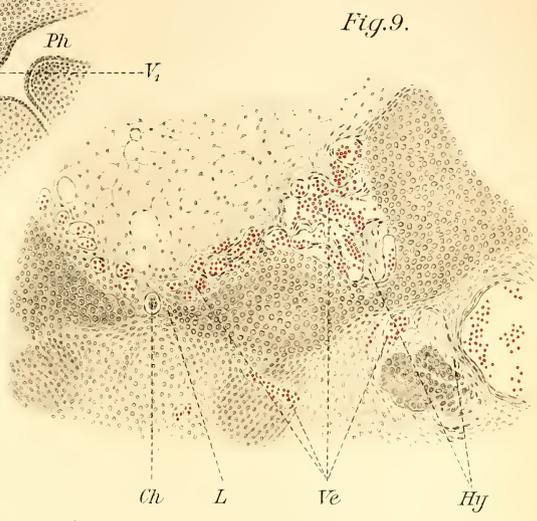


Fig. 9.

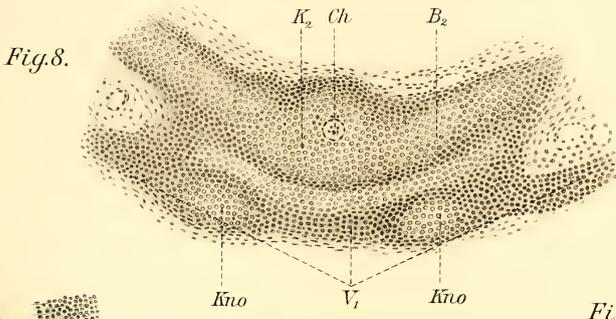


Fig. 8.

Fig. 6.

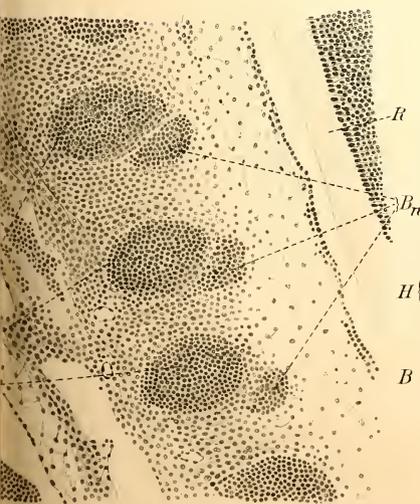


Fig. 7.

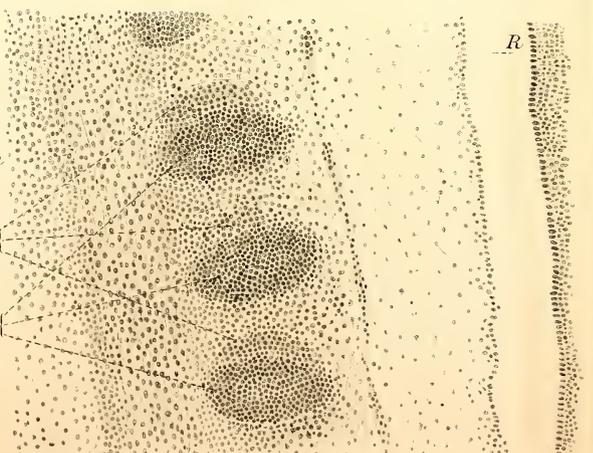


Fig. 1.

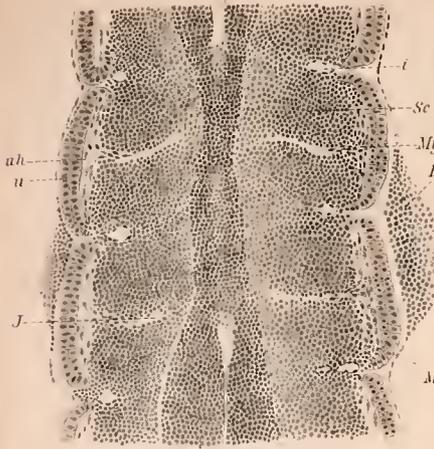


Fig. 2.

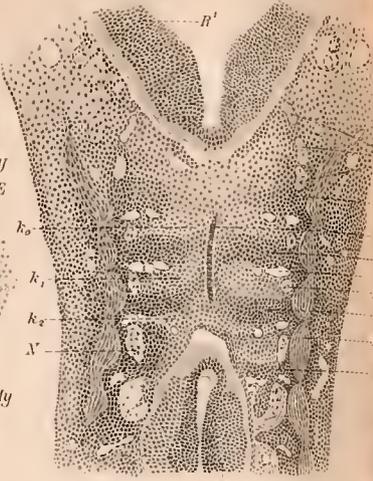


Fig. 3.

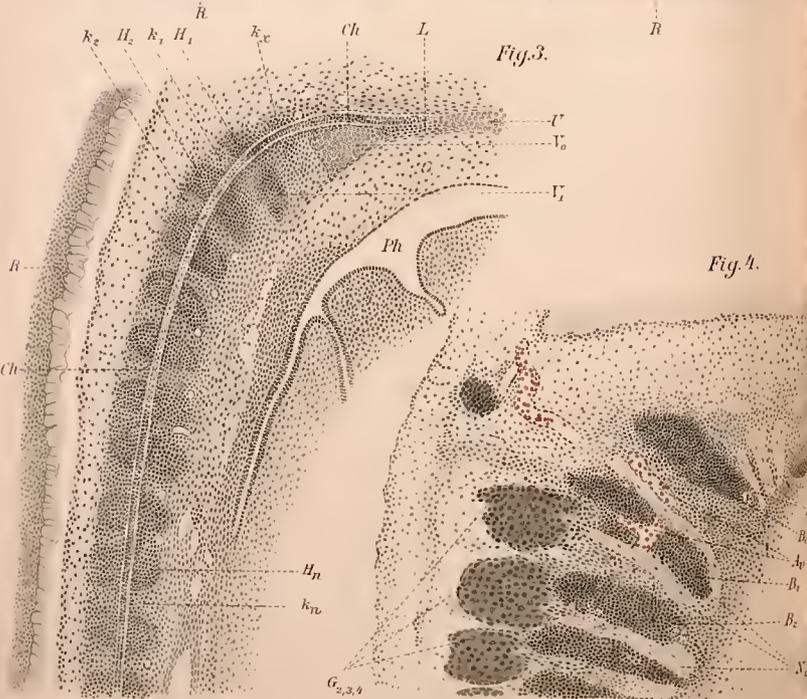


Fig. 4.

Fig. 5.

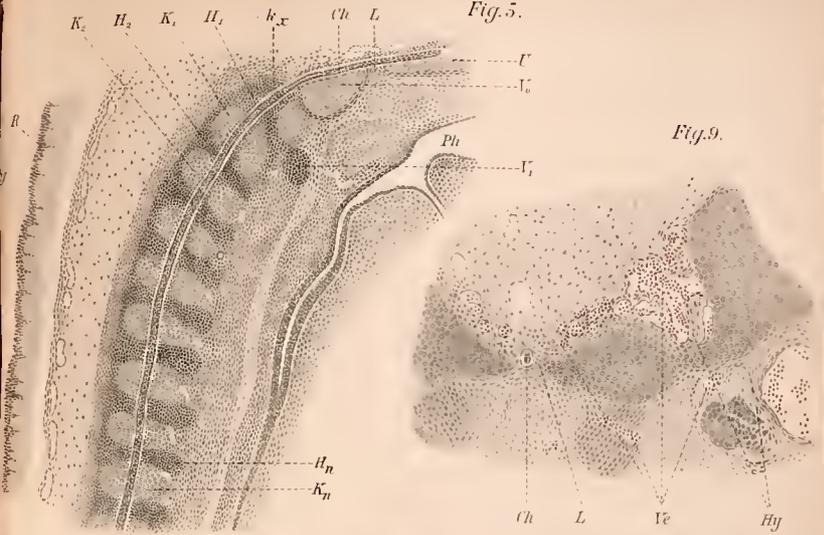


Fig. 9.

Fig. 8.

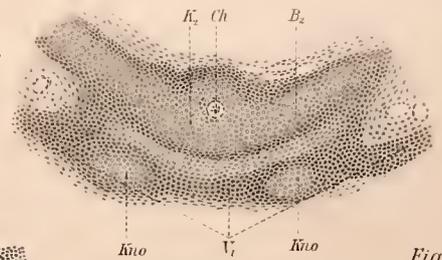


Fig. 6.

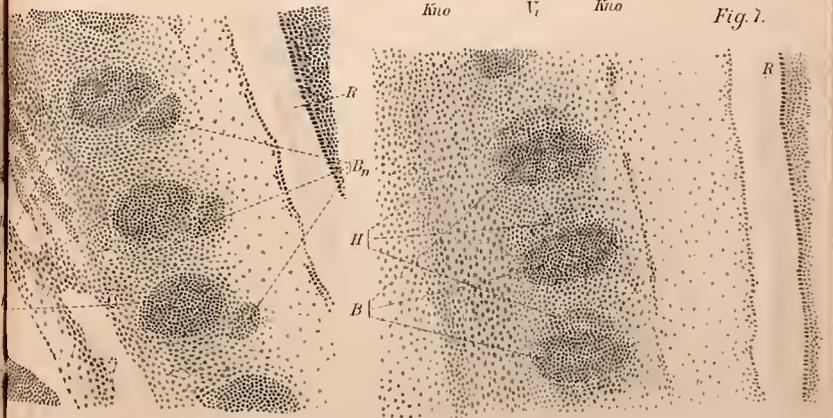
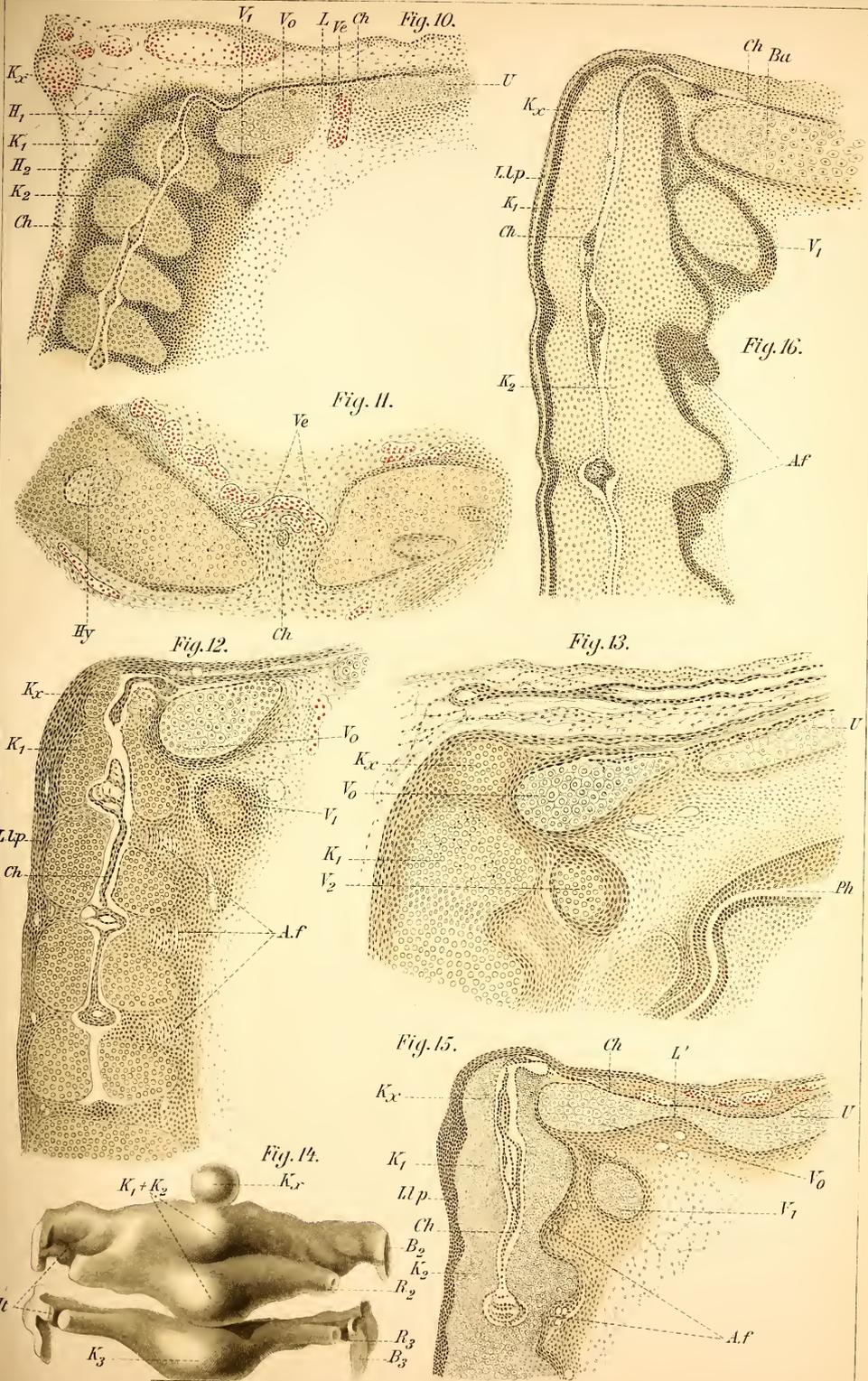


Fig. 7.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [69](#)

Autor(en)/Author(s): Weifs Armin

Artikel/Article: [Die Entwicklung der Wirbelsäule der weissen Ratte, besonders der vordersten Halswirbel. 492-532](#)