

Herp.

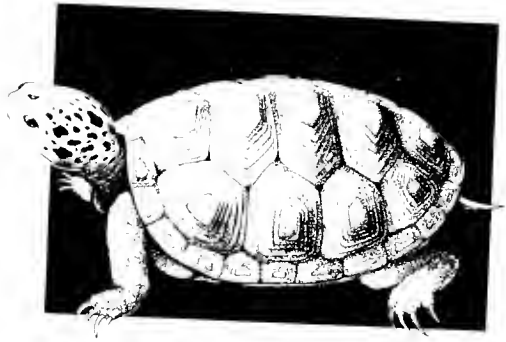
QL

821

.G44

1862

Ernst
Mason
1907



Museum of Comparative Zoology
HERPETOLOGY LIBRARY

UNTERSUCHUNGEN
ZUR
VERGLEICHENDEN ANATOMIE
DER
WIRBELSÄULE
BEI AMPHIBIEN UND REPTILIEN

VON

CARL GEGENBAUR,
PROFESSOR DER ANATOMIE ZU JENA.

MIT VIER KUPFERTAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1862.

INHALT.

	Seite
Vorbericht	1
A. Untersuchungen.	
I. Vom Baue der Wirbel bei Coecilia	3
II. Vom Baue der Wirbel der Perennibranchiaten	5
III. Vom Baue der Wirbel der Derotremen	10
IV. Vom Baue und der Entwicklung der Wirbel der Salamandrinen.	12
V. Von der Entwicklung der Wirbel der ungeschwänzten Amphibien.	21
VI. Vom Baue und der Entwicklung der Wirbel der Reptilien	41
VII. Von den Wirbeln der Ascalabotae	49
VIII. Von der Entwicklung der Wirbel bei den Vögeln, besonders in Beziehung zur Wirbelsaite	52
B. Ergebnisse	58
Erklärung der Abbildungen	69

VORBERICHT.

Fast durch jede der in den verfloßenen dreissig Jahren erschienenen ausgezeichneten Darstellungen der Bildungsgeschichte einzelner Thiere aus allen grösseren Abtheilungen sind unsere Kenntnisse von der Entwicklung der Wirbelsäule so sehr gefördert worden, dass man für die allgemeinsten Verhältnisse an einem befriedigenden Abschlusse angelangt zu sein hätte glauben mögen. Was bei diesen Arbeiten besonders bemerkenswerth schien, das ist die grosse Uebereinstimmung der Angaben, die für alle, wie für den einzelnen Fall als Beweis richtig erfasster Thatsachen gelten konnte.

Man kam so zu einer genauen Kenntniss der allmählichen Entwicklung der Organe in der gesammten Reihe, und fand auch hier die höheren Organismen in ihren früheren Bildungszuständen mit provisorischen Einrichtungen ausgestattet, die bei niederen Organismen die Stelle der definitiven vertreten. Eine solche Einrichtung stellt die Wirbelsäule dar. Bei *Amphioxus* das gesammte Rückgrat repräsentirend, bei vielen anderen Fischen in ihrer ganzen Ausdehnung dauernd, und noch mit einem, in einzelne Wirbelsegmente gegliederten knorpeligen Belege versehen, wird sie bei den Selachiern durch knorpelige, und bei den Teleostiern durch knöcherne Wirbelkörper verdrängt, und erhält sich nur in den intervertebralen Hohlräumen. Aehnlich auch bei vielen Amphibien: der ossificirende Wirbelkörper schnürt auch hier die Chorda ab, und lässt nur Reste davon in den Intervertebralaräumen bestehen. Die biconcaven Wirbelkörper sind daher hier noch vorhanden, indess sie bei anderen Amphibien nur für die Jugendzustände bezeichnend sind. Unter Verdrängung der intervertebralen Chorda articuliren die Wirbel durch Gelenkkopf und Pfanne. Die Reptilien zeigen gleichmässig das Letztere. Es wird auch bei ihnen die Chorda von der Mitte des sich bildenden Wirbelkörpers zumeist abgeschnürt. Ebenso bei Vögeln und Säugethieren. Bei letzteren erhält sich wie beim Menschen ein Rest der Chorda in den Zwischenwirbelscheiben, der sogar einer Weiterentwicklung fähig ist. Die primitive *Chorda dorsalis* wird somit durch die um sie sich bildenden Wirbelkörper in vollkommener Weise ersetzt, und in den Wirbelkörper selbst wird nichts von ihr mit herübergenommen. So lässt sich im Wesentlichen das formuliren, wie man sich den Aufbau der Wirbelsäule vorzustellen hatte, und worin Alle übereinstimmten. Untergeordnete Differenzen bestanden über die Art der Betheiligung des die *Chorda dorsalis* umgebenden Gewebes, die Chordascheide, wie es genannt wurde, ein bald selbständiges, nach aussen gegen die Bogenanlagen abgegrenztes, bald mit diesen zusammenfallendes Bildungsmaterial.

Durch Untersuchung über die Entwicklung der Wirbelsäule bei einigen Amphibien ward ich zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass die bisher bekannten Thatsachen zur Beurtheilung der Genese des Wirbels in der gesammten Vertebratenreihe keineswegs genügten. Es boten sich durchweg neue, und den bisherigen Annahmen entgegenstrebende Dinge dar, welche das frühere Gesamtbild gerade in seinen charak-

teristischen Zügen nicht wenig trübten. Die Ergebnisse jener Untersuchungen habe ich in einem kleinen Aufsätze in den »Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle« Bd. VI. 1861. veröffentlicht.

Die an sich so einfache Thatsache, dass die *Chorda dorsalis* bei gewissen Amphibien in Mitte des Wirbelkörpers fortdauert, durfte mir aber nicht etwa als eine Merkwürdigkeit des Baues jener Thiere oder, wie man häufig wissenschaftlicher sich auszudrücken vermeint, als ein besonderer »Typus« erscheinen, mit dessen Kenntnissnahme man sich beruhigen konnte. Die Auffindung jenes anscheinend sehr abweichenden Entwicklungsmodus hat nur im Einzelnen einiges erklärt, für sich jedoch kein allgemein verwerthbares Resultat gehabt, und da das bei den übrigen Wirbelthieren bekannte Verhalten dem aufgefundenen nunmehr um so schroffer gegenüberstand, musste ich durch jene Beobachtung die Frage als erst gegeben, nicht als gelöst erachten. Eine grössere Ausdehnung der Untersuchung war nothwendig geworden, um eine breitere Grundlage zum Versuche der Wiederherstellung der einmal gestörten Beziehungen zu gewinnen.

Ausser den Amphibien, bei denen sowohl durch Verfolgung der Entwicklung der Wirbelsäule aus niederen Stadien heraus, als auch durch Ausdehnung der Untersuchung über die wichtigsten Abtheilungen eine vollständig geschlossene Reihe zwischen sehr verschiedenen End-Zuständen aufgestellt werden konnte, habe ich auch die Reptilien herbeigezogen, und auch da Einblicke in die Bildungsweise gewonnen. Auch die Vögel durften nicht übergangen werden, wenn auch die zu dem Wirbelbaue der Säugethiere hinführenden Einrichtungen schon bei den Amphibien sich wahrnehmen liessen.

Von den einzelnen Untersuchungen werde ich jede gesondert mittheilen, da sich so ein objectiveres Verfahren möglich macht als bei einer sofortigen Verbindung einzelner Beobachtungsreihen. Zudem kann dabei vieles nur für die engere Abtheilung Wichtige eingefügt werden, was bei einer anderen Behandlung zu weitem Abschweifungen führen müsste. In einem besonderen Abschnitte werde ich das Wichtigste der vorher mitgetheilten Beobachtungen zusammenfassen, und dabei zugleich einige über andere Wirbelthierclassen sich erstreckende Beobachtungen verwerthen.

Dass mir in der ganzen Arbeit, selbst da, wo es sich um embryologische Verhältnisse handelt, der vergleichend anatomische Standpunkt der maassgebende war, bedarf keiner besonderen Erklärung. Die Entwicklung des Individuums musste auch hier die Erkenntniss der Entwicklung der Reihe fördern helfen. Vergleichende Anatomie ist mir Entwicklungsgeschichte der Thierreihe. Von demselben Standpunkte aus ist auch das erst innerhalb engerer oder engster Grenze Werth empfangende rein Anatomische vielleicht nicht in dem Maasse berücksichtigt worden, als Manche erwarten mögen. Wo aber das Detail die Grundlage wichtiger Folgerungen abgab, glaube ich es möglichst sorgfältig behandelt zu haben und hoffe, billigen Ansprüchen zu genügen.

Der Ansicht hätte ich vielleicht noch hier zu begegnen, dass es zweckmässiger gewesen wäre, die Untersuchung anstatt von der Mitte aus, von unten, nämlich von den Fischen her, zu beginnen. Es genügt hier daran zu erinnern, wie gerade bei den Amphibien noch Zustände der Wirbelsäule sich finden, die in Wesentlichem eng an jene der Fische sich anschliessen. Inwiefern der Schlüssel zum Verständniss der gesammten Erscheinungsreihe gerade in der Classe der Amphibien und Reptilien liegt, werden die folgenden Blätter ohnehin zu zeigen haben. Für die bei den einzelnen Abtheilungen der Fische sich findenden Verschiedenheiten in der besonderen Ausführung des Wirbelbaues bedarf es neuer Forschungen. Sie konnten ebenso wenig im Plane meiner Arbeit liegen, als äussere Umstände ihre Aufnahme mir gestattet haben würden.

Einen Theil des nachstehend behandelten Materials verdanke ich der Freundlichkeit gütiger Collegen, den Herren HÄCKEL dahier, KRAUSS in Stuttgart, LEUCKART in Giessen, LEYDIG in Tübingen, PETERS in Berlin und M. SCHULTZE in Bonn. Ihnen sei hiermit mein bester Dank gesagt. —

A. Untersuchungen.

I. Vom Baue der Wirbel bei *Cocilia*.

Durch JOH. MÜLLER* erhielten wir die erste Kenntniss über die Wirbelsäule der Cocilien. Er stellt sie mit denen der Derotremen, Proteiden und Larven der Salamander und Frösche zusammen, und sagt, dass die Articulation der Wirbelkörper durch kegelförmig ausgehöhlte und mit Gallerte gefüllte Facetten geschieht. Es hat dies im Wesentlichen seine vollständige Richtigkeit, und ich hätte dieser kurzen Angabe ebensowenig beizufügen, als der Schilderung, die STANNIUS** von dem übrigen Verhalten der Wirbelsäule dieser Amphibien entworfen hat, wenn nicht die mikroskopische Untersuchung einiges Auffallende und für die Vergleichung mit dem Fischwirbel Wichtige ergäbe.

Jeder Wirbelkörper von *Cocilia lumbricoides* stellt einen langgestreckten Doppelkegel vor (Taf. I. Fig. 1. *k*), an dem seitlich die Bogen mit breiten Basen entspringen. Die Wandung des Doppelkegels besteht aus solidem Faserknochen, (so will ich das aus ossificirtem Bindegewebe dargestellte Gewebe nennen), und ebenso sind die Bogenstücke mit den Fortsätzen beschaffen. Die freien Ränder beider Kegel sind durch eine Bandmasse mit den entsprechenden Rändern des vorhergehenden und nachfolgenden Wirbelkörpers verbunden, so zwar, dass die Lamellen des Knochens continuirlich in das Intervertebralligament (Fig. 1. *l*) übergehen. Es ragt dieses Ligament in den Intervertebralraum der Wirbelkörper mit leichter Ausbuchtung ein. Sein Gewebe ist nicht an allen Stellen gleich; da wo es in die Knochen übergeht, gleicht es faserigem Bindegewebe, gegen die Mitte zu ist die Intercellularsubstanz homogener und zeigt 0,0047—0,0052^{'''} grosse Zellen mit länglichem Kerne; in den oberflächlichen Schichten sind diese Zellen mit ihrer Längsaxe ringförmig angeordnet, in den tieferen Lagen stehen sie ohne bestimmte Anordnung. Das Gewebe kann hier nicht mehr als Bindegewebe bezeichnet werden, obschon es daraus continuirlich sich fortsetzt. Ich will es hier schon als Knorpel bezeichnen (Intervertebralknorpel).

Genau in der Mitte der Länge jedes Wirbelkörpers wird der im Uebrigen mit Chorda gefüllte Raum durch ein Septum geschieden (Fig. 1. *ck*), so dass also die Chorda nicht continuirlich durch die gesammte Wirbelsäule hindurch läuft, sondern in ebensoviele Abschnitte gesondert scheint, als Intervertebralverbindungen existiren. Die Scheidewand besteht jedoch nicht, wie man erwarten möchte, aus Knochen-

* In TIEDEMANN u. TREVISSANUS, Zeitschr. f. Physiologie. Bd. IV. p. 218.

** Zootomie der Amphibien, p. 17: Auffallend gestaltet ist der Querdurchschnitt des Rückgratecanals, der gegen den Wirbelkörper zu durch einen von diesem sich erhebenden leistenartigen Vorsprung zwei seitliche untere Ausbuchtungen besitzt, die ein maschiges Gewebe ausfüllt.

substanz, sondern wird aus Knorpel gebildet, der allerdings zum grössten Theile verkalkt ist. Da wo sie an die knöcherne Wand des Wirbelkörpers stösst, ist sie etwas dicker als in der Mitte. Sie misst $0,08''$. Die von einer homogenen Intercellularsubstanz umschlossenen Zellen sind von aussen $0,004-0,006''$ gross; sie liegen sehr dicht bei einander, sodass die Grundsubstanz relativ spärlich vorhanden ist. Verkalkungen der letzteren scheinen zu den regelmässigen Vorkommnissen zu gehören. Da diese Scheidewand nicht aus Faserknochen gebildet ist, so wird ihre Entstehung auch unabhängig sein von der aus regelmässigen Knochenlamellen bestehenden äussern Lage des Wirbelkörpers, und die Annahme, dass die Chorda von dem ringförmig gegen sie einwachsenden knöchernen Wirbelkörper zuerst in die Mitte des letztern verdrängt werde, ergibt sich schon durch die blosse Erkenntniss jenes Knorpelseptums als nicht ganz correct, man müsste denn eine Knorpellage, als die erste den Chordastrang an einer beschränkten Stelle überziehende und dann einwachsende Anlage des Wirbelkörpers später von den in einen Doppelkegel auswachsenden Knochenlamellen überziehen lassen.

All' diese Vermuthungen erweisen sich jedoch als unbegründet, sobald wir die Chorda selbst einer sorgfältigen Prüfung unterworfen haben. Da der knöcherne Wirbelkörper, wie der erste Blick auf einen Längsschnitt lehrt, nur an den beiden weiteren Endtheilen, da wo er sich an das Intervertebralligament anschliesst, eines Längenwachsthums fähig sein kann, und bei der conischen Form der Endstücke mit dem Längenwachsthum auch seinen chordahaltigen Binnenraum erweitert, so wird die Chorda mit dem fortschreitenden Wachsthum der Wirbelsäule sich der Erweiterung und Verlängerung des von ihr auszufüllenden Raumes entsprechend vergrössern müssen. Sie muss gleichfalls fortwachsen, sei es durch einfache Vergrösserung ihrer Elementartheile, der Chordazellen, sei es durch eine Vermehrung der letzteren. Dadurch begegnen wir einer sehr verbreiteten Anschauung, dass die Intervertebralsräume nicht gerade nur bei *Coccilia*, sondern in allen ähnlichen Fällen von perennirenden Chordatheilen, mit Chordaresten angefüllt seien. Es sind indess nichts weniger als blosse Ueberreste einer früheren Bildung, sondern es ist das unversehrte Chordagewebe, die sogar ansehnlich vergrösserte Chordasubstanz selbst, welche die Intervertebralspatien ausfüllt. — Die Zellen der Chorda sind — wenn wir uns wieder speciell zu *Coccilia* wenden — von ansehnlicher Grösse, im Allgemeinen oval oder rundlich, durch gegenseitige Abplattung der Wandung etwas polyedrisch gestaltet. Die Kerne sind wandständig. Eine äussere Schicht kleinerer Zellen ist nicht unterscheidbar. Im weiteren, vom Intervertebralligamente umschlossenen Abschnitte ist das Chordagewebe ebenso beschaffen, wie in dem zapfenförmig bis gegen die Wirbelkörpermitte ragenden Theile. Nur dicht an der Knorpelscheidewand zeigt sich einige Unordnung in dem Verhalten der Chordazellen; sie liegen hier etwas dichter, die Wände sind theilweise zerknittert, und es hat den Anschein, als ob ein Theil der Chorda zerstört worden sei. Die Chordascheide wird durch eine $0,001''$ starke Lamelle dargestellt, deren äussere Contour stärker lichtbrechend erscheint als die innere, so dass ich es für wahrscheinlich hielt, dass die einfach scheinende Lamelle aus zwei verschiedenen Schichten sich zusammensetze. Eine wirkliche Darstellung dieser Schichten ist mir jedoch unmöglich gewesen. Feine longitudinale Spältchen geben der Chordascheide ein streifiges Ansehen. Beobachtet man die Chordascheide auf einem durch die Wirbelkörper geführten Längsschnitte, so findet man sie sowohl der Chorda als auch der Innenfläche der knöchernen Kegel dicht angelagert. In der Mitte des Wirbelkörpers schlägt sie sich jedoch nicht, wie man erwarten könnte, auf die Flächen des Knorpelseptums über, sondern tritt ohne Unterbrechung und irgend bemerkbare Veränderung über den Knorpel hinweg in die andere Hälfte des Wirbelkörpers.

Der vertebrale Knorpel liegt somit innerhalb der Chordascheide. Daraus folgt, dass der Knorpel aus der Chorda selbst hervorgegangen ist. Wenn nun das Knorpelseptum als ein zur Chorda gehöriger Theil erscheint, so ist auch die Chorda selbst durch die ganze Länge der Wirbelsäule eine continuirliche. Von der Chordascheide muss letzteres ebenfalls unbedingt behauptet werden. Es zeigt der Augenschein die Continuität aufs Klarste.

Auf welche Weise der vertebrale Chordaknorpel sich bilde, ob durch Umwandlung der Chordazellen, oder ob er aus einer indifferenten Anlage innerhalb der Chorda hervorgehe, ist am vollendeten Wirbel natürlich nicht auszumitteln, doch spricht für Letzteres ein Umstand, nämlich die Zerstörung der zunächst an dem Knorpel befindlichen Chorda-Partie. Eine bloss allmähliche Umwandlung der schon ausgebildeten grossen Chordazellen (durch Theilung und Abscheidung einer Intercellularsubstanz) in die Elemente des Knorpels, kann nicht wohl jene Compression der benachbarten Chordazellen bewirken. Untersuchung der Wirbelkörpergenese an andern Amphibien wird zeigen, inwiefern diese Vermuthung durch die Analogie begründet ist.

II. Vom Baue der Wirbel der Perennibranchiaten.

1. Proteus.

Nach den früheren Angaben, wie sie bei CUVIER, MECKEL und STANNIUS sich finden, sind die Wirbel des *Proteus* und die der anderen Perennibranchiaten wie jene der Fische gebaut. Knöcherne Doppelkegel stellen die Körper vor, die Hohlräume ausgefüllt mit einer Gallerte, die wir heute als *Chorda dorsalis* bezeichnen müssen. Die Vergleichung der Wirbel mit jenen der Fische ist aber gegenwärtig wohl wenig statthaft, da ja dort selbst unter den Teleostiern eine nicht unbeträchtliche Mannichfaltigkeit in der Wirbelbildung waltet, wie selbst aus den wenigen darüber mitgetheilten Untersuchungen hervorgeht. —

Die Wirbelkörper des *Proteus* bestehen aus einer einen Doppelkegel bildenden Knochenschichte, die in der Mitte da, wo die obere Bogenstücke ansitzen, wulstige Verdickungen zeigt. Im Allgemeinen wiederholen sich dieselben Verhältnisse wie bei *Cocilia*. Die Knochenkörperchen sind spärlich vorhanden, sie messen 0,009—0,012^{mm} und zeichnen sich durch geringe Entwicklung der Fortsätze aus. Der Kern der Knochenkörperchen ist von ansehnlicher Grösse. Marcanäle finden sich nur in der Mitte der Länge jedes Wirbelkörpers vor. Sie sind von concentrischen Lamellenschichten von Faserknochen umgeben, und treten senkrecht an die Oberfläche des Doppelkegels. Einige Aeste können von hier aus auch noch in horizontalem Verlaufe verfolgt werden, ohne dass man sie jedoch in den inneren Theil der Faserknochenschichte eindringen fände. Die Endstücke der knöchernen Doppelkegel sind durch ein Intervertebralligament mit den entsprechenden Theilen benachbarter Wirbel in Verbindung, und aus diesem setzt sich ganz continuirlich eine Lage von Knorpel fort, die im Allgemeinen sich wie jene von *Cocilia* geschilderte verhält, allein durch beträchtlicheren Umfang sich von jener unterscheidet. Am Schwanz ist sie weniger entwickelt als am Rumpfteile, und hier dringt diese Knorpellage nicht nur weiter in den Intervertebralarraum vor, sondern sie erstreckt sich auch mehr unter die Enden der Doppelkegel, und bildet so einen intervertebralen, die Chorda rings einschneidenden Gürtel. Von diesem Knorpel aus setzt sich nach beiden Seiten hin eine dünne Schichte zwischen Chordascheide und Faserknochenhülle fort, verliert aber bald den Knorpelcharakter. An seinem intervertebralen Theil besteht der Knorpel aus ringförmig angeordneten Zügen von 0,010—0,017^{mm} grossen Zellen. Diese sind zu 6—15 in etwas gekrümmten, an beiden Enden spitz auslaufenden Streifen vereinigt, in denen die Zellen ohne Zwischensubstanz meist in einer Reihe bei einander liegen. Die runden, zuweilen etwas ovalen Zellenkerne messen 0,005—0,008^{mm}. Zwischen diesen ringförmig verlaufenden Zügen lagert eine fein-streifige Grundsubstanz. Da wo der Knorpel sich unter den Knochen einschleibt, werden die Knorpelzellenstreifen kürzer, und bilden nur rundliche Gruppen von 3—5 Zellen. Etwas weiter gegen die Mitte des Wirbelkörpers zu ist nur noch eine einfache Lage von Knorpelzellen sichtbar, die in eine, der Zwischensubstanz entbehrende Lage longitudinal verlaufender, 0,015—0,024^{mm} langer, beiderseitig zugespitzter Zellen übergehen. Diese Zellschicht, die ohne die Erkenntniss ihres Zusammenhanges mit dem intervertebralen Knorpel schwer zu verstehen ist, reicht bis

an die Mitte des Wirbelkörpers, immer der Chordascheide dicht aufgelagert. Bei einigen Präparaten schien es mir, als ob sie über die Mitte des Wirbelkörpers hinausliefe und dort mit der gleichartigen vom andern Intervertebralknorpel kommenden zusammenhänge, sodass also dann der Wirbelkörper in seiner ganzen Länge eine hier aus einfachen Spindelzellen, dort aus Knorpel gebildete Schichte unter seinem Knochengerüste aufzuweisen hätte.

Obgleich der Intervertebralknorpel eine ansehnlichere Ausdehnung besitzt, als jener von *Cocilia*, so ist die *Chorda dorsalis* doch von ganz mächtigem Umfange innerhalb der Wirbelkörper vorhanden. Ihre Zellen messen $0,060-0,070''$, die wandständigen Kerne $0,009-0,012''$. An den Berührungsstellen der Zellen ist für jede die besondere Membran noch sehr klar unterschieden.

Nach aussen finde ich eine Lage kleinerer Zellen, die dicht unter der Chordascheide liegen. Die letztere besteht aus einer einfachen structurlosen Membran von elastischer Beschaffenheit. Sie zeigt der Quere nach eine feine Faserung, misst gegen die Mitte des Wirbelkörpers $0,002''$, und nimmt gegen den Intervertebralknorpel um das Doppelte an Dicke zu. Sie läuft continuirlich durch den ganzen Wirbelkörper, und wird enge von jener Schichte spindelförmiger Zellen überlagert, deren Zusammenhang mit dem Intervertebralknorpel oben auseinandergesetzt wurde. Bei einer Präparation der Chordascheide bleibt jene Schicht als eine dünne Lamelle an ihr hängen, und kann in diesem Zustande leicht als eine besondere Lage der Scheide angesehen werden.

Da die Chordascheide, gleich wie es bei *Cocilia* der Fall war, durch die ganze Länge des Wirbels hindurchtritt, und in den Intervertebralaräumen am wenigsten eine Trennung aufweist, ist sie auch hier für die gesammte Wirbelsäule eine continuirliche, und ein in der Mitte der Wirbelkörperlänge befindliches Septum muss innerhalb der Chorda liegen. Ich habe in der früheren Mittheilung angegeben, dass *Proteus* sich von den damals von mir untersuchten Amphibien dadurch unterscheidet, dass die Chorda in der Wirbelkörpermitte unterbrochen werde; die neu aufgenommene Untersuchung hat mich eines Anderen belehrt, und ich finde nun, dass jenes Septum bestimmt innerhalb der Chordascheide sich findet, also aus der Chorda hervorgegangen sein muss. Es besteht aus einer faserigen, ringsum an der Chordascheide sich breit inserirenden Substanz, in der ich nur sehr schwierig einige Kerne erkennen kann, so dass ich nicht im Stande bin, es dem bei *Cocilia* aus Knorpel bestehenden völlig gleich zu setzen. Der ganze Eindruck, den das Septum mit der ihm benachbarten grosszelligen Chordasubstanz auf mich macht, ist der, dass hier sehr frühe eine Umwandlung einer Anzahl von Chordazellen erfolgt ist, aus denen ein Gewebe mit faseriger Intercellularsubstanz hervorging, welches mit dem ferneren Wachsthum der Chorda, wie es in den intervertebralen Theilen unbedingt noch bis in die späteren Zustände vor sich gehen muss, von den nicht ergriffenen Chordazellen von beiden Enden her etwas comprimirt ward.

Das Verhalten der Wirbel ist nach den geschilderten Beziehungen am vorderen wie am hinteren Theile der Wirbelsäule übereinstimmend. Es ist nur, wie schon oben gesagt, der Intervertebralknorpel am Rumpfteile etwas mächtiger als am Schwanztheile.

Die Bogen bestehen durchgehend aus Faserknochen und zeigen nur sehr spärliche Markeanäle.

2. Menobranchus.

An *Proteus* schliesst sich in fast jeder Hinsicht des Wirbelbaues *Menobranchus lateralis* an, doch ist in Manchem eine Weiterbildung des dort in der Anlage Gegebenen nicht zu verkennen.

Die knöchernen Doppelkegel (Taf. I. Fig. 2. *k*) der Wirbelkörper werden durch mehrfache Lamellen gebildet, in denen ansehnliche und verästelte Knochenkörperchen reichlich vorhanden sind. Die Letztern messen $0,015''$, ihr ovaler Kern $0,01''$. Ebenso verhalten sie sich in den Bogenstücken. Das die Enden der knöchernen Wirbelkörper vereinigende Intervertebralligament (*Int*) ist von dem unter ihm liegenden

Intervertebralknorpel (*Ik*) schärfer getrennt als bei *Proteus*. Der genannte Knorpel bildet auch einen viel stärkeren Ring, ist sowohl dicker als breiter, und ragt somit viel weiter unter den Mantel der knöchernen Hohlkegel. Seine Zellen, die $0,025'''$ messen, und $0,008—0,010'''$ grosse Kerne enthalten, sind rundlich oder oval, einzeln oder in Gruppen zu zweien bis viere beisammenliegend, und durch eine nur hie und da etwas faserige, sonst ganz homogene Zwischensubstanz getrennt. Es erstreckt sich die Knorpellage mit einer einfachen Zellschicht, ähnlich wie bei *Proteus*, bis nahe an die Mitte des Wirbelkörpers, aber nicht bis in die Mitte, so dass sie das auch hier nicht fehlende Septum nicht erreicht.

Die Chorda füllt auch bei *Menobanchus* den grössten Theil des Wirbelkörperhohlraums. Ihre Zellen messen $0,024—0,029'''$ und die Kerne der letzteren $0,008—0,01'''$. Die Zellen sind durch eine deutliche Zwischensubstanz von einander geschieden, die man um so weniger für eine Zellmembran halten kann, als eine solche, d. h. eine äussere Grenzschicht des feinnuclearen Protoplasma der Zelle selbst wahrgenommen werden kann. Die hier unzweifelhafte Intercellularsubstanz bildet ein Gerüste oder Fachwerk um die Zellen von derselben Erscheinung, wie es bei dem Chordagewebe anderer Thiere durch die sogenannten »Membranen« der Chordazellen geschieht.

Die Scheide der Chorda ist eine $0,004—0,005'''$ dicke Lamelle (*Ls*), welche äusserlich von einer um den vierten Theil dünneren überlagert wird. An der Stelle, wo sie der Intervertebralknorpel umgibt, zeigen beide Lamellen zahlreiche Längsfaltungen und an den äusseren Lamellen kommen auf Querschnitten ausserdem noch feinste Kräuselungen zum Vorschein, die wiederum der Ausdruck von Längsfalten feinsten Art sind. Die Faltungen bezeugen, dass die Chorda einmal einen grösseren Raum einnahm als jetzt, so dass der Intervertebralknorpel höchst wahrscheinlich nicht mit der Entwicklung des knöchernen Wirbelkörpers sich entfaltete, sondern erst später gegen die Chorda hereinwuchs. Der Durchmesser der Chorda beträgt aber innerhalb des Intervertebralknorpels immer noch das Doppelte von jenem in der Mitte des Wirbelkörpers. Hier liegt von der Chordascheide überzogen das vertebrale Septum (*Ck*) von einer Dicke von $0,13'''$. Es wird aus Knorpel gebildet, dessen Zellen etwas kleiner sind als jene des Intervertebralknorpels. Vor und hinter dem Septum sind die Chordazellen nur wenig comprimirt. An einzelnen Wirbeln bemerkte ich in der Intercellularsubstanz des Zwischenknorpels Häufchen von schwarzbraunem Pigmente, die mit Knorpelzellen in keinem Zusammenhange zu stehen schienen.

Nach dieser Schilderung der Wirbelkörper von *Menobanchus* ergibt sich also auch für diese Gattung noch eine Continuität der Chorda im ausgebildeten Zustande des Thiers.

3. Siredon.

Diese, die Reihe der von mir bezüglich der Wirbelsäule untersuchten Perennibranchiaten abschliessende Gattung bietet eine die Verhältnisse von *Menobanchus* überschreitende Weiterentwicklung der bei *Proteus* am einfachsten getroffenen Einrichtungen, von denen bereits KOLLIKER* das von HARLAN für *Menopoma* zuerst angedeutete Vorkommen eines faserknorpeligen Intervertebralstückes präcisirte und auch das Vorhandensein von Chorda in diesem Stücke nachgewiesen hat. In meiner vorläufigen Mittheilung habe ich diese Angabe durch den Nachweis einer nicht nur auf den Intervertebralraum beschränkten, sondern die Wirbelkörper continuirlich durchziehenden Chorda erweitert.

Die einzelnen Bestandtheile des Wirbelkörpers (Taf. I. Fig. 3.) sind dieselben, wie bei *Proteus* und *Menobanchus*. Die knöchernen Doppelkegel sind jedoch relativ kürzer und an den Enden weiter, so dass der intervertebrale Durchmesser viel beträchtlicher ist als bei jenen. Da, wo durch Vereinigung der beiden

* Würzburger Verhandlungen, Bd. X. pag. 220.

Kegel in der Mitte des Wirbelkörpers eine Verschmälerung des letzteren stattfinden würde, wird dies durch reichlicher aufgelagerte Knochenmasse ausgeglichen. Es erscheinen somit äusserlich die Mittelstücke der Wirbelkörper weniger dünn, als dies auf Längsschnitten sichtbar ist, wo die aufgelagerten Knochenmassen, die von zahlreichen Markcanälen durchzogen sind, sich von den continuirlichen, die Mäntel der Kegel bildenden Lamellen deutlich abgrenzen. Vor und hinter dieser mittleren aufgelagerten Knochenschichte, die mit der Bogenbildung im engsten Zusammenhange steht, und deshalb auch am Rumpftheile nur an der dorsalen Fläche des Wirbelkörpers vorkommt, zeigen die Knochenkegel einen einfach lamellösen Bau. Aber es lassen sich sehr leicht zwei Straten von Knochenlamellen unterscheiden, ein inneres Stratum (Fig. 3. *b*), in welchem Knochenkörperchen fehlen, und ein äusseres (*a*), in welchem sie sehr zahlreich vorhanden sind. Nur diese ungleiche Vertheilung der Knochenkörperchen bedingt die Verschiedenheit. Sonst sind beide Theile eng mit einander verbunden und lassen gleichartige Längsstreifungen als Ausdruck der Lamellenbildung wahrnehmen. Es laufen aber diese, die Lamellenbildung kenntlich machenden Streifen nicht parallel mit der inneren Oberfläche des Knochens, sondern treten in schräger Richtung von aussen nach innen, und zwar so, dass sie an der äusseren Fläche des Wirbelkörpers beginnend, die Knochenschichte gegen den Intervertebralraum zu durchsetzen und somit von der Mitte des Wirbelkörpers sich entfernen. Jede dieser Lamellen besitzt einen äussern, knochenkörperchenhaltigen Theil, und einen innern, der eben das vorhin erwähnte Stratum, in welchem die Körperchen fehlen, darstellt. An den Endstücken des knöchernen Wirbels sind diese Schichten am kürzesten, besonders gegen die ventrale Oberfläche zu, weiter gegen die Mitte des Wirbels werden sie ausgedehnter, und an der Mitte sind dann continuirlich von einer Wirbelhälfte zur andern ziehende Lamellen wahrzunehmen, von welchen den innersten gänzlich die Knochenkörperchen abgehen. In der eigentlich knöchernen Zone sind reichliche, bis zu 0,002''' messende »durchbohrende Fasern« vorhanden, welche gegen die innere osteoide Zone zu pinselförmig zerfahren. Bei starker Vergrösserung wird übrigens an der osteoiden Zone noch eine feine senkrechte Strichelung wahrnehmbar, die ich auf Fortsetzungen der »durchbohrenden Fasern« zurückführen möchte. Die Schichte mit Knochenkörperchen hält der inneren hinsichtlich der Dicke nahebei das Gleichgewicht, an den Enden des Wirbelkörpers ist sie sogar beträchtlicher, gegen die Mitte des Wirbelkörpers zu geht sie dann auf die aufgelagerte, durch weite Markräume unregelmässig gestaltete Knochenmasse über. Dort bemerkt man regelmässig auf senkrechten Längsschnitten einen fast bis zur Chordascheide nach innen vordringenden, nach aussen abgerundeten Knorpel (*c*), der von einer dicken Schichte von lamellöser Knochensubstanz (*k*) überzogen ist, und an den Schwanzwirbeln doppelt, d. h. oben und unten vorkommt. Ich halte diese Stücke für den Rest der ursprünglichen Bogenbildung, die sich auch noch in die Basen der späteren Bogen fortsetzt. Der Knorpel bildet mit seiner mächtigen Knochenumhüllung den Haupttheil der aufgelagerten Masse, von der er regelmässig die Mitte einnimmt.

Die Enden der knöchernen Kegel sind durch Bandmassen (*Itl*) untereinander verbunden, und von diesem Intervertebralligamente setzt sich wieder continuirlich der Intervertebralknorpel (*Ik*) nach innen fort. Er füllt soviel vom Intervertebralspatium aus, dass der Durchmesser der ihn durchsetzenden Chorda kaum den dritten Theil des Durchmessers des gesammten Intervertebralraumes beträgt. An den Rumpfwirbeln ist das Verhältniss sogar noch mehr zu Gunsten des Intervertebralknorpels, und es beträgt der Chordadurchmesser nur den fünften Theil. Der intervertebrale Knorpel ist in der Mitte stark nach innen ausgebuchtet, so dass die Chorda in einer durch das Intervertebralligament gelegten Ebene viel stärker eingeschnürt wird, als vor und hinter derselben. Es erstreckt sich der Knorpel weit in die beiden einander zugekehrten knöchernen Hohlkegel zweier Wirbelkörper hinein, und reicht mit einer dünnen, fein auslaufenden, immer dem knöchernen Mantel anliegenden Lage bis nahe an deren Mitte.

Dass der Knorpel da, wo er dem Knochen intervertebral anliegt, verkalkt ist, hat schon mein Vorgänger in der Untersuchung dieses Abschnittes angegeben. Die Formen sowie die Lagerung der Zellen sind

nach den einzelnen Theilen des Intervertebralknorpels verschieden. Dicht unter dem Knochen sind die Zellen länglich, fast spindelförmig und bilden so einen vom Intervertebralligament aus nach vorn und hinten bis zum Ende des Knorpels sich erstreckenden Zug. Auf Querschnitten zeigen sich diese peripherischen Zellen in Querreihen aneinander gefügt, und diese Querreihen sind concentrisch angeordnet. An dem dickeren Theile des Knorpels gehen die Zellen in ovale und rundliche Formen über, um dann in der Nähe der etwas eingeschnürten Stelle der Chorda wieder in längere, aber mit ihrer Längsaxe quergestellte Formen sich fortzusetzen.

Die Chordascheide finde ich nur in der Mitte der Wirbelkörper aus einer einzigen Lamelle bestehend, die von glasheller Beschaffenheit ist, und feine Längsspältehen zeigt, die jedoch nicht die Dicke durchsetzen. Sie misst, wie schon KÖLLIKER angab, $0,003—0,004'''$, zieht sich aber durch den ganzen Wirbelkörper hindurch, und ist somit, was KÖLLIKER unbekannt geblieben war, eine continuirliche, gleichwie die von ihr umschlossene Chorda selbst. Gegen die Enden des Wirbelkörpers tritt eine Aenderung an der Chordascheide auf. Ich finde auf Querschnitten sehr deutlich eine $0,002'''$ starke, fast ganz homogene Membran (Fig. 6. *b*), nach innen vom Intervertebralknorpel (*a*), und dieser angelagert und die Chorda selbst umschliessend eine viel weniger stark lichtbrechende, $0,015—0,017'''$ dicke Schichte (*c*), welche feinste Faserung zeigt. Die Chorda wird aus der mittlern, ein knorpeliges Septum darstellenden Masse, und aus dem den übrigen Raum füllenden gewöhnlichen Chordagewebe zusammengesetzt. Um die grosszellige, bei weitem den grössten Theil der Gesamthorda ausmachende Chordasubstanz lagert noch eine Schichte kleinerer Zellen (Fig. 6. *d*), von $0,006—0,009'''$, die schon durch ihre ovalen und sehr stark lichtbrechenden ($0,004—0,006'''$ grossen Kerne von den grossen Chordazellen sich unterscheiden, die mit runden, zart contourirten, $0,008'''$ messenden Kernen versehen sind.

Diese äussere, aus viel kleineren Zellen bestehende Schicht der Chorda ist jedoch von dem übrigen Chordagewebe nicht scharf abgegrenzt, insofern hier und da einzelne ihrer Zellen zwischen die grösseren Chordazellen einragen.

Was endlich den von mir schon früher erwähnten vertebralen Knorpel (Fig. 3. *Ck*) angeht, so hat er bei *Siredon* eine viel beträchtlichere Ausdehnung als bei einem der bereits aufgeführten Amphibien. Er dehnt sich an den Schwanzwirbeln über eine Strecke des Chordarohrs aus, die fast um die Hälfte länger, als die Chorda an dieser Stelle dick ist; an den Rumpfwirbeln ist die verknorpelte Stelle um das Dreifache länger als dick. Seine Grundsubstanz ist homogen, und die darin eingebetteten Zellen sind rundlich und messen $0,006—0,010'''$. — Nur um Weniges kleiner erscheinen deren Kerne. Während diese Knorpelmasse nach aussen hin durch die ihr eng anliegende, aber bis auf $0,0005'''$ verdünnte Chordascheide scharf abgegrenzt wird, und auch durch diese von den bei oberflächlicher Betrachtung mit ihr zusammenfliessenden Knorpelrudimenten der Bogen geschieden ist, ist ihre Grenze nach vorn und hinten, somit gegen die unveränderte Chorda hin keine ganz scharfe. Es bestehen hier Aus- und Einbuchtungen mannichfaltiger Art. Ein allmählicher Uebergang in die Chordazellen ist jedoch bei alledem nicht zu beobachten, und es scheint auch hier der Knorpel ein nicht unmittelbar aus der Chorda hervorgegangenes Gewebe zu sein, denn die benachbarten Chordazellen sind eingebuchtet und zusammengedrängt. Dass aber der Knorpel von der äussersten, an den übrigen Abschnitten noch vorhandenen kleinzelligen Schichte der Chorda her sich gebildet haben muss, wird dadurch klar, dass in der Längsaxe des Chordaknorpels ein faseriger Strang verläuft, der an beiden Enden continuirlich in das Chordagewebe sich fortsetzt und durch die zusammengepressten und gezerrten Wandungen von Chordazellen gebildet wird. — Die Chordascheide wird jenseits des verknorpelten Abschnittes wieder stärker, und es tritt zugleich jene oben erwähnte innere Lamelle auf, die sich zuweilen sogar etwas auf den Knorpel nach innen umzuschlagen scheint. Man kann so auf die Vermuthung kommen, dass der Chordaknorpel zwischen beiden Scheiden entstanden sein möchte, etwa aus einer besonderen Schichte der Scheide, wie sie bei Fischen vorkommt. Es hat sich aber von

allem nichts erweisen lassen, so dass es mir passender erscheint, jene innere, vom Binnenknorpel an ganz dünn beginnende, im intervertebralen Raume stark anschwellende Schichte als eine erst nach der Verknorpelung des genannten Chordastückes gebildete anzusehen.

III. Vom Baue der Wirbel der Derotremen.

Menopoma.

Ausser der von HARLAN gelieferten Angabe von dem Vorhandensein eines faserknorpeligen Zwischenwirbelstückes ist über den Bau der Wirbel des *Menopoma alleghanense* nichts Näheres bekannt geworden*. Jeder Wirbelkörper wird auch hier von einem knöchernen Doppelkegel gebildet, und besitzt vorn wie hinten einen trichterförmigen Hohlraum, den Knorpel und Chordasubstanz ausfüllen. Wenn man die jenen Raum zunächst begrenzenden Knochenlamellen (Taf. I. Fig. 4. k) als die Grundlage des Wirbelkörpers ansieht, so trifft man den unteren, ventralen Theil jedes der beiden Kegel viel stärker gekrümmt als den oberen, dorsalen. Die obere Begrenzungslamelle, wie sie auf einem senkrechten Längsschnitte sich zeigt, entspricht dem Segmente eines Kreises von doppelt so grossem Durchmesser, als der des Kreises ist, von dem die untere Begrenzungslamelle ein Segment bildet. Die bedeutend stärkere Concavität von vorn nach hinten wird durch aufgelagerte Knochenmasse fast völlig ausgefüllt, so dass die Wirbelkörper von aussen besehen von jenem Verhältnisse nichts erkennen lassen. Die Untersuchung der intervertebralen Theile weist, ganz wie es HARLAN beschrieb, eine zwar weiche, aber sehr resistente und kaum zu zerfasernde Masse, „*a ligamento-cartilagineous ball*“, nach, die durch das Mikroskop allerdings noch weiter zerlegt werden kann. Auf senkrechten Längsschnitten erkennt schon das blosse Auge einen durch die Wirbelkörper continuirlich verlaufenden, in den Intervertebrälräumen spindelförmig erweiterten weicheren Strang, die Chorda (*Ch.* Da, wo sie erweitert ist, wird sie von einer festeren Substanz umgeben, nämlich vom Intervertebralknorpel. Da der Chordastrang nicht in der Längsaxe der Wirbelkörper, sondern über derselben seinen Verlauf nimmt, somit der dorsalen Oberfläche des Wirbelkörpers viel näher liegt als der ventralen, so ist auch der Intervertebralknorpel (*Ik*) ungleich vertheilt, und die ventrale Hälfte desselben ist viel beträchtlicher als die dorsale. Dass die Chorda in der Mitte der Wirbelkörper nicht unterbrochen wird, ist gleichfalls dem unbewaffneten Auge sichtbar. Wie sie sich hier genauer verhält, ergibt erst die mikroskopische Analyse.

Der knöcherne Wirbelkörper besitzt zu innerst eine aus parallel verlaufenden Knochenlamellen gebildete Grundlage, die gegen das freie Ende durch schräg verlaufende, von aussen her aufgelagerte, und jene Lamellen deckende Schichten vergrössert wird. Aehnlich, wie ich es bei *Siredon* näher angab, setzt sich auch hier die ursprünglich gebildete Knochenschichte nicht continuirlich bis ans Ende der Wirbelkörper fort. In diesen Knochenlamellen, die ventral noch beträchtlich vermehrt sind, finden sich reichliche »durchbohrende Fasern« und verästelte Knochenzellen. Letztere messen 0,005—0,014^m. Die Anordnung der Lamellen wird durch zahlreiche Markeanäle (Fig. 5. c), in denen Blutgefässe (?) und grosse gelbe Fettzellen zu finden sind, vielfach gestört; es sind diese Markeanäle auf Schnittflächen ohne Hilfsmittel als weissliche Streifen zu erkennen, die einmal dicht an der Oberfläche des Knochen, dann aber wieder an den den Binnenraum des knöchernen Wirbelkörpers begrenzenden Theilen reichlich vorhanden sind. Sie werden von concentrisch geschichteten Knochenlamellen (Fig. 5. 6.) umgeben, und zeigen vielfache Verbindungen untereinander.

* Man vergl. den von JOH. MILLER aus den *Ann. of the Lyceum of Nat. hist. Newyork, Vol. I. 1826.* in TIEDEMANN u. TREVIRANUS, *Zeitschr. für Physiologie.* Bd. IV. p. 206. mitgetheilten Auszug.

Der noch reichlicher als bei den Perennibranchiaten entwickelte Intervertebralknorpel (Fig. 5. *d*) erstreckt sich bis an die engste Stelle des Wirbelkörpercanals, nach innen überall dicht der Chordascheide (Fig. 5. *e*) aufliegend. Das histiologische Verhalten des Intervertebralknorpels ist folgendes: In einer hie und da faserigen, stellenweise aber auch ganz homogenen Grundsubstanz lagern Zellen von 0,015^m Grösse, bald einzeln, bald zu zweien oder auch in grösseren Gruppen. Nach aussen zu stehen sie etwas dichter, und hier ist zugleich dicht unter dem Knochen die Intercellularsubstanz verkalkt. Die Wandungen der Hohlräume, welche die Zellen beherbergen, zeigen sehr häufig concentrische Schichtungen, und geben so die Grenzen der in Intervallen gesetzten Ablagerung der Intercellularsubstanz zu erkennen. Auch um die grösseren Gruppen der Zellen, öfter aber noch um zwei beisammenliegende, trifft man durch undeutliche, halbverwischte Züge die von einer einzigen Zelle gelieferten Abscheidungen von Grundsubstanz, die dann noch die Theilungsproducte jener Zelle und deren specielle Abscheidungen umgibt. Ob der Intervertebralknorpel durch den ganzen Wirbel sich hindurch erstreckt, oder an der Mitte endet, ist mir nicht ganz gewiss geworden, doch habe ich dafür, dass er sehr weit gegen die Mitte ragt, die bestimmtesten Beobachtungen gemacht, da er auf senkrechten Querschnitten (Fig. 5) noch mit einer dünnen Schichte um das aus der Chorda hervorgegangene vertebrale Knorpelseptum wahrzunehmen ist.

Hinsichtlich der Chorda ist namentlich gegen die bei *Coccilia*, dann bei *Proteus* und *Menobranchus* unter den Perennibranchiaten getroffenen Verhältnisse der Umstand hervorzuheben, dass sie selbst nicht einmal an den erweiterten Abschnitten in unversehrtem Befunde zu treffen ist, da hier zahlreiche und sehr bedeutende, durch Einwachsen einzelner Intervertebralknorpeltheile erzeugte Längsfaltungen vorhanden sind, die von entsprechenden Verzerrungen des Chordagewebes begleitet werden. — Die Chordascheide, welche auch bei *Menopoma* durch die Mitte des Wirbelkörpers hindurchzieht, stellt eine feinstreifige, in Essigsäure sich nicht verändernde Membran vor, die am Intervertebralraum eine Dicke von 0,02^m besitzt, gegen die Mitte des Wirbelkörpers bis unter die Hälfte dieses Durchmessers sich verdünnt. Die äussere sehr zarte Schichte zeigt eine feine Längsstrichelung, zuweilen in dichten Bündeln oder Zügen, eine Erscheinung, die auf Behandlung mit *Natr. caust.* verschwindet. Dabei findet ein ganz unbedeutendes Aufquellen der Membran statt. Die innere Lamelle der Scheide ist völlig homogen. Sie zeigt an einzelnen Stellen eine Tendenz zum Zerfallen in zwei Lamellen, eine wirkliche durchgreifende Theilung ist mir jedoch nirgends zu Gesicht gekommen. Innerhalb der Scheide lagert eine granulöse Schichte, in der einzelne ovale Kerne sich erkennen lassen, sodass ich vermüthe, dass hier eine Lage von kleinzelligen Chorda-Elementen vorhanden war. Die übrige Chorda ist bis auf den vertebrale Chordaknorpel höchst unkenntlich, besteht aus einem Convolute zarter, häufig in Faserzügen angeordneter Lamellen, den Wänden der früheren Chordazellen. Auf Querschnitten zeigt die Chorda durch die eindringenden Längsfalten des Intervertebralknorpels eine unregelmässige sternförmige Figur.

Senkrechte, durch die Mitte des Wirbelkörpers geführte Querschnitte (Fig. 5. *f*) geben das Verhalten des Chordaknorpels. Es zeigt sich hier einmal nach innen vom knöchernen Wirbelkörper eine zum Theil verkalkte Knorpelschichte *d* als Fortsetzung des intervertebralen Stückes, dann folgt die Chordascheide, und endlich bis gegen die Mitte des Chordastranges vorragend, eine Anzahl von Knorpelzellen (*g*), um welche man abgesonderte Lamellensysteme in der mannichfachsten Combination trifft. Die Zellen messen 0,012—0,019^m und besitzen rundliche oder ovale Kerne. Die um die einzelnen Zellen lagernden oder mehrere gemeinsam umschliessenden Schichten »Knorpelkapseln« mancher Autoren sind hie und da äusserst scharf begrenzt, an anderen Stellen wieder so undeutlich, dass man sich schwer von dem Vorhandensein einer Schichtung überzeugen kann. Immer aber ist schon aus dieser Verschiedenheit des Zusammenhanges der Schichten zu ersehen, dass sowohl die deutlich geschichteten, als die mehr homogen erscheinenden Intercellularmassen nur eine Abscheidung der Zellen selbst sein können, und nicht Theile der in der innersten Kammer liegenden unversehrten Zelle selbst. Wo die von der Zelle abgeschiedene Substanz

die Contouren der Zelle, auch nachdem sie aus dem Organismus der Zelle geschieden ist, beibehält. bildet sie die sogenannten Knorpelkapseln; wo sie theils mit den schon früher von der ihr als Bildungs-herd dienenden Zelle oder von anderen Zellen abgeschiedenen Massen zusammenfließt, bildet sie die homogene Grundsubstanz des Knorpels.*

Dieses oben geschilderte Knorpelgewebe füllt nicht den ganzen Raum aus, sondern es lässt in der Mitte eine, auf senkrechten Querschnitten ramificirt erscheinende Stelle *g* frei, in welcher Reste der ursprünglichen Chorda sich nachweisen lassen. Dadurch ergibt sich, dass der Chordaknorpel nicht in der ganzen Dicke der Chorda entstanden sein kann, dass er vielmehr vom Umfange gegen die Mitte hin gewachsen sein muss, so dass er die Binnenchorda, ähnlich wie bei *Siredon*, bis auf jene Reste verdrängt.

IV. Vom Baue und der Entwicklung der Wirbel der Salamandrinen.

Die Entwicklung der Wirbelsäule geht in dieser Abtheilung der Amphibien nach einem, von dem der übrigen in keinem wesentlichen Punkte verschiedenen Modus vor sich, und dem entsprechend ist auch der Bau der fertigen Wirbel nur wenig ein anderer, auf keinen Fall ein wesentlich differirender von dem der anderen Amphibien, wenn er auch mehr von dem der ungeschwänzten Amphibien abweicht. Er nähert sich im Grunde am meisten dem Baue der Wirbel der Derotremen.

* Bei Prüfung solcher Knorpelformen kann man sich nur darüber verwundern, dass über die Beziehungen der Grundsubstanz des Knorpels die Gewebelehre es noch nicht zu einer übereinstimmenden Auffassung gebracht hat. Der Streit darüber, ob die geschichteten Formen der Grundsubstanz zu den Zellen selbst gehören, oder ob sie nur eine von der Zelle unabhängige Grundsubstanz seien, verliert gänzlich seine Spitze, sobald man weniger die formellen Zustände jener Substanz, als die Beziehungen zur Knorpelzelle ins Auge fasst. In dieser Hinsicht sind beide Formzustände gleich, beiderlei Grundsubstanzen sind intercelluläre, d. h. von der Zelle oder von den Zellen abgesonderte, und haben im einen Falle ebensowenig mit dem Organismus der Zelle zu schaffen, als im anderen. Die Verschiedenheit ist eine rein quantitative, in Beziehung auf die Cohärenz der abgesonderten Schichten, oder vielleicht auch auf die Zeitfolge der Schichtenabsetzung. Wo die Abscheidung continuirlich und in gleichartigem Materiale vor sich geht, wird die Intercellulärschicht homogen erscheinen; wo sie in einzelnen Folgen statthat, wird Lamellenbildung der Ausdruck dieses Vorgangs sein müssen. Freilich ist bei alledem nöthig, dass man über das, was man als »Zellmembran« zu fassen habe, im Reinen sei, und man darf von der Zelle getrennte, abgeschiedene Schichten nicht als Zellmembranen ansehen. Darin scheint KÖLLIKER zu fehlen, wenn er, wie in seinen »neuen Untersuchungen über die Entwicklung des Bindegewebes« die Knorpelzellen als »primordiale Zellen« mit »secundären Zellmembranen« ansieht, und die »Knorpelkapsel« für einen Theil der Zelle erklärt. In *statu nascendi* mag dies gehen, denn es ist ein Zustand denkbar (ja er muss existiren), in welchem das *Protoplasma* der Zelle an seiner Oberfläche mit der von letzterer sich abscheidenden Substanz in Verbindung ist, allein in dem, was als schon gebildete »Knorpelkapsel« erscheint, ist gar nichts vorhanden, was veranlassen könnte, sie in einen engeren Connex zur Zelle zu setzen, als jede andere Intercellulärschicht. Auch die Gründe, welche KÖLLIKER als Stützen seiner Ansicht anführt, scheinen mir nicht recht stichhaltig, und zwar vorzüglich deshalb, da sie das, was sie beweisen sollen, schon als bewiesen voraussetzen. Der erste Grund kann sogar als Beweis gegen die KÖLLIKER'sche Ansicht benutzt werden. Es wird da gesagt, dass der Zellenknorpel verschiedener Thiere nur aus Zellen ohne Grundsubstanz bestehe. Hier kann man dann fragen: Weshalb denn jenes Gewebe als Knorpel bezeichnet werde, wenn die Intercellulärschicht fehlt! Oder müssen die um die Zellen jenes Gewebes liegenden »Kapseln« doch als Intercellulärschicht gelten, damit das Gewebe sich in die Reihe der Bindegewebssubstanzen füge, dann können die »Kapseln« aber nicht »secundäre Zellmembranen« und zur Zelle gehörige Theile sein.

Auch wenn bei embryonalen Knorpelzellen die »Kapseln« früher auftreten als die Grundsubstanz, so brauchen sie deshalb doch nichts anderes zu sein als abgesonderte Intercellulärschicht. Der Umstand, dass die »Knorpelkapseln« mit der Bildung einer reichlicheren »Grundsubstanz« um die Zelle liegen zu bleiben scheinen, so dass die erstere sich jenseit der Knorpelkapseln bilden müsste, also in einer gewissen Unabhängigkeit von der Zelle, von der sie die Kapsel scheidet, aufträte, dieser Umstand kann keinesfalls für beweiskräftig gelten, denn er beruht auf einer nur hypothetischen Anschauung. Thatsächlich ist daran nur, dass bei wachsendem Hyalinknorpel um die Zellen kapselartige Lagen sich finden, und dass ausserhalb dieser Kapseln homogene Grundsubstanz liegt. Daraus folgt aber noch lange nicht, dass dieselben Kapseln, die an der jüngsten Knorpelform sich finden, fortauern und nach aussen hin Grundsubstanz absondern, denn ebensogut können sie untergehen, sich in die homogene Grundsubstanz selbst auflösen, nachdem ihr Platz um die Zelle durch neue »Kapseln« erfüllt ist.

Doch kehren wir wieder zur Thatsache zurück, zu jener nämlich, dass die Knorpelkapseln ausserhalb der Zellen liegen. Nennen wir nun Alles, was in Geweben ausserhalb von Zellen sich findet, Intercellulärschicht oder Grundsubstanz, so müssen auch die Knorpelkapseln zu dieser Substanz gerechnet werden.

Zur Untersuchung dienten mir die drei bei uns einheimischen Arten der Gattung *Triton* aus allen Entwicklungsstadien, dann von der Gattung *Salamandra* die Arten *S. maculata* und *atra*, von denen mir sowohl Larven als erwachsene Thiere zu Gebote standen. Ausserdem konnte ich noch *Bolitoglossa americana* prüfen. Bei allen aufgeführten Salamandrinen hat sowohl die Entwicklung als auch der Bau soviel Gemeinsames, dass es am passendsten ist, diese Verhältnisse auch gemeinsam darzulegen.

Die ersten Vorgänge sind mir bei *Triton* am bekanntesten geworden. Larven, deren hintere Extremitäten noch nicht entwickelt waren, zeigten die noch unveränderte Chorda vom Basilarknorpel an durch den ganzen Rumpfabschnitt des Rückgrates von gleicher Dicke hindurchziehend und erst im Schwanztheile sich allmählich verjüngend.

Die Chordascheide ist in ihren beiden Lamellen unterscheidbar. Die äussere ist eine ausnehmend feine homogene Membran, die bei der Isolirung sich in viele Falten legt. Sie umfasst die ums sechsfache dickere innere Lamelle. Um diese Chordascheide findet sich eine Schichte junger Zellen, die dicht aneinander gedrängt fast wie eine Epithellage sich ausnimmt. Es geht diese Schichte continuirlich in eine aus quergestellten spindelförmigen Zellen zusammengesetzte, den Rückgratcanal umschliessende Membran über, an welcher man von Stelle zu Stelle Verdickungen wahrnimmt, die da, wo sie der Chorda aufsitzen, am beträchtlichsten erscheinen. Diese spaugenartigen, von der Chorda sich erhebenden Stücke bestehen, an der Ansatzstelle besonders deutlich, aus grossen hellen Zellen mit rundem Kerne, die sich dicht berühren und sehr bald durch Abscheidung einer, wenn auch spärlichen Intercellularsubstanz sich als Knorpelzellen offenbaren, in der ganzen Bildung die Anlage eines Bogenstückes erkennen lassend. Mit dem Auftreten der Bogenstücke ist zugleich die erste Andeutung der Differenzirung der Wirbel gegeben. Die zweite nicht minder charakteristische erfolgt durch eine Verdickung der die Chorda umgebenden Zellschichte an gewissen Stellen. Immer genau zwischen zwei Bogenstücken wuchert der Zellenbeleg und bildet einen sanft nach aussen sich erhebenden Wulst, so dass die gesammte Chordaumhüllung regelmässig alternirende Anschwellungen und Verengungen zeigt, davon die letzteren der Ansatzstelle der Bogen entsprechen. Die Chorda selbst ist mit ihrer Scheide noch immer unverändert. Da wir schon jetzt die engeren, die Bogen tragenden Stellen des primordialen Rückgrates als den Wirbelkörpern entsprechend ansehen dürfen, so wird der dem äusseren Zellenbeleg angehörige Ringwulst einem intervertebralen Theile entsprechen müssen. In Mitte der Oberfläche des Ringwulstes gehen mit der allmählichen Erhebung Veränderungen der Zellen vor sich; es bildet sich eine, aus langgestreckten Spindelzellen bestehende Schicht, durch welche jeder Wulst der Quere nach in zwei Hälften getheilt wird. Nach innen zu gehen diese Zellen allmählich in rundliche Formen über, und die zunächst der Chordascheide liegenden, also die tiefste Lage des Wulstes bildenden sind sämmtlich von gleichartiger Beschaffenheit. Wir haben so um die Chorda ein, nach seinen verschiedenen Abschnitten, sowohl in der Dicke als auch in der Zellenbeschaffenheit differente Verhältnisse bietendes Rohr, welches mit den Bogenstücken in continuirlicher Verbindung steht. Wie am Rumpftheile die oberen Bogen, so verhalten sich obere und untere Bogen am Schwanztheile. Das gesammte aus jungem Gewebe gebildete Rohr betrachte ich als skeletbildende Schichte, zu der noch eine nicht scharf abgegrenzte äussere Lage von Zellen gehört, die erst später einige Selbständigkeit erlangt. Nun beginnt die Kalkablagerung. Es bildet sich zuerst eine ganz dünne Lage da, wo die Bogen aufsitzen, rings unter der skeletbildenden Schichte in einer von dieser abgeschiedenen homogenen Substanz (Taf. I. Fig. 8. *k*); von da an trifft die Verkalkung die spärlich zwischen den oberflächlichen Zellen des Ringwulstes lagernde Intercellularsubstanz, deren Vorhandensein eigentlich erst mit diesem Vorgange deutlich wird. Endlich scheiden auch die Bogenstücke eine dünne verkalkende Lage ab, durch die sie sich scharf von dem sie tragenden, die Chorda umhüllenden Rohre der skeletbildenden Schichte absetzen. Zwischen den Zellen der Bogenstücke bemerkt man nun auch in grösserer Ausdehnung deutlich eine dünne Lage von abgeschiedener Substanz, womit das Gewebe als Knorpel sich zu erkennen gibt. Als solcher manifestiren sich auch bald die den Ring-

wulst darstellenden Zellenpartieen, von denen nur die vorhin erwähnte oberflächliche Gürtelschichte in der langgestreckten Form ihrer Elemente junges Bindegewebe darzustellen scheint, jedenfalls aber durch den allmählichen Uebergang in die tiefe exquisite Knorpelschichte für die genetische Zusammengehörigkeit des Bindegewebes und Knorpels Zeugniß gibt. Die Verkalkung greift niemals auf die zuletzt erwähnte Gürtelschichte der Spindelzellen über, so dass durch diese immer eine deutliche Grenze zwischen je zwei bogentragenden Abschnitten gebildet wird. Ein jeder dieser Abschnitte stellt mit dem Bogen einen primordialen Wirbel vor. Jeder Wirbelkörper wird von der noch gleichmässig dicken Chorda durchsetzt, und besitzt eine äussere, in Gestalt eines Doppelkegels geformte dünne Knochenhülle, die durch die obengeschilderte Verkalkung zu Stande kam. Wo beide Kegel zusammenstossen, sitzen die Bogenstücke auf, und am weiteren Ende (der Kegelfasis) schiebt sich die Hälfte eines knorpeligen Ringwulstes unter jeden Kegelmantel ein und füllt den zwischen ihm und der Chordascheide liegenden Raum. So finden sich in diesem frühen Stadium die bleibenden Zustände von *Menobranchus* gegeben.

Es geht aus dem früher Gesagten, wie ich glaube, klar genug hervor, dass die Doppelkegelform des primordialen Wirbelkörpers von dem Auftreten eben jener Knorpelschichte abhängig ist. Ist der Wirbelkörper erkannt, so kann auch die Deutung der oberflächlichen queren, nicht verkalkenden Zellenschichte als Intervertebralligament nicht ausbleiben, und der darunterliegende, nach vorn und hinten sich ausdehnende Knorpelring darf als Intervertebralknorpel bezeichnet werden.

Mit nur geringen Veränderungen verbleibt der Zustand der Wirbelsäule bis zur völligen Entwicklung der Extremitäten der Larve. Nur die ringförmige Knorpelschichte (Intervertebralknorpel) hat sich zwischen je zwei Wirbelkörpern stärker entwickelt (Taf. I. Fig. 7. *lwk*), und die Chorda an der betreffenden Stelle etwas eingeschnürt. Dieses, bei älteren Larven noch deutlichere Verhältniss bewirkt, dass die Chorda in der Mitte der Länge des Wirbelkörpers, so weit ihre Scheide nur an die verkalkte Schichte grenzt, ihr früheres Volum beibehält, dicker erscheint, und immer zwischen zwei Wirbeln am meisten comprimirt ist (Taf. I. Fig. 7.).

Die nun folgenden Vorgänge beruhen theils in Veränderungen der intervertebralen Knorpelmasse, theils in Veränderungen der Chorda, theils selbst in Veränderungen, die auf der Aussenfläche des Wirbelkörpers und an den Bogenstücken stattfinden.

Die letzte Kategorie umfasst die am wenigsten wichtigen Umwandlungen. Was zuerst die Bogenstücke anlangt, so treten deren knorpelige Anlagen oben in der Medianlinie zusammen und führen so den Bogen selbst zum Schluss. Bei neugeborenen Salamandern (*S. maculata*) ist dies bereits erfolgt (Taf. I. Fig. 8. *a*), ebenso ist bei diesen die Intercellularsubstanz reichlich abgeschieden und das Gewebe der Bogen stellt schönen Hyalinknorpel dar. Querfortsätze und Gelenkfortsätze, die bei *Triton*larven von 1 Zoll Länge (Larven von *Tr. cristatus*) schon vorhanden sind, fehlen bei den neugeborenen Salamandern noch gänzlich. Nur ein an der Aussenfläche der oberen Bogen, nahe an der Basis sich zeigendes Höckerchen kann als erste Anlage des Querfortsatzes genommen werden. An der Vereinigungsstelle beider Hälften zieht sich der Bogen nach hinten und vorn in einen Fortsatz aus, so dass sämtliche Bogen oben in der Medianlinie nicht weit von einander entfernt sind. Indem dieser mittlere obere Theil des Bogens allmählich mehr in die Breite wächst, nähern sich die Bogen je zweier benachbarter Wirbel, und es tritt endlich an jeder Seite ein Uebereinanderwachsen auf, welches die Bildung der Gelenkfortsätze einleitet. Die Gelenke an den Bogen sind somit nicht eigentlich Differenzirungsproducte von Knorpelmassen, denn es sind die Bogen je zweier Wirbel zu keiner Zeit *in continuo* des Knorpels untereinander verbunden.* Von der verkalkten dünnen Corticalscheide des Körpers sind die Bogen noch längere Zeit ebenso scharf als vorher abgesetzt. Die

* Dadurch unterscheiden sich die Articulationen der Bogen von allen übrigen Gelenkbildungen des Körpers, bei denen überall ein continuirlicher Knorpel der Gelenkdifferenzirung vorausgeht.

Veränderungen dieser Schichte werden vorzüglich durch die sie bedeckende junge Gewebsschichte geleitet, die in gleicher Weise auch die knorpeligen Bogen überzieht. Der anfänglich sehr fragile Doppelkegel, der nur aus einer äusserst dünnen ossificirten Knorpelschichte gebildet wird, bedeckt sich mit einer immer mehr wachsenden Schichte von Faserknochen, der von aussen her sich ablagert, und zugleich den Wirbelkörper auch nach der Längsaxe vergrössert, indem an beiden Enden dieser Schichte gleichfalls ein Wachstumsprocess eingeleitet ist. Es findet dieser letztere Vorgang in und auf dem vorhin als Intervertebralligament bezeichneten Faserzellenringe statt. An der vorderen wie an der hinteren Grenze dieses Ringes entstehen immer neue, jedoch mehr indifferente Zellen, die je nach vorn und hinten sich dem bezüglichen Wirbelkörper zuordnen, eine Grundsubstanz abcheiden und mit dieser schliesslich in Knochengewebe übergehen. Die ursprünglichen Bindegewebszellen werden zu Knochenzellen. Schon vorher haben sie sich in die Länge gestreckt und nehmen mit der Faserrichtung der Grundsubstanz gleichen Verlauf. So vergrössert sich der Wirbelkörper von zwei Seiten her in die Länge und allseitig in die Dicke, wobei sich auch der Bogen in engere Beziehungen zu ihm setzt, indem er von einer gleichen Faserknochenschichte mit allen seinen inzwischen gebildeten Fortsätzen allmählich umhüllt wird. Da dies Verhältniss erst nach der Entstehung der Gelenkfortsätze auftritt, so werden die einander berührenden Flächen nicht mit überzogen, sondern bleiben knorpelig. Bei anderthalbzölligen Larven von *Triton cristatus* ist der Faserknochenüberzug über den gesammten Wirbel schon von ansehnlicher Dicke. Innerhalb der Bogen ist aber noch der ursprüngliche Knorpel vorhanden.

Während so das Innere des primordialen Wirbelkörpers beim Aufbaue des faserknochigen Theiles des definitiven noch in keiner Weise sich betheiligt, sieht man mit diesem Geschäft ausschliesslich die äussere, das gesammte primordiale Rückgrat überkleidende Schichte betraut. Ist dies nun ein Gewebe *sui generis* oder ist es von anderem in Faserknochen übergehenden Gewebe nicht verschieden? So sehr man auch geneigt ist, aus bestimmten Beziehungen einer Gewebsform ihr gewisse, nicht ausschliesslich aus dem anatomischen Thatbestande hervorgehende Attribute beizulegen, so wenig vermag ich hier in dem vorliegenden Gewebe etwas anderes zu erkennen, als junges Bindegewebe. Eine weiche, kaum Andeutungen von Fasern enthaltende Grundsubstanz umschliesst spindelförmige oder seitlich ramificirte Zellen, die durch die Verbindung der Grundsubstanz mit Kalksalzen zu Knochenkörperchen werden. Indem die innerste Lage dieser Schichte sich an dem Wirbel anbildet, vermehrt die äussere ihre Elemente, um wieder eine innere Lage zur Ossification abzugeben. Der ganze Vorgang ist kein anderer, als der auch weit ins spätere Leben sich fortsetzende der Periostverknöcherung. Es darf daher auch kein Anstand genommen werden, das denselben Vorgang von vorn herein einleitende Gewebe als dem Perioste entsprechend anzusehen. Wenn das in dieser späteren Periode schon in bestimmter Richtung differenzirte Gewebe der skeletbildenden Schichte in der Form des »Bindegewebes« auftritt, so kann man fragen, ob auch den früheren Zuständen diese Bezeichnung werden könne, ob die skeletbildende Schichte niemals etwas anderes sei, als Bindegewebe. Der Ausfall der Antwort ist natürlich davon abhängig, was man unter Bindegewebe verstehe. Fasst man es in engerem Sinne, wie es von Bruch zu geschehen scheint, so ist allerdings für die skeletbildende Schichte die Bezeichnung »Bildungsgewebe« passender, da aus jener Schichte gar mancherlei Gewebe hervorzugehen bestimmt sind. Bedenkt man aber hierbei die Rolle, welche das »Bindegewebe« im engeren Sinne selbst im fertigen Organismus zu spielen hat, wie auch aus ihm gar verschiedene Gewebe hervorgehen, wenn wir deren Entstehung auch als »abnorm« oder »pathologisch« zu bezeichnen pflegen, so dünkt es mich doch nicht so sehr verfehlt, wenn die »skeletbildende Schichte« als jungem Bindegewebe entsprechend angesehen wird. Knorpel und Knochen sind eben doch immer die Haupttheile, die aus jener Schichte hervorgehen.

Das anfänglich um die Chorda lagernde Gewebe, welches als skeletbildende Schichte bezeichnet wird, hat sich so nach zweifacher Richtung differenzirt. Ein zwischen je zwei Wirbelkörpern sich ent-

wickelnder Theil geht in Knorpel über — Intervertebralknorpel (Taf. I. Fig. 7. *Irk*) —, ein anderer, der den Intervertebralknorpel überzieht, und sich über den übrigen, die Mitte des Wirbelkörpers einnehmenden Theil der Chorda continuirlich hinwegsetzt, wird zu faserigem Bindegewebe, welches theils verknöchert die doppelkegelförmige Scheide des Wirbelkörpers darstellend, theils nicht ossificirt je zwei Wirbel verbindet (Intervertebralligament).

Wenn auch das Geschilderte mit manchem von anderer Seite her schon längst bekanntem übereinstimmt, so muss ich doch daraus einen Umstand hervorheben, der noch nicht näher gewürdigt wurde. Es ist dies das Vorkommen einer dünnen, spröden und völlig homogenen Knochenlamelle um die Mitte des Wirbelkörpers. Sie ist allseitig scharf begrenzt und bildet gewissermaassen das erste Skelet des Wirbels selbst, da sich erst auf sie die ossificirenden Bindegewebslamellen ablagern, mit denen sie durchaus nicht verwechselt werden darf, da sie niemals geformte Elemente umschliesst. Nach vorn wie nach hinten, also auf die Oberfläche der betreffenden Intervertebralknorpel hin, schliesst sich an sie eine oberflächliche Lage von platten Knorpelzellen mit ossificirter Grundsubstanz. Diese Erscheinung ist durchaus keine vereinzelte. Auch an anderen Skelettheilen der Amphibien (ob noch weiter verbreitet, ist mir unbekannt) bildet eine, die primordiale Knorpelanlage umgebende, gleichfalls völlig homogene Lamelle den Vorläufer der sich erst später auf ihr ablagernden Knochensubstanz. An den Röhrenknochen der Triton- und Salamanderlarven ist dies besonders gut zu beobachten. Die Lamelle ist sehr spröde, zerbricht auf Druck wie Glas in scharfkantige Scherbehen, und erreicht hier sogar einen ziemlichen Dickedurchmesser. Sie scheint ein Absonderungsproduct des Periosts zu sein, trennt sich übrigens von diesem kaum schwerer als vom unter ihr liegenden Knorpel.*

Wichtige Veränderungen geht der von mir als »Intervertebralknorpel« bezeichnete, sehr frühe sich selbständig entwickelnde Theil der »skeletbildenden Schichte« ein. Tritonen und Salamander verhalten sich auch hier gleich. In jenem Stadium, wo sein Dickedurchmesser etwa dem der von ihm eingeschnürten Chorda gleichkommt, sind seine Zellen völlig gleichartig, und nur nach der Oberfläche hin zeigen sie insofern einige Verschiedenheit gegen die tieferen inneren Schichten, als sie mehr flach oder plattenförmig sich darstellen, wie sie denn auch an dem Interstitium zweier Wirbelkörper, wo sie in das diese oberflächlich verbindende Bindegewebe continuirlich übergehen, solche Formen aufweisen. Es tritt nun ganz allmählich einige Differenzirung ein, begleitet von einem beträchtlichen Längenwachstume der Intervertebralknorpel, wodurch unter der, gleichfalls in die Länge auswachsenden Faserknochenscheide eines Wirbel-

* Bei Erwähnung einer ossificirenden dünnen Lamelle, in welcher keine Formelemente unterscheidbar sind, will ich einer, die Zahnbildung der Amphibien betreffenden Beobachtung gedenken, die mit der Erscheinung einer homogenen Knochenlamellenbildung einigen Zusammenhang besitzt.

Untersucht man das sogenannte Zahnskelet der Schleimhaut der Mundhöhle junger Tritonen und Salamander (Vergl. REICHERT, Vergleichende Entwicklungsgeschichte des Kopfes der nackten Amphibien. Königsberg, 1838. pag. 449.), so findet man jedes Zähnchen als eine papillenartige, conische Vorrangung geformt, die an der Spitze durch Kalkaufnahme solidificirt ist, gegen die Basis zu in eine weiche homogene Lamelle übergeht. Die letztere ist etwas dünner als die verknöcherte Spitze des Zähnchens, verbindet aber die einzelnen Zähnchen untereinander. Im Inneren jedes Zähnchens findet sich eine einzige relativ grosse Zelle mit wenig scharf abgegrenztem Protoplasma, und einem ansehnlichen grossen Kerne. Sehr deutlich finde ich dies Verhältniss besonders bei Salamanderlarven. Mit dem Wachstume der Zähnchen vergrössert sich ihre Basis etwas und verdickt sich die Wandung von der Spitze her, und zugleich treten zarte Canälchen in der Zahnsubstanz auf. Diese laufen nach aussen zu fein aus, und öffnen sich nach innen gegen den von der erwähnten Zelle eingenommenen Hohlraum. Die Verdickung der Zahnsubstanz gibt sich in Schichtungen zu erkennen, die von innen her, also von der durch die Zelle erfüllten Zahnhöhle aus abgesetzt werden. Somit ist jedes dieser Zähnchen das Abscheideproduct einer Zelle, und es zeigen diese Gebilde ganz analoge Verhältnisse wie die sogenannten Hornzähnchen der Froschlaven, deren Entstehung als Abscheidungen von Zellen schon lange bekannt ist. Es ist übrigens, wie vielleicht überflüssig ist besonders zu erklären, ausser der Art der Genese durchaus keine morphologische Verwandtschaft zwischen jenen beiden Bildungen vorhanden, denn die Hornzähnchen der Frösche sind vergängliche Epidermoidalbildungen; die Zahngruppen in der Mundschleimhaut der Larven von Salamandrinen sind ihrem Wesen nach definitive, dem Kopfskelete zugehörige Einrichtungen, was ich hier nur in der Kürze anderen Auffassungen gegenüber bemerken will.

körpers von vorn wie von hinten her eine nicht unbeträchtliche Masse von Knorpel jedem Wirbel zugetheilt wird. Die Beschaffenheit des Knorpels ist dabei eine andere geworden. In der vorderen Hälfte desselben erscheinen die Zellen grösser und die Intercellularsubstanz spärlicher, während am hinteren Abschnitte das frühere Verhältniss obwaltet. Reiche Theilungen zeigen jedoch, dass nichts desto weniger hier ein lebhafter Bildungsprocess obwaltet. Dadurch ist die, in den hinteren kegelförmigen Abschnitt eines Wirbelkörpers einragende und ihn füllende vordere Hälfte des Intervertebralknorpels von der, den vorderen Abschnitt des nächstfolgenden Wirbelkörpers ausfüllenden hinteren Hälfte unterscheidbar geworden. Bei Tritonen tritt dieser Vorgang früher ein als beim Salamander, indem erstere noch während des Larvenzustandes, letztere erst nach demselben die Trennung erkennen lassen.

Die Scheidung des Intervertebralknorpels in je zwei verschiedenen Wirbeln zufallende Parteen geht nur an den Formelementen vor sich, die Grundsubstanz ist zwischen beiden Parteen continuirlich. Die vordere Hälfte zeigt sich mit dem allmählichen Wachstume als die kleinere, die hintere als die grössere (Taf. II. Fig. 2. *lck*). Die erstere besitzt polyedrische Knorpelzellen mit spärlicher Intercellularsubstanz, so dass letztere auf dem Durchschnitte sich wie ein netzförmiges Maschenwerk darstellt. Nach vorn scheidet sich diese Partie in concaver Begrenzung von der convex in sie eingreifenden durch reichere hyaline Grundsubstanz ausgezeichneten hinteren Partie. Die runden oder ovalen Zellen liegen hier beim gefleckten und beim schwarzen Salamander bis weit über das Larvenstadium hinaus ohne regelmässige Anordnung, und bieten bei der erstgenannten Species erst im völlig erwachsenen Zustande des Thieres eine bestimmte Gruppierung, indem sie nach hinten zu in Längsreihen sich zeigen, nach vorn dagegen, dicht an der Grenze gegen die vordere Knorpelpartie in, der Quere nach angeordneten Gruppen sich vorfinden. An vier Zoll langen Exemplaren des schwarzen Salamanders habe ich diese, eine bestimmte Wachstumsrichtung andeutende Anordnung vermisst und die Zellen in indifferenter Lagerung, entsprechend der früheren Bildungsform, angetroffen.

Die vordere Hälfte des Intervertebralknorpels verkalkt zum grossen Theile und bildet so eine solide Pfanne für den sich an sie anfügenden, dem nächsten Wirbel zugetheilten, knopfförmigen Vorsprung, der durch die grössere hintere Hälfte des ursprünglichen Intervertebralknorpels dargestellt wird. Die Verkalkung erfolgt noch während des Larvenstadiums, und zwar in der letzten Periode desselben, mit der beginnenden Rückbildung der Kiemen, bei *Triton* relativ früher als bei *Salamandra*. Nach Entfernung des Kalkes mittels Säuren erscheint der Knorpelknochen gegen den unverknöcherten Knorpel trübe und ziemlich scharf abgesetzt, ohne dass jedoch eine wirkliche Continuitätstrennung bestände.

Im ferneren Verlaufe der Entwicklung und Ausbildung des Thieres treffen wir erstlich Wachstumserscheinungen des Knorpels und zweitens weitere Veränderungen der Elementartheile desselben. Die ersteren gehen vorzugsweise in dem hyalinen vorderen Theile des Wirbelkörpers vor sich, so dass sich derselbe immer beträchtlicher vorwölbt, und nicht nur von der concav abgegrenzten ossificirten Knorpelpartie des nächst hinteren Wirbelkörpers, sondern auch von der faserknochigen Umbüllung des Wirbelkörpers umfasst wird. Durch Verkalkung der Grundsubstanz tritt nun auch an der hinteren Partie des Intervertebralknorpels, also im vorderen Abschnitt eines Wirbelkörpers, Solidification ein, die jedoch von keiner langen Dauer ist, da bald nach beendigtem Larvenleben die Knorpelzellen, von denen je eine eine Höhle füllt, sich vermehren, und dann unter Resorption der verkalkten Scheidewände sich in Fettzellen umwandeln. Diese füllen so anfänglich kleinere, dann durch Zusammenfliessen mehrerer, immer grösser werdende Höhlen, welche endlich eine kaum mehr in einzelne Gruppen auflösbare, den vorderen Kegel eines Wirbelkörpers füllende Masse darstellen, die mit einzelnen Zügen noch weiter nach vorn in den hyalin gebliebenen Gelenkkopftheil des Intervertebralknorpels übergreift. Die Fettzellen sind oval oder rundlich, meist durch enge Aneinanderlagerung polyedrisch geformt. Sie messen 0.05—0.07^m. Ihr Inhalt ist intensiv gelb oder gelbbraun gefärbt.

Die Veränderungen, welche bei allen diesen Vorgängen die Chorda eingeht, sind theils active, theils passive. Die letzteren werden fast ausschliesslich bedingt durch das Einwachsen des Intervertebralknorpels, womit am intervertebralen Theile der Chorda eine Einschnürung erfolgt, während an dem, der Mitte eines Wirbelkörpers entsprechenden Theile die Chorda ihren anfänglichen Durchmesser auch später noch fort behält. Die intervertebrale Beschränkung eines jeglichen Knorpels, der niemals den nächsten erreicht, conservirt einen Theil der Chorda, und wird noch unterstützt durch die frühe Bildung einer dünnen Knochenlamelle, die hier dicht auf die Chordascheide sich ablagert. Der zu längerer Dauer bestimmte Chordatheil (Taf. I. Fig. 9. *Ch*) misst anfänglich ein Drittel der Länge eines Wirbelkörpers. Mit der Zunahme des Intervertebralknorpels (*a b*), der die Vergrösserung eines Wirbelkörpers an seinen beiden Enden bewirkt, bleibt jener Chorda-Abschnitt zurück und nimmt nur ein Viertel, später sogar ein Sechstel der Wirbelkörperlänge ein. Nach vorn wie nach hinten geht von da aus ein dünner Zug (*Ch'*), der die einzelnen vertebrales Chordapartien unter einander verbindet und so bei relativ weit entwickeltem Rückgrate die Continuität des Chordastranges fort erhält. Das nach vorn abgehende Stück der Chorda verdünnt sich bei seinem Verlaufe durch den Hyalinknorpel (*b*) ansehnlich, die Scheide ist in viele Längsfalten gelegt, und namentlich die äussere Lamelle der Scheide zeigt auf dem Querschnitte zahlreiche und zierliche Kräuselungen. Beim Austritte aus dem Hyalinknorpel verdickt sich der Chordastrang wieder, und tritt mit einer ansehnlichen Anschwellung, die jener inmitten des Wirbelkörpers nahebei gleichkommt, in den durch verkalkten Knorpel (*a*) gefüllten hintern Abschnitt des nächst vorderen Wirbelkörpers ein. Darauf folgt eine neue Verengung, die schliesslich in den hinteren Theil des nächst vorderen vertebrales Chordastückes übergeht. Im Intervertebralknorpel und dessen Derivat zeigt die Chorda somit zwei engere Strecken, zwischen denen eine weitere liegt. Da wir alle Chorda-Einschnürungen vom umliegenden Gewebe zu Stande gebracht ansehen müssen, so wird die erweiterte Stelle einer Knorpelpartie entsprechen, an welcher das Wachsthum weniger intensiv vor sich ging. Es trifft dies genau auf den verkalkenden vorderen Abschnitt des Intervertebralknorpels, der für den hinteren eine Art von Pfanne bildet. Die letztere stellt streng genommen keine einfache Vertiefung dar, sondern eine ringförmige Concavität, durch deren erhabene, in den hyalinknorpeligen Gelenkkopf eingesenkte Mitte der Chordastrang aus dem Hyalinknorpel in den verkalkten Knorpel eintritt. Längsschnitte, mögen sie horizontal oder vertical geführt sein, zeigen daher immer zwei Gelenkköpfe und zwei Pfannen vorgebildet. So verhält es sich bei *Salamandra*.

Um Einiges verschieden von dem so eben Geschilderten gestaltet sich die Chorda bei *Triton*. Das vertebrales, d. h. das inmitten der Länge eines Wirbelkörpers lagernde Stück der Chorda bleibt auch hier in seinem Volum unverändert, allein es setzt sich diese Strecke weiter nach vorn und hinten in den intervertebralen Knorpel fort und geht dann in die nächstfolgenden Wirbel über, ohne die oben angeführte zweite Erweiterungsstelle zu zeigen. Die engste Stelle liegt auch bei *Triton* im Knorpel, der den Gelenkkopf vorstellt. Sobald die Chorda in den Pfannentheil des nächst vorgehenden Wirbels eingetreten, erweitert sie sich sogleich bis in die vertebrales Partie, so dass die bei *Salamandra* getrennten Erweiterungen bei *Triton* unmittelbar in einander übergehen.

Wie das Wachsthum der gesammten Knorpelmasse verengernd auf die Chorda wirkt, so kann auch durch einzelne Knorpelzellen ein ähnlicher, natürlich untergeordneter Effect erzielt werden. Man sieht so, besonders schön bei *Sal. maculata*, wie einzelne Zellen des Knorpels für sich die Chorda einbuchten, so dass der Durchschnittrand der Chordascheide eine wellig gebuchtete oder sogar zackig gestaltete Linie darstellt. Auf Querschnitten repräsentirt dann die Chorda eine unregelmässig sternförmige Figur.

Wenden wir uns nun zu den Veränderungen, die durch die Chorda selbst eingeleitet werden, so müssen wir zuerst den Bau der Chorda näher ins Auge fassen. Sie besteht aus der Scheide (Taf. I. Fig. 7. 8. *Cs*) und dem eigentlichen Chordagewebe (*Ch*). Die Scheide setzt sich wieder aus zwei Lamellen zusammen, von denen die äussere eine dünne, nur bei *Sal. atra* etwas stärkere homogene Membran darstellt, die eine

sehr beträchtliche Resistenz äussert. Sie liegt der innern Lamelle auf, hebt sich aber an den eingeschnürten Stellen der Chorda in zahlreichen, oft nur wie feine Streifen sich ausnehmenden Längsfaltungen etwas ab, wie auf Querschnitten ersichtlich ist, wo sie in zierlichen Kräuselungen die innere Lamelle umzieht. Die innere, um Vieles stärkere Lamelle ist ebenfalls homogen, und entspricht in ihrer ganzen Erscheinung einer sogenannten Glashaut. Sie adaptirt sich den Einschnürungen der Chorda besser und bildet dabei nur sehr seichte und spärliche Faltungen.

Die in ihren allgemeinen Verhältnissen bekannten Zellen der Chorda bilden im ersten Larvenstadium einen in seiner ganzen Länge sich völlig gleich verhaltenden Strang. Sie messen bis zu 0,035^m und zeigen sich meist länglich gestaltet mit polyedrisch abgeplatteten Wandungen. Diese gewöhnlich als Zellmembranen geltenden Wände sind nach meinem Dafürhalten nur eine dünn abgesonderte Substanzschichte, die innen noch eine besondere, der eigentlichen Zelle angehörige Protoplasmaschichte liegen haben, welche jedoch nur um den wandständigen Kern einige Dicke besitzt. Das Innere füllt ein wasserklares Fluidum. Nach aussen, dicht unter der Scheide liegt eine besondere Schichte (Taf. I. Fig. 8.) von platten kleineren Zellen, die noch kein Fluidum enthalten, sondern nur aus dem Protoplasma zu bestehen scheinen.

Sobald die Einschnürung der Chorda beginnt, werden alle dem bezüglichen Chorda-Abschnitte angehörigen Zellen comprimirt und durch das zugleich stattfindende Längewachstum ausgezogen. In den späteren Larvenstadien ist daher an diesen Stellen nur wenig von dem Chordagewebe zu sehen und man bemerkt nur einen von der Chordascheide umgebenen Strang von zerknitterten Membranen (Taf. II. Fig. 2. 3.). Nur wenige von ihnen lassen die frühere Form wahrnehmen.

Anders verhält es sich mit den Stellen, an denen die Chorda gar nicht oder nur wenig eingeschnürt wird. Bei älteren Larven von *Salamandra maculata* fand ich, wie die bisher indifferent gebliebene äussere Lage der Chordazellen sich in Weiterentwicklung setzt. Die Zellen wachsen, scheiden eine weiche Umhüllung ab, an die immer neue Schichten von innen sich ablagern, bis sich schliesslich um jede Zelle eine Kapsel von ansehnlicher Dicke gebildet hat (Taf. II. Fig. 1. 2. 3. *Ch.*). Theilungen der Zellen haben dann denselben Vorgang im Gefolge und so entstehen Kapselsysteme, die, von der Wand der Chorda aus entstanden, die übrige Chordamasse in einen Axenstrang (Taf. II. Fig. 2. *Ch'*) zusammendrängen. Die comprimirt Chorda zieht sich auch noch eine Strecke weit über den Bereich der genannten Kapseln hinaus in den peripherisch unveränderten Abschnitt der Chorda. Auch noch bei Thieren, welche die Larvenperiode schon länger überschritten, so bei Salamandern von 3 Zoll Länge, finde ich diese Umwandlungen der Elemente eines Chorda-Abschnittes aufs Deutlichste, und vermag sowohl durch Längen- als Querschnitte mich aufs Bestimmteste zu überzeugen, dass es sich hier um einen, innerhalb der Chordascheide verlaufenden Process handelt. Die Chordascheide (Taf. II. Fig. 1. 2. 3. *Cs.*) kann an dieser Stelle immer bis dicht unter den Faserknochenüberzug (*k.*) des Wirbelkörpers verfolgt werden. Da in der Mitte des betreffenden Chordastückes die Chordazellen immer comprimirt sind, alle Zeichen eines von aussen auf sie einwirkenden Druckes tragend, da ferner von jungen Chordazellen an der Peripherie nichts mehr aufzulinden ist, so schliesse ich, dass eben jene Kapseln erzeugenden Zellen die Derivate der peripherischen Chordazellen sind, die hier eine selbständige Entwicklungsrichtung genommen.

Hinsichtlich der Bedeutung dieser, in ganz analogen Verhältnissen, wie bei *Menobrachus* und *Melopoma* sich zeigenden Gebilde, kann wohl kein Zweifel obwalten, dass wir sie dem Knorpelgewebe anzureihen haben. Sie schliessen sich an jene Formen an, bei denen die Intercellularsubstanz für jede Zelle gesondert bleibt, und auch die jedesmaligen Abscheidungen häufig als besondere Schichten später noch sich unterscheiden lassen. Weniger deutlich sind die Schichtungen bei *Salamandra atra*, so dass hier fast ganz reiner Hyalinknorpel zu Stande kommt. Auch bei *Triton T. cristatus* u. *taeniatus* ist die Intercellularsubstanz, wenn auch erst in den späteren Stadien, homogen, und die grossen polyedrischen Zellen sind nur wenig von denen des Intervertebralknorpels verschieden. Wie früher im Intervertebralknorpel, so ist jetzt in diesem,

innerhalb der Chordascheide entstandenen Knorpel ein lebhafter Vermehrungsprocess der Zellen zu beobachten, so dass (bei *Triton*) bis zum Ende der Larvenperiode eine ansehnliche, fast den vierten Theil der Länge eines Wirbelkörpers einnehmende Knorpellage (Taf. II. Fig. 3. *Ck*) zu Stande kömmt, die von der Peripherie gegen die Mitte einwachsend, einen immer dünner werdenden Straug zerstörter Chordazellen umfasst, bis auch dieser zuletzt schwindet, und reiner Knorpel mit netzförmiger Grundsubstanz die ganze Mitte des Wirbelkörpers erfüllt.

Auch an den stark eingeschnürten Stellen der Chorda entsteht durch einen ähnlichen Vorgang Knorpel, wie Querschnitte auf das Ueberzeugendste lehren, so dass nur noch vor und hinter dem Mittelstücke bei *Triton* die ursprünglichen Chordazellen zu finden sind. Der aus dem comprimierten Reste der Chorda gebildete, faserig erscheinende Strang geht an den knorpelerzeugenden Stellen im Verlaufe der Entwicklung verloren.

So geht also auch hier aus der Chorda entschiedener Knorpel hervor, und zwar nicht nur an einer einzigen Stelle im Wirbelkörper, wie ich früher nach Untersuchungen an älteren Thieren angeben musste, sondern er bildet sich ausserdem noch an mehreren Stellen, wenn auch nicht so mächtig als da, wo die nicht verengerte Chorda den freiesten Spielraum bot.

Das weitere Schicksal theilt der Chordaknorpel mit dem Intervertebralknorpel, von dem er sich nur durch seine Entstehung und durch grössere Weichheit der Intercellularsubstanz unterscheidet. Die Veränderungen treten erst nach der Larvenperiode ein; wir wollen sie mit anderen sie begleitenden Vorgängen betrachten.

Die Verwandlung der Knorpelzellen in Fettzellen, deren schon früher gedacht ward, beschränkt sich nicht allein auf den vorderen Theil eines Wirbelkörpers, sondern sie greift auch auf die Mitte desselben über und es sind bald auch einzelne Zellen des Chordaknorpels in demselben Prozesse begriffen. Die Chordascheide verbindet sich schliesslich innig mit der Grundsubstanz des Knorpels, so dass die innere Lamelle gar nicht mehr, die äussere nur auf Strecken wahrzunehmen ist, und bald fliessen die Fettzellengruppen des Chordaknorpels mit denen des Intervertebralknorpels zusammen. So entsteht bei *Sal. atra* eine in der vorderen Hälfte des Wirbelkörpers sich ausdehnende Fettmasse, in welche man den comprimierten Chordastrang von vorn her eintreten sieht, während hinter der Fettzellenmasse noch ein kurzes Stück verknoorpelter Chorda hervorsieht. Dieses letztere setzt sich in ein etwas weiteres Stück unveränderter Chorda fort, die aus dem Pfannentheile des Knorpels verengert in den Kopftheil des nächstfolgenden Wirbels übergeht, um dort wieder in die Fettzellenmasse sich einzusenken. Von dem mittleren Chordaknorpel ist nichts mehr nachzuweisen. Es sind Fettzellen mit dazwischengelagerten indifferenten Zellen (embryonale Markzellen) an seine Stelle getreten. Auch bei *Triton* findet sich im ausgebildeten Zustande des Thieres eine ähnliche centrale Fettmasse, nach vorn in den Gelenkkopf, nach hinten bis dicht an die Pfanne sich erstreckend. Zwischen diesen bemerkt man aber noch Markräume mit jungen Zellen gefüllt, und von einigen concentrisch geschichteten Knochenlamellen umgeben. Derartige Bildungen gehen immer vom mittleren Theile des Wirbelkörpers aus und stehen mit der äusseren Knochenschichte in unmittelbarem Zusammenhange. Bei alten Exemplaren von *Triton* erstrecken sie sich nach beiden Enden des Wirbelkörpers, so dass vom Intervertebralknorpel nur noch eine dünne Lage bleibt. Bei *Salamandra maculata* glaube ich beobachtet zu haben, dass die Markraumbildung von aussen her erfolgt, und dass nach durchbrochener äusserer Knochenlage die Canäle auch im Innern sich fortsetzen. Damit werden die letzten Spuren der vertebralen Chorda vertilgt, und es bleiben nur noch im Intervertebralknorpel, sowohl im Pfannen- als Gelenkkopftheile, die gleichfalls zum grossen Theile in Knorpel umgewandelten Chordareste bestehen, von denen das, den hyalinen Gelenkkopf durchziehende Stück bereits von KOLLIKER erkannt wurde.

Was die Verbindung zweier Wirbelkörper unter sich betrifft, so ist diese anfanglich durch das Auftreten des, zwei Wirbeln angehörigen Intervertebralknorpels eine äusserst innige. Eine Trennung existirt nur ganz äusserlich. Später zeigt sich die Vereinigung in folgender Weise: Erstlich wird sie durch das,

die Faserknochenscheiden vereinigende Intervertebralligament, zweitens durch den Intervertebralknorpel, und drittens durch den, letzteren durchziehenden Chordarest vermittelt. Der Intervertebralknorpel verbindet auch im erwachsenen Thiere beide Wirbel, ungeachtet seiner Differenzirung in ein vorderes Pfannenstück und ein hinteres Gelenkkopfstück, denn beide sind nur durch verschiedene Gestaltung ihrer Zellen verschieden, während die Grundsubstanz sich continuirlich von einem Stücke auf das andere fortsetzt, und an der Uebergangsstelle nur weicher ist. Bei *Salamandra* sind diese Theile viel schärfer abgegrenzt als bei *Triton*. Bei beiden kommen jedoch zuweilen Continuitätstrennungen auf kurzen Strecken vor, die ich aber eher als Folgen der Präparation, denn als normale Einrichtungen ansehen möchte. An jüngeren Individuen kann durch Längsschnitt-Präparate die Sache ganz klar erwiesen werden, an älteren verleiten die theilweisen Differenzirungen zuweilen zu einer anderen Annahme; immer geben auch hier die Längsschnitte die nöthige Auskunft, indem sie zeigen, dass die Bildung vollkommen glatter Gelenkflächen hier nur zur Ausnahme gehört. Die Wirbelgelenke der Salamandrinen sind somit nicht vollendet, und repräsentiren eine Bildungsstufe in bleibender Weise, die bei anderen Amphibien nur als ein vorübergehendes Stadium der Gelenkentwicklung erscheint, welches allmählich zur vollständigen Flächentrennung hinüberleitet.

Hinsichtlich des Verhaltens der Chorda im Schädel finde ich, dass sie bei jüngeren Larven vom hinteren Theile des Basilarknorpels an, sich allmählich verdünnend, bis in die Mitte zwischen beiden Felsenbeinen verläuft, wo sie etwa dem vorderen Rande der letzteren entsprechend zugespitzt endet. Scheide und Zellen sind von der nämlichen Beschaffenheit, wie am Rückgrate. Bemerkenswerth ist, dass mit dem Entstehen einer homogenen Knochenlamelle an Rückgrat-Wirbeln auch die gesammte Schädel-Chorda von einer solchen umschlossen wird. Im hinteren Schädeltheile der Chorda, jenem, welcher in dem zum *Occipitale basilare* sich gestaltenden Knorpel eingebettet ist, entwickeln sich Knorpelzellen, wie in den Körpern anderer Wirbel; einzelne treten auch vorn auf.

Der Verlauf der Chorda erfolgt nicht in geradliniger Richtung, sondern bildet einen nach oben zu etwas convexen Bogen. Die Chorda tritt nämlich, nachdem sie im *Occipitale basilare* in der Mitte liegt, und eine dickere Knorpellage eher über sich als unter sich liegen hat, allmählich nach oben, und liegt dann im Schädelraum in einer erhabenen Rinne des Knorpels, die nach hinten wie nach vorn sich vertieft, und durch letzteres die Chorda wieder in den Knorpel sich einsenken lässt. Das vordere Ende der Chorda ist so wieder seitlich und unten von Knorpel begrenzt, verliert aber nach und nach die untere Knorpelumwandung und wird schliesslich oben und unten nur von einer dünnen Bindegewebschichte überdeckt, seitlich und vorn aber vom Knorpel umschlossen.

Es entspricht dies Verhalten dem nach vorn verdünnten Primordialschädel, dessen Dickerdiameter vorn nicht mehr hinreicht, die Chorda auch nur von einer Fläche her zu überdecken.

Das Ende des Schädelrestes der Chorda wird theils durch Resorption, theils Ueberführung in Knorpel, und damit allmähliche Assimilirung mit dem benachbarten Gewebe des Primordialeraniums herbeigeführt. Dabei spielt auch das Wachstum des Schädels selbst eine Rolle, indem dadurch die Chorda immer weiter nach hinten gedrängt wird. Im Schädel ausgebildeter Salamander und Tritonen war die Chorda spurlos verschwunden.

V. Von der Entwicklung der Wirbel der ungeschwänzten Amphibien.

Die Entwicklung der Wirbelsäule der ungeschwänzten Amphibien geht bekanntlich nach Duges's * Entdeckung nach einem zwiefachen Modus vor sich. Bei einem Theile der gesammten Amphibienordnung bestehen die Wirbelkörper aus einer, die Chorda rings umgebenden skeletogenen Schichte, so dass die Chorda bei dem weiteren Wachstume der letztern mehr und mehr umschlossen und schliesslich ein- und

* Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges. 1835.

abgeschnürt wird. Diesen Modus der Wirbelkörperentwicklung zeigen vor Allem die Frösche. Er entspricht in allem Wesentlichen demjenigen der übrigen Wirbelthiere, gleichviel inwiefern die Chorda selbst direct theilhaftig ist. Ich will diesen Modus als den perichordalen bezeichnen. Anscheinend sehr weit von ihm entfernt steht der andere Modus, bei welchem die Wirbelkörper ausschliesslich aus den oberen Bogenstücken hervorgehen, deren Basalstücke an jedem Wirbelabschnitte sich unter einander verbinden. Die Chorda bleibt so unterhalb der Wirbelsäule liegen, und die sie seitlich und unten umgebende Gewebsschicht tritt in keine Beziehung zur Bildung des Wirbelkörpers. Es kann dieser Modus als epichordaler dem anderen gegenüber bezeichnet werden. Was mir meine Untersuchungen für den einen wie für den andern Modus ergaben, bringen die folgenden Zeilen zur Mittheilung.

1. Perichordale Entwicklungsform.

In der zu Ende des verflossenen Sommers publicirten kleinen Abhandlung über die Entwicklung der Wirbelsäule der Amphibien habe ich meine Beobachtungen, soweit sie den Frosch angehen, bereits ausführlicher mitgetheilt. Diese vorzugsweise an *Rana temporaria* erhaltenen Resultate wurden inzwischen durch gleiche Untersuchungen an *Rana esculenta*, *Bufo vulgaris* und *B. variabilis* bestätigt und ergänzt.

Die Chorda zeigt sich bei den Larven aller Arten, ähnlich wie bei den Larven der Salamandrinen, durch die Länge des Körpers vom Basilarknorpel an bis zum Schwanzende. Die feineren Strukturverhältnisse der Chorda selbst stimmen gleichfalls im Wesentlichen mit einander überein, sodass nur die relativ grössere Mächtigkeit der Chorda bei *Rana esculenta* hervorzuheben ist. Die Chordazellen sind in ihrer näheren Beschaffenheit längst bekannt. Ihr immer wandständiger Kern scheint bei älteren Larven zu Grunde zu gehen. Während bei den Salamandrinen eine peripherische Schicht jüngerer Zellen vorhanden war, konnte ich dies nicht in demselben Maasse bei den ungeschwänzten Batrachiern erkennen, denn sämmtliche Chordazellen, auch die äussersten, waren von ziemlich gleichartiger Beschaffenheit, und die äusserste, aus etwas kleineren Zellen bestehende Lage zeigte ebenso jene blasige Form ihrer Formelemente, wie die centralen Partien. Ich halte diesen Umstand nicht für unwichtig und werde später wieder darauf zurückkommen.

Was die Chordascheide angeht, so erkenne ich bei *Rana* wie bei *Bufo* zwei gesonderte, durch Dicke wie durch optisches Verhalten sich unterscheidende Membranen, beide von homogener Beschaffenheit. Die äussere ist die dünnere, sie misst 0,0006^m. Sie verhält sich gegen Reagentien wie eine elastische Membran, und legt sich bei Compression der Chorda in feine, dichte Längsfalten. Zuweilen scheint es, als ob sie feine Spältchen besässe, doch will ich mich hierüber nicht mit Bestimmtheit aussprechen. Die innere derbere hält zwischen 0,0015—0,0023^m. Bei *R. esculenta* ist sie im Allgemeinen mächtiger als bei der andern Art. — Es sind dies dieselben Lamellen, die von KOLLIKER bei einer mexikanischen Froschlarve gesehen wurden. Er deutet die äussere Lamelle als *Elastica externa*, die innere bezeichnet er als »eigentliche Scheide«, also etwa der knorpeligen Lage der Scheide bei den Selachiern analog. Ich sehe sie als ein secundäres, bei Selachiern gar nicht vorhandenes Gebilde an, und betrachte die dünne äussere Lamelle als der *Elastica interna* der Fische entsprechend. Die fragliche Scheide besitzt nie Zellen oder Zellen-derivate, tritt anfänglich völlig homogen auf, und ist eine Cuticularbildung, wie die ihr aufliegende äussere.

Aussen um diese Chordascheide lagert bei Larven, deren Hinterextremitäten sich entwickelt haben, weiches Gewebe aus zarten, länglichen Zellen, welches eine ganz gleichmässige Schicht zu bilden scheint, und nach jeder Seite eine, den Rückgratcanal umschliessende Fortsetzung bildet, in welcher auch die Anlagen der Knorpelbogen eingebettet sind. Die letzteren sitzen mit breiter Basis seitlich auf der Chorda, so zwar, dass der Raum zwischen beiden Basen oben etwas geringer ist als unten. Die Bogen bestehen aus Knorpel mit grossen hellen Zellen und ganz spärlicher Intercellularsubstanz, der bekannten embryonalen

Knorpelform. Sie gehen ganz continuirlich in die, den Ueberzug der Chorda darstellende skeletogene Schichte über, so dass man sie durchaus nicht etwa als letzterer nur angefügte Theile betrachten kann. Bezüglich der Bedeutung dieser Schichte muss ich mich in derselben Richtung äussern, wie es oben bei den Salamandrinen geschah. Viel mehr ist die, den Bogenknorpel überziehende Bindegewebslage (Perichondrium) vom darunterliegenden Knorpel verschieden.

Mit der Differenzirung der Bogen, die sich übrigens schon früher einleitet, als die Hinterfisse hervorsprossen, wird zugleich die Abtheilung des gesammten Rückgrates in einen, aus neun regulären Wirbeln gebildeten, und einen später aus dem Steissbeine bestehenden Abschnitt angedeutet. Die Bogen der neun Wirbel treten von vorn nach hinten auf, und in derselben Reihenfolge schreitet auch deren Weiterentwicklung vor.

Betrachten wir zuvörderst die Entwicklung der durch die Bogen bereits charakterisirten Wirbel, so ist es hier die um die Chordascheide gelegene, schon als skeletbildende Schichte bezeichnete Gewebelage, an welcher wichtige Veränderungen vor sich gehen. Rings um den, zwischen je zwei Bogen gelegenen Chorda-Abschnitt, entstehen durch einen raschen Vermehrungsprocess der Zellen eingeleitete Wucherungen, welche mit der Bildung von Intercellularsubstanz Knorpelgewebe erkennen lassen. An jeder Seite geht dieser Knorpel continuirlich in den Knorpel der Bogenbasen über, so dass es den Anschein hat, als wenn letztere sich ansehnlich verbreitet hätten, und an der Chorda zusammenflössen. Man kann sich das ganze Verhalten etwa so vorstellen: Um die Chorda (natürlich ausserhalb der eigentlichen Scheide derselben) hat sich ein Knorpelrohr gebildet, welches an jeder der beiden Seiten leistenartig verdickt ist und daselbst in regelmässigen Abständen knorpelige Fortsätze absendet, die anfänglich fast horizontal nach aussen treten und dann nach oben und innen gewendet in der Mittellinie sich paarig untereinander vereinigen. Eben diese Fortsätze stellen die Bogen vor, die also mit der skeletogenen Schichte unmittelbar zusammenhängen.

Zwischen je zwei Wirbeln bildet sich oberflächlich auf dem Knorpel eine Ringschichte aus quer verlaufenden spindelförmigen Zellen mit etwas Intercellularsubstanz aus, welche sich jedoch wiederum unter allmählicher Formveränderung der Elemente in das wahre Knorpelgewebe verfolgen lässt. Sie ist durchaus nicht etwas neu hinzugekommenes, sondern aus der obersten Schichte des früheren indifferenten Gewebes hervorgegangen, dessen tiefere Lage sich in Knorpel fortgebildet hat. Die genannte Ringfaserschichte will ich analog wie bei *Coccilia*, bei den Perennibranchiaten und Salamandrinen als Intervertebralligament bezeichnen. Der zwischen je zweien solcher Ringschichten befindliche Abschnitt des Rückgrates stellt den primordialen Wirbel vor, dessen Körper aus einem Abschnitte der Chorda und einer darum liegenden, oben wie unten sehr dünnen, seitlich in die Bogenstücke sich fortsetzenden Knorpelschichte gebildet wird.

Zwischen je zwei Bogen entsteht nun eine fortschreitende Verdickung des perichordalen Knorpels, der durch gleichzeitiges Längewachsthum ausschliesslich die Zunahme der gesammten Wirbelsäule an Länge bedingt, und sich dabei so gegen die Chorda eindrängt, dass selbe mit der Dehnung in die Länge zugleich von beiden Seiten her comprimirt wird. Sowohl bei *Bufo* als bei *Rana* beginnt dieser Vorgang von den vordersten Interstitien der von mir als Primordialwirbel bezeichneten Abschnitte, und schreitet allmählich auf die hinteren fort, jedoch in nicht ganz übereinstimmender Weise. Bei *Rana* wächst die intervertebrale Knorpelmasse von beiden Seiten her so gegen die Chorda, dass letztere in ihrer ganzen Dicke gleichmässig comprimirt wird, indess bei *Bufo* das Hereinwachsen des Intervertebralknorpels mehr schräg von der Seite und von oben her statthat. Im ersteren Falle bietet der bezügliche senkrechte Querschnitt der Chorda das Bild eines Ovals oder eines langgezogenen Vierecks, im letzteren Falle dagegen erscheint er mehr in Gestalt eines gleichschenkeligen Dreieckes mit nach oben gerichteter Spitze. Bei Flächenansichten zeigt sich der Knorpel von jeder Seite her mit stark convexer Oberfläche gegen die Chorda gewendet.

Der Knorpel ist mit schöner hyaliner Grundsubstanz versehen, die in der Mitte eine reticuläre Anordnung bietet, da hier die Zellen mehr polyedrisch gestaltet sind, während sie in der reichlicheren peripherischen Grundsubstanz rundlich und dann zu äusserst länglich mit einer der Oberflächenkrümmung des Knorpels angepassten Axenstellung sich darstellen.

Was die Beziehung des Intervertebralknorpels zu den Bogen angeht, so habe ich in meiner ersten Veröffentlichung über diesen Gegenstand mich dahin geäussert, dass es den Anschein habe, als ob er mit den Bogenstücken des zunächst nach hinten liegenden Wirbels in engerer Verbindung stehe, als mit denen des vorderen. Bei wiederholter Durchsicht meiner von *Rana temporaria* gefertigten Präparate kann ich an einigen derselben auch jetzt noch in der Anordnung der Knorpelzellen ein solches Verhalten wahrnehmen, allein bei Untersuchung von *Rana esculenta* fand ich gerade das umgekehrte Verhältniss vor, so dass hier die beiderseitigen Intervertebralknorpel mit den je vorderen Bogenstücken inniger zusammenhängen. Wenn nicht das Vorhandensein einer seitlichen, die sämmtlichen Bogen unter einander verbindenden Knorpelmasse, die als ganz dünne Schichte auch oben und unten an der Chorda nachweisbar ist, gegen eine solche einseitige Beziehung des Intervertebralknorpels zu den Bogenstücken spräche, so könnte man bei *Rana esculenta* zur Annahme versucht sein, dass hier der Intervertebralknorpel jederseits von einem Bogenstücke nach hinten und innen einwachse. Es spräche für diese Auffassung auch noch der Umstand, dass zwischen dem Hinterhaupte und dem Atlas kein Intervertebralknorpel vorhanden ist, so dass das im Atlas liegende Chordastück, ohne Einschnürung zu erleiden, in den Basilarknorpel sich fortsetzt, um erst nach dem Eintritte sich zu verschmälern. Würde der Intervertebralknorpel von den Bogen nach hinten sich erstrecken, so stellte sich das Verhalten der Chorda am Basilarknorpel als Ausnahmefall dar, denn es müsste dann vom letzteren aus gleichfalls eine Einschnürung der Chorda gegen den Atlas hin auftreten. Diese Bedenken, die bei Erwägung der verschiedenen Beziehungen des Intervertebralknorpels entstehen mussten, treten jedoch in den Hintergrund, wenn man berücksichtigt, dass die Verschiedenartigkeit der Beziehungen durch eine etwas auffallende Lagerung der histologischen Elemente zwischen den genannten Theilen nur angedeutet, nicht aber durch wirkliche Continuitätstrennung begründet wird, so dass bei dem factischen Zusammenhange der gesammten perichordalen Knorpelmasse die durch breitere Verbindung sich äussernde Beziehung des Intervertebralknorpels zu diesem oder jenem Bogen, weniger ins Gewicht fällt. Dass man von der bisher geltenden Ansicht, dass der Wirbelkörper einfach durch Umwachsen der Chorda von den Bogenstücken gebildet werde, abzugehen sich veranlasst sehen wird, soll später gezeigt werden.

Die Einschnürung der Chorda durch den einwachsenden Knorpel schreitet nun immer weiter vor, am frühesten zwischen dem ersten und zweiten Wirbel. In jungen Fröschen mit noch vollständigem Larvenschwanz ist der bezügliche Chorda-Abschnitt auf ein ganz dünnes, senkrecht stehendes Band reducirt. Die übrigen Intervertebralstücke folgen nach. Dabei vergrössert sich die Wirbelsäule allmählich um das Doppelte. So sehr die Chorda durch ihre Einschnürung zwischen je zwei bogentragenden Rückgratabschnitten verändert ist, so wenig zeigt das Chordastück, welchem schon anfänglich die Bogen angefügt waren, wesentliche Umgestaltungen. Es stellt sowohl bei *Bufo* als bei *Rana* einen wohl erhaltenen Cylinderabschnitt vor, der nach vorn wie nach hinten in das von der Seite her comprimirt Chordastück sich fortsetzt und dadurch immer mit dem nächst vorderen oder hinteren unveränderten Chordastücke sich verbindet.

Bei diesen Vorgängen erleidet die Chordascheide dieselben Veränderungen, wie sie oben bei den Salamandrinen beschrieben worden sind, und die innere wie äussere Lamelle zeigen ausnehmend deutlich Längsfaltungen.

Für die Dauer des Larvenstadiums ist die Continuität der Chorda in keiner Weise unterbrochen, und erst nachdem der Schwanz vollständig resorbirt und auch der Steisshöcker, als letzter Rest der Rückgratverlängerung verschwunden ist, beginnt das fortschreitende Zusammenwachsen der von beiden Seiten her

einragenden Intervertebralknorpel die gänzliche Verdrängung der Chorda in den Vertebralinterstitien einzuleiten. Es ist dabei anfänglich noch die Chordascheide vorhanden, allein auch diese schwindet, indem zuerst deren innere mächtigere Lamelle an Volum reducirt wird, und endlich sind nur noch feinstreifige Spuren der dünnen äusseren Lamelle wahrzunehmen, so dass jeder vertebrale Chordarest für sich isolirt wurde.

Dass mit dem Einwachsen des Intervertebralknorpels zugleich eine ganz bedeutende Volumsvergrösserung desselben einhergeht, ist schon früher bemerkt worden. Sein Durchmesser von vorn nach hinten beträgt noch bei vollständiger Continuität der Chorda etwas mehr als jener der vertebrale Chorda-Abschnitte selbst. So bei *Rana*; bei *Bufo* ist er noch beträchtlicher. Bei Einstellung des Mikroskops etwas über die Mitte der Längsaxe sieht man quadratische Chordastücke mit ebenso gestalteten Knorpelmassen regelmässig alterniren. Bald jedoch treten erstere gegen letztere bedeutend zurück, und nun trifft es sich, dass unter voraufgegangener anderweitiger Veränderung, ein Differenzirungsprocess im Intervertebralknorpel vor sich geht, der zur Gelenkbildung führt. Da damit die Bildung des definitiven Wirbelkörpers im engsten Zusammenhange steht, so soll zuerst die Gelenkbildung näher beschrieben werden.

Wie bei *Rana* so tritt auch bei *Bufo* (Taf. III. Fig. 5.) in jedem Intervertebralknorpel, noch während er von der seitlich comprimirtten Chorda (*Ch'*) durchzogen wird, eine eigenthümliche Stellung der Zellen auf, indem entweder hinter der Mitte der Länge, oder doch in derselben, längliche oder sogar spindelartige Zellen sich jederseits von der Chorda in einen Bogen reihen (*g*), dessen Convexität nach hinten gerichtet ist. In den beiden durch das senkrechtstehende Chordaband noch getrennten Hälften des Intervertebralknorpels zeigt das mikroskopische Bild je einen solchen Bogen. Dieser ist aber nur das Durchschnittsbild einer Veränderung, die in einer, nach hinten convexen Fläche im Intervertebralknorpel Platz greift. Es tritt dieser Vorgang durch die Dicke beider Hälften des Intervertebralknorpels an der Oberfläche bis zu der Stelle, die durch das, aus querverlaufenden Fasern bestehende Intervertebralligament schon früher ausgezeichnet war (*lrl*). Indem immer mehr Knorpelzellen sich an dem gesammten Theile des Knorpels in die Quere entwickeln, kommt eine ganz ähnliche Einrichtung zu Stande, wie oben bei *Salamandra* und *Triton* geschildert ward. Doch was hier grösstentheils dem definitiven Zustand entspricht, ist bei *Rana* und *Bufo* nur vorübergehend. Bei den letzteren entwickelt sich nämlich innerhalb der quergelagerten Zellschichte allmählich eine wirkliche Gelenkhöhle durch Unterbrechung der Continuität der Intercellularsubstanz des Knorpels, und es tritt so in jeglichem Intervertebralknorpel ein den vorderen Abschnitt einnehmender Gelenkkopf und eine aus dem hinteren Abschnitte des Knorpels gebildete Gelenkpfanne auf. Anfänglich sind Gelenkkopf und Pfanne doppelt vorhanden und die bandartige Chorda (Taf. III. Fig. 5. *Ch'*) zieht zwischen dem doppelten Gelenke hindurch, mit der ferneren Rückbildung der intervertebralen Chorda fliessen jedoch beide Gelenke zusammen, und es zeigt dann nur noch eine Furehe am Gelenkkopfe, und eine ihr entsprechende Leiste in Mitte der Pfanne den früheren Zustand an. Später geht davon auch die Spur verloren, und der Kopf wölbt sich in continuirlicher Convexität.

Durch diese Vorgänge (für welche ich ein charakteristisches Stadium in Fig. 4. der meiner früheren Abhandlung beigegebenen Tafel abgebildet habe, und für welches auch Taf. III. Fig. 5. zu vergleichen ist) vertheilt sich der Intervertebralknorpel auf zwei definitive Wirbel. Die vordere, meist grössere Hälfte des Knorpels fügt sich dem nächst vorderen Wirbel an, und trägt so dessen Gelenkkopf. Die hintere Hälfte verbindet sich dem nächst hinteren Wirbel, dessen vordere Pfanne sie trägt. Diese Beziehungen des Intervertebralknorpels zu dem späteren Wirbel hat KOLLIKER wenigstens im Umriss ganz richtig angegeben, wenn auch die morphologische Bedeutung des Intervertebralknorpels ihm unbekannt blieb.

Die Umwandlung des ursprünglichen Intervertebralknorpels hat so ein ganz inniges Verhältniss zur Bildung des Wirbelkörpers gewonnen, und in demselben Maasse tritt die an beiden Enden von ihm umschlossene Chorda (Taf. III. Fig. 5. *Ch*) zurück. Während früher die Wirbeltheilung nur durch das ober-

flächliche Intervertebralligament angegeben war, wird durch die Entwicklung des Intervertebralknorpels und mit der Differenzirung desselben eine neue Gliederung der Wirbelsäule hervorgerufen, bei welcher jeder Wirbelkörper durch die Gelenkkopfbildung sich vorzüglich nach hinten zu vergrössert. Eben dadurch werden auch die Bogen scheinbar weiter nach vorn zu liegen kommen, und es wird, wenn wir die Verhältnisse der Spinalganglien hereinziehen wollen, ein zwischen zwei Bogen lagerndes Ganglion dem je vorderen Wirbel zuzurechnen sein.

Jeder Wirbelkörper besteht dem geschilderten Verhältniss zufolge:

- 1) aus dem vertebrealen Chordastücke;
- 2) aus dem Intervertebralknorpel-Abschnitte, der vorn der Pfanne, hinten dem Gelenkkopfe zu Grunde liegt;
- 3) aus dem seitlich an die Chorda angefügten, vorn wie hinten in ein Intervertebralknorpelstück übergehenden Anfangstheile des Bogens.

Dazu treten allmählich die von aussen auf den Körper (und auch continuirlich auf den Bogen) sich ablagernden Knochenschichten, die von Seite des Periostes, resp. des Perichondrium sich bilden.

Durch den Verknöcherungsprocess werden in der Zusammensetzung des Wirbelkörpers sehr wesentliche Veränderungen hervorgebracht. Wir haben auch hier zwei sehr differente Vorgänge, die beide zur Solidification des Wirbels führen, auseinanderzuhalten, nämlich die blosse Verkalkung des Knorpels, und die Bildung von Bindegewebs- oder Faserknochen. Die Bildung von Knorpelknochen ist in dieser Richtung die früheste Veränderung. Es bildet sich schon vor dem Hervorbrechen der Gliedmaassen eine dünne Kruste um den primordialen Wirbelkörper, so dass die Bogenstücke dadurch viel selbständiger erscheinen, zumal die Verkalkung an der Ansatzstelle der Bogen am stärksten ist. Von hier ist auch der Ausgangspunkt des Processes. Dieser ringförmigen Ossificationen um die Chorda gedenkt auch DEGES, ebenso erwähnen sie JOH. MÜLLER UND RATHKE, von welch' Letzterem gleichfalls das ringförmige Einwachsen des Knochenringes behauptet wird.* Sie sind nicht immer vollständig, am häufigsten sind sie am ersten und an den letzten Wirbeln nach unten offen, während die der mittleren vollständig sind. Die ventrale Lücke in der Verknöcherung hat auch JOH. MÜLLER beobachtet. Derselbe gibt aber an, dass die Wirbelkörper durch »wahre ringförmige Ossificationen der Chordascheide« entstehen,** wobei man glauben könnte, dass eine Verwechslung der Scheide mit der skeletbildenden Schichte vorliege, so dass bloss letztere gemeint sei. Solches wird aber dadurch unstatthaft, dass sogleich nach jener Anführung die Betheiligung der Chordascheide an der Wirbelkörperbildung bei den Fröschen mit jener der Chimären und Selachier zusammengestellt wird. MÜLLER kann somit wirklich nur die eigentliche Scheide gemeint haben. Auch die Angabe von REICHERT,*** dass die *Chorda dorsalis* »sich meist nur in den Rudimenten zwischen den einzelnen Wirbelkörpern« erhalte, bedarf somit einer wesentlichen Berichtigung. Endlich ist hier noch der neuerlichen Untersuchungen BRUCH'S† zu gedenken, durch welche bei *Rana* und *Bufo* eine ringförmige Verknöcherung bestätigt, dieser aber eine Beschränkung der Weiterentwicklung der Chorda zugeschrieben wird, während wir in ihr vielmehr eine, die Chorda gerade an dieser Stelle erhaltende Einrichtung kennen lernten. Hier und da trifft sich auch einmal eine unvollständige Bildung an der Dorsalfläche des Wirbelkörpers. Der Process schreitet von vorn nach hinten, wie die Gesamtentwicklung der Wirbel. Die Ringe nehmen dabei an Breite zu, und zwar ist das gegenseitige Verhältniss derart, dass zur Zeit der völligen Breite-Entwicklung des Ringes am ersten oder zweiten Wirbel, der des sechsten etwa nur die Hälfte misst, und

* Entwicklungsgeschichte der Schildkröte, pag. 65.

** Vergleichende Neurologie der Myxinoiden, pag. 69.

*** Das Entwicklungsleben im Wirbelthierreich, p. 71.

† Würzburger naturwiss. Zeitschr. Bd. II, pag. 186.

an den folgenden noch gar keine Verkalkung aufgetreten ist. Immer ist es die dicht um die Chorda liegende, mit den Bogen und dem Intervertebralknorpel continuirlich verbundene Gewebsschichte, in der die Verkalkung beginnt. Von den Salamandrinen unterscheiden sich die *Ecaudata* vorzüglich dadurch, dass bei ihnen niemals eine homogene Membran verkalkt, sondern immer zellenhaltiger Knorpel.

Von dem Ringe um die Chorda geht die Verkalkung auf die Bogen über, durch welche dieselben nicht nur an ihrer gesammten Oberfläche eine Knochenschichte erhalten, sondern auch gegen den Intervertebralknorpel sich scharf abgrenzen. Der letztere erscheint dadurch von den Bogen unabhängig, bis erst die Bildung von Knorpelknochen sich später auch in den Intervertebralknorpel vom Bogen aus hinein erstreckt. Noch ehe dieses stattfindet, verbreitern sich die Ringe, so dass sie sich nicht mehr auf den unter ihnen liegenden cylindrischen Chorda-Abschnitt, sondern noch über den Intervertebralknorpel erstrecken, bis endlich nur noch das quergefaserte Intervertebralligament frei ist. Bezüglich der Qualität der ersten Knochenbildung am Wirbelkörper scheinen die Thatsachen nicht allgemein übereinstimmend zu sein, wenigstens wird von KÖLLIKER* angegeben, dass bei einer mexikanischen Froschlarve die Wirbelkörper aus Faserknochen bestehen. Möglich ist jedoch hierbei, dass die angeführte Beobachtung sich auf ein späteres Stadium bezieht, oder dass KÖLLIKER damit nur verkalkten Knorpel mit gestreckteren Zellenformen unterscheiden will.

Die Differenzirung des Intervertebralknorpels geht vor sich, nachdem von dem Bogen aus ein Theil des Knorpels verkalkte, und, auch wiederum im Bogen und zwar dicht an der Seite des vertebralen Chordarestes, die Zellen des Knochenknorpels unter Resorption der Intercellularsubstanz sich zu grösseren Zellhaufen (embryonales Mark) vermehrt haben. Durch diese werden anfänglich isolirte, dann zusammenfliessende Räume erfüllt. Die einer Seite vereinigen sich in einem grossen, zu beiden Seiten der Chorda liegenden Raume, von dem aus der gleiche Vorgang in das hintere, vom Intervertebralknorpel gebildete Stück des Wirbels fortschreitet. (Vergl. Fig. 4. der Tafel bei meiner früheren Mittheilung.) Es schien mir, als ob dabei immer nur der bereits verkalkte Knorpel von diesen Resorptions- und Zellenbildungsvorgängen betroffen würde, und auch nachher, wenn der immer ansehnlicher werdende Knorpel sich bereits in Pfanne und Kopf völlig getrennt hat, geht die Bildung von Knorpelknochen der Bildung von zellenerfüllten Hohlräumen stetig voraus. In dem vor und hinter dem vertebralen Chordarreste befindlichen Wirbelkörperstücke bilden sich nur kleinere, aber unter einander anastomosirende Hohlräume, die mit den grösseren zur Seite vielfach zusammenhängen und auch nach aussen, am regelmässigsten gegen den Rückgrateanal zu, communiciren. Zwischen diesen Markräumen, denn so dürfen sie wohl bezeichnet werden, finden sich Inseln von verkalktem Knorpel vor. Die Markräume selbst sind aber die Ausgangsstellen zur Bildung von Faserknochen im Wirbelkörper. Die äussersten Lagen der früher indifferenten Zellen des Markraumes bilden eine zarte Endostschichte, und führen nach Sclerosirung derselben zur Entstehung von concentrischen Schichten wahrer Knochensubstanz. So entstehen Lamellensysteme von den mit embryonalem Marke gefüllten Räumen aus, unter Verengung des Lumens der Letzteren. Inzwischen bleibt dann auch noch verkalkter Knorpel bestehen. So lange der Wirbelkörper durch Wachstum des aus Intervertebralknorpel hervorgegangenen Theiles sich vergrössert, wachsen auch die Markräume und erstrecken sich unter Bildung jener Faserknochenlamellen in den Gelenkkopf und an die Pfanne, an welchen ein Knorpelrest als Gelenklächenüberzug beständig vorhanden bleibt. Wie in den Knochen höherer Wirbelthiere werden durch die Bildung neuer Markräume immer wieder ältere Lamellensysteme resorbirt, und indem die Lücke wieder durch neue ersetzt wird, entstehen sich interferirende Systeme.**

* Würzb. Verhandlungen. Bd. X. p. 218.

** Der ganze, in zahlreichen Beobachtungen gesehene Vorgang der Umwandlung des Knorpels in Knochen, d. h. des Knorpelknochens in Faserknochen, stimmt im Wesentlichen vollständig mit den Angaben überein, die wir H. MÜLLER über die

Auch in den Bogentheilen ist eine ähnliche Veränderung vor sich gegangen, indem der sie darstellende und nur an der Oberfläche verkalkte Knorpel durch Entstehung von Markräumen beeinträchtigt wird, die sich mit denen im Körper des Wirbels zu beiden Seiten der Chorda in Verbindung setzen. Als Rest des ursprünglichen Knorpelbogens bleiben nur die Knorpelflächen der Gelenkfortsätze bestehen.

Während der vertebrale Chordarest noch persistirt, der intervertebrale verschwindet, und der in die Gelenktheile der Wirbelkörper sich umwandelnde Intervertebralknorpel dem grössten Theile seiner Masse nach ossificirt, leitet sich eine ansehnliche Vergrösserung des Wirbelkörpers durch Knochenlamellen ein, die vom Perioste aus sich ablagern. Sie sind an der ventralen Fläche des Wirbelkörpers viel zahlreicher und bilden eine mächtigere Lage als an der dorsalen. An ersterer gehen sie insgesamt auf den Bogen über. Die dorsalen erstrecken sich nur an den Anfangstheil des nunmehrigen Bogens, wodurch der Wirbelkörper auf Kosten des letzteren verbreitert wird. Auch Markräume setzen sich in die äussere Faserknochenlage fort, und zwar zumeist in radiärer Richtung. Sie scheinen aus denen des centralen Körpertheiles hervorzugehen, und sind mit denselben Zellen gefüllt wie jene. Diese, die vom Perioste gebildeten Faserknochenschichten durchsetzenden Markeanäle, sind von geringerem Caliber, als die im Knorpel auftretenden, (sie messen 0,002—0,010^u) und öffnen sich mit etwas erweiterter Mündung an der Oberfläche.

Wie ich schon früher berichtet habe, finden sich in der erwähnten Knochenschichte der Wirbelkörper von *Rana* und *Bufo* noch die SHARPEY'schen Fasern sehr zahlreich vor. Nicht wenige lassen Verästelungen wahrnehmen; es sind solide, genau an der innersten Schichte der äusseren Knochenlage beginnende und von da radiär nach aussen ziehende Gebilde, die den an der Endostschichte der Markräume hervorgegangenen Knochenlamellen abgehen, dagegen auch an den Bogen, und zwar an den auf gleiche Weise aus dem Periost entstandenen Knochenlamellen vorkommen. Ich habe sie bis jetzt bei allen untersuchten Gattungen der ungeschwänzten Amphibien in bis auf unwesentliche Dinge ganz übereinstimmender Weise gefunden, und will ausser *Rana* und *Bufo* nur noch *Hyla* (in mehreren Arten), *Alytes obstetricans*, *Pelobates fuscus* und *Bombinator igneus* namentlich anführen.*

Mit der Ablagerung von Knochenschichten ist der definitive Zustand des Wirbelkörpers erreicht, und es sind alle ferneren Vorgänge nur solche, die in bereits angebahnter Richtung ablaufen. Ausser der Vermehrung der Knochenlamellen gehören die Veränderungen der Markzellen hierher, von denen ein grosser Theil in Fettzellen, wenige auch in verästelte Pigmentzellen übergehen.

Werfen wir noch einen Blick auf den vertebralen Chordarest, so sehen wir ihn unberührt von allen rings um ihn stattfindenden Veränderungen der Gewebe lange Zeit fort bestehen; sowohl bei *Bufo* als bei *Rana* liegt er näher der dorsalen Fläche des Wirbelkörpers als der ventralen, da, wie oben gesagt, die an letzterer Seite sich anlagernde Knochenmasse um Vieles beträchtlicher ist. Da der Intervertebralknorpel sich in der Regel ungleich vertheilt, und der grössere Theil dem nächst vorderen Wirbelkörper zufällt, so findet sich der Chordarest dem vorderen Ende des Wirbelkörpers näher als dem hinteren. Bei *Rana* persistirt er in der Regel das ganze Leben hindurch, und zwar unverändert in seiner Grösse und Zusammensetzung. Bei anscheinend grossen Exemplaren von *R. esculenta* habe ich ihn auf Wirbelquerschnitten ebensogut finden können, wie bei *R. temporaria*. An einzelnen Wirbeln wird er zuweilen vermisst.** Bei *Bufo variabilis* und *vulgaris* war er in Exemplaren von der halben Grösse des aus-

Entwicklung der Knochensubstanz verdanken. Vergl. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. IX, pag. 148. II. Was dort für die höheren Wirbelthiere aufgestellt wurde, hat auch für die niederen seine vollständige Geltung.

* Sie kommen übrigens bei allen von mir untersuchten Amphibien vor, und erscheinen überall als Fortsatzbildungen von Zellen der Periostschichte, welche nicht vollständig in die ossificirenden Lagen eingehen.

** Eine grössere Anzahl von erwachsenen Individuen beider Arten des Genus *Rana* ergab ein gänzlich fehlendes Chordarestes nur in zwei Fällen; es zeigte sich da an der Stelle der Chorda ein oben sich öffnender Markraum. In 10—12 Individuen waren nur 1—2 Wirbel ohne den Chordarest. In 3 Individuen fand ich die Chorda in allen Wirbeln.

gewachsenen Thieres gleichfalls noch völlig unverändert. Ausgewachsene Thiere liessen ihn mich vermissen. Ebenso verhalten sich exotische Bufonen wie *B. aqua*; dann die Gattung *Hyla*. Wahrscheinlich ist auch *Cystignathus* hierher zu rechnen, da STANNIUS* von dieser Gattung angibt, dass die Wirbel sich ebenso entwickeln, wie bei *Rana*, mit einer ringförmigen Ossification um die Chorda.

Es ist aller Grund zur Annahme vorhanden, dass er auch in jenen Fällen, in denen er später fehlt, noch lange Zeit nach abgelaufener Larvenperiode fortexistirt und erst mit dem Umsichgreifen der Markcanalbildung vollends untergeht. Auf keinen Fall sind also die Angaben DUGÈS's auch nur annähernd richtig, was natürlich weniger dem Untersucher als der damals noch wenig vollkommenen Untersuchungsmethode zur Last fällt. Eine ringförmige Umwachsung der Chorda von Knochensubstanz führt nicht zur Bildung biconcaver Wirbelkörper, sie ist vielmehr gerade der Umstand, durch den die Chorda sich erhält, da sie vor und hinter dieser ersten Ossification vom Intervertebralknorpel erst eingeschnürt und endlich vernichtet wird. Wenn DUGÈS jene erste Ossification mit in den späteren Wirbelkörper hinüber leitet, und diesen durch blosses Fortschreiten der letzteren zu Stande kommen lässt, so ist solches gleichfalls weit vom wirklichen Thatbestande entfernt, da, wie oben gezeigt ward, gerade der grösste Theil des Wirbelkörpers von den Basen der ursprünglichen Bogen, dann vom Intervertebralknorpel gebildet wird.

Die geschilderten Entwicklungsvorgänge der Wirbel vertheilen sich nicht streng auf die einzelnen, durch die äusseren Körpergestaltungen begrenzten Stadien, so dass Larven mit schon völlig ausgebildeten, aber noch nicht durchgebrochenen Vorderextremitäten sehr häufig noch keine Einschnürungen der Chorda zeigen, während sie bei anderen, an denen die Hinterfüsse soeben erst sich entwickeln, schon unzweifelhaft zu erkennen sind. Ebenso ist es bei jungen Fröschen nach vollendetem Larvenleben. Ein grösseres, anscheinend unter denselben Verhältnissen aufgewachsenes Exemplar hat die Intervertebralknorpel erst bis zur Hälfte gegen die Chorda eingewachsen, bei einem kleineren ist die Chorda in den Intervertebralien bereits zu einem schmalen Bande comprimirt. Solche Umstände hielten mich ab, zu den einzelnen Vorgängen immer bestimmte Stadien anzuführen, an die die Natur selbst sich nicht zu halten scheint. Auch die absolute Grösse der in Betracht kommenden Theile schwankt sehr beträchtlich, wie folgendes Beispiel zeigt: Zwei junge Exemplare von *R. esculenta*, die etwa um ein Drittel in der Grösse differirten, zeigten die Entwicklung der Wirbel genau auf demselben Stadium, allein mit Volumdifferenzen, welche mit der Körpergrösse parallel gingen. An den vordersten Wirbeln war die intervertebrale Chorda geschlossen. Der Chordarest im ersten Wirbel mass bei dem einen 0,12^{mm} an Länge, beim andern 0,34^{mm}, im zweiten Wirbel 0,06^{mm} und 0,18^{mm}, im dritten 0,12^{mm} und 0,19^{mm}, im vierten 0,12^{mm} und 0,24^{mm} u. s. w.

Hinsichtlich des Verhaltens der Chorda innerhalb des Primordialeraniums habe ich zuvorderst gleichfalls ausserordentliche Verschiedenheiten der Länge zu constatiren, indem ich sie oft, am häufigsten bei *Rana esculenta*, nicht bis zum vorderen Rande der Felsenbeine, oft aber auch viel weiter in den Basilarknorpel nach vorn sich erstrecken sah. Anfänglich ist dieser Schädeltheil der Chorda immer langgestreckt kegelförmig, so dass er aus dem ersten Wirbel ohne eine Einschnürung hervorkömmt, und erst am vorderen Ende sich etwas zuspitzt. Im hintern Theile des Basilarknorpels liegt er genau in der Mitte der Dicke desselben, nach vorn zu nähert er sich der inneren Oberfläche. Es liegt dann nur eine dünne Schichte Knorpels auf ihm, und weiter nach dem vordersten Ende finde ich auf senkrechten Querschnitten nur noch das innere Perichondrium als Grenze zwischen Schädelraum und Chorda. Eine gegen die Schädelhöhle zu vollkommen freie Lage, wie sie von REICHERT** angegeben wird, hat sich mir nicht nach-

* Zootomie der Amphibien, p. 15.

** Das Entwicklungsleben im Wirbelthierreich, p. 30.

weisen lassen. Sobald an der Wirbelsäule der Intervertebralknorpel vorwuchert, comprimirt auch der Basilarknorpel die Chorda und der vordere Theil des Conus wird unter gleichzeitigem Ausziehen in die Länge allmählich in einen dünnen Strang umgewandelt, an dem einzelne knotige Anschwellungen sichtbar sind. Der hinterste Theil steht ohne Einschnürung mit dem des ersten Wirbelkörpers in unverändertem Zusammenhange. Die Scheide des comprimirtten Stückes zeigt dieselben Veränderungen, wie jene der Intervertebralien. Einzelne Chordazellen des hintern Stückes gehen in Knorpel über, andere lassen braunes Pigment in sich auftreten, welches auch häufig an dem vorderen wie in einen dünnen Faden auslaufenden Stücke zu beobachten ist. An einzelnen Abschnitten des vorderen dünnen Endes findet sich zuweilen auch Knorpel vor, sodass also ein Theil des Gewebes der Chorda hier unmittelbar in jenes der Schädelkapsel aufgenommen wird. Endlich wächst das *Occipitale basilare* über das hintere Stück unter Auflösung seiner Scheide zusammen und es ist an halberwachsenen Thieren ausser einigen Pigmentgruppen von der gesammten Schädelchorda nichts mehr wahrzunehmen.

Ueber die Entwicklung des sogenannten Steissbeines der Batrachier liegen nur die Beobachtungen von DUCÈS* vor, nach welchem es sich (speciell bei *Pelobates fuscus*) in folgender Weise bildet: Hinter dem aus neun Wirbeln gebildeten Rückgrate wird die *Chorda dorsalis* (»*Cartilage rachidien*«) an ihrer oberen Partie von zwei Paaren einfacher Bogen umlagert, die nach und nach verknöchern, und über dem hintern Theile des Rückenmarkes sich vereinigen. Zu gleicher Zeit bilden sich zwei knöcherne Körper (wahrscheinlich auf dieselbe Weise wie bei den übrigen Wirbeln) und verschmelzen mit den Bogen. Diese beiden Wirbel, die ursprünglich das Steissbein zusammensetzen, sind anfänglich noch der Quere nach von einander getrennt durch eine knorpelige Linie in gleicher Höhe mit dem Loche, welches zwischen beiden Wirbeln bis zum erwachsenen Zustande persistirt. Zu diesen sechs Stücken, durch welche die zwei Steissbeinwirbel zusammengesetzt werden, kommt noch ein siebentes, welches unterhalb der Chorda und deren häutiger Scheide als ein langer cylindrischer Knorpel angelegt ist. Auch dieser lange Knorpel verknöchert, und verlängert sich weit über die beiden Steissbeinwirbel hinaus, unter welchen er sich zu bilden begann. Er nähert sich allmählich den beiden Wirbelkörpern, indem die dazwischenliegende Chorda erweicht, und verwächst zuletzt mit ihnen. Aus dieser Darstellung DUCÈS's ist erstlich zu ersehen, dass auch hier selbständige Stücke an den Wirbeln angenommen werden, dass aber zugleich eine von den übrigen Wirbeln verschiedene Einrichtung in dem Auftreten eines besonderen, von unten her an die Wirbelkörper sich anlagernden und endlich damit verwachsenden Stückes gegeben ist. Dagegen werde ich zeigen können, dass durchaus keine so beträchtliche Verschiedenheit von der Bildung der übrigen Wirbel existirt.

Nimmt man wieder eines der späteren Stadien zum Ausgang der Untersuchung, so zeigt sich am hinteren Theile des Schwanzes einer Larve von *Rana esculenta* um die 0,1^{mm} im Durchmesser haltende, noch völlig integre Chorda (Taf. III. Fig. 1. *Ch*) eine Bindegewebslage (*f*), die oben (*n*) und unten (*h*) einen Canal umschliesst, über welchem sie sich als senkrechte Scheidewand zwischen die Schwanzmuskulatur fortsetzt und dann in den senkrechten, den Schwanz umsäumenden Hautlappen übergeht. Beide Canäle sind von gleicher Grösse, gegen die Chorda zu etwas erweitert. Der obere Canal enthält eine Fortsetzung des Rückenmarkes, der untere umschliesst die Caudalgefässe. Etwa in der halben Länge des Schwanzes sind die Zustände verändert, indem der Rückgratecanal weiter geworden ist und zu beiden Seiten da, wo das die Chorda umhüllende Bindegewebe sich zur Bildung eben des Canals in zwei Platten theilt, evidente Knorpelzellen vorkommen (Fig. 2. *k*). Es ist so die Wandung des Canals zum Theil aus Knorpel gebildet,

* Op. cit. pag. 108.

der offenbar durch Umwandlung derselben weiter hinten noch als Bindegewebe erscheinenden Gewebeschichten hervorging. Eine kleine Strecke hinter der Stelle, an der oben Knorpel erscheint, ist in der unteren Circumferenz des die Chorda umgebenden Gewebes gleichfalls Knorpel (*k'*) aufgetreten, der eine bis gegen den vorletzten Wirbel verlaufende Leiste darstellt und den Caudalcanal (*h*) von der Chorda trennt. Es ist auch dieser Knorpel nicht scharf vom ihm umhüllenden Bindegewebe verschieden, und aus dem Vergleiche mit früheren Stadien ist zu ersehen, dass er aus einer, aus indifferentem Gewebe bestehenden Anlage hervorgeht, deren äussere Lagen sich in zweifelloses Bindegewebe umwandeln. Der centrale Theil dieses Knorpels ist hyalin mit rundlichen Zellen. Nach aussen hin werden letztere länglich, spindelförmig, und ordnen sich in ihrer Länge nach der Circumferenz des Knorpels. Nach vorn zu wird der Knorpel, ohne an Dicke zu verlieren, breiter, und legt sich auf einer grösseren Strecke unten um die Chorda. Am neunten Wirbel hat er sich so abgeflacht, dass er eine ganz dünne Lage vorstellt, als unbeträchtliche Verdickung der skeletbildenden Schichte. Es geht so der hypochordale Steissbeinknorpel continuirlich in die, die Chorda umlagernde skeletbildende Schichte der übrigen Wirbel über, und kann demgemäss auch nur als eine locale Verdickung derselben angesehen werden.

Der beiderseitige Knorpel über der Chorda zeigt nach vorn zu eine beträchtliche Massenzunahme, und bildet, sowie der weiter hinten nur zum Theile von ihm umschlossene Canal sich erweitert, dessen Umhüllung, so dass also, um mit andern Worten zu reden, die hinten theilweise häutige Umschliessung nach vorn in der Nähe des neunten Wirbels durch knorpelige ersetzt wird (Vergl. Taf. III Fig. 3. *k*). Es gehen diese jederseits in den, die Chorda seitlich umgebenden bindegewebigen Theil (*f*) der skeletbildenden Schichte über, und hängen also durch diese wieder mit dem hypochordalen Knorpelstreif zusammen. Fassen wir das Geschilderte zusammen, so besteht der, hinter dem neunten Wirbel gelegene Abschnitt des Rückgrates aus der unveränderten Chorda und aus den Knorpelstücken, die in der, letztere umgebenden skeletbildenden Schichte aufgetreten sind. Es ist dies ein hypochordaler median gelagerter Streif und eine epichordale, die unten und oben vom Rückgratcanale sich vereinigenden Bogen darstellende Knorpelmasse, die nach hinten so ausläuft, dass endlich auf jeder Seite nur noch eine schwache Knorpellage im Bindegewebe, das den engen Rückgratcanal umschliesst, zu finden ist.

Die Verkalkung dieser »Steissbein-Anlage« tritt am vorderen Abschnitte zuerst auf, und zwar zeigt sowohl der Knorpel der Bogen als der hypochordale Streif eine deutliche Schichte (Fig. 3. *o*). Diese fehlt jedoch an den der Chorda aufliegenden Flächen beider Knorpelmassen. Dadurch wird eine Verschiedenheit gegeben, gegen die Art der Verkalkung der übrigen neun Wirbel, bei denen gerade das die Chorda umschliessende, den primordialen Wirbelkörper darstellende Gewebe zuerst Verkalkung aufwies. Ich hebe diese Differenz deshalb hervor, weil sich aus ihr der Werth jener ersten Solidification in Beziehung auf die Persistenz der Chorda am schönsten offenbart, wie die weitere Entwicklung der Steissbein-Anlage zeigen wird.

Mit dem Schwinden des Larvenschwanzes zeigt sich eine relativ beträchtliche Vergrösserung der oben geschilderten Knorpeltheile, die auf Kosten der von ihnen umlagerten Chorda so gegeneinander wachsen, dass die Chorda endlich nur einen dünnen, oben und unten von Knorpel zusammengedrückten Strang darstellt. Die Chordazellen sind die ersten unkenntlich werdenden Theile, dann folgt auch die Scheide, die sich länger erhält. Endlich erreicht der hypochordale Knorpel den epichordalen, der sich auch weiter nach hinten ausgedehnt hat, ohne jedoch in wirkliche Bogen überzugehen, und damit ist die Steissbein-Anlage zu einem einzigen Stücke verschmolzen. Da der obere Knorpel, der besonders bei *Bufo vulgaris* (ob auch bei *B. variabilis*, weiss ich nicht) sehr stark seitlich entwickelt ist, anfänglich nur durch Bindegewebe mit dem unteren oder hypochordalen Knorpelstücke zusammenhängt, so kann der Vereinigungsvorgang nicht auf ein einfaches Gegeneinanderwachsen der Knorpel gedeutet werden, sondern es muss auch jenes seitlich an der Chorda liegende Gewebe dabei in Rechnung kommen, und die Ueberführung

desselben in Knorpel für den Gesamtvorgang von demselben Werthe erachtet werden, wie das Wachstum des Knorpels selbst. An jungen Thieren nach überstandener Larvenperiode angefertigte Querschnitte zeigen überdies die völlige Continuität beider Gewebe, indem an der Grenze des reinen Knorpelgewebes am unteren Stücke länglich gestaltete Zellen in homogener Grundsubstanz sich finden, an welche spindelförmige sich anschliessen, die in etwas faseriger Grundsubstanz gelagert, nach oben wieder in längliche Zellen übergehen. Mit dem Zusammenwachsen wird die intermediäre, spindelförmige Zellen aufweisende Abtheilung immer schmaler, und endlich ist sie gar nicht mehr als different gebautes Gewebe wahrnehmbar.

Mit der Vereinigung der Knorpel zum einheitlichen Steissbeine ist auch die oberflächliche verkalkte Knorpelschichte zu einer continuirlichen zusammengelassen, und es beginnt nun ein Fortschritt der Verkalkung nach innen zu, nachdem auf dem hypochondralen Knorpelstreif vom Perichondrium aus schon vorher die Ablagerung einer Faserknochenschichte stattfand. Durch das Fortschreiten dieses Vorganges erreicht der untere Theil des Steissbeines allmählich seine spätere Dicke, und es bleibt nur noch am hinteren Ende, wo der Knorpel weder völlig von Knochen umwachsen wird noch verkalkt, ein meist etwas in die Quere verbreitetes Knorpelstück bestehen, welches auch am erwachsenen Frosche frei aus der Knochenumhüllung hervorrägt. In früheren Stadien geht von dem analogen Endstücke die Verlängerung des Steissbeines aus, und in demselben Maasse, in dem diese erfolgt, wird ein Theil des Knorpels durch Verkalkung und Umlagerung mit Knochenschichten dem übrigen schon solidificirten Theile des Steissbeines angeschlossen.

Am vorderen oberen, sich wie ein Wirbelbogen verhaltenden Theile des Steissbeines gehen dieselben Veränderungen vor sich, wie an den übrigen Wirbelbogen, um den oberflächlich verkalkten Knorpel lagern sich Knochenlamellen an und im Knorpel selbst entwickeln sich Markräume. Eine solche Markraumbildung findet auch im unteren Theile statt, und es fliessen hier die einzelnen Räume später in einen einzigen grossen zusammen, der longitudinal das Steissbein durchzieht.

Die Chorda schwindet in diesem hinteren, nicht weiter gegliederten Abschnitte des Rückgrates sehr frühzeitig, indess sie im vorderen in neun Wirbel segmentirt sich theilweise erhält, so dass zwischen diesen beiden Abschnitten sich eine Verschiedenheit erhebt, die um so auffallender ist, als sonst wesentlich die gleichen Bedingungen gegeben erscheinen. Wenn man nämlich auch den hinteren Abschnitt des Steissbeins bei der Verkümmernng des Rückgrateanales nicht auf die Verhältnisse eines Wirbels zurückführen will, und hier etwas ganz eignes finden möchte, so ist doch der vorderste Theil des Steissbeins so auffällig nach Art anderer Wirbel gebildet, dass eine völlige Gleichstellung mit anderen Wirbeln nicht zu beanstanden ist. Bogenbildung ist hier wie dort und mit den Bogen in Zusammenhang eine, die Chorda umschliessende Gewebsschichte, in welcher oben und unten Knorpel zur Entwicklung kommt. Dennoch aber findet sich zwischen den neun Wirbeln und dem Steissbeine eine nicht zu unterschätzende Verschiedenheit in der ersten Ossification. Bei ersteren formt diese eine ringförmige Lage von Knorpelknochen unmittelbar um die Chorda, indess am Steissbeine nur die oberflächlichen, nie die tiefen die Chorda umgebenden Knorpelpartieen jene Bildung aufweisen. Wo an den neun Wirbeln die Chorda von den ossificirten Schichten umgeben ist, da erhält sie sich, indess an allen übrigen Stellen durch Einwachsen des Intervertebralknorpels ihre Integrität gestört wird. Somit wird also der Untergang der Chorda im Steissbeine mit dem Mangel einer sie schützenden Knochenschichte in Zusammenhang gebracht werden dürfen.

In der Deutung der einzelnen, das Steissbein zusammensetzenden Theile ist bis jetzt noch keine ganz übereinstimmende Auffassung erzielt, wie ich glaube wohl desshalb, weil man die, das untere »Basilarstück« mit den oberen, epichordalen Knorpeln verbindende Gewebsschicht in ihrem Zusammenhange mit ersteren zu wenig gewürdigt hat. DUGÈS stellt den unteren Steissbeinknorpel mit den unteren Bogenstücken der Schwanzwirbelsäule der Reptilien zusammen, J. MULLER* kann dieser Ansicht nicht beistimmen, hält vielmehr das Basilar-

* Vergl. Anatomie der Myxinoiden, Osteologie, p. 178.

stück »für das hier allein vorkommende untere primitive Element der Wirbelkörper, wie man es beim Stör doppelt unter der Chorda sieht«. Mit dieser Deutung ist auch KÖLLIKER* einverstanden. Wenn jener Knorpel den Bogen oder Rudimenten derselben wirklich entsprechen soll, so muss sich auch der Caudalcanal zu ihm ebenso verhalten wie der Caudalcanal anderer Wirbelthiere zu den wirklichen Bogen oder Bogenrudimenten. Er musste in dem Knorpelstreif oder über ihm verlaufen. Er verläuft in der That aber unter ihm, und die ihn seitlich umschliessende Membran geht seitlich in das Perichondrium des unteren Steissbein-Knorpels über. Das Verhalten des Caudalcanals spricht offenbar für die Ansicht, dass jener Knorpel zum Wirbelkörper gehört, und nur eine eigene Modification des hypochordalen Theiles der skelettbildenden Schichte sei. Ich bin daher der Meinung, dass eine Vergleichung mit Bogenstücken unzulässig erscheint.

Was ich für *Rana* und *Bufo* aus längeren Untersuchungsreihen einer grösseren Anzahl von Individuen aus verschiedenen Alters- und Entwicklungsstadien nachwies, glaube ich auch für *Hyla* und *Alytes* annehmen zu dürfen. Ich begründe diese Annahme nicht bloss auf die Verwandtschaft der Thiere, sondern auf die Untersuchung der Wirbel erwachsener, die im Baue völlig mit jenen der obengenannten übereinkommen. Wichtig wäre es jedoch immer, die Verhältnisse der Wirbelbildung von *Alytes obstetricans* in jüngeren Stadien zu prüfen, da C. Vogt** angibt, bei einem einjährigen Exemplare dieses Thieres die Rückenwirbel in Form von Doppelkegeln wie bei den Fischen gesehen zu haben, an denen die Zwischenräume mit Chordazellen erfüllt waren.

2. Epichordale Entwicklungsform.

Wie schon oben angeführt, fasse ich unter dieser Bezeichnung jene Entwicklungsweise der Wirbelkörper, bei welcher die Chorda von der Theilnahme an der Wirbelbildung dadurch ausgeschlossen wird, dass der ganze Körper über der Chorda entsteht. Die allgemeinsten Thatsachen für diesen Entwicklungsmodus sind bereits festgestellt. Duges hat sie für *Cultripes provincialis* oder für *Pelobates fuscus*, JOH. MÜLLER ebendafür wie für *Pseudis paradoxa*, ferner STANNIUS*** für *Pipa americana* erwiesen, und von Anderen sind diese Thatsachen bestätigt und wie von KÖLLIKER an *Cultripes provincialis* im Einzelnen erweitert worden. Die neuesten Untersuchungen an *Pel. fuscus* haben wir bekanntlich BUCH† zu danken, dem auch das Verdienst gebührt, die Identitätsfrage bezüglich der von DUGES und J. MÜLLER untersuchten Arten gebührend gewürdigt zu haben. Meine eigenen Untersuchungen betreffen vorzugsweise *Bombinator igneus*, erstrecken sich aber auch auf einzelne Stadien von *Pseudis paradoxa*, *Pelobates fuscus* und *Pipa americana*.

An den untersuchten jüngsten Larven von *Bombinator* waren eben erst die hinteren Extremitäten gebildet. Dabei fand ich die Chorda in ihrer ganzen Ausdehnung als einen in der Mitte 0,8^{mm} dicken Strang von der skelettbildenden Schichte umgeben, und diese oben aus schönem hyalinen, reich mit Zellen versehenen Knorpel, seitlich dagegen und unten aus einer dünnen Bindegewebschichte bestehend Taf. III.

* Würzburger Verhandlungen, Bd. X. p. 249.

** Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkrote, p. 86.

*** Zootomie der Amphibien, pag. 15.

† Würzburger naturwissenschaftl. Zeitschrift Bd. II. pag. 189. — Bei sorgfältiger Erwägung der DUGES'schen Angaben über *Rana fusca*, und bei Vergleichung derselben mit den mehrfachen MÜLLER'schen Anführungen in der Vergleich. Anat. d. Myx., sowie im Zusammenhalte mit dem, was KÖLLIKER äussert, scheinen die von BUCH gehegten Zweifel an der Identität der *R. fusca* des DUGES mit *Cultripes provincialis* M. gerechtfertigt, allein zu bedenken bleibt immer, dass D. seine Untersuchungen höchst wahrscheinlich in Montpellier angestellt hat, woher auch die von KÖLLIKER untersuchten Exemplare von *Cultr. prov.* stammten.

Fig. 7.j. Der epichordale Knorpel verlief von dem Schädel an continuirlich nach hinten bis über die Stelle, an der später das Steissbein sich zu differenziren beginnt, hinaus, und trug zehn Paare von oberen Bogenstücken, von denen die letzten noch nicht vollständig geschlossen waren. Die Bogen waren gleichfalls knorpelig und gingen ohne Grenze aus der erwähnten Knorpellage hervor. Nach der Seite und nach unten hin waren dieselben Uebergänge des Knorpels in Bindegewebe zu erkennen, wie es bei der perichordalen Entwicklung der Wirbelkörper mehrfach hervorgehoben ward. Jenes, um einen grossen Theil der Chordacircumferenz lagernde Bindegewebe gehört noch jungen Stadien an, da die spindelförmigen Zellen noch ziemlich deutlich erkennbar und die Grundsubstanz noch unzerklüftet war. Eine Theilung der so präformirten Wirbelsäule in einzelne Wirbel war ausser den, durch die Bogen gelieferten Anhaltepunkten noch an dem epichordalen Knorpelstreif selbst erkennbar, denn immer zwischen zwei Bogenschenkelpaaren sah man die oberste Lage des Knorpels durch ein Gewebe ersetzt, dessen spindelförmige Zellen der Quere nach verliefen, und so die im vorigen Abschnitte erwähnten Intervertebralligamente andeuteten. Es muss jedoch betont werden, dass diese Einrichtung nicht durch die ganze Dicke des Knorpels hindurchging, sondern nur auf der Oberfläche Platz gegriffen hatte. In der Tiefe verlief der Knorpel dicht auf der Chordascheide ohne Unterbrechung von vorn nach hinten. Die Chorda war in der ganzen Länge der Wirbelsäule nirgends vollständig von Knorpel umschlossen, und selbst vorn fand sie sich nur in einer flachen, rinnenförmigen Vertiefung. Dadurch unterscheidet sich also *Bombinator* von *Cultripes*, bei welchem KÖLLIKER »im Bereiche des Atlas und des zweiten Halswirbels die ganze äussere Chordascheide ringsherum knorpelig« fand. Zwischen beiden steht *Pelobates*, wo ich, ganz wie es auch von BRUCH neuerlich angegeben ward, die Chorda oben und seitlich vom knorpeligen Wirbel ungewachsen finde, so dass am vordersten Wirbel nur die untere Fläche der Chorda von einer bindegewebigen Brücke überspannt wird. Am zweiten Wirbel ist diese Brücke auf Kosten der seitlichen Knorpelbegrenzung länger geworden, und von da schwindet allmählich die seitliche Knorpelleiste gänzlich.

Auch bei jungen, aus den Brutsäcken des Rückens genommenen Individuen von *Pipa americana* finde ich eine ganz übereinstimmende Anlage vor, nur fehlen die Intervertebralligamente zwischen den beiden letzten Wirbeln, während sie zwischen dem ersten und zweiten vorhanden sind. Die beiden letzten, nur aus den Bogen erkennbaren Wirbelabschnitte scheinen sich also entweder sehr spät oder niemals wirklich zu differenziren, in welch' letzterem Falle sie am ausgebildeten Thiere auch nicht als verwachsene, sondern wohl besser als nicht differenzirte bezeichnet werden müssten.

Am vordern Theile der Wirbelsäule finde ich die schon von KÖLLIKER angeführten Verhältnisse, und vermisse ebenso eine völlige Umschliessung der Chorda von Knorpelsubstanz. Bei einer 5''' langen Larve von *Pseudis* finde ich dagegen eine ansehnliche hypochordale Knorpelleiste in der skelettbildenden Schichte. Das Knorpelgewebe geht seitlich und nach aufwärts ebenso continuirlich in Bindegewebe über wie der epichordale Knorpel am Seitenrande nach abwärts.

Hinsichtlich des Baues der Chorda habe ich keine von den übrigen *Ecaudatis* sehr abweichenden Einrichtungen getroffen, sie besteht bei *Pelobates*, *Bombinator* und *Pseudis* aus sehr grossen, jedoch schlaffen Zellen mit wandständigen Kernen; eine äusserste kleinzellige Schichte, die bei Salamandrinen existirt, fehlt hier. Die Chordazellen sind nur sehr schwer unversehrt zu treffen, und zeigen sich in den meisten Fällen, besonders bei *Pseudis*, nur in Resten, so dass eine Erweichung der Chorda hier Platz greifen muss. Die Chorda der von mir untersuchten *Pseudis*larve mass $1\frac{1}{2}$ ''' in der Dicke bei einer Länge des ganzen Thieres von 4". Die Chordascheide ist bei *Bombinator* und *Pelobates* wie bei *Pseudis* aus den auch den anderen Amphibien zukommenden zwei Lamellen zusammengesetzt. Bei *Pipa*, wo KÖLLIKER nur eine angibt, habe auch ich nur eine und zwar die der inneren entsprechende deutlich wahrgenommen, von der äusseren nur einige Spuren. Bei *Bombinator* ist die innere eine elastische Membran von ansehnlicher Dicke, sie misst 0,028''' und zeigt sich nicht vollständig homogen, sondern mit zahlreichen, sehr feinen Querfasern

ausgestattet, die am hinteren Abschnitte deutlicher scheinen als am vorderen. Ebenso eigenthümlich ist die Beschaffenheit der Chordascheide von *Pseudis*. Die äussere sehr dünne Lamelle liegt der skeletbildenden Schichte eng an, die innere dagegen der Chorda. Beide, innere und äussere Lamelle, sind nur lose mit einander verbunden, ebenso mit der Umgebung, und man vermag die Chorda sammt der innern Lamelle in ihrer ganzen Ausdehnung aus dem, von der skeletbildenden Schichte gebildeten Canale herauszuziehen. Bei der mikroskopischen Untersuchung zeigt die innere elastische Lamelle feine, aber sehr zahlreiche Längsfaltungen, die von feinen welligen, fast wie guillockirt erscheinenden Linien rechtwinklig gekreuzt werden. Es scheint so die ganze Lamelle aus zahlreichen Fibrillen zusammengesetzt zu sein. Bei Behandlung mit Natronlauge schwinden die Fibrillen, und in ihrer Richtung erscheinen bandartige Streifen von ungleicher Breite (0,02—0,005^m), zwischen denen hin und wieder feine Körnchen sichtbar sind. Auf Behandlung mit Essigsäure tritt eine förmliche Zerklüftung ein, es bilden sich Risse und Spalten, die, obwohl sie in der Regel nicht völlig durchdringen, dem Gebilde das Ansehen einer gefensterten Haut verschaffen. Eine bedeutende Elasticität ist übrigens an dieser Lamelle der Chordascheide nicht unschwer nachzuweisen, so dass sie im Zusammenhalte mit dem mikroskopischen Ergebnisse unzweifelhaft den elastischen Membranen beigezählt werden muss. Die bei den übrigen Amphibien gänzlich homogene Lamelle ist so bei *Bombinator* und *Pseudis* weiter differenzirt. Da Brien an der innern Lamelle von *Pelobates fuscus* ähnliche, auch von mir erkannte Verhältnisse auffand, so scheinen diese in grösserer Ausdehnung vorzukommen. Dass die Faserbildung in der genannten Lamelle nicht von Zellen abgeleitet werden darf, sondern nur aus einer Zerklüftung einer ursprünglich homogenen Membran, glaube ich ohne Bedenken erklären zu können; wenn daher Brien von bindegewebiger Structur spricht, so kann er damit nur die Grundsubstanz des Bindegewebes gemeint haben. Von Kernen ist auch keine Andeutung vorhanden.

Greifen wir den weitem Entwicklungsgang bei *Bombinator* auf, so ist das Bemerkenswertheste ein Wachstum der epichordalen Knorpelstücke und eine grössere Differenzirung der querfaserigen intervertebralen Bänder, bei denen in demselben Maasse, als der Knorpel in Dicke und Länge wächst, eine Dickenzunahme stattfindet. Die von dem Knorpel aus um die Chorda laufende Bindegewebsschichte zeigt bei diesen Vorgängen keinerlei Theilnahme. Die Verknöcherung beginnt theils im Knorpel, theils am Perichondrium. Ersteres ist an den epichordalen, die Wirbelkörper darstellenden Knorpelstücken, letzteres an den Bogen der Fall. Jeder Wirbelkörper zeigt zuerst an zwei Stellen vorn und hinten eine verkalkte Stelle, die gegen die Mitte der Länge des Wirbelkörpers sich ausdehnt und endlich mit der ihr vom andern Ende her entgegenwachsenden zusammenstösst, so dass schliesslich eine einzige Masse von Knorpelknochen den Wirbelkörper darstellt. So trifft man es am Ende jenes Larvenstadiums, welches durch die Vollendung des Durchbruchs der Vorderextremitäten charakterisirt ist. Vorn und hinten bleibt aber an jedem Wirbelkörper noch eine unverkalkte Knorpellage zurück, und auch die seitlichen, in die Bogen übergehenden Massen verkalken noch nicht, so dass von hier aus das Weiterwachsen des Wirbels noch vor sich gehen kann. Bei *Pipa* finde ich gleichfalls zwei Ossificationsstellen, die am 5.—6. Wirbel zuerst auftreten, und von da nach vorn und hinten an den übrigen Wirbeln sich zeigen. Bei *Pseudis* zeigt sich nicht die ganze Dicke der Knorpelmasse verkalkt, sondern nur eine oberflächliche Lage, die aber noch von einer Lage Faserknochen mit Marcanalen (Taf. III. Fig. 6) bedeckt wird.

Die Verknöcherung der Bogen erfolgt vorzugsweise durch Ablagerung einer dünnen Faserknochen-schichte, die einen continuirlichen Ueberzug darstellt. Bei *Pipa* besitzen diesen schon sämtliche Bogen, indess nur 4—5 Wirbelkörper verkalkte Kerne aufweisen. *Bombinator* scheint insofern abzuweichen, als die Körperverkalkung früher erfolgt. Da nach Brien bei *Pelobates* die Bildung von Knorpelknochen im Wirbelkörper an jeder Seite für sich auftritt, so scheint in dieser Beziehung eine grosse Mannichfaltigkeit zu herrschen, welche wohl mit der ersten Form des Wirbelkörpers in Verbindung steht. Bei *Pelobates* ist letzterer fast breiter als lang, bei *Bombinator* aber doppelt so lang als breit.

Im fortschreitenden Wachsthum ändert der epichordale Wirbelkörper bei *Bombinator* nur wenig seine Gestalt, er entwickelt sich durch Wachsthum der unverkalkt gebliebenen seitlichen Knorpelpartieen stark in die Breite, und erlangt erst sehr spät einige Dicke. Ablagerungen von Knochenlamellen vom Perioste her, die bei den Fröschen und Kröten vorzüglich an der Unterseite sich anfügen, bedingen diese Volumzunahme. Sie scheinen bei *Bombinator* nur von der oberen Fläche her sich anzufügen, so dass der primitive knorpelige Wirbelkörper dadurch ventralwärts rückt. Der anfänglich zwischen zwei durch ein oberflächliches Ligament getrennten Wirbelkörperanlagen befindliche Knorpel differenziert sich unter Diczunahme ganz nach Analogie des bei Salamandrinen und Fröschen beschriebenen Vorganges in die Gelenktheile der Wirbelkörper, auf denen schliesslich durch Continuitätsunterbrechung des Gewebes die Gelenkflächen entstehen. Die Zwischenwirbelstücke (*globes intervertébraux Ducès*) bilden vom Anfang keine differenten Theile, sie zeigen nur allmählich eine etwas hellere Grundsubstanz und kleinere Zellen, als die zu Wirbelkörpern werdenden Knorpelpartieen. Selbständiger werden sie jedenfalls erst mit der Verkalkung der Wirbelkörper. Die Zeit der Intervertebralgelenkbildung tritt bei *Bombinator* erst nach gänzlich vollendeter Metamorphose ein. Auch die Entstehung von Markräumen und deren Verschmelzung in Markeanäle innerhalb des verkalkten Knorpels, dann die Verbindung dieser Canäle mit solchen, die den faserknochigen Theil des Wirbelkörpers radiär durchziehen, findet ganz in der schon geschilderten Weise statt.

An dem Körper des fertigen Wirbels findet sich also vorn der Gelenkknorpel, einen besonders nach abwärts gewölbten Gelenkkopf darstellend; der Oberflächentheil des Knorpels ist hyalin, der tiefere dagegen ist verkalkt und mit Markräumen ausgestattet, in denen Fettzellen und Blutgefässe sich finden, und um welche concentrisch Knochenlamellen gebildet sind. Dann folgt der mittlere, aus Faserknochen bestehende Abschnitt, der grösstentheils vom oberen Perioste gebildet ward. Unter diesem liegt in einer Ausbuchtung ein, von vielen Markräumen durchzogenes Gewebe, welches an einzelnen Stellen verkalkten Knorpel, dann wieder Träubchen von hellgelben Fettzellen und vereinzelte schwarze Pigmentzellen mit vielen Ausläufern enthält, und nur von einer dünnen Faserknochenschichte nach unten bedeckt wird. Man könnte das Ganze für einen grossen Markraum halten, wenn nicht Knorpelzellengruppen darin zu Tage kämen. Ich glaube daher nicht zu irren, wenn ich in ihm nicht den früheren Wirbelkörper, vielmehr die Umwandlungsproducte von dessen Knorpelzellen erkenne. Soviel ist jedenfalls ausser allem Zweifel, dass nicht der obere Theil des Mittelstückes des fertigen Wirbelkörpers aus dem primitiven Knorpel hervorgegangen sein kann, denn es besteht ganz und gar aus horizontal geschichteten Knochenlamellen, wie sie nur aus dem Perioste entstehen können, und wo anders angeordnete Knochenlamellen in jenem Theile vorhanden sind, zeigen sich diese in der Umgebung der Markeanäle, und durchsetzen nur jene horizontalen Schichten als offenbar spätere Bildungen. Hinter dem Mittelstücke folgt dann wieder ein knorpeliges, eine Pfannenfläche tragendes Endstück, von welchem gleichfalls ein Theil verkalkt ist.

Die Bogen zeigen, wie bei allen hierauf untersuchten Batrachiern, eine vollkommen selbständige Verkalkung, die immer an dem, dem Körper angefügten Basalstücke zuerst auftritt, bald nur oberflächlich, bald die ganze Dicke des Knorpels durchsetzend. Die innigere Verbindung mit den Wirbelkörpern tritt mit Ablagerung der Faserknochenlamellen ein, die vom Perioste aus sich bilden, und von einer Hälfte des Bogens über den Wirbelkörper hinweg zur anderen ziehen. Dadurch kommt wie bei *Rana* und *Bufo* der Anfangstheil des Bogens zum Wirbelkörper und bildet dessen Seitenmassen, so dass an dem, am ausgebildeten Wirbel als Bogen und Körper unterschiedenen Theilen keine natürliche Grenze zu finden ist. Bei *Bombinator* erhält sich der Knorpel im Bogen, wenn auch zum grössten Theile verkalkt, sehr lange. Halberwachsene Thiere besitzen ihn noch vollständig, was um so auffällender ist, als er bei der Larve von *Pseudis* schon von zahlreichen, netzförmig angeordneten Markeanälen durchzogen ist (Taf. IV, Fig. 6.), die an der Ursprungsstelle der Querfortsätze in einen weiten Markraum zusammenfliessen. Das Fortbestehen ja sogar die Fortentwicklung der embryonalen Zustände an der Chorda und deren nächster Umgebung

hat hier die Ausbildung der Bogenstücke in der sonst erst späteren Stadien zukommenden Weise keineswegs influenzirt.

Bei diesen Veränderungen der Wirbel ist der unter den Körpern gelegene Chordastrang allmählich geschwunden. Junge, noch mit einem kurzen Schwanzstummel versehene Thiere zeigen die Chorda als plattes der ventralen Wirbeloberfläche lose angeheftetes Band. Die Verbindung der Seitentheile der Wirbelkörper, oder vielmehr der Basen der Bogen, mit der die Chorda überziehenden hier nicht weiter verwendeten skelettbildenden Schichte ist wie die letztere selbst zurückgegangen und der betreffende Rand des Knorpels hat sich viel schärfer gegen die früher continuirlich aus seinem Gewebe hervorgehende Bindegewebschichte abgegrenzt. Die Chordazellen sind ganz unerkennbar und die Scheide der Chorda ist dünner und schlaffer geworden. Etwas weniger ältere Thiere besitzen an der unteren Fläche der sehr wenig dicken Wirbelkörper nur noch einen Bindegewebsstrang, in welchem man einzelne dünne homogene Partien als Reste der Chordascheide erkennt, und wobei die Verbindung mit dem Knorpel völlig gelöst ist. Eine seichte ventrale Rinne trifft man übrigens auch noch bei grösseren jungen Individuen an den vorderen Wirbeln an Taf. III, Fig. 8. *x*. Es hängt dieser Umstand jedenfalls mit der geänderten Lage der Chorda in der vorderen Körperregion zusammen, denn wie oben einmal erwähnt, wird die Chorda am ersten Wirbel und etwas weniger auch am zweiten seitlich von Knorpel umschlossen. Es erstrecken sich hier die Basen der Bogen mit ihrem ventralen Theile bis an die Unterfläche, und verringern um ebensoviel den bindegewebigen Theil der Umhüllung (skelettbildenden Schichte der übrigen Batrachier).

Die Chorda tritt also vorn nach aufwärts und zeigt so eine Tendenz zu jenem Verhalten, welches auch bei der perichordalen Wirbelbildung das maassgebende ist. Wie das Fehlen eines Chordarestes im ersten Wirbel lehrt, und wie aus der ganzen Entwicklungsweise desselben hervorgeht, ist seine Bildung trotz der Andeutung einer Chorda-Umschliessung eine rein epichordale.

Erst am Schädel wird die Chorda allseitig von Knorpel umgeben. Sie erstreckt sich mit langgezogener conischer Spitze bis vor die *Petrosa* und läuft so durch den Basilarknorpel hindurch, dass sie anfänglich nur von einer dünnen Knorpellage an der Unterfläche überzogen wird, in der Mitte ihres Verlaufs eine gleich dicke Knorpelschichte über und unter sich hat, von denen die obere sich allmählich so verdünnt, bis die Chorda frei nach innen liegt. Dies Ende bettet sich in eine Rinne des Basilarknorpels und wird nur von einer dünnen Lamelle des Perichondriums überzogen. Der Untergang der Chorda erfolgt im Schädel durch den wachsenden Basilarknorpel.

Was das Steissbein betrifft, so müssen wir auch hier die Untersuchung von dem hintersten Körpertheile der Larven aus aufnehmen. Auf Querschnitten, die an der Hälfte der Länge des Schwanzes angefertigt wurden, sieht man erstlich die mächtige Chorda fast genau in der Mitte der Höhe. Sie wird ausser der Scheide noch von einer dünnen Bindegewebschichte umgeben, die in der oberen und unteren Medianlinie zur Umschliessung eines Canals aneinander weicht, und, mit dem einen Schenkel sich mit dem der anderen Seite vereinigend, in eine zwischen die Weichtheile des Schwanzes sich erstreckende Scheidewand fortsetzt. Sowohl das so gebildete dorsale als ventrale Septum reicht bis dicht unter den Hautsaum des Schwanzes. Nach aussen von den beiden Canälen und dem von ihrer Wand sich erhebenden Septum lagert gallertiges Bindegewebe* in einer ansehnlichen Schichte, fast die Hälfte der Dicke des Schwanzes bildend, und erst nach aussen von diesem trifft man die Seitenmuskulatur.** Die Anordnung dieser

* Dies Gewebe besteht aus einer homogenen hellen Grundsubstanz, in welche zahlreiche spindelförmige Zellen mit langen dünnen Ausläufern eingebettet sind. Inmitten der Zelle liegt der schief umschriebene Kern. Die beiden Ausläufer sind sehr zart und machen vielfache Krümmungen; selten anastomosiren sie. Sternförmige Zellen habe ich sehr spärlich beobachtet; dagegen konnte an den Enden der Ausläufer eine feine Zerfaserung wahrgenommen werden.

** Es erinnert dieser Zustand sehr lebhaft an die von KÖLLIKER bei *Tiburus* geschilderten Verhältnisse. Vergl. Würzb. Verhandlungen, Bd. X. pag. 204.

Verhältnisse ist an der oberen und unteren Hälfte ziemlich gleich, doch zeigt sich der obere Canal auf dem Querschnitte mehr rautenförmig, da seine untere Wand sich gegen die Chorda hin einknickt, indess der untere dreieckig erscheint. Im ersteren liegt die Fortsetzung des Rückenmarks, im letzteren ein Blutgefäss. Pigmentzellen kleiden beide Canäle aus.

Weiter nach vorn hat die Chorda an Dicke abgenommen, und es tritt ganz in ähnlicher Weise, wie es oben bei der perichordalen Wirbelentwicklung geschildert wurde (vergl. hierfür auch Taf. II. Fig. 1. 2), unterhalb der Chorda ein Knorpelstreifen auf, der sich aus dem, über dem Gefässcanale zwischen diesem und der Chorda liegenden Gewebe ganz allmählich hervorgebildet hat. Hinten nur eine ganz zarte Zellenlage darstellend entwickelt sich der Knorpelstreif zu einer starken, den Caudaleanal von der Chorda entfernenden Leiste, gibt aber dadurch, dass er seitlich continuirlich in die, die Chorda umhüllende Bindegewebsschichte übergeht, seinen Ursprung aus der skelettbildenden Schichte auch weiter vorn zu erkennen. Während dieser Knorpelstreif schon deutlich unterscheidbar ist, sind die den Rückgratcanal umschliessenden Theile noch vollkommen häutig, weiter nach vorn zu, etwa in einer Entfernung von 2—2½^m vom neunten Wirbel, ist in den lateralen Partien Knorpel erkennbar, der dicht hinter dem letzten Wirbel einen vollständigen Bogen bildet (Taf. III. Fig. 9.). Es steht dieser, wiederum aus der skelettbildenden Schichte hervorgegangene Knorpel mit letzteren in demselben organischen Zusammenhang, wie der hypochordale Streifen. Der letztere läuft bis an den zum neunten Wirbel gehörigen Chorda-Abschnitt, und endigt hier, indem er wieder in Bindegewebe übergeht. Ausnahmsweise setzt er sich jedoch auch bis zum achten Wirbelabschnitte fort, unter dem ich melumals eine dünne Knorpellage gefunden habe.

Wie ich es eben von *Bombinator* geschildert habe, ist auch die Steissbeinanlage bei *Pelobates* zu treffen, und auch *Pipa* stimmt damit überein. Nur bemerke ich bei letzterer, dass das obere Knorpelleistenpaar, welches sich vorn zu einem Bogen zusammenfügt, nicht ganz continuirlich verläuft, sondern an einer Stelle regelmässig unterbrochen ist. Man sieht dieses am besten nach Abtragung des Daches des gesammten Rückgratcanals, wobei man der Durchschnittsflächen der Bogen der neun Wirbel ansichtig wird, und hinter diesen einen vollkommen selbständigen Bogen an der Steissbeinanlage findet. Zunächst hinter diesem Bogen bemerkt man dann ein Interstitium, auf welches erst die obere Knorpelleiste, die Fortsetzung des Rückgratcanales seitlich begrenzend, anhebt. Eine Trennung der epichordalen Knorpellamelle, von welcher sowohl der zehnte Bogen, als die von diesem durch eine Lücke geschiedenen Leisten sich erheben, ist jedoch nicht zu beobachten, so dass dadurch der auch von Duges Raum gegebene Vorstellung, dass elf Wirbel existirten, wovon zwei in das Steissbein übergingen, einiger Eintrag geschieht. Es ist aber hierbei zu bedenken, dass bei demselben Thiere auch der achte Wirbel vom neunten und der neunte vom zehnten nicht differenzirt ist. Einmal bei *Pipa* auf dies Vorhandensein eines gesonderten Bogens am *Coccygeum* aufmerksam geworden, suchte ich bei *Bombinator* Aehnliches zu finden, was jedoch ohne Erfolg war.

Die Verknöcherung der Steissbeinanlage tritt auch bei *Bombinator*, *Pelobates* und *Pipa* bei noch völliger Integrität der Chorda auf. Es bildet sich eine Faserknochenlage um den hypochordalen Knorpelstreif (natürlich nur an der unteren und an den Seitenflächen, so dass die gegen die Chorda sehende Fläche davon frei bleibt), bei *Pipa* auch Faserknochen um die epichordalen Knorpeltheile, welchen bei *Bombinator* die Bildung einer dünnen Kruste von Knochenknorpel, die vorn paarig entsteht, vorauszugehen scheint. Diese liegt an der Basis des vordersten Bogenstückes des Steissbeines, und vereinigt sich gegen die Medianlinie zu einem Stück. Auch bei *Pelobates* habe ich dieses paarige verkalkte Stück des epichordalen Knorpels gesehen.

Die ferneren an *Bombinator* genauer durch die einzelnen Stadien verfolgten Veränderungen an der Steissbeinanlage treffen im Wesentlichen so sehr mit dem zusammen, was oben über die Steissbeinentwicklung von *Rana* und *Bufo* gesagt ward, dass ich nur das Abweichende erwähnen will. Es besteht

dies in dem, mit der Resorption der Chorda nicht gleichen Schritt haltenden Einwachsen der oberen und unteren Knorpelmassen, wodurch die Chorda in ansehnliche Längsfaltungen zusammengepresst wird (Taf. III, Fig. 10.). Diese bilden an der inneren Lamelle der Scheide auf dem Querschnitte eine unregelmässige Sternfigur (*Cs'*), an der dünnen äusseren dagegen zierliche Kränzelungen (*Cs*). Bei jungen Bombinaren ist die Chorda kurz nach vollendetem Larvenstadium noch erkennbar; obere wie untere Knorpelmasse umschliesst sie jedoch gänzlich, und hat sie auf etwa den vierten Theil ihres früheren Volums reducirt. Von den Zellen sieht man nur noch verworrene Fasermassen, die von einem helleren, aber nach aussen in die Grundsubstanz des Knorpels übergehenden Saume, dem Reste der inneren Lamelle der Chordascheide umgeben sind. Von der äusseren Lamelle sind hier und da noch kleine Reste bemerkbar. Halb ausgewachsene Thiere lassen nur noch einen, in der oberen Hälfte des Steissbeinkörpers liegenden centralen Faserstrang erkennen, nach dessen Verschwinden das Steissbein keinen Rest der Chorda mehr bewahrt (Taf. III, Fig. 11. *Cs*).

Bei den Amphibien mit epichordaler Wirbelkörperbildung ist somit derselbe Modus in der Entwicklung des Steissbeines vorhanden, wie bei den mit perichordaler Entwicklungsweise, und dadurch werden die beiden Modi einander sehr nahe gebracht, jedenfalls aber darf man sie nicht mehr in der gegensätzlichen Auffassung betrachten, wie es zuerst durch JOH. MÜLLER* hervorgehoben ward, und wie dies bis jetzt noch üblich war. Eine ruhige Ueberlegung des eigentlichen, beiden Modis zu Grunde liegenden Vorganges führt übrigens auch ohne Berücksichtigung der Steissbeinentwicklung zu dem Urtheile, dass die Verschiedenheit durchaus nicht auf einem Gegensatze beruht. In beiden Modis ist es die, die Chorda umlagernde skeletbildende Schichte, aus welcher die Wirbelsäule hervorgeht; sie bildet Knorpelringe um die Chorda mit davon ausgehenden Bogen in dem einen Falle, in dem andern sind die bogentragenden Knorpelringe nur an der oberen Peripherie der Chorda vorhanden und der untere Theil der skeletbildenden Schichte bleibt aus Bindegewebe bestehen. Aber auch hier kann Knorpel vorkommen, wie denn KOLLIKER einen solchen Streifen bei *Cultripes*, ich für *Pseudis* angab. Es liegt dieser Streifen in der Fortsetzung des hypochordalen Steissbeinknorpels. Er vermehrt die Aehnlichkeit der Anlagen der Wirbelsäule beider Batrachiergruppen nicht wenig. Gehen wir mit dem Gange der Entwicklung weiter, so finden wir die Vorbereitungen zur Trennung der bisher zusammenhängenden Wirbelabschnitte gepaart mit zunehmendem Wachsthum der Wirbelsäule. Bei dem epichordalen Modus differenzirt sich zwischen zwei bogentragenden Knorpelpartieen einfach ein Gelenk, wobei der Kopf auf den einen, die Pfanne auf den andern Wirbel vertheilt wird. Die diese Theilung eingehende kleinzellige Knorpelmasse, vorn wie hinten in den, grössere Zellen einschliessenden, einen Wirbelkörper repräsentirenden Knorpel übergehend, kann als Intervertebralknorpel betrachtet werden. Von ihm geht auch vorzugsweise das Längenwachsthum des Wirbelkörpers aus, nachdem der mittlere Knorpel der Verkalkung verfallen. Bei dem perichordalen Modus ist die Differenzirung des Wirbels gleichfalls durch einen intervertebralen Knorpel eingeleitet. Dieser wächst aber, durch laterale Anlage des Wirbelkörpers geleitet, von beiden Seiten her gegen die Chorda ein, und theilt sich erst dann in Gelenkkopf und Pfanne. In dem einen wie in dem andern Falle ist der Intervertebralknorpel nichts Eigenes, Neues, sondern immer nur der zur Herstellung der Gelenke verwendete Theil der als Knorpel erscheinenden skeletbildenden Schichte. Das Einwachsen gegen die Chorda ist die Einleitung der Trennung der Wirbelkörper, die dann durch Gelenkbildung vollzogen wird. Somit ist die letztere in beiden Entwicklungsmodis nicht fundamental verschieden, und mit Hinblick auf den dabei sich betheiligenden Theil der skeletbildenden Schichte im Ganzen, ist der Unterschied mehr quantitativ als qualitativ. Das Nämliche gilt aber auch für die Entstehung des eigentlichen Wirbelkörpers. Nehmen wir die primordiale Zusammen-

* Vergleichende Neurologie der Myxinoiden, pag. 74.

setzung desselben in beiden Fällen vor, so finden wir ihn in dem einen wie in dem anderen aus einem Chorda-Abschnitte und dem diesen überziehenden Theil der skeletbildenden Schichte bestehen, welche letzterem ganz gleichmässig die oberen Bogen aufsitzen. Wird nun die gesammte peripherische Skeletschichte verwendet, so entsteht die eine Form, tritt nur der obere, epichordale Theil in definitive Zustände über, so bedingt dies die zweite Form. Ebensovwenig wie in der ersten Form sind es in der zweiten die Bogenstücke allein, welche den primordialen Wirbelkörper herstellen, sondern es ist die zwischen den Basen der Bogen sich der Chorda auflagernde Gewebeschichte, von der man doch nicht willkürlich den oberen Theil als den Bogen angehörig betrachten kann, denn ebensogut hängt ja auch der untere Theil der skeletbildenden Schichte, wie ich vielfach gezeigt habe, mit den oberen Bogen zusammen. Es kann daher nicht gut gesagt werden, dass bei der epichordalen Wirbelbildung der Körper aus den an der Basis zusammenwachsenden oberen Bogen entstehe, und dass hierin ein Unterschied von der perichordalen Bildungsweise gegeben sei.

Hier kann noch eine Frage zur Besprechung kommen, die zwar bisher sich der stillen Uebereinstimmung aller Autoren zu erfreuen hatte, die jedoch mir nicht so einfach und klar scheint, dass sie durch blosser Abstimmung zu erledigen wäre. Es ist dies die Frage nach dem Verhalten des Steissbeines zur Wirbelsäule im Ganzen. Ist das *Coccygeum* der *Batrachia amura* ein Wirbel? ist es ein Complex mehrerer Wirbel?

Fast alle vergleichenden Anatomen schreiben den ungeschwänzten Batrachiern zehn Wirbel zu und betrachten demzufolge das *Coccygeum* als den letzten, den zehnten Wirbel, abgesehen von den Fällen der Verschmelzung zweier Wirbel in einen. Duges hat meines Wissens die einzige genaue Angabe darüber gemacht, dass dem Steissbeine (bei *Cultripes* mehr als ein Wirbel zu Grunde liege. Wir erhalten aber noch mehr Anhaltspunkte für die Beurtheilung, sobald wir die erste Anlage aufgreifen. Wir sehen den hypochordalen Knorpelstreif über eine Strecke ausgedehnt, die mehr als vier durch die Seitenmuskulatur des Schwanzes unterscheidbaren Abschnitten des Körpers entspricht, und auch der nach den vorderen wirklichen Bogenstücken folgende epichordale Knorpel erstreckt sich, in die häutige Wandung des Medullarrohrs eingeschlossen, über mehr als zwei Körpersegmente hinweg. Da nun überall je einem in Muskulatur, Nerven- und Gefäss-Anordnung ausgeprägten Körpersegmente ein Wirbel entspricht, so scheint es mir nichts weniger als unrichtig, eine über eine gewisse Anzahl von Körpersegmenten sich erstreckende Anlage des Axenskelets als einer eben so grossen Summe von Wirbeln entsprechend gelten zu lassen. Der Mangel einer Gliederung der Skeletanlage trifft zusammen mit der provisorischen Natur des Körpertheiles, an dem sich letztere findet. Deshalb möchte ich das Steissbein der *Batrachia amura* als ein Skeletstück betrachten, welches nicht aus der nur einem einzigen Wirbel zukommenden Anlage sich hervorgebildet hat, sondern als einen Abschnitt der Wirbelsäule, der aus einem einer grösseren Anzahl von Wirbelsegmenten des Körpers zukommenden Theile der skeletbildenden Schichte entstanden ist, der somit trotz seiner Einheit einer ganzen Wirbelgruppe entspricht. Eine Anzahl häutiger Wirbel ist auch für das Steissbein präformirt, sogut wie für einen anderen Abschnitt der Wirbelsäule. Wenn nun an die Stelle mehrfach vorhandener Abschnitte später ein einziger tritt, der aus dem Materiale der ersteren sich hervorbildet, so werden wir in diesem einzigen Theile doch seine Gleichbedeutung mit dem Mehrfachen nicht läugnen dürfen.

Ueber die Zahl der, der Steissbeinbildung vorausgehenden Wirbelabschnitte bestimmte Angaben zu machen, ist schwer, da die Verhältnisse mit der fortschreitenden Entwicklung sehr veränderlich sind, und häutige Wirbelsegmente um so mehr sich rückbilden, als die knorpelige Anlage des Steissbeins an ihnen und in ihnen sich ausdehnt.

Betrachtet man die Gruppe der Amphibien, die durch epichordale Bildung der Wirbelsäule sich auszeichnen, so fällt auf, dass sie, von der ohnehin als Repräsentant einer selbständigen Familie erscheinenden *Pipa* abgesehen, genau jener Batrachierfamilie entspricht, welche JON. MÜLLER* zuerst aufgestellt und durch das Fehlen oder die rudimentäre Bildung der Paukenhöhle gekennzeichnet hat. Es wird also in der Bildung der Wirbelsäule ein neues verwandtschaftliches Verhältniss jener Thiere zu erkennen sein, und ihre vor dreissig Jahren ausgesprochene Zusammengehörigkeit sich fester begründen, trotz der Einwände, die von TSCUDI** dagegen erhoben worden sind, und ungeachtet der geringen Anerkennung, die jener Ansicht von Seiten der Systematiker im Allgemeinen zu Theil ward. Was die bezüglich der Wirbelentwicklung sich an die Pelobatiden anschliessenden *Aglossa* betrifft, so bieten sich bekanntlich auch bei ihnen Eigenthümlichkeiten des Gehörorgans, die von denen der Pelobatiden zwar verschieden sind, aber nicht geradezu divergiren. Den verwandtschaftlichen Beziehungen zu der letzterwähnten Familie wird dadurch kein Eintrag gethan, wenn auch die Verwandtschaft in einem viel entferneren Grade stattfindet, als sie zwischen den einzelnen Gattungen der Pelobatiden als bestehend anerkannt werden muss.

VI. Vom Baue und der Entwicklung der Wirbel der Reptilien.

Aus dem über die Wirbelentwicklung bei den Amphibien Mitgetheilten dürfte zur Genüge hervorgehen, dass der dort waltende Modus in seinem wesentlichsten, auf dem kürzern oder längern Fortbestehen eines vertebralen Chordastückes beruhenden Charakter auch sehr bedeutend von demjenigen abweicht, welchen man für die nächst höhere Wirbelthierklasse als fast allgemein durchgreifend annimmt. So sagt RATKE*** in seiner Schrift über die Natter, nachdem er dargelegt hat, dass die die Wirbelsaite einhüllende Substanz (Belegungsmasse) jederseits in einzelne hintereinanderliegende Streifen oder Tafeln (Urwirbel REMAK's sich gegliedert hat, die an der oberen und unteren Seite der *Chorda vertebralis* verwachsen und die Anlage der Wirbelkörper vorstellen, Folgendes: »Wenn die Knochensubstanz des Wirbelkörpers sich zu einem Ringe vereinigt hat, nimmt dieser Ring wahrscheinlich durch Ansatz von Knochenerde an seiner äusseren Fläche, an Dicke etwas zu, die von ihm eingeschlossene Knorpelsubstanz aber wird mehr und mehr von Knochenerde durchdrungen, und der ganze Wirbelkörper erscheint nun zuvörderst als ein dicker Knochenring. Allmählich aber wird darauf durch neuen Absatz erst von Knorpelsubstanz, dann von Knochenerde gegen die Höhle, die sich im Innern des Wirbelkörpers befindet, die Oeffnung in der Mitte desselben verkleinert, und zuletzt selbst völlig geschlossen, indess die gallertartige Substanz, welche die Scheide der Wirbelsaite noch immerfort gewahr werden lässt, wie auch der in einen Brei umgewandelte Kern dieses Körpertheils in dem Wirbelringe gleichsam durchschnitten, und aus ihm völlig verdrängt worden.« Dann heisst es: »Während durch den oben geschilderten Bildungsvorgang der Wirbelkörper die *Chorda vertebralis* stellenweise eingeschnürt, und zuletzt auch abgeschnürt oder in ihrem Verlaufe unterbrochen wird, bleibt zwischen je zwei Wirbeln ein Rest von ihr zurück, der jetzt eine Gelenkkapsel bildet, von welcher die einander zugekehrten Enden der Körper beider Wirbel bekleidet und zusammengehalten werden. — Noch ehe aber die Oeffnung, die zu einer gewissen Zeit durch den zwar ringförmigen, doch schon verknöcherten Wirbelkörper hindurchgeht, von Knochensubstanz ausgefüllt wird, bildet sich an der hintern Seite des Wirbelkörpers ein Auswuchs oder Vorsprung, der diese ganze Seite und auch die durch den Körper hindurchziehende Oeffnung bedeckt, und in die Grube des zunächst folgenden Wirbels eingreift, also ein Gelenkkopf.«

* Zeitschrift für Physiologie von TIEDEMANN und TREVRANUS. Bd. IV. 1832. pag. 244.

** Classification der Batrachier. Neuchâtel. 1838. p. 12.

*** Entwicklungsgeschichte der Natter 1839, p. 73. u. 118. Dem ausgezeichneten Forscher ist übrigens hier sowohl als auch bei der Schildkröte die Bedeutung der ursprünglichen Wirbelanlagen entgangen, die erst REMAK beim Hühnchen aufgedeckt hat.

Auch später sehen wir RATHKE* für die Bildung der Wirbelkörper Aehnliches aufstellen. Die um die Chorda entstandene knorpelige Anlage schnürt mit der Verknöcherung die Wirbelsaite ein und verdrängt sie. Bei den Schildkröten ist jedoch einige Verschiedenheit gegeben, indem hier »die Rückensaite nicht in der Mitte, sondern an dem Ende der einzelnen Wirbelkörper dünner und gleichsam eingeschnürt wird«. »Später aber erfährt sie an dem mittleren Theile der einzelnen Wirbelkörper eine stärkere Resorption, als gegen die Enden derselben und zwischen ihnen, infolge deren sie in den Wirbelkörpern selbst schon früher verschwindet als zwischen ihnen.« Hierin liegen unverkennbare Andeutungen eines Entwicklungsganges, wie ich ihn bei den Amphibien erkannt habe, allein es wird wie ein gewissermaassen ausnahmsweises Verhalten behandelt, da ja bei anderen Reptilien, den Schlangen und Eidechsen, eine andere Bildungsweise angenommen war. Ueberdies ist die Angabe über die Gelenkbildung so abweichend von dem von mir bei Batrachiern constatirten, dass eine erneute Untersuchung entschieden nach der einen oder der andern Seite hin förderlich sein musste. Durch Untersuchung einer Anzahl von Embryonen und junger Exemplare von *Lacerta agilis*, *Anguis fragilis* und *Coluber natrix* ist es mir nun möglich geworden, gerade über die mir wichtigsten Verhältnisse ausreichend sicheren Aufschluss zu erhalten.

Die jüngsten von mir untersuchten Embryonen von *Anguis* massen 2" an Länge und zeigten in der ganzen Ausdehnung des Rückgrates die *Chorda dorsalis* als einen in regelmässigen Abständen etwas eingeschnürten, allein continuirlich verlaufenden Strang. Die glashelle structurlose Chordascheide besass eine Dicke von 0,0008". Die Chordasubstanz war gleichmässig aus grossen hellen Zellen gebildet. Um die Chorda fand ich eine gleichfalls continuirliche Knorpellage, die oben und unten äusserst dünn, seitlich dagegen stärker entwickelt war, und sich regelmässig in die Bogenstücke fortsetzte, durch welche die einzige, sogleich in die Augen fallende Gliederung in Wirbel gegeben schien. Aber auch die genauere Untersuchung des Knorpels liess die schon weiter vorgeschrittene Differenzirung der Wirbelsegmente erkennen. Dicht um die Chorda fanden sich an den Stellen, welche durch Bogen ausgezeichnet waren, grössere Zellen vor, die eine fast einfache Lage bildeten und durch Verkalkung ihrer übrigens sehr spärlichen Zwischensubstanz einen Knochenring um die Chorda formirten. Am Rumpftheile des Körpers sassen die Bogen ohne Spur einer Verknöcherung dem verkalkten Knorpelringe (vergl. Taf. IV. Fig. 2., welche ein etwas späteres Stadium darstellt) auf, und zeigten an ihrer Basis eine grosszellige centrale Zellenmasse (Fig. 2. b), die bei geringer Vergrösserung wie ein heller Fleck sich ausnahm. Nach aussen von dieser Masse folgte eine dunklere Knorpellage, die ohne Abgrenzung nach oben in den oberen Bogen, und am Schwanztheile nach abwärts in den unteren Bogen überging. Wir haben somit auch hier eine einfachste Wirbelform. Der Körper dieses Primordialwirbels wird durch einen, von einer dünnen Knorpellage ringförmig umzogenen Chorda-Abschnitt dargestellt, und vom Körper erheben sich continuirlich die Bogen. Nach vorn und hinten geht der (verkalkte) Knorpelring des Wirbelkörpers in eine stärkere Lage von Knorpel über, dessen Zellen kleiner sind als die ersteren, und der sich bis zum nächsten Wirbel erstreckt. So sind sämtliche Wirbel durch eine continuirliche Knorpelschichte untereinander in Zusammenhang. Ich unterscheide an dieser Knorpelmasse den vertebralen Knorpel, der die Bogen trägt und verkalkt ist, vom intervertebralen kleinzelligen, nicht verkalkten, und hebe besonders den Umstand hervor, dass die Chorda am vertebralen Abschnitte fast um das Doppelte stärker ist als am intervertebralen. Die Einschnürung der Chorda ist offenbar am intervertebralen Abschnitte durch das Wachstum des Knorpels erfolgt. Eine Differenzirung des Intervertebralknorpels ist auf eine doppelte Weise angedeutet, einmal verläuft um jeden Intervertebralknorpel ein ringförmiger Streifen quergestellter Spindelzellen, nach Allem, was wir bei den Amphibien erfahren haben, das Intervertebralligament. Es geht dieses nach unten in den Intervertebral-

* Ueber die Entwicklung der Schildkröten. 1848, pag. 55. ff. — In dem grossen von AGASSIZ herausgegebenen Werke über Entwicklung der Schildkröten finde ich über die Entwicklung der Wirbelsäule nur einzelne Andeutungen.

knorpel über, nach vorn und hinten in den ringförmigen Wirbelkörper. In der Tiefe zeigt sich in jedem Intervertebralknorpel eine Verschiedenheit in der Form und Anordnung der Zellen. Die vor einem Wirbelkörper gelagerten sind oval, manche fast spindelförmig, die in der Mitte und gegen den nächst vorderen Wirbelkörper gelegenen zeigen vorherrschend rundliche Formen.

Nach der ganzen soeben beschriebenen Anlage der Wirbelsäule steht zu erwarten, dass auch die späteren Verhältnisse mit dem für Amphibien Erkannten Uebereinstimmung zeigen würden. Und so verhält es sich in der That. Ältere, 3 Zoll lange Embryonen von *Aguis fragilis* boten engen Anschluss an die früheren Zustände. Die knöchernen Ringe (Knorpelknochen) hatten sich nach beiden Enden des Wirbelkörpers hin weiter ausgedehnt, und hatten sich zugleich an beiden ansehnlich verdickt. An den Schwanzwirbeln fand sich dagegen noch eine ähnliche Form wie bei den jüngeren Embryonen an den Wirbeln des Rumpfes. Die Verkalkung ist am Wirbelkörper bis dicht unter die Oberfläche des Wirbels geschritten, und hat die zur Seite des Wirbelkörpers liegenden helleren Knorpelpartien, welche die Basen der Bogen an der ersten Wirbelanlage vorstellten, überschritten, so dass diese nur da, wo sie sich in den Knorpel im Inneren des obern Bogens fortsetzen, nicht von verkalkten Massen umgeben sind. Auf dem auf Taf. IV. Fig. 2. gegebenen horizontalen Querschnitte eines Wirbelkörpers sind diese hellen Stellen (*b, b*) zu beiden Seiten dargestellt. Doch werden sie auch nach aussen von Verkalkung umgeben, was auf der Abbildung nicht ausgeführt ward. Der Intervertebralknorpel (*Ich*) ist reichlicher geworden, und viele Quertheilungen von Zellen bezeugen einen raschen Vermehrungsprocess. Die Intercellularsubstanz ist dagegen immer noch spärlich.

Was die Chorda angeht, so ist das Volum des vertebralen Abschnittes gänzlich unverändert, dagegen ist der intervertebrale Abschnitt (*Chiv*) beträchtlich länger und dünner geworden, so dass also das Einwachsen des Intervertebralknorpels mit der gleichzeitigen Volumszunahme dadurch einfach constatirt wird. Die Verdrängung der Chorda erfolgt aber nur von der Seite her, denn auf senkrechten Querschnitten erscheint die Chorda im intervertebralen Gebiete zwar sehr schmal aber von ansehnlicher Höhe. Sie zieht also wie ein senkrechtstehendes Band durch den Intervertebralknorpel, wie durch Fig. 5. auf der vierten Tafel versinnlicht wird. Die Chorda selbst wie ihre Scheide ist dabei in ununterbrochenem Verlaufe. Im intervertebralen, engeren Theile sind die Chordazellen gestreckt, zum Theil auch etwas gerissen, im vertebralen Abschnitte besteht die Chorda in völlig unversehrter Weise. Nur in der Mitte zieht quer durch den Chordastrang eine aus comprimierten Zellen bestehende Lage (Taf. IV. Fig. 2. *a'*), die ich mir so entstanden denke, dass mit der intervertebralen Einschnürung von beiden Enden des Wirbels her ein Druck auf die vertebrale Chorda ausgeübt wurde, der dann zu jener theilweisen Veränderung der mittelsten Zellengruppe hinführte.

Auch die Differenzirung des Intervertebralknorpels ist weiter vorgeschritten, und so hat sich ein hinterer Gelenkkopf und eine vordere Pfanne an jedem Intervertebralstücke in gleicher Weise angelegt, wie dieser Vorgang bei den Salamandrinen und Fröschen schon von mir dargelegt wurde. Die Theilung des intervertebralen Knorpels ist dieselbe wie bei jenen Amphibien. Eine völlige Trennung mit Bildung der Gelenkhöhle erfolgt erst in späteren Stadien. Bei dieser Trennung fällt dann die grössere Hälfte, oder richtiger drei Viertheile des gesammten, von Chorda-Anschwellung zu Chorda-Anschwellung reichenden Intervertebralknorpels, durch die Gelenkkopfbildung dem je vorderen Wirbel zu; etwa ein Viertheil des Knorpels trifft auf den hinteren Wirbel als Pfanne. Dadurch fällt die Mitte der Pfanne mit dem Anfange der Erweiterung der Chorda zusammen, und der Gelenkkopf umfasst beinahe das ganze intervertebrale Chordastück (vergl. Fig. 2.). Das als eine oberflächliche Querfaserschichte aufgetretene Intervertebralligament wird mit der Bildung der Gelenkhöhle zum Kapselbande.

Meine gleicherweise an Embryonen der Eidechse und der Natter angestellten Untersuchungen bieten im Allgemeinen ganz dieselben Resultate dar, sind aber zum Theil auch ergänzend. An den Schwanz-

wirbeln eines nahebei reifen Embryo von *Lacerta agilis* finde ich nämlich die continuirlich verlaufende Chorda an etwas längern Abschnitten erweitert, und dort mit einer äusserst dünnen verkalkten Knorpelschichte (vergl. Taf. IV. Fig. 1. V.) überkleidet, welche, da die Zellen selbst nicht unmittelbar der Chorda aufliegen, sondern durch eine Grundsubstanz-Schichte davon geschieden sind, zu innerst eine völlig homogene Lamelle darstellt. Da dieser Theil dem Knochenring des primordialen Wirbelkörpers entspricht, so ist es höchst wahrscheinlich, dass auch hier die primordiale Verknöcherung (resp. Verkalkung) mit der Bildung einer homogenen Ringschichte anhebt, wie bei den Salamandrinen, und dass erst später die, jene homogene Grundsubstanz liefernden Zellen (Knorpelzellen) von der Verkalkung umgeben werden. Diese Zellen sind hier obnein nur in sehr geringer Zahl vorhanden. Vor- und rückwärts geht diese Schichte in eine noch nicht verkalkte Knorpelmasse über, welche die Chorda wie ein breiter ringförmiger Wulst umgibt (Fig. 1. *Irk*), allein nach aussen viel beträchtlicher vorspringt als nach innen, so dass die Chorda (*Chir*) nur ganz unbedeutend von ihr eingeschnürt wird, dagegen ein ansehnlicher, immer zwischen zwei Wirbelkörpern liegender Vorsprung sich bildet. Es ist dies der Intervertebralknorpel, an dem noch keine Differenzirung vor sich gegangen ist, und der also auch hier mit dem Wirbelkörper zusammenhängt. Ihm sitzen unten die Yförmigen Stücke in continuirlicher Verbindung an. Die seitlich vom Körper entspringenden oberen Bogen besitzen an der Basis denselben hellen Knorpel wie *Anguis*, sind ausserdem aber, sammt Querfortsätzen aus einem, dem Intervertebralknorpel gleichen Gewebe gebildet.

Die Chorda war in manchen Verhältnissen etwas different. Ihre, im Intervertebralraum *Chir* sehr dünnwandigen Zellen waren im vertebralen Abschnitte (*Ch*) durch eine intercelluläre Substanz geschieden, und diese bot bald ganz dünne Lagen, bald mächtigere Partieen, geschichtet oder ungeschichtet dar, so dass demjenigen, der zwischen der lamellosen Intercellulärschicht und der völlig homogenen einen essentiellen Unterschied finden will, die Deutung dieses Chordaknorpels (so darf dies Gewebe ohne Zweifel bezeichnet werden) sehr schwer werden würde. Die Chordazellen (*Ch*) sind übrigens hier nicht von den in den andern Abschnitten befindlichen verschieden, zeigen einen rundlichen, in zartumgrenztes Protoplasma eingebetteten Kern. Wegen des festeren Zwischengerüsts am vertebralen Chorda-Abschnitte sind sie hier leichter darstellbar als an den intervertebralen Theilen.

Während die hinteren Wirbel auf dieser niedern Entwicklungsstufe stehen, ist auf dem vorderen Abschnitte des Rückgrates schon eine weitere Entwicklung erfolgt, der Intervertebralknorpel ist bis zur nahebei völligen Einschnürung der Chorda vorgeschritten, die Verkalkung des Wirbelkörpers wie der Bogen und ihrer Fortsätze ist auf den Oberflächen eine vollständige geworden, und am Intervertebralknorpel hat sich die Trennung in Gelenkkopf und Pfanne angebahnt. So auch an Embryonen von *Coluber natrix*. An neugeborenen Exemplaren der letzteren Gattung, ebenso wie an Eidechsen, ist der Chordastrang noch continuirlich, und inmitten jedes Wirbelkörpers zu einem spindelförmigen Stücke (Taf. IV. Fig. 3. *Chir*) erweitert, oder richtiger, er erscheint hier in seinem ursprünglichen Dickeverhältnisse, allein im intervertebralen Theile ist er zu einem ganz dünnen, aber immer noch ziemlich hohen Bande (Fig. 3. *Chir*, Fig. 5. *Ch* comprimirt, welches auch durch die schon fertigen Gelenkhöhlen (Fig. 3. *g*) hindurchzieht. Bei der Natter scheint die Differenzirung rascher vor sich zu gehen als bei der Eidechse. Einjährige Exemplare der letzteren zeigten noch keine vollendeten Gelenkflächen, die Grundsubstanz des Knorpels war nirgends unterbrochen, nur die Zellen zeigten durch die Richtungsverhältnisse ihrer Längsaxe, Kopf und Pfanne an. Die vertebrale Chorda war sehr ansehnlich, auf die Hälfte der Länge des Wirbelkörpers ausgedehnt, immer noch aus Knorpel bestehend, die Intervertebral-Chorda noch continuirlich, ausser kleinen Erweiterungen auf ein, nur durch die Scheide dargestelltes Band reducirt. Zugleich ist an den Rumpfwirbeln deutlich, weniger an jenen des Schwanzes ausgesprochen, eine relative Lagenveränderung der Bogen aufgetreten. Es ist oben gesagt worden, dass sie anfänglich an dem erweiterten Abschnitte der Chorda (*Ch*) ansitzen; später rücken sie nach vorn zu, so dass sie fast genau einem Intervertebralabschnitte entsprechen. Bei einjährigen Eidechsen

hat jeder Wirbelkörper sich anscheinend nach hinten verlängert, und es ist damit der centrale Theil gleichsam verschoben worden. Vergl. untenstehende Figur. Ausser dieser Aenderung der relativen Beziehungen der inneren und äusseren Theile des Wirbels ist noch das Auftreten von Markräumen *m* zu erwähnen.



Horizontaler Schnitt durch zwei Lampfchwirbel einer einjährigen *Lacerta caerulea*.
Ch, die vertebrale Chorda, *k* Knochenlamellen, von den Bogen auf den Wirbelkörper übergehend, *m* Markräume, *q* Differenzierungsstelle des intervertebralen Knorpels.

Solche zeigen sich einmal zu beiden Seiten der vertebrale Chorda, nur durch eine dünne Lage kleinzelligen verkalkten Knorpels von ihr getrennt. Nach vorn geben diese Räume Zweige bis in die Pfanne, nach hinten in den Gelenkkopf ab. In den Bogen finden sich gleichfalls Markräume vor, und zwar in der Regel ein einziger, weiter, bis dicht unter die secundären Faserknochenschichten reichender, der aber mit denen im Wirbelkörper wenig in Zusammenhang steht. Die Körper der Wirbel sind bis auf jene früheren Basalstücke der Bogen, die nunmehr in den Körper eingetreten sind, verkalkt, und vom Intervertebralknorpel ist nur noch der Gelenkflächenüberzug im hyalinen Zustande (Fig. 3.). Die Verkalkung setzt sich auf die Bogen fort, bildet aber dort wie an den Querfortsätzen nur eine äussere Schichte.

Folgendes ist somit nach meinen Untersuchungen der Gang der Wirbelentwicklung bei den Reptilien: Um die *Chorda dorsalis* lagert anfänglich die aus indifferenten Zellen bestehende skeletbildende Schichte. Diese bildet einen cylinderförmigen Beleg um die Chorda, und schiebt auch die Bogenstücke ab. Mit Abscheidung einer Intercellularsubstanz erfolgt die Umwandlung in Knorpel. Ein dünner Knorpelring, der jedesmal die oberen Bogen seitlich ansitzen hat, verkalkt, es ist die Anlage des Wirbelkörpers. Diese erste Verkalkung tritt dicht um die Chorda auf, und nicht weiter davon nach aussen, wie RYMER* anzunehmen scheint. Die zwischen je zwei Körpern lagernde, natürlich gleichfalls cylindrische Knorpelschichte wächst, wulstet sich nach aussen vor, dann auch nach innen. Sie stellt den Intervertebralknorpel dar. Durch sein Wachstum wird die Chorda von beiden Seiten her intervertebral eingeschnürt, sowie sie durch die Verfestigung des Wirbelkörperringes sich vertebral erhält. Der Intervertebralknorpel wächst, trennt sich dann in zwei Abschnitte, einen vorderen dem vorderen Wirbel als Gelenkkopf, einen hinteren dem hinteren als Pfanne sich auflegenden. Dadurch ist der Wirbelkörper in die Länge und auch vorn und hinten in die Dicke gewachsen. Im mittleren Theile dagegen vergrössert sich sein Volum dadurch, dass die Basen der Bogen in ihm eingehen. Es verbindet sich hier der Knorpel der Bogen mit dem auch ihm entgegenkommenden Intervertebralknorpel. Dass die Bogen den Intervertebralknorpel erzeugen ist auch bei den Reptilien durch keine Thatsache erweisbar.

Soweit sind die Dinge durch Beobachtung ermittelt. Führt man das Verhalten in den definitiven Zustand über, aus dem Baue des fertigen Wirbels, und aus dem halbfertigen, in dem die directe Beobachtung ihn verhess, die Grundlagen bildend, so wird Folgendes stattfinden müssen: Durch die fortlaufende Einschnürung der Chorda an dem zu den Gelenkknorpelflächen sich umgestaltenden Theile des früheren intervertebralen Knorpels wird die Chorda endlich vollständig abgeschnürt, so dass immer ein erweiterter Abschnitt auf einen Wirbelkörper trifft. Die bis dahin durch das senkrecht stehende Chordaband getheilten Gelenkhöhlen zwischen den Wirbelkörpern werden in je eine zusammenfliessen. Indem der von innen nach aussen zu

* Entwicklungsgeschichte der Säuget., pag. 318.

verkalkende und nur an den Gelenkenden sich merklich vergrößernde Knorpel des Wirbelkörpers an seiner Aussenfläche von wirklich ossificirenden Periostlamellen überlagert wird, geht allmählich der definitive Wirbel aus der knorpeligen Anlage hervor. Die Knochenlamellen erstrecken sich vom Körper aus continuirlich auf die Bogen nebst Fortsätzen, und indem dies sowohl aussen als vom Rückgratcanale aus erfolgt, wird noch mehr von den ursprünglichen Bogen zu dem Körper herangezogen. Wie der fertige Wirbel ausweist, sind die am Körper angelagerten Knochenschichten an der ventralen Fläche am mächtigsten. Ich habe in dieser Hinsicht die Wirbel von *Lacerta*, *Lygosoma*, *Anguis*, *Plestiodon*, *Iguana*, *Phrynosoma*, *Chamaeleo*, *Monitor*, *Coleuber*, *Amphisbaena* untersucht.

Das völlige Verschwinden des Chordarestes im Innern des Wirbelkörpers steht im Zusammenhang mit den Veränderungen, die der verkalkte Knorpel im Wirbelkörper erleidet. So lange dieser fortbesteht, bleibt auch der Chordarest unversehrt. Die Beobachtungen an Amphibien erweisen dieses, es stimmen hiermit auch Untersuchungen an jungen Eidechsen angestellt überein. Durch Theilungen der Knorpelzellen gehen Haufen viel kleinerer runder Zellen hervor, welche die ursprünglich von je einer Zelle eingenommenen Hohlräume füllen. Dann werden die verkalkten Zwischenwände resorbirt, und so entstehen die ersten Markräume im Knorpel des Wirbelkörpers; durch Zusammenfliessen mehrerer infolge der Fortsetzung des vorhin erwähnten Vorganges bilden sich Markeanäle, alle mit jungen Zellen (embryonalem Marke) erfüllt. Dadurch wird der grösste Theil des Wirbelkörper-Knorpels umgewandelt. An den Wandungen der Canäle entsteht eine dünne Endostlage, die, indem sie durch Kalkaufnahme sclerosirt, die Bildung von concentrisch geschichteten Lamellen veranlasst. Die Umwandlung des letzten Knorpelknochenrestes in gleicher Weise ruft neue Markräume, neue, vielfach die älteren interferirende Lamellensysteme hervor. — Die Markräume sind aber auch gegen den Chordarest eingewachsen, und haben so die letzte Spur zerstört. An einem jungen, nur 8 Zoll langen Exemplare vom Leguan finde ich noch deutliche Reste der Chordascheide in den Gelenkknorpeln der Schwanzwirbel vor. Dass bei *Lacerta* erst nach dem ersten Jahre die vertebrale Chorda schwindet, ist oben erwähnt worden.

Die Markeanäle setzen sich immer mit der Aussenfläche des Wirbelkörpers in Verbindung, indem sie nahe an der Mitte des Wirbelkörpers durch die Schichten des Faserknochen hindurchdringen. Durch solche Communicationen werden Gefässe in den Wirbel eingeführt. In der Regel finden sich diese durchbohrenden Canäle oben und unten. Sie kommen aber auch an den Basen der definitiven Bogen vor, und sind hier einem gleichen Umwandlungsprocesse des Knorpels im Bogen nachgefolgt. Auch die Bogen und ihre Fortsätze verknöchern vollständig, bis auf den Knorpel der Gelenkflächen der Gelenkfortsätze, der ein Rest des anfänglichen Knorpelbogens ist. — Da das Lumen des Rückgratcanals mit dem fortschreitenden Wachstume des Thieres sich in gleichem Maasse vergrössert, so müssen die inneren Knochenschichten der Bogen allmählich aufgelöst werden, in demselben Grade als von aussen her neue sich auflagern. Der ganze, durch Markraumbildung und schliessliche Ossificirung aus dem knorpeligen Bogen gebildete Theil unterliegt daher einer Resorption, und man ersieht am ausgebildeten Wirbel aus der Lagerung der Schichten, selbst wenn neugebildete Markräume vorhanden sind, dass von der ersten Faserknochenbildung nichts mehr vorhanden ist.

Die Anordnung der Markräume selbst ist ausserordentlich variabel, doch kann für's Allgemeine so viel angeführt werden, dass in der Mitte eines Wirbelkörpers in der Regel grössere Räume sich treffen, welche in kleinere aber zahlreichere und vielfach unter sich anastomosirende nach beiden Enden hin sich fortsetzen.

Nach diesen zwar weniger ausgedehnten, aber zu ganz harmonirenden Resultaten führenden Untersuchungen über die Wirbelentwicklung der Reptilien lässt sich wohl der, dem ganzen Vorgange zu Grunde liegende Plan ausreichend deutlich überschauen, und es kann so viel davon mit Gewissheit präcisirt werden, dass er von dem, bei den Amphibien geltenden nichts weniger als gründlich verschieden ist. Dass

auch die von mir nicht untersuchten Ordnungen der Schildkröten und Crocodile* sich hier anschliessen werden, ist eine nicht unberechtigte Annahme, die für die erstgenannte Ordnung durch RATKE'S Beobachtungen von dem Vorkommen eines weiteren vertebralen und engeren intervertebralen Chorda-Abschnittes bei *Chelonia*, sogar eine feste Unterlage erhält. Was aber RATKE da als Ausnahmeverhalten ansehen konnte, das hat sich durch das oben Mitgetheilte als Regel erweisen lassen. Diese Regel hat auch da noch ihre völlige Geltung, wo der Bau des Wirbels ein sehr abweichender erscheint, wie ich von den *Ascalabotae* zeigen werde.

Bei Untersuchung der Schwanzwirbel von Eidechsen-Embryonen bin ich auf das wohl zuerst von CUVIER** angeführte eigenthümliche Verhalten der Wirbelkörper erwachsener Eidechsen bedacht gewesen, und hoffte in der Anlage des Wirbels die Factoren zu erkennen, durch welche jene Quertheilung des Wirbels sich hervorbilde. In der Anlage ist jedoch durchaus nichts gegeben, was jene Trennung bedingen könnte, so dass man das ganze Verhalten wohl nicht mit jenem vergleichen darf, welches KOLLIKER an der Schwanzwirbelsäule von Selachiern (*Heptanchus*) entdeckte, und welches auf eine Quertheilung des Wirbelkörpers, und damit auf eine Neubildung hinausläuft. Die Trennung der Wirbelkörper durch eine ihre Mitte senkrecht durchsetzende Spalte, die, wie auch STANNIUS und HYRTL*** angeben, den Wirbel in eine vordere kürzere, und hintere längere Hälfte theilt, kommt erst nach dem völligen Verschwinden der Chorda im Innern des Wirbelkörpers zum Vorschein. Dass die Chorda, wenn auch nur in ihrem Verschwinden mit dieser Einrichtung einigen Zusammenhang hat, wird durch die Lage der Spalte angedeutet, denn sie trifft sich genau an der Stelle, an welcher die Verdickung der Chorda statthat. Mit der Differenzirung des Intervertebralknorpels liegt diese nämlich vor der Mitte des Wirbelkörpers, da derselbe durch die Gelenkkopfbildung sich ansehnlich nach hinten zu verlängert hat. Sucht man an jüngeren Exemplaren von Sauriern (ich habe nur *Lucerta agilis* und *Iguana spec.* untersucht), wenn die Chorda im Wirbelkörper bereits völlig verschwunden ist, auf senkrechten Längsschnitten jene Stelle auf, welche später die Spalte aufweist, so wird man hier einen grossen breiten Markeanal gewahr, der senkrecht nach innen empordringt und mit den Markcanälen des inneren Theiles des Wirbelkörpers communicirt. Auch vom Rückgratcanale aus dringt an derselben Gegend ein Canal ins Innere, ist jedoch schwächer als der ventrale. Ist einem einmal das beständige Vorkommen dieser Markeanäle aufgefallen, so wird es nicht schwer, das Zustandekommen der Spalte am ausgebildeten Wirbel daraus abzuleiten. Man sieht nämlich, wie an älteren Wirbeln eine Verengerung des ventralen Canals von vorn nach hinten zu stattgefunden hat, dadurch, dass sich Knochenlamellen absetzten, welche die vorderen und hinteren Wandflächen des Canals überlagern und zugleich in die aussen am Wirbelkörper sich anlagernden Lamellen continuirlich übergehen.

Am ausgebildeten Wirbel existirt an der Stelle des Canals eine breite Querspalte, die knöcherne Wände besitzt. Alle an der ventralen Fläche des Wirbelkörpers abgesetzten Knochenlamellen biegen in die Wände der Spalte ein, woraus man schliessen muss, dass der ursprüngliche Gefässcanal durch Verdickung seiner vordern und hintern Wand in jene Spalte übergeführt wurde. Dass das Resultat dieses Vorganges kein einfaches, nur engeres Loch, sondern eine Querspalte ist, leite ich von dem Wachsthum des Wirbelkörpers ab, der an seiner unteren Fläche um Vieles mehr sich verdickt als an den Seiten, so dass die anfänglich ovale Oefnung um ebensoviel mehr nach der Breite sich erweitert, als Lamellen von

* Bei einem jungen Kaiman von 8 Zoll Länge war von Chordaresten im Wirbelkörper nichts mehr zu erkennen. Der feinere Bau der Wirbel ist übrigens von jenem anderer Reptilien in nichts Wesentlichem abweichend.

** Recherches sur les Ossements fossiles. Quatrième Ed. Vol. X. pag. 73.

*** Sitzungsberichte der Wiener Akademie 1852, Bd. X. p. 185. HYRTL hat über das obengenannte Verhalten die umfassendsten Untersuchungen angestellt, ist jedoch ebensowenig wie STANNIUS zu einem erklärenden Resultate gekommen, und hat mit Recht vermuthet, dass dies nur durch das Studium der Entwicklung der Wirbel geliefert werden könne.

unten her sich anlagern. Die Spalte durchsetzt auf diese Weise nur die äussere Knochenschichte, und trifft ihrer Lagerung gemäss auf jene Stelle, die früher von der vertebralen Chorda eingenommen ward. Dass sie nicht durch die ganze Dicke des Wirbelkörpers dringt, hat schon HYRTL genau angegeben. Wenn der letztere aber glaubt, dass die Vereinigung der beiden Wirbelhälften durch eine Synchondrose geschehe, so muss ich dem widersprechen, denn es ziehen sich höchstens einige dünne Periostlamellen über die planen Knochenflächen des Spalts hinweg. Wie die Theilung auf den Bogen, ja sogar auf die Querfortsätze sich erstreckt, habe ich nicht näher ermittelt.

An demselben Orte, wo CUVIER die normale Quertheilung der Eidechsenwirbel bespricht, macht er auch auf die Wiederzeugung der Schwanzwirbelsäule dieser Thiere aufmerksam, und glaubt, dass es interessant wäre, diese merkwürdige Erscheinung in allen ihren Details zu studiren. Meines Wissens ist jedoch bis jetzt nur von HEINRICH MÜLLER eine Untersuchung darüber angestellt worden, und zwar über: »Eine Eidechse, *Lucerta viridis*, mit zwei über einander gelagerten Schwänzen, welche beide als das Product einer überreichen und durch den feineren Bau des Wiedererzeugten bemerkenswerthen Reproductionskraft erscheinen.« (Würzburger Verhandlungen, 2. Bd. 1852. pag. 66.) H. MÜLLER kommt nach Beschreibung des Aeusserlichen jener beiden Schwänze, nach einer Schilderung der Schuppen etc. auf den Bau der knorpeligen Axe zu sprechen, die er als ein festes Rohr um eine Höhle beschreibt, »die oben ein Drittel der ganzen Dicke ausmacht, sich von der Basis bis zur Spitze erstreckt, und von sehr weicher Masse ausgefüllt ist.« Bezüglich des feineren Baues wird hervorgehoben, dass der grösste Theil der Röhre aus Knorpelzellen besteht; innen und aussen ist eine Lage von unvollkommener Knochensubstanz vorhanden, zu äusserst kommt eine dünne, concentrisch streifige Schichte hinzu mit verlängerten Kernen und Zellen. Im Innern des Canals sieht man eine gelbliche Masse, die wie in Fettmetamorphose begriffen ist, bald längsfaserig, bald mehr körnig erscheint. Da keine Bildung von Wirbelkörpern oder Bogen zu unterscheiden, und keine Communication mit dem Canal der ursprünglichen Wirbelsäule stattfindet, so hält H. MÜLLER eine Vergleichung mit dem Rückgratcanale weniger statthaft. Dagegen ist eine grosse Analogie mit der Anlage der Wirbelsäule um die *Chorda dorsalis* vorhanden. Der Canal entspricht somit der Chorda; das Knorpelrohr der innern und äussern Knochenschichte als Wirbelanlage.

Die Neubildung einer Chorda nebst der sie umlagernden Knorpelschichte ist nun ein so merkwürdiges Factum, dass es mir angelegen war, durch eigene Anschauung die H. MÜLLER'schen Angaben zu prüfen. An mehreren mit regenerirten Schwänzen ausgestatteten Eidechsen finde ich, dass die Bemerkungen H. MÜLLER's über den Bau des continuirlichen Knorpelrohrs, welches die Stelle der Schwanzwirbelsäule vertritt, vollkommen richtig sind. Es besteht ein aus drei verschiedenen, jedoch in einander übergehenden Schichten gebildetes Rohr, welches einen cylindrischen Canal umschliesst, und zu äusserst von einer dünnen Bindegewebslage umgeben ist. Von letzterer treten vier bindegewebige Septa durch die umgebenden Weichtheile, zwei horizontale seitliche, und ein oberes und unteres senkrecht. Zwischen diesen lagert zunächst um das Knorpelrohr reichliches Fett. Das untere Septum besteht aus zwei weit von einander getrennt vom Knorpelrohr entspringenden Lamellen, die, unter spitzem Winkel sich zusammenfügend, die Blutgefässstämme des Schwanzes umschliessen.

Das Knorpelrohr selbst besteht nach innen von der äusseren Bindegewebschülle, aus einer äusseren verkalkten Knorpellage, einer mittleren hyalinen und einer inneren wiederum verkalkten Lage. Die Intercellularsubstanz ist in den beiden verkalkten Schichten etwas stärker entwickelt, als in der mittleren, wo sie hübsche, netzförmig angeordnete Balken auf Querschnitten darstellt. Alle drei Schichten sind jedoch hauptsächlich nur durch den verschiedenen Zustand der Intercellularsubstanz unterscheidbar, und es geht die äussere wie die innere so in die mittlere über, dass man letztere nur durch die hyaline Beschaffenheit ihrer Intercellularsubstanz als besondere Lage unterscheiden kann. Die Verkalkung hört auch nicht mit scharfer Grenze auf, sondern setzt sich, hier mehr dort weniger vorspringend, gegen die Mittelschichte fort. Die Zellen sind von ziemlich gleicher Grösse, 0,006—0,010^{'''} messend. Ihre ovalen, 0,002^{'''} grossen Kerne sind mit einem Nucleolus versehen. Dicht unter der äusseren Bindegewebschichte findet sich eine Lage sehr kleiner Zellen vor.

Der vom Knorpelrohre umschlossene Canal ist wiederum mit einer Bindegewebschichte ausgekleidet, in welche ramificirte schwarze Pigmentzellen reichlich eingestreut sind.

Soweit wäre ich mit den Angaben von H. MÜLLER in keinen Widerspruch gerathen. Anders verhält es sich mit der Deutung des vom Knorpelrohre umschlossenen Inhaltes. MÜLLER erklärt ihn für den Rest einer neugebildeten *Chorda dorsalis* oder doch für ein Aequivalent derselben. Hierbei müsste vor Allem angenommen werden, dass der Canal nicht mit dem Rückgratcanale in continuirlicher Verbindung stehe. H. MÜLLER gibt auch dem entsprechend an, dass eine Borstensonde, durch diesen Canal eingeführt, nicht in den Rückgratcanal eindringe. In beiden von mir untersuchten Fällen war der Centralcanal des Knorpelrohres die Fortsetzung des Rückgratcanales. Eine weit vorn in den Rückgratcanal eingeschobene Borstensonde dringt ohne den geringsten Widerstand in das neugebildete Knorpelrohr. Fertigt man dann von letzterem Querschnitte, so sieht man die dadurch gemachten Borstenquerschnitte im Centralcanale des Knorpelrohres liegen. Auch auf Längsschnitten habe ich mich von der Continuität überzeugt, und hier auch die Verbindungsstelle des neugebildeten Skeletes

mit der Wirbelsäule genauer untersucht. Ich fand da die untere Hälfte eines Schwanzwirbels nach oben durch verkalkte Knorpelsubstanz ergänzt, und dieselbe auch über einen Theil des obern Bogens, von dem noch ein Stück bestand, sich hinziehend. Das Periost des Wirbels geht in das Perichondrium über. Die Wirbelsäule setzt sich in das Knorpelrohr, das Rückenmark in das Contentum des Centralcanals fort. Die neugebildete, an das Rückenmark sich anfügende Masse scheint jedoch nicht aus den Elementartheilen des Rückenmarks zu bestehen, so dass eine Regeneration der *Medulla spinalis* nicht stattfindet. Ich zweifle nicht daran, dass dasselbe Verhalten auch an dem von H. MÜLLER untersuchten Doppelschwanz sich fand.

Mit obigem Nachweise fallen auch die Folgerungen, die H. MÜLLER auf seine Deutung stützt, und das Knorpelrohr erscheint als nichts anderes, als ein neugebildetes, ungegliedertes Rückgrat, eine Hülle für das in der Fortsetzung des Rückenmarks neugebildete Gewebe, entspricht somit einer Summe von Wirbelkörpern und oberen Bogenstücken.

Dass das im Inneren des Knorpelrohrs liegende Gewebe nichts mit dem Rückenmark direct zu schaffen hat, geht aus dem Umstande hervor, dass der Canal im Knorpelrohre bei den Eidechsen nirgends regelmässige Communicationen nach aussen besitzt, sondern unter allmählicher Verjüngung bis ans Ende des Knorpelrohrs hinführt.

Aehnlich wie bei *Lacerta* finde ich das neugebildete Schwanzskelet bei *Hemidactylus*. Eine feine Borstensonde dringt auch hier aus dem Rückgratcanal in den Canal des Knorpelrohrs. Das letztere ist viel dickwandiger als bei *Lacerta*, und hat nur eine ganz dünne, äussere und innere verkalkte Schichte aufzuweisen. Der Canal zeigt hier und da nach oben gehende, die Wandung senkrecht durchsetzende Communicationscanäle. Was hier aus- oder eintritt, blieb mir unklar. An Nerven möchte jedoch nicht leicht gedacht werden können, denn im Canale finde ich ausser lockerem Bindegewebe nur 2—3 Röhren von verschiedenem Caliber, die ich für Blutgefässe halten muss. Im Uebrigen muss ich dieselbe Deutung wie bei *Lacerta* auch für *Hemidactylus* aufrecht erhalten.

Verschieden von den Reptilien, scheint bei den Amphibien die Neubildung der Schwanzwirbelsäule vor sich zu gehen, denn es wird von A. MÜLLER (Archiv für Anat. u. Phys. 1853. p. 262.) angegeben, dass im regenerirten Salamanderschwanz sowohl ein, der Chorda entsprechender Knorpelfaden, als obere und untere Knorpelstrahlen (Bogen), »nach dem Typus der embryonalen Entwicklung« sich bilden.

VII. Von den Wirbeln der Ascalabotae.

Ueber diese Familie der eidechsenartigen Reptilien liegen bezüglich des specielleren Baues der Wirbel nur Mittheilungen von HYRN vor, durch welche die normale Quertheilung der Schwanzwirbel auch für sie nachgewiesen wird. Diese Uebereinstimmung mit anderen Reptilien scheint jedoch weder auf den Bau der Wirbelkörper, noch auf die Verbindungsweise derselben sich auszudehnen, und es lehrt schon die einfache Zergliederung der Wirbelsäule, dass die einzelnen Wirbel nicht durch Gelenke unter einander vereinigt sind. Sucht man zwei Wirbelkörper nach Durchschneidung der äusseren Bandmasse von einander zu trennen, so bemerkt man eine weiche Substanz, welche, ähnlich wie es unter den Amphibien bei *Menopoma* der Fall ist, eine biconcave Höhlung erfüllt. Solches trifft sich nicht bloss an den Schwanzwirbeln, für welche man die biconcave Beschaffenheit als ausnahmsweises Vorkommen angegeben findet, sondern auch an allen Rumpfwirbeln.

Dieses zuerst bei *Platydictylus guttatus* beobachtete Verhältniss fand ich auch bei *Pl. Theconyx*, *Hemidactylus Qualensis* und *Phyllodactylus Lesueri*, so dass ich glauben darf, dass es in der ganzen Familie der Geckonen seine Verbreitung habe.

Die histiologische Untersuchung der Wirbel gibt über die genannte Eigenthümlichkeit folgenden Aufschluss: Jeder Wirbelkörper besteht aus einer äusseren Knöchenscheide, die hinsichtlich ihrer Form am besten einem Doppelkegel verglichen wird (Taf. IV. Fig. 6. k). Sie wird aus continuirlichen Lamellen von Faserknochen gebildet, und ist in der Mitte der Wirbelkörper am stärksten, indess sie gegen die Enden zu abnimmt. In der Mitte des Wirbelkörpers wird sie von Markcanälen durchsetzt, die eine gewisse Regelmässigkeit in der Anordnung zeigen. So finde ich bei *Hemidactylus* immer einen oberen und unteren horizontal verlaufenden weiteren Markraum, der schräg nach aussen hin einen engeren Canal zu den Markräumen an den Basen der Bogen entsendet. Dies trifft sich etwas vor und wieder etwas hinter der Mitte, so dass an jeder Seite vier Canäle in die Bogen gelangen. Zwischen diesen tritt ein senkrechter Canal

durch die Ansatzstelle des Bogens hindurch, und verbindet die ventrale Fläche des Wirbelkörpers mit der dorsalen. Die äusseren Lamellen des knöchernen Wirbelkörpers gehen auf die Bogen über.

Die Enden zweier Wirbelkörper sind durch Bandmasse untereinander verbunden (Taf. IV. Fig. 6. *liv*), und diese Bandmasse erstreckt sich nach innen, um unter den knöchernen Theil des Wirbels zu treten, und einen Theil des von letzterem gebildeten kegelförmigen Raumes zu erfüllen. Zu äusserst ist diese Masse faserig, mit spärlichen Zellen versehen, nach innen, aber ohne scharfe Grenzmarke, wird die Grundsubstanz mehr homogen, und zeigt bei schwacher Vergrösserung auf Querschnitten betrachtet concentrisch angeordnete spindelförmige Körper, die nach innen zu an Zahl und Volum zunehmen, und unter stärkerer Vergrösserung als Gruppen von Zellen sich kundgeben. Es kann kein Bedenken getragen werden, dies Gewebe als Knorpel zu bezeichnen. Ich will den ganzen von ihm dargestellten Theil wieder mit dem Namen des Intervertebralknorpels belegen (Taf. IV. Fig. 6. *Ick*), nach Analogie der bei allen Amphibien und auch bei den Reptilien in gewissen Entwicklungszuständen getroffenen Bildung.

Der Intervertebralknorpel füllt nicht den ganzen Doppelkegelhohlraum aus, vielmehr lässt er eine centrale, durch die Axe des Wirbelkörpers hindurchziehende Partie frei, und diese wird eingenommen von der *Chorda dorsalis* (*Ch*).

Bei *Phyllodactylus* zieht sich die Chorda durch die ganze Länge der Wirbelsäule, Erweiterungen in den intervertebralen Abschnitten, Verengerungen in Mitte der Wirbelkörper darbietend (vergl. Taf. IV. Fig. 6. *Ch*). Die Dicke der Chorda beträgt im Intervertebrale fast gerade soviel als die Dicke des Wirbelkörpers in der Mitte. Auch bei *Hemidactylus* ist der intervertebrale Abschnitt erweitert, und verjüngt sich allmählich gegen die Mitte des Wirbelkörpers zu. Doch ist in beiden Gattungen, sowie auch bei *Platydictylus* (an den Schwanzwirbeln) die Chorda in ein Knorpelstück umgewandelt, über welches die Scheide hinwegzieht. Bei *Phyllodactylus* ist dieser Chordaknorpel (Taf. IV. Fig. 7.) länger als dick, er misst 0,09^{mm}, und wird aus 0,006—0,008^{mm} grossen Zellen gebildet. Die hyaline Zwischen- substanz besitzt eine leichte Andeutung von Schichtung. Von der übrigen aus grossen collabirten Zellen gebildeten Chordasubstanz ist das Knorpelstück scharf abgegrenzt. Um den Knorpel ist die Chordascheide (Taf. IV. Fig. 7. *Cs*) von ausserordentlich dünner Beschaffenheit. Sie misst nur 0,0005—0,0008^{mm}, wird aber jenseits des Knorpels um ein Ansehnliches dicker. Es darf diese Lamelle jedoch nicht mit einer zweiten ihr innen anliegenden und vom Chordaknorpel an erst beginnenden Lamelle (*x*) verwechselt werden, die auch noch am intervertebralen Abschnitte sich vorfindet, und wie eine innere Lamelle der Scheide sich verhält. Bei *Platydictylus* messen beide Lamellen intervertebral 0,003^{mm}.

Der Intervertebralknorpel hat bei *Phyllodactylus* die geringste Dicke, was durch die intervertebrale Chorda-Entfaltung bedingt wird, dagegen erstreckt er sich mit einer dünnen Schichte durch den ganzen Wirbelkörper. Die dem Knochen anliegende Fläche ist verkalkt, und gegen die Enden der Wirbelkörper dringt die Verkalkung noch tiefer vor.*

Die gesammte Knorpelmasse wird bis auf den, dem eigentlichen Intervertebralligament entsprechenden Abschnitt von Markekanälen durchsetzt. Bei *Phyllodactylus* und *Hemidactylus* formiren diese ringförmig um die Chorda verlaufende unter meist spitzen Winkeln miteinander anastomosirende Züge. Viele dieser Markekanäle haben concentrische Knochenlamellen um sich abgesetzt, so dass vom Knorpel nur wenig übrig bleibt. Um die Mitte des Wirbelkörpers hängen die Markekanäle des Knorpels mit jenen des Faserknochens

* Die speciellen Structurverhältnisse des Intervertebralknorpels sind äusserst complicirt, und nach den Gattungen sehr variirend. Eine sehr eigenthümliche Anordnung der Zellen bietet besonders die innerste Knorpelschichte bei *Phyllodactylus* dar. Am Intervertebralstück sind die Zellen in der ganz hyalinen Grundsubstanz sehr spärlich vorhanden, dann folgen lange Querzüge spindelförmiger Zellen, durch breite Streifen von Grundsubstanz von einander getrennt. Weiter gegen die Wirbelkörpermitte hin findet man viereckige Felder mit Knorpelzellen, und zwischen den Feldern schmale Züge von Intercellularsubstanz. 5—6 solcher ringförmig angeordneter Felderreihen sind immer durch breite Züge von Zwischensubstanz geschieden.

zusammen, und stehen hier zugleich mit der Oberfläche des Wirbels in Zusammenhang, indem regelmässig ein weiter Markraum an der ventralen Fläche des Wirbels sich öffnet (Taf. IV. Fig. 6. x).

Viel beträchtlicher als bei *Hemidactylus* und *Phyllodactylus* ist der Intervertebralknorpel bei *Platy-dactylus* entwickelt, er comprimirt hier die Chorda intervertebral, und bedingt Einfaltungen der Chordascheide, so dass sie auf dem senkrechten Querschnitte eine gezackte Figur darstellt. Auf die intervertebrale Verengung folgt im Anfange des Wirbels wieder eine Erweiterung, die gegen die Mitte des Wirbelkörpers hin wieder abnimmt. Den bei *Phyllodactylus* und *Hemidactylus* vorhandenen Chordaknorpel finde ich an den Rumpfwirbeln von *Platy-dactylus* nur in unansehnlichen Resten wieder. Es hat sich nämlich hier die Markeanalbildung offenbar auch auf jenen Knorpel erstreckt, und es erfolgt von hier aus nach beiden Enden des Wirbelkörpers eine Zerstörung der Chorda, ganz in ähnlicher Weise wie es bei den Salamandrinen der Fall ist. Am Schwanz von *Platy-dactylus* finde ich den Chordaknorpel wie bei den anderen. Es ist hier die Chorda sogar von einer ansehnlichen Knorpellage umgeben.

Suchen wir nach den Vorgängen, welche die Eigenthümlichkeit dieses Wirbelbaues bedingen, so liefern uns wiederum die oben für andere Reptilien, z. B. für die Blindschleiche angeführten früheren Bildungszustände die Anhaltspunkte zur Beurtheilung. Es wird auch bei den Geckonen eine aus der skeletbildenden Schichte hervorgegangene Knorpellage bestehen, von der die Bogen continuirlich entspringen, und erst auf dieser Knorpellage, die für *Phyllodactylus* wenigstens ein ganz continuirliches Rohr um die Chorda bilden muss, bildet sich der knöcherne Wirbelkörper. Die ursprüngliche Anlage desselben muss wieder in der Mitte des Wirbelkörpers, da, wo die Chorda verknorpelt, gesucht werden. Die Geckonen haben bis hieher mit den übrigen Reptilien und den Amphibien viel Gemeinsames in der Wirbelanlage. Jetzt tritt aber eine Eigenthümlichkeit auf, die ebenso bestimmt in die Bahn der Amphibien-Wirbelbildung hinüberleitet, als sie von jener der Reptilien ablenkt. Bei den Reptilien haben wir nämlich eine beträchtliche Entwicklung des perichordalen Knorpels constatirt, der nicht bloss intervertebral sich entwickelt, sondern auch vertebral, und durch seine erste Verkalkung, den knöchernen Wirbelkörper um die Chorda herum anlegt. Bei den Amphibien fehlt diese Knorpelschichte um den primordialen Wirbelkörper entweder gänzlich, die perichordale skeletbildende Schichte hat nur intervertebralen Knorpel gebildet (Salamandrinen), oder es ist eine nur ganz dünne Knorpellage um den primordialen Wirbelkörper vorhanden (Frösche). In beiden Fällen tritt die Bildung von Faserknochenlamellen dicht auf den vertebralen Abschnitt der Chorda. So ist es auch bei den Geckonen der Fall, bei denen der, durch den Knorpel ausgezeichnete Abschnitt der Chorda nur durch eine dünne Knorpellage von den Faserknochenlamellen getrennt ist. Bei dem Wachsthum des Wirbelkörpers sind bei den Geckonen drei verschiedene Stücke betheiligt, erstlich die knöcherne Scheide, die an beiden Enden fortwächst, dann der intervertebrale Knorpel, der in demselben Grade, als die Basen der knöchernen Doppelkegel grösser werden, dieser Volumserweiterung sich adaptirt, und endlich drittens die Chorda selbst. Bei *Phyllodactylus* muss sie ein ansehnliches intervertebrales Wachsthum besitzen, denn sie besitzt, abgesehen von der ausserordentlichen Verlängerung, die sie mit dem Längswachsthum der Gesamtwirbelsäule eingehen muss, einen intervertebralen Querdurchmesser, der gerade um das Doppelte so gross ist, als der vertebrale, an dem die ursprüngliche Dicke der Chorda erhalten bleibt.

Hier kann also ebenso wenig, als bei den Perennibranchiaten und Derotremen unter den Amphibien, von einer mittleren vertebralen Einschnürung der Chorda die Rede sein. Es wird die nur missverständlicher Weise so zu deutende Erscheinung vielmehr als eine intervertebrale Fortentwicklung der Chorda angesehen werden müssen, und eben darin ist eine merkwürdige Differenz von der Entwicklungsweise des Reptilienwirbels gegeben. In *Phyllodactylus* (und *Hemidactylus*) bleiben diese Zustände. In den Wirbelkörpern von *Platy-dactylus* erscheinen sie vorübergehend, denn die intervertebrale Chorda ist eingeschnürt, auf das Maass des vertebralen Abschnittes zurückgeführt, durch Einwachsen des Intervertebralknorpels; dass sie hier einmal weiter gewesen, das bezeugen die starken Längsfaltungen ihrer Scheide.

Am stärksten finde ich die intervertebrale Einschnürung an den Halswirbeln von *Platydictylus*. Dies scheint das am weitesten vorgerückte Stadium der Wirbelgenese der Geckonen zu sein.* Zu einer wirklichen Abschnürung der Chorda durch den Intervertebralknorpel, oder gar zu einer Differenzirung des letzteren ist es jedoch auch hier nicht gekommen, und es stehen die Geckonen in dieser Beziehung sogar noch unter den Salamandrinen, und würden sich an die Derotremen anschliessen, wenn nicht durch die reichlichere Verkalkung des knorpeligen Theiles der Wirbelkörper und durch die ausserordentliche Entwicklung von Markeanälen, in deren Umfang Knochenlamellen gebildet sind, ein Moment der weiter fortgeschrittenen Entwicklung gegeben wäre.

VIII. Von der Entwicklung der Wirbel bei den Vögeln.

besonders in Beziehung zur Wirbelsaite.

Hier sind vornehmlich die mehrfachen Untersuchungen über die Entwicklung des Huhnchens von Wichtigkeit, und es ist namentlich REMAK'S Werk, in welchem auch von den ersten Vorgängen bezüglich der Wirbelgenese die gründlichste Darstellung geliefert wird. Desshalb kann manches von den von mir zu speciellem Zwecke angestellten Untersuchungen übergangen werden, oder braucht nur der kurzen Anführung. Zumal habe ich hier nur die Absicht, die Anknüpfungspunkte an die bei Amphibien und Reptilien gefundenen Thatsachen aufzudecken und hervorzuheben.

Nach REMAK** sind die aus den unteren inneren Kanten der »Urwirbel« hervorgehenden Anlagen der Wirbel (primitive Wirbel) nur von kurzer Dauer, denn es tritt in ihren Körpern eine Quertrennung auf, so dass die hintere Hälfte eines primitiven Wirbels sich mit der vorderen des nächstfolgenden zu einem secundären Wirbel verbindet. Der mit dem hinteren Abschnitt des primitiven Wirbels verbunden gewesene Bogen trifft nun auf den vorderen Abschnitt des secundären. Die Anlagen der Zwischenwirbelscheiben gehen aus dem hinteren Abschnitte des primitiven Wirbelkörpers, oder aus dem vorderen des secundären hervor.

Die Bedeutung der von REMAK als »Urwirbel« bezeichneten Theile ist bekanntlich von ihm in einer von den Vorgängern abweichenden Weise gefasst worden. Nach meinen Beobachtungen kann ich

* Ich gab eine Zeit lang dem Gedanken Raum, dass mir hier nur individuelle Entwicklungszustände vorlägen, so dass die Ascalaboten erst sehr spät zu ihrer definitiven Wirbelausbildung gelangten, und zuletzt doch noch Wirbelkörper mit wahren Gelenken erhielten. Die von mir zur Untersuchung verwendeten Exemplare hatten nämlich bei weitem nicht die bei DEMERIL und BIRROX angegebenen Grössen erreicht, und so konnte es leicht der Fall sein, dass ältere Exemplare auch andere Verhältnisse bieten würden, so dass dann nur die langsam vor sich schreitende Entwicklung und das lange Fortbestehen früherer Zustände von Interesse wäre. Ich habe jene Meinung jedoch wieder aufgegeben, und zwar vornehmlich aus folgenden Gründen: Erstlich ist, wie bekannt, das Wachstum der Reptilien, wie das der übrigen niederen Wirbelthiere, kein mit einer gewissen Grösse ganz abschliessendes, sondern es geht beständig, wenn auch immer langsamer vor sich, so dass die grössten Individuen zwar die ältesten sein werden, allein damit nicht ausschliesslich den ausgebildeten Zustand repräsentiren, wie dies bei dem einmal die definitive Grösse erlangt habenden Vogel oder Säugethier der Fall ist. Eines der von mir untersuchten Exemplare von *Phyllodactylus* hatte die Hälfte der in DEMERIL et BIRROX'S Werk angegebenen Länge, und doch fand sich ein reifes Ei im Eileiter. Das Thier war geschlechtsreif. — Zweitens finde ich im Wirbelbaue eines 9 Zoll langen *Platydictylus guttatus* keine Verschiedenheit von den Structurverhältnissen der Wirbel eines nur 5 Zoll messenden, so dass dadurch eine spätere Umbildung in die Verhältnisse anderer Reptilien, eine mit der Grössenzunahme des Körpers fortschreitende Weiterentwicklung der Wirbelsäule mir höchst unwahrscheinlich werden musste.

Uebrigens steht der von mir gefundene Bau der Wirbel, als einen niederen Entwicklungszustand repräsentirend, mit den übrigen Lebenserscheinungen der Thiere ganz im Einklange. Er darf übrigens nicht einfach als eine niedere Bildungsstufe des Reptilienwirbels überhaupt angesehen werden, denn es ist in ihm eine Fortentwicklung der früheren Anlage nach einer ganz bestimmten, von der der übrigen Reptilien abweichenden Richtung unverkennbar vorhanden.

** Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere, p. 42.

der REMAK'schen Deutung nur beistimmen. Nur ein Theil des Bildungsmaterials der Urwirbel wird zu den definitiven Wirbeln verwendet. Es liegen diese Zustände jedoch nicht im Bereiche des Gegenstandes, um den es sich hier handelt, weshalb ich nur die Theile, die in den späteren Wirbel eingehen, im Auge behalten will, und sogleich jenes Stadium aufgreife, in welchem das Baumaterial des Wirbels sich differenzirt hat.

Wie bei Amphibien und Reptilien legt sich auch bei den Vögeln der Wirbelkörper aus einer die Chorda umlagernden Knorpelmasse an, diese ist aber im Vergleiche viel reichlicher, und auch an den Theilen, die später der Mitte des Wirbelkörpers entsprechen, massenhafter vorhanden. Nachdem die primitiven Wirbelkörper REMAK's aus den Urwirbeln hervorgegangen, zeigt sich zwischen ersteren ein Streifen als Grenzmarke. Dass dieser Streifen einer Lücke entspricht, davon konnte ich mich nicht überzeugen. Dagegen finde ich oberflächlich sehr bald zwischen den primitiven Wirbelkörpern eine aus querliegenden Zellen gebildete Gewebelage differenzirt, die von den darunter gelegenen jungen Knorpelmassen deutlich sich abgrenzt. Das für die Wirbelkörper angelegte Knorpelgewebe umgibt die Chorda continuirlich, und von demselben Knorpelrohre gehen die Bogenknorpel ab. Die Eintheilung in Wirbel wird nur durch jene Querstreifen bedingt, die an der Halswirbelsäule deutlicher sind als am übrigen Körper. An bestimmten Theilen des Knorpelrohres, zwischen je zwei bogentragenden Abschnitten, leitet sich nun um den fünften Brüttag eine eigenthümliche Differenzirung ein; reichlichere Knorpelzellen finden sich in einer relativ spärlichen Grundsubstanz und so hebt sich jeder dieser Abschnitte dunkler gegen die bogentragenden Theile des Knorpelrohres ab. Ich glaube diese Erscheinung auf einen speciellen Wachsthumsvorgang zurückführen zu müssen. Es vermehren sich die Formelemente des Knorpels zwischen je zwei bogentragenden Abschnitten rascher als an letzteren. Dadurch sondert sich das Knorpelrohr in Wirbelstücke und Zwischenwirbelstücke, die jedoch durchaus nicht getrennt bestehen, sondern immer nur als gewebliche Veränderungen in der Continuität des Knorpelrohres selbst erscheinen. Wir können dies Verhalten in folgender Weise auf die bei den Fröschen unter den Amphibien und bei Reptilien oben vorgeführten Thatsachen zurückführen: das gesammte Knorpelrohr mit seinem Perichondrium und den Bogenstücken entspricht der skeletbildenden Schichte der niedern Classen; jeder ringförmig die Chorda umgebende und bogentragende Knorpelabschnitt entspricht einem primordialen Wirbelkörper, der dazwischenliegende Knorpel ist dem Intervertebralknorpel gleich. Es besteht nur der Unterschied, dass bei den Amphibien (Frösche) eine ganz dünne Lage von Knorpelgewebe das ursprüngliche Knorpelrohr herstellt, welches dann intervertebral sich verdickt, während bei Reptilien schon etwas mehr Knorpelmasse das primitive Rückgrat aufbaut, und bei Vögeln endlich eine noch beträchtlichere Menge von Knorpelgewebe in Verwendung kommt.

Es erfolgt nun im Intervertebralknorpel ein Differenzirungsvorgang, indem das, was davon dem je vorderen und je hinteren definitiven Wirbelkörper zukommen soll, sich durch eine aus quer gelagerten Zellen bestehende Schichte abscheidet, und so entsteht REMAK's Neugliederung der Wirbelsäule. Es ist dieser Vorgang am vorderen und hinteren Theile der Wirbelsäule nicht völlig gleich, vielmehr bestehen Verschiedenheiten in der Intensität der Erscheinung. Im Vergleiche zu den Amphibien und Reptilien tritt die Differenzirung bei den Vögeln sehr früh auf. Das zwischen zwei Bogen liegende Stück des Knorpelrohres scheidet sich übrigens nicht in gleicher Entfernung von beiden Bogen, sondern die Grenzmarke tritt näher dem nächstfolgenden primordialen Wirbelkörper auf. Die Theilungsproducte des Intervertebralknorpels sind daher zwei ungleich grosse Stücke. Davon trifft das grössere dem je vorderen, das kleinere dem je hinteren Wirbelkörper zu. Dies ist wiederum an den Halswirbeln am Deutlichsten erkennbar. Das bezügliche Spinalganglion ordnet sich dabei natürlicherweise jenem Wirbel zu, der den grössten Theil des Intervertebralknorpels erhält, also dem je vorderen. Damit wäre der von REMAK vom Huhnchen geschilderte Vorgang der »Neugliederung der Wirbelsäule« auf eine auch bei Amphibien und Reptilien vorhandene und dort ausführlicher besprochene Erscheinung zurückgeführt, und es besteht somit auch hier

eine engere Verbindung zwischen den erwähnten Classen, eine Verbindung, die nur durch quantitative Unterschiede wenig gelockert wird.

Die Differenzirung des Intervertebralknorpels wird durch eine verschiedene Stellung und Anordnung der Knorpelzellen vorbereitet. Sie geht von aussen nach innen vor sich, und beginnt unter einer oberflächlichen Schichte von indifferentem Gewebe. Dicht um die Chorda bleibt auch intervertebral eine Knorpelschichte. So verläuft sie vom Ende des fünften Tages bis zum zwölften Tag, an welchem ausser der an der Oberfläche der Wirbelkörper stattfindenden Vereinigung nur noch kleine Strecken der Hals-Wirbelkörper intervertebral vereinigt sind. Es ist dies der an den Halswirbeln zu einem Zwischenwirbelbände *lig. suspensorium* sich entwickelnde Theil, wie zuerst G. JAGER* gezeigt hat. Von der Halswirbelsäule weicht der sacrale Abschnitt durch die geringe Differenzirung des intervertebralen Stückes ab. Er bleibt auf einer niedern Stufe, und entsprechend der späteren völligen Verwachsung dieses Abschnittes kommt hier gar keine so vollständige Continuitätstrennung zu Stande.

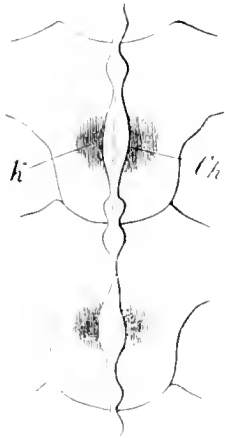
Für die mit der Neugliederung der Wirbelsäule sich ergebende Umordnung der Spinalganglien ist ausser der Differenzirung des Intervertebralknorpels noch ein anderer Umstand von Belang, nämlich die Verschiedenheit im Wachsthum einzelner Partieen des Wirbels. Auch nach eingeleiteter intervertebraler Trennung vergrössert sich der hinter den Bogenbasen liegende Theil des Wirbelkörpers am Halsabschnitte des Rückgrates ansehnlich, und wächst, abgesehen von der allgemeinen Volumszunahme des Wirbels, mehr als der vordere Abschnitt in die Länge, so dass auch dadurch die Bogen weiter nach vorn am Wirbelkörper zu sitzen kommen. Am Brustabschnitte der Wirbelsäule ist dieser Umstand weniger kenntlich, fast verschwindend aber am Sacralabschnitte.

Während die Anlage der secundären oder definitiven Wirbel vor sich geht, zeigt die *Chorda dorsalis* noch gar keine auffallenden Veränderungen, sie verläuft gleichmässig durch das Rückgrat. Nur am Halsabschnitte der Wirbelsäule ist sie etwas dünner geworden, was wohl mit der hier vor sich gehenden beträchtlicheren Streckung in Causalverbindung steht. Am siebenten Brüttage sind ansehnliche Veränderungen entstanden. Bis auf die 3—4 untersten Halswirbel hat die Chorda am vorderen Abschnitte des Rückgrates eine vertebrale Einschnürung erhalten, so dass sie genau intervertebral erweitert ist; noch stärker ist dies am Brusttheil und an den vorderen (oberen) Sacralwirbeln. Dann folgt wieder ein Abschnitt mit kaum wahrnehmbaren Einschnürungen, worauf im Steisstheile wieder stärkere folgen. Nach diesem Befunde hat es den Anschein, als ob in der That die älteren Angaben von der in der Mitte der Wirbelkörper stattfindenden Abschnürung der Wirbelsaite sich bestätigen sollten, so dass die von mir für Amphibien und Reptilien nachgewiesene Erscheinungsreihe mit den Vögeln plötzlich abbräche, und von hier an ein ganz neuer, weil unvermittelter Modus begönne. Die Beobachtung des ferneren Entwicklungsganges lehrt jedoch, dass diese auf ein vorübergehendes Stadium gestützte Vermuthung eine ungerechtfertigte ist. Schon am neunten oder zehnten Tage beginnt an der Halswirbelsäule eine Formveränderung der Chorda. Das innerhalb eines nunmehr scharf abgegrenzten Wirbelkörpers verlaufende Chordastück zeigt eine mittlere Erweiterung, die durch zwei Einschnürungen von zwei kürzeren Erweiterungen getrennt ist. Auf einen Wirbelkörper treffen somit drei erweiterte und vier verengerte Strecken der Chorda. Zwei der letzteren sind mit den benachbarten Wirbelkörpern gemeinsam. Die specielle Gestaltung der Erweiterungen ist sehr different, doch trifft man die mittlere erweiterte Stelle in der Regel als die ansehnlichste, immer als die längste und spindelähnlich geformt.

Dieses Verhalten der Chorda, welches natürlich von verschiedenen Wachsthumsvorgängen bedingt wird, dauert während der ganzen Entwicklungszeit, und ist auch noch nach dem Auskriechen aus

* Sitzungsberichte der k. k. Akademie. Wien. 1859. Bd. XXXII. pag. 527. ff.

dem Ei zu erkennen. So finde ich es noch beim neugeborenen Sperling und untenstehende Skizze gibt eine Darstellung dieses Verhaltens. *Ch* bezeichnet die Chorda. *k* die verkalkte Stelle des Knorpels um die mittlere Erweiterung. Auch bei jungen, wohl kaum über zwei Tage alten Bussarden habe ich in der Halswirbelsäule dieselbe Form der Chorda gesehen, nur ist die mittlere Erweiterung relativ viel ansehnlicher. Allmählich schreitet diese Einschnürung auch auf die hinteren Abschnitte der Wirbelsäule über, und es wiederholen dann die einzelnen Chordastrecken im Wesentlichen die bei den Halswirbeln gezeigten Verhältnisse, jedoch der Art, dass die mittlere Erweiterung der Chorda am ansehnlichsten ist. Das Einwachsen des Knorpels erfolgt vorzüglich von beiden Seiten her; demgemäss sind die eingeschnürten Chordastrecken bandartig, wie auf senkrechten Querschnitten ersichtlich ist. Nur die mittlere Erweiterung zeigt meist einen kreisförmigen oder längsovalen Querschnitt. Am Sacraltheile, an dem die Intervertebralstücke sehr bald vollständig unter einander verschmelzen, sind ausser der mittleren Erweiterung keine anderen regelmässig vorhanden. Die Wachstumsverhältnisse des knorpeligen Wirbels sind also schon durch diese Beziehungen zu den Einschnürungen der Chorda etwas complicirt, sie ergeben sich aber als solche noch durch mehrere andere Erscheinungen, auf die hier ausführlicher einzugehen nicht der Ort ist.*



Die Knorpelanlage des Wirbelkörpers zeigt alle Sculpturverhältnisse des späteren Zustandes. Die Verkalkung des Knorpels (primordiale Knochenbildung) leitet die wahre Verknöcherung ein. In den bei weitem häufigsten Fällen erscheint der »Knochenkern« des Wirbelkörpers zuerst. In einigen Fällen habe ich beim Hühnchen) dünne Kalkkrusten an den Bogen als die Anfänge jenes Vorganges gefunden. Die Verkalkung des Wirbelkörpers geht, wie schon v. BAER** genau angab, von der Mitte des Wirbelkörpers aus, es zeigt sich hier »ein die Wirbelsäule mit zwei kurzen Schenkeln« umfassendes Pünktchen. Das dichte Aufliegen auf der Chorda hat RATHKE*** bestätigt. Er hebt es, jedoch nicht mit Recht, als Unterschied von der Wirbelkörperverknöcherung der Schlangen und Eidechsen hervor. Am häufigsten finde ich den Knochenpunkt am zweiten oder dritten Halswirbel zuerst auftreten; dann folgen der Reihe nach die andern. Zuerst tritt eine nur hie und da wie eingesprengt sich darstellende Verkalkung der Knorpel-Grundsubstanz auf, und diese liegt meist nicht dicht an der Chorda. Die einzelnen Stäbchen oder Blättchen fliessen dann zum Netze zusammen, welches immer die mittlere Chorda-Erweiterung umgibt, bald nach vorn

* Einen mir als besonders eigenthümlich erschienenen Umstand will ich hier in der Kürze anführen. Die Beschaffenheit des Knorpels im Wirbelkörper ist nicht durchgehend gleich. Ausser den sehr regelmässig durch verschiedene Richtung und Lagerung der Zellen ausgedrückten Schichten an den beiden Enden der Wirbelkörper, die ich als besonders das Längenwachstum des Wirbels vermittelnd ansehe, finde ich noch eine auf Querschnitten sowohl als auf Längsschnitten den mittelsten Theil des Wirbelkörpers umschliessende Schichte. Der von ihr umschlossene Centraltheil des Wirbelkörpers wiederholt die Form des Wirbelkörpers im Allgemeinen, ist an den Halswirbeln (auf dem Querschnitte) kreisförmig, an den Sacralwirbeln sehr in die Quere gezogen. Die diese Schichte zusammensetzenden Zellen sind spindelförmig, stehen sehr dicht, und sind nur durch geringe Intercellulärsubstanz von einander geschieden. Die ungeschlossene Knorpelpartie ist wie die peripherische mit rundlichen Zellen und reichlicher Intercellulärsubstanz ausgestattet, und erscheint dadurch auffallend heller. Aus dieser Einrichtung scheint hervorzugehen, dass Zellen und Intercellulärsubstanz ihrer Hauptmasse nach nicht überall gleichmässig sich bilden, dass die Zellen des Knorpels vorzüglich von der Peripherie jener dunkleren Ringzone hervorgehen und erst nach Bildung von Intercellulärsubstanz, wodurch sie zugleich von der Ringzone entfernt werden, der übrigen helleren Knorpelmasse sich beifügen. So lösen sich Lagen um Lagen allmählich aus der dunklen Ringzone ab, vergrössern die Masse des Wirbelkörpers gewissermassen von innen her, mit welchem Vorgange die Bildung von Intercellulärsubstanz in den peripherischen Theilen, sowie die dort gleichfalls noch fortdauernde, wenn auch langsamere Vermehrung der Zellen gleichen Schritt hält.

Die genannte Wachstumsschichte ist erst mit dem Auftreten der Knorpelverknöcherung unterscheidbar, sie erweitert ihren Bereich in demselben Maasse, als an dem von ihr umschlossenen Knorpel die Verkalkung sich ausbreitet. Homer ist sie von den verkalkenden Partien durch eine helle Knorpelschichte geschieden.

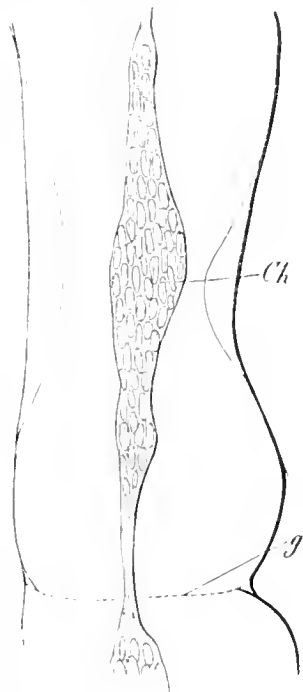
** Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Erster Theil 1828. p. 125.

*** Ueber die Entwicklung der Schildkröten. 1848. p. 66.

und hinten sich verlängert und die ganze Anschwellung der Chorda verbirgt. Am zwölften Brüttag ist der »Knochenkern« nur in den Halswirbeln verbreitet, am dreizehnten Tage besitzen ihn auch die Brustwirbel. In den beiden letzten Sacralwirbeln, sowie in den Steisswirbeln ist die Chorda noch nicht einmal intervertebral eingeschnürt. Dagegen sind die Intervertebralien am Sacraltheile völlig verstrichen. Von da an schreitet die Verkalkung rasch vorwärts, und es entzieht sich dann auch die Chorda vollständig dem Blicke. Daher mag es kommen, dass das Verhalten der Chorda im Wirbelkörper allen früheren Beobachtern entgangen ist,* und man so zur Annahme kam, dass der Knochenkern, wie er sich nach aussen vergrössert auch nach innen wachse. Am achtzehnten Brüttag ist beim Hühnchen der grösste Theil des Wirbelkörpers verkalkt und zur Zeit des Auskriechens ist schon ein Theil des Wirbelkörpers mit Lamellen von Faserknochen versehen, die auf die verkalkten Bogen sich fortsetzen. Anders verhält es sich beim Sperlinge. Der grösste Theil des Wirbels verkalkt hier erst nach dem Auskriechen aus dem Ei, und es verhält sich bezüglich der Solidificirung der Wirbelsäule der nahebei flügge Sperling wie das Hühnchen, welches eben das Ei verlassen hat.

Am eben ausgekrochenen Sperling ist in allen Wirbeln, bis auf die drei hintersten Sacral- und sämmtliche Steissbeinwirbel, ein kleiner »Knochenkern« vorhanden. An den letzterwähnten Wirbeln ist die Chorda noch vertebral eingeschnürt, intervertebral erweitert. An den vorderen Halswirbeln erstreckt sich die Verkalkung oben und unten von der Chorda aus bis zur Oberfläche. Die Bogen sind nur oberflächlich mit einer dünnen Kalkkruste versehen. Nur wenig mehr ist die Verkalkung beim gleich jungen Bussard vorgeschritten, immer noch lange nicht so weit als beim Hühnchen. Ob sich die *Autophagae* von den *Insessores* in der angegebenen Weise durchgehend unterscheiden, müssen Untersuchungen lehren, die umfassender sind als die meinigen.

Dass die Chorda durch das ganze Eileben hindurch fort dauert, geht zum Theile aus dem oben Gesagten hervor. Der »Knochenkern« im Wirbelkörper sichert ihre Existenz auch bei den Vögeln. An



den intervertebralen Abschnitten wird sie jedoch vom Knorpel bald verdrängt, und ihre Reste bleiben da nur in den Zwischenwirbelbändern; Beziehungen, die G. JAGER zuerst näher ins Auge gefasst hat. Durch Entfernung des den Wirbelknorpel imprägnirenden Kalkes kann man sich leicht von der langen Persistenz der Chorda Ueberzeugung verschaffen. Sehr ansehnlich ist das vertebrale Stück beim Bussard, von dem die nebenstehende Figur den senkrechten Längsschnitt eines Halswirbels im Umrisse gibt. *Ch* Chorda. *g* Grenze zweier Wirbelkörper. Da hier um den knorpeligen Wirbelkörper schon eine Ringschicht von Faserknochen gebildet ist, beträgt der Durchmesser der Chorda etwas mehr als die Hälfte des Durchmessers des knorpeligen Wirbelkörpers.

Wie im ganzen Verhalten der Wirbelentwicklung zur Chorda die grösste Uebereinstimmung mit dem für die nächst unteren Classen Erwiesenen dargelegt werden kann, so verhält es sich auch mit dem Endschiicksale der Chorda. Es wird dieses embryonale Gebilde nur in den Intervertebralien durch den einwachsenden Knorpel und am Halstheile durch die Bildung der Zwischenwirbelbänder (*ligg. suspensoria!*) zerstört, an den übrigen Theilen, im Wirbelkörper nämlich, geht es unmittelbar in bleibende Theile über. Die Chordazellen wandeln sich hier in Knorpelzellen um. Sowohl beim Hühnchen als beim Sperling habe ich dies unzweifelhaft erkannt. Die Chordascheide, welche allmählich eine beträchtlichere Dicke erhält,

* In der, der oben citirten Abhandlung von G. JAGER beigegebenen Tafel finde ich in Fig. 3. *b* einen Theil der vertebralen Chorda-Anschwellung abgebildet.

verliert ihre Contouren, und verschmilzt so mit der Grundsubstanz des umgebenden Knorpels; die Chordazellen scheiden reichliche Intercellularsubstanz ab, und so erkennt man auf senkrechten Querschnitten von der Wirbelsäule der genannten Vögel kurz nach dem Verlassen des Eies die Chorda nur noch aus der Anordnung der Zellen und aus dem, letztere umfassenden helleren Saume, dem Reste der Scheide. Mit der Bildung der Markräume geht schliesslich die letzte Spur von der Betheiligung der Chorda an der Wirbelbildung verloren.

Das Mitgetheilte wird genügen, um zu zeigen, wie die Continuität der morphologischen Erscheinungen sich weit durch die Reihen der Wirbelthierclassen hindurch verfolgen lässt, und wie eine Erscheinung, die in einer unteren Abtheilung herrscht, nicht plötzlich aufhört, sondern, wenn auch mit allmählich sich minderndem Werthe, noch lange fortdauert.



B. Ergebnisse.

In dem Nachstehenden soll der Versuch gemacht werden, die in den vorausgehenden Abschnitten mitgetheilten Beobachtungen mit dem, was Anatomie und Entwicklungsgeschichte von andern Vertebraten-Abtheilungen kennen lehrten, in Verbindung zu bringen. Vielleicht gelingt es mir dabei, eine »Entwicklungsreihe« nachzuweisen, welche die verschiedenen Einrichtungen der Wirbelsäule vergleichend-anatomisch erläutert, indem sie die Zustände zeigt, durch welche die Differenzen der Formerscheinungen bedingt sind.

Die Wirbelsäule der Cyclostomen und unter diesen die der Myxinoiden kann den Ausgangspunkt abgeben. Eine continuirliche, überall gleichartige Chorda bildet die Axe, und um diese lagert eine Gewebsschichte, die in der gesammten Länge des Rückgrates einen oberen, das Medullarrohr umschliessenden Canal, am Schwanztheile des Körpers aber den hypochordalen Caudalcanal formirt. So verhält sich ohne Zweifel auch das Rückgrat aller Fischeembryonen. Verfolgt man die von dieser Anlage anhebenden Reihen der Entwicklung weiter, so ist des Auftretens knorpeliger Bogenrudimente als der ersten Wirbelsegmentirung zu gedenken. Ein Beispiel bietet *Petromyzon*. Daran reihen sich in weiterer Entwicklung die Störe und Chimären an. Die noch nicht getheilte Chorda ist aber hier schon aus ihrem indifferenten Verhalten herausgetreten. Durch Verdickung ihrer Scheide und Vermehrung der Schichten, sowie durch Ossification eines Theiles der mittleren Schichte (*Chimæra*) gibt sie engere Beziehungen zur Skelettbildung kund. Zugleich besitzen die Bogen eine beträchtlichere Basalausdehnung, und umfassen eine grössere Fläche der Chordascheide. Bei Embryonen von Knochenfischen ist dasselbe nachgewiesen. So von RATHKE für *Blennius*, von C. VOGT für *Coregonus*, von AUGUST MÜLLER für *Esox*.

Ein Wirbel wird somit in seiner einfachsten Form dargestellt: aus einem Abschnitte der *Chorda dorsalis*, und dem diesem, oder vielmehr der Scheide desselben aufsitzenden oberen und unteren Bogen. Die letzteren sind in der bei *Myxine* nicht weiter differenzirten Gewebsschichte aufgetreten, die auch die Chorda rings umschliesst, die Basalstücke der Bogen unter einander verbindend.

Diese einfache Form des Wirbels will ich, wie ich schon oben bei den speciellen Darlegungen der Entwicklung der Amphibienwirbel gethan habe, als »Primordialwirbel« bezeichnen. Besonders hervorgehoben sei hier noch, dass ich hiezu nicht bloss die Bogenstücke rechne, sondern auch die Gewebsschichte, die zwischen ihnen um die Chorda liegt, den ganzen Abschnitt der skelettbildenden Schichte.

Von dem Primordialwirbel aus ergeben sich für die Fische drei Bildungsreihen. Die eine führt durch die Teleostier, die andere durch die Selachier, die dritte durch die Ganoiden.

Was die erstere betrifft, so kommt in ihr der definitive Wirbelkörper dadurch zu Stande, dass sich um den Chorda-Abschnitt des primordialen Wirbelkörpers ein Knochenring bildet, der nach beiden Enden hin sich erweitert, und schliesslich zur Bildung eines knöchernen Doppelkegels führt. Der Knochen besteht entweder aus verknöchertem Bindegewebe mit Knochenkörperchen oder mit Zahncanälchen, oder er besitzt beiderlei Gebilde. Auch die am primordialen Wirbelkörper angefügten Bogenstücke gehen theilweise in den Wirbelkörper ein, wie ein Theil der Knochenfische (Salmonen und Hechte) deutlich bekrundet. Ein liegendes Knorpelkreuz im Wirbelkörper zeigt den Antheil der Bogen an. In ähnlicher Weise erstrecken sich auch bei *Chauliodus* und *Stomias* die Bogen in den Wirbelkörper, wie von KÖLLIKER* mitgetheilt ward. Bei *Sternoptyx*, wo ich gleichfalls knorpelige Bogen finde, werden sie aber nicht in den Wirbelkörper aufgenommen, sondern finden sich mit breiter Basis nur angefügt. Was diese Verschiedenheit bedingt, vermag ich nicht anders zu erklären, als durch die Annahme, dass bei *Sternoptyx*, dessen knöcherne Wirbelkörper nur ganz dünnwandige Doppelkegel vorstellen, ein relativ niederes Stadium persistirt, in welchem es nicht zu mehrfacher Schichtenablagerung gekommen ist. — Die Bogen der Knochenfische scheinen übrigens nicht durchgehend von gleicher Anlage zu sein, denn während auf der einen Seite Knorpelbogen nachgewiesen sind, kommt es in derselben Unterordnung (Weichflosser) auch zur knöchernen Bogenbildung ohne vorhergegangene Knorpelanlage. A. MÜLLER** hat dies beim Blei und bei der Plötze gesehen. Diese beiden Bogenbildungen sind jedoch nicht unvermittelt, ich finde nämlich bei *Atherina nana* an den Basen der Bogen kleine Knorpelstückchen, die nach aussen überall von den knöchernen Bogen umgeben sind. Ich muss diese Knorpelchen für die ersten Ansätze der Bogen halten, die sehr bald schon von Knochen überwachsen werden, und niemals zur Umschliessung des Rückgratcanals gekommen sind. Inwiefern solche Mittelstufen weiter verbreitet sind, muss ferneren Nachforschungen vorbehalten bleiben, wie überhaupt das ganze Gebiet der Wirbelstructur und Entwicklung bei den Knochenfischen kaum in den ersten Grundzügen bekannt ist. Eine eingehende Untersuchung der Entwicklung lehrt vielleicht auch noch bei den Cypriniden knorpelige Bogenanlagen kennen.

Die erste Anlage des knöchernen Wirbelkörpers geht nach A. MÜLLER in der Chordascheide vor sich, und es wird auf diese Angabe hin von KÖLLIKER vermuthet, dass die Chordascheide in ausgedehnter Weise bei der Bildung des Wirbelkörpers theilhaftig sei. Der Bau der Wirbel mehrerer von mir untersuchter Gattungen aus der Familie der Cypriniden (*Barbus*, *Tinca*, *Leuciscus*, *Scardinius*), sowie die Wirbel des Barsches und Kaulbarsches, lassen diesen Antheil der Chordascheide nicht mit Gewissheit erkennen. Ich finde die Chordascheide hier nur aus einer, in den Intervertebralräumen sehr verdickten Lamelle bestehen (dieselbe Schichte, die KÖLLIKER*** beim Hechte als *lig. intervertebrale internum* bezeichnet hat), und nach aussen von dieser Lamelle liegt überall der Knochen des Doppelkegels. Weder in letzterem, noch ausserhalb desselben ist etwas aufzufinden, was als äussere Chordascheiden-Lamelle (*Elastica externa*) zu deuten wäre. Auch was von JOH. MÜLLER† für die Bildung des Wirbelkörpers aus der Chordascheide

* Würzburger Verhandlungen. Bd. X. 1860, pag. 208. Wenn KÖLLIKER die Wirbelkörper von *Chauliodus* als dünne Hohlzylinder mit einer gewissen Anzahl äusserer niedriger Längsblätter beschreibt, und als Ossificationen der Chordascheide betrachtet, so kann ich dem nicht gut beistimmen. Die die Bogen darstellenden Knorpel senken sich nämlich zwischen den durch concentrische Knochenlamellen verbundenen Längsblättern hindurch bis auf eine homogene die Chorda überziehende Lamelle. Dass bei diesem Verhalten die knorpeligen Bogen ebensogut zur Wirbelkörperbildung beitragen als beim Hechte ist klar, und dass das zwischen den Basen der Bogen liegende Knochengewebe, wenn es für Chordascheide gehalten werden soll, nach aussen hin scharf abgegrenzt sein muss, darf man wohl billigerweise verlangen. So lange also der Nachweis einer *Elastica externa* fehlt, ist es bedenklich, hier über den Antheil der Chordascheide zu urtheilen.

** Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1853. pag. 264.

*** Ueber das Ende der Schwanzwirbelsäule der Ganoiden. pag. 48.

† Vergleichende Neurologie der Myxinoiden, pag. 73. Wer aus diesen frühern Angaben die Theilhaftigkeit der Chordascheide darthun will, darf den beiderseitigen Angaben nicht gleichen Werth beilegen. Sie widersprechen sich im Grunde. Nach

angeführt wird, dass nämlich bei den Cyprinen der centrale und corticale Theil des Wirbels sich getrennt erhalten, möchte ich noch nicht ohne weiteres als beweisfähig halten, wenn auch höchst wahrscheinlich eine Ossification der Scheide, wie es von J. MÜLLER für *Xiphias* gezeigt ward, in grösserer Verbreitung vorkommt. Neue Untersuchungen, namentlich in genetischer Hinsicht, müssen jedoch erst nachweisen, wie gross der Antheil ist, den die Chordascheide im Bereiche der Knochenfische an der Wirbelbildung nimmt. Es sind selbst neuere Angaben, wie z. B. von LEREBOLLET gänzlich ungenügend.*

Auch die innerhalb der Scheide liegende, eigentliche Chordasubstanz theilhaftig sich bei der Bildung der Wirbelkörper. Hierbei ist vor Allem das intervertebrale Wachstum der Chorda zu berücksichtigen, welches die letztere der jeweiligen Vergrösserung des knöchernen Doppelkegels adaptirt. Es wächst so die Chorda mit der Zunahme der Wirbelsäule an Länge continuirlich fort, vergrössert sich nach der Länge, und je zwischen zwei Wirbeln auch nach der Dicke. Eine Abschnürung der Chorda in der Mitte des Wirbelkörpers scheint bei den Knochenfischen nicht vorzukommen, die Chorda zeigte sich bei zahlreichen von mir untersuchten Arten continuirlich. Die engste Stelle entspricht immer dem Antheil, den die Chorda am primordialis Wirbelkörper hatte. Bei *Syngnathus* finde ich hier innerhalb der Chordascheide deutlichen Knorpel. Nach vorn und hinten trifft sich wieder grosszellige Chordasubstanz. Die Umwandlung des Chordagewebes in Knorpel, oder vielleicht richtiger die Abscheidung einer reichlicheren Intercellularsubstanz hat eine grosse Verbreitung. Ich habe sie bei zahlreichen Gattungen aus verschiedenen Abtheilungen der Knochenfische gefunden und in mannichfachen hier nicht näher zu beschreibenden Modificationen.**

Trotz der grossen Mannichfaltigkeit, in welcher die Wirbel der Knochenfische uns entgegentreten, wäre doch soviel als Eigenthümlichkeit dieser Abtheilung unverkennbar, dass von dem auf seiner ersten Bildungsstufe stehenbleibenden primordialis Wirbelkörper aus eine Weiterentwicklung in der Art stattfindet, dass an beiden Enden des Wirbelkörpers sich anlagernde Knoenschichten in immer weiteren Kreisen anwachsen und so zur bekannten Doppelkegelform hinführen. Mit dem knöchernen Wirbel wächst aber auch noch die Chorda im intervertebralen Abschnitte fort.***

Bei der Wirbelbildung der Selachier treffen sich zweierlei Dinge zu charakteristischen Verhältnissen gestaltet. Erstlich die Betheiligung der Chordascheide an der Bildung des Wirbelkörpers, über welche die Untersuchungen von JOH. MÜLLER, durch KÖLLIKER's† Arbeit in umfassender Weise ergänzt, genaue Kenntniss gebracht haben, und zweitens die Qualität des Gewebes, aus dem der Wirbelkörper hervorgeht. Was bei *Chimaera* ohne discrete Wirbelkörperbildung gegeben ist, combinirt sich bei den Selachiern mit der Differenzirung der Wirbelkörper. Wenn auch bei einigen die Chorda inmitten des Wirbelkörpers eine ansehn-

JOH. MÜLLER würde die Scheide bei den Cyprinen einen (jedoch nur an einigen Wirbeln später noch trennbaren) centralen Theil des Körpers bilden, somit immerhin eine ansehnliche Knochenmasse setzen; während nach A. MÜLLER nur die innerste sehr dünne Schichte aus der Scheide gebildet sein kann. Nach demselben Beobachter sitzen nämlich die knöchernen Bogen dem Wirbelringe ohne Trennung an, so dass das ausserhalb des Wirbelringes liegende Gewebe nicht mehr zur Chordascheide gehören kann. Alles, was sich um jenen primitiven Wirbelring ablagert, kann somit auf keinen Fall von der Chordascheide gebildet sein, somit kann auch kein einigermaassen ansehnlicher Centraltheil des Wirbelkörpers aus der Scheide hervorgehen.

* LEREBOLLET gibt an, dass bei der Forelle die Verknöcherung der Wirbelsäule von der Scheide der *Chorda dorsalis* ausgehe. Was aber unter dieser Scheide (*gaïne*) gemeint ist, ist nicht zu erkennen. *Ann. des sc. nat. Ser. II. T. I. pag. 285.*

** Es sei nur erwähnt, dass bei allen unseren Süßwasserrischen solche Gewebsveränderungen vorkommen, und ebenso die Hohlraumbildungen, die KÖLLIKER vom Hechte beschreibt, und die durch ein intervertebrales Septum mit davon ausgehenden Fortsätzen von einander geschieden sind. Da diese Gebilde für meine Zwecke von ganz untergeordneter Bedeutung sind, können sie hier ganz übergangen werden.

*** Diejenigen Fälle, bei welchen an den Wirbeln eine Gelenkkopfbildung zu Stande kommt, (einzelne Wirbel von *Cobitis*, Wirbel von *Synbranchus*; vergl. STAXMUS, Zootomie der Fische, p. 24), stören die oben ausgesprochene Gemeinsamkeit insofern nicht, als sie keinem differenten Plane folgen, sondern nur eine Weiterentwicklung der bei der Mehrzahl der Knochenfische herrschenden einfacheren Einrichtung darstellen. Die gründlichste Aufklärung geben hierüber die Amphibien. Vergl. weiter unten.

† Würzburger Verhandlungen. Bd. X. pag. 193.

liche Dicke besitzt, wie z. B. bei *Centrophorus*, so ist sie doch intervertebral immer noch mächtiger entwickelt, und zeigt also auch hier noch ein Fortwachsen nach der Entstehung des primordialen Wirbelkörpers. Je kleiner dieser letztere ist, desto beträchtlicher ist verhältnissmässig das intervertebrale Wachstum der Chorda. Die Chordascheide scheint durchgreifend aus drei Schichten sich zusammensetzen, von welchen die mittelste, durch zwei dünnere elastische Lamellen abgegrenzte, aus Knorpel besteht, und an der Wirbelkörperbildung den grössten Antheil nimmt. Die Mächtigkeit dieser Scheide steht in umgekehrtem Verhältnisse zu der Dicke der die Scheide umgebenden skeletbildenden Schichte, von der die Bogen hervorgehen. Die Bedeutung der skeletbildenden Schichte wächst durch die einzelnen Genera hindurch ganz allmählich, variiert auch an derselben Species an den einzelnen Abschnitten der Wirbelsäule, so dass die von KÖLLIKER als »Typen« aufgeführten Abtheilungen der Bildungszustände der Wirbelsäule keine scharfe Begrenzung besitzen, wie aus der Beschreibung der zu den einzelnen »Typen« gerechneten Formen am besten hervorgeht. Das Ganze reducirt sich auf ein bald grösseres, bald geringeres Ueberwiegen der Chordascheide gegen die skeletbildende Schichte.

Während die Theilnahme der Chordascheide an der Wirbelkörperbildung sehr wahrscheinlich auch bei den Knochenfischen grössere Verbreitung besitzt, wenn sie auch nicht jene Ausdehnung erlangt, wie bei den Selachiern, so bietet die Beschaffenheit des Gewebes, welches bei Selachiern zum Aufbau des Wirbelkörpers verwendet wird, einen wichtigeren Unterschied der letzteren von den Knochenfischen. Die mittlere Lage der Chordascheide, sowie die skeletbildende Schichte, wo sie nur irgend eine Dicke-Entfaltung erlangte, bestehen aus Knorpel, der wieder mehrfache Modificationen aufweist und in verschiedener Ausdehnung verkalken kann, allein nie durch walres Faserknochengewebe (Bindegewebsknochen) vertreten wird. KÖLLIKER, dessen Untersuchungen über die Gewebeverhältnisse vielfachen Aufschluss geben, führt zwar bei einigen Selachiern z. B. *Sphyrna*, Gewebe an, die von dem gewöhnlichen Knorpelknochen der Selachier abweichen, jedoch gewiss nur Modificationen ächten Knorpels sind. Es ist zwar der Knorpel im Allgemeinen gleichfalls nur eine Modification der Bindesubstanz, und kommt dadurch mit dem ächten Knochengewebe in nahe Verwandtschaft, allein wie man doch nicht allen durch Uebergänge oder Zwischenstufen verknüpften Dingen jede Verschiedenheit absprechen darf, kann man auch die zwischen Knorpel- und Knochengewebe bestehenden Unterschiede als ausreichend wichtige anerkennen, um darauf hin zwischen der Wirbeltextur der Selachier und der Teleostier der näheren Betrachtung werthe Differenzen zu erkennen. Es werden die letzteren um so nachdrücklicher zur Geltung gebracht, als weder in der einen Abtheilung noch in der anderen ein Ausnahmefall constatirt ist.

Den eigentlichen Werth erhält die genannte Gewebsverschiedenheit erst durch die Vergleichung der fraglichen Zustände mit jenen der höheren Wirbelthierclassen. Ziehen wir diese Verhältnisse in nähere Erwägung. Von den Amphibien an treten immer grössere Massen von Knorpel, aus der skeletbildenden Schichte erzeugt, in die Bildung der Wirbelsäule ein. Während bei Knochenfischen und auch noch bei der Mehrzahl der Amphibien diese definitive Knochenablagerung sogleich auf die *Chorda dorsalis* stattfindet, ist von den Amphibien bis zu den Säugethieren die definitive Knochenbildung immer weiter hinausgeschoben, und die Entwicklung eines provisorischen Knorpelskeletes gestaltet sich fortlaufend immer reichlicher. Da dieses provisorische Knorpelskelet der Wirbelsäule den Knochenfischen (abgesehen von den knorpeligen Anlagen der Bogen) abgeht, da die Knochenfische den Zustand der Selachier in dieser Hinsicht nicht etwa durchlaufen, ist es unstatthaft zu sagen, dass bei den Selachiern ein niederer Zustand der Wirbelsäule sich treffe, als bei den Knochenfischen. Vielmehr repräsentirt die Wirbelsäule der Selachier einen niederen Entwicklungszustand der Wirbelsäule der höheren Vertebraten-Classen, nicht jener der Wirbelthiere überhaupt, oder jener der Fische insbesondere. Materiell erhebt sie sich über die Wirbelsäule der Teleostier, mit der sie nur in der Form der Wirbelsegmente Gemeinsames besitzt. Indem ich also die Wirbelsäule der Selachier, nicht obgleich, sondern weil sie aus Knorpel besteht, höher stelle als jene der Teleostier,

glaube ich dadurch auch einen Widerspruch zu lösen, der durch die bisherige Auffassung des Skelets dieser Thiere und die Vergleichung desselben mit der übrigen Organisation entstehen musste.

Die Qualität der Verschiedenheit in dem Wirbelbaue bei den Selachiern ist im Allgemeinen von den Beziehungen der Wirbelkörper zur Chorda abhängig, und zeigt sich in gleicher Weise wie bei den Teleostiern. Im Specielleren spielt dann wohl die mittlere Schichte der eigentlichen Chordascheide eine Rolle, wie wir aus KÖLLIKER'S Beobachtungen erfahren haben.

Die dritte Form der Wirbelbildung unter den Fischen verbreitet sich in ihren einzelnen Abstufungen in der Ordnung der Ganoiden. Den Ausgang bildet das Rückgrat des Störs, bei welchem der primordiale Wirbel unverändert fortdauert. Bei den übrigen ist die Ausbildung in sehr verschiedenem Grade vorgeschritten. Beim Stör ist die Chorda bekanntlich von einer aus drei verschiedenen Schichten gebildeten Scheide umschlossen, die mittelste davon ist die stärkste, sie wird gewöhnlich als bindegewebig bezeichnet. Nach aussen von der *Elastica externa* lagern die knorpeligen Bogen, von denen nur unbedeutende Fortsätze auf die seitlichen Flächen übertreten. In den übrigen Familien der Ganoiden ist das ursprüngliche Verhalten nur noch am Ende der Wirbelsäule erkennbar, die Chordascheide wird von Knorpel umgeben, der zugleich obere Bogen bildet; Thatsachen, die durch KÖLLIKER'S* Untersuchungen bekannt geworden sind.

Bei *Polypterus* (und *Ania*?) findet sich die Wirbelbildung in der Form jener der Teleostier, allein mit dem sehr wichtig erscheinenden Unterschiede, dass der am Schwanzende vorhandene Knorpel auch hier als eine dünne Schichte die Concavitäten der Wirbelkörper auskleidet. So nach LEYDIG'S Angabe.** Es verknöchert auch die bindegewebige Scheide. Dieser aus der skeletbildenden Schichte entwickelte Knorpel nähert die Ganoiden den Selachiern, denn bei den Teleostiern kommt es höchstens zu einer knorpeligen Anlage der Bogen, nicht zu wirklichen Knorpelringen um die Chorda. Indem jedoch bei den Ganoiden um den Knorpel herum wahrer Knochen gebildet wird, zeigt sich eine Annäherung an die Knochenfische. Von diesem Knochen geht auch die Verknöcherung des Knorpels aus, indem bei *Polypterus* Marcanäle einwachsen, welche Lamellensysteme von Knochensubstanz um sich absetzen.

Ebensogut wie beim Störe zieht bei *Polypterus* die Chorda durch die Länge der Wirbelsäule. Der Strang verdickt sich aber in den dionischen Hohlräumen der Wirbelkörper. Am primordialen Wirbelkörper ist er am dünnsten, allein immer noch ansehnlich.

Bei *Lepidosteus* existirt wohl nur ein vorübergehendes Stadium, welches dem Zustande bei *Polypterus* entspricht. Auch wird hier der Knorpel eine noch bedeutendere Rolle spielen, da die Chorda vollständig eingeschnürt wird, und in Mitte des Wirbelkörpers wie zwischen den Wirbelkörpern zu Grunde geht. Da überall, wo die Wirbelentwicklung auf eine Vernichtung der Chorda hinausläuft, Knorpel die Einschnürung bewerkstelligt, glaube ich zu jener Annahme völlig berechtigt zu sein. Mit der Zerstörung der intervertebralen Chorda tritt eine Gelenkverbindung der Wirbelkörper auf, und dadurch sowohl, als auch durch die Zusammensetzung der letzteren aus Knochensubstanz (jener, die LEYDIG von *Polypterus* beschrieb, äusserst ähnlich) wird bei *Lepidosteus* ein Wirbelbau erreicht, der über die Classe der Fische hinausreicht. — Es sind also bei den Ganoiden die einfachsten wie die höchsten Formen der Wirbelkörperbildung vertreten, und es einigen sich zugleich bei ihnen die beiden sonst streng geschiedenen Hauptformen der Fischwirbelbildung, jene der Knochenfische mit der der Selachier.

Soweit ist es möglich, aus den bis jetzt vorliegenden spärlichen Beobachtungen Schlüsse zu ziehen. Neue Untersuchungen, von denen ich solche über jüngere Zustände der Wirbelsäule von *Lepidosteus* für die wichtigsten halten möchte, werden eine festere Grundlage liefern können. Immerhin, glaube ich, werden

* Ueber das Ende der Schwanzwirbelsäule der Ganoiden. Leipzig, 1860.

** Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 1853, Bd. V, p. 55.

die von mir hervorgehobenen Gesichtspunkte für die Beurtheilung des Gesamtbaues der Selachier wie der Ganoiden von einigem Werthe sein.

Die Structur der Wirbelsäule der Amphibien bildet durch ihre Anschlüsse an die Wirbelsäule der Fische auf der einen Seite und durch die Uebergänge in die bei den Reptilien vorhandenen Einrichtungen ein wahres Mittelglied zwischen dem Wirbelbaue der niederen und höheren Vertebraten.

Von den Wirbeln der Selachier (dann auch der Chimären und Ganoiden) ist die Chorda der Amphibienwirbel durch ihre wenig mächtig entwickelte Scheide verschieden. Dieselbe besitzt nur noch zwei Lamellen, zuweilen sogar nur eine. Beide sind elastische Membranen, ohne Zellenstructur. Die äussere feinere, aber auch derbere, d. i. resistenter, ist überall nachweisbar, die innere fehlt zuweilen, oder ist nicht mit Gewissheit zu unterscheiden. Welches sind nun die diesen beiden Lamellen entsprechenden Theile bei den Fischen, in specie bei den Selachiern, deren Chordascheide durch KÖLLIKER am genauesten bekannt ist? Der genannte Forscher vergleicht die *Elastica interna* der Fische mit der Scheide der Amphibien-Chorda. Er hatte aber an der letzteren meist nur eine Lamelle beobachtet. Durch das Vorkommen von zwei Lamellen wird die Werthabschätzung bedeutend erschwert. Nach meinen Beobachtungen muss ich im Allgemeinen beide Lamellen als Analoga der inneren Lamelle der Chordascheide der Fische ansehen, so dass eine mittlere aus Zellen oder Zellenderivaten zusammengesetzte Schichte der Chordascheide bei den Amphibien ebensowenig vorkommt, als eine äussere *Elastica*, durch welche jene eigentlich erst abgegrenzt, und damit unterscheidbar wird. Die eigentliche Chordascheide, als eine durch die Gesamtreihe der Wirbelthiere hindurchlaufende Bildung, ist die *Elastica interna* der Selachier, Ganoiden und Chimären. Die sogenannte mittlere Schichte der Chordascheide, in der bei *Chimaera* und bei den Selachiern Verknocherungen Knorpelknochen auftreten, halte ich für einen sehr frühzeitig von der skelettbildenden Schichte sich abtrennenden, und dann durch eine äussere dünne Lamelle davon geschiedenen Theil. Die *Elastica externa* kommt auch nicht zu allen Zeiten bei den Selachiern deutlich vor und KÖLLIKER kommt bei älteren Exemplaren von *Mustelus* sogar in den Fall, nur aus der Stellung der Knorpelzellen den der Chordascheide angehörigen Theil von dem zur wahren skelettbildenden Schichte zu rechnenden zu unterscheiden. Dasselbe finde ich bei *Spinax*. Hier besitzt eine die Chorda umgebende, von ihr nur durch die *Elastica interna* abgegrenzte starke Knorpelmasse nach aussen gegen die in die Bogen sich fortsetzende Knorpelschichte keine andere Grenze, als die durch die Differenz in der Anordnung der Zellen gegeben ist.

Da KÖLLIKER über den Bau der Wirbelsäule von *Spinax* keine Mittheilungen gemacht hat, dürfte es nicht überflüssig sein, das von mir Beobachtete hier anzufügen. Die Wirbelkörper bestehen aus doppelkegelartig angebohrten Knorpelstücken, deren Zwischenräume von der Gallertsubstanz der Chorda erfüllt werden. Auf Querschnitten aus dem vorderen Abschnitte eines 8'' langen *Spinax niger* finde ich zu innerst die Chorda, die von der *Elastica interna* umgeben wird. Letztere zeigt zahlreiche ovale und rundliche Spalten, und misst 0,0012''' in der Dicke, dann folgt eine Knorpelschichte mit hyaliner Grundsubstanz und rundlichen Zellen in ziemlich weiten Abständen. Nach aussen von dieser Knorpelschichte folgt eine Knochenschichte, die durchweg aus verkalktem Knorpel gebildet wird. Die innersten Theile dieser Schichte zeigen concentrisch geordnete spindelförmige Zellen, und dadurch erhält dieser Abschnitt der Knochenschichte ein faseriges Aussehen. Auch die verkalkte Grundsubstanz ist etwas faserig zerklüftet, wie nach Behandlung mit Salzsäure zu sehen ist. Sonst ist keine Differenz von der äusseren, rundliche Zellen enthaltenden Lage von Knorpelknochen vorhanden, und ich finde keinen Grund, die innere Lage von der äusseren als besonders verschieden anzusehen. Wirklicher Knochen (Büdegewebsknochen) ist es, mit keinem Fall. KÖLLIKER bezeichnet diese Form des verkalkten Knorpels als Faserknochen. Diese Knorpelknochenschichte stellt in der gesammten Wirbelsäule Doppelkegel vor. Ich finde sie noch eine Linie vom Schwanzende. Nach aussen von der Knochenschichte findet sich eine hyaline Knorpelschichte, die eine breite Zone radial gestellter und dichter gruppirter Zellen umgibt, um die Knochenlage aufweist, und nach aussen von dieser Zone finden sich wieder rundliche Zellen in etwas weiteren Abständen. Die letztere Knorpelpartie schneidet am Rumpfe die oberen Bogen und unteren seitlichen Leisten aus, am Schwanzende obere und untere Bogen. Ihre Dicke beträgt fast ebensoviel, als die Dicke der Knorpelzone mit radial gestellten Zellen. Die Vergleichung mit anderen Haen, namentlich mit *Lamias*, wo Fragmente der *Elastica externa* nicht zu erkennen sind, lehrt, dass die nach aussen von dem knöchernen Doppelkegel liegende Knorpelschichte wahrscheinlich ebenso wie bei jenen aus der Chordascheide hervorging. Die Differenzierung der die eigentliche Chorda umgebenden Gewebe in eine Schichte der Chordascheide und eine nach aussen davon liegende skelettbildende Schichte, die mit den Bogen in Zusammenhang steht,

Solche Fälle der nicht scharfen Abgrenzung der mittleren Chordascheide durch eine *Elastica externa* sind von grosser Wichtigkeit für die morphologische Auffassung dieses Chordascheidentheiles. Sie weisen darauf hin, dass die »mittlere Schichte« der Chordascheide zur skeletbildenden Schichte gehört, dass sie einen Abschnitt derselben vorstellt, der sich bei gewissen Ordnungen der Fische wahrscheinlich sehr frühzeitig um die Chorda anlegt und mit der Chorda selbständig entwickelt, indem er nach aussen hin durch eine elastische Lamelle sich abgrenzt. Dieser durch embryonale, bis jetzt noch nicht näher bekannte Vorgänge zu Stande kommende Differenzierungsprocess scheint sich nur auf die Classe der Fische zu beschränken, allen höheren Classen dagegen abzugehen. Die der Chorda sich zuteilende äussere Gewebsschichte verliert sich also mit dem Zurücktreten der Bedeutung der Chorda selbst, und es bleibt von nun an der, der mittleren Schichte der Chordascheide entsprechende Theil ungetrennt vom übrigen skeletbildenden Gewebe. Wenn das Fehlen eines Theiles aus einer nicht stattgefundenen Differenzirung abgeleitet werden kann, so ist dies naturgemässer als die Annahme eines absoluten Mangels. — Was nun die Amphibien angeht, so betrachte ich die dünne äussere Lamelle der Scheide als der *Elastica interna* der Fische homolog, und die bei vielen Amphibien darauf folgende innere, an Dicke sehr variable, als eine secundär durch die Chorda gesetzte Bildung. Von den Amphibien an nach aufwärts, wo überhaupt die Chorda an Bedeutung für die Wirbelbildung immer mehr zurücktritt, kommt diese accessorische Schichte entweder nur noch in Spuren vor, wie bei den Reptilien, oder fehlt gänzlich, wie bei Vögeln und Säugethieren. Will man bei den Amphibien eine, der mittleren Chordascheide der Fische (Selachier und Chimären) entsprechende Gewebspartie annehmen, so kann dies nur eine histologisch gleichartige sein, und als solche ist nur die Knorpel-lage zu erachten, die in verschiedengradiger Ausdehnung um die Chorda der Amphibien sich entwickelt zeigt. Dieser vorzugsweise intervertebral entwickelte Knorpel, auf welchen die Faserknochenbildung stattfindet, zeigt sich auch nicht selten durch eine, fast wie eine homogene Lamelle sich darstellende zellenlose Grenzschiebt gegen den Faserknochen hin abgeschieden, so dass man, wenn die Sonderung vollständiger wäre, an eine *Elastica externa* denken könnte.

An die Wirbelsäule der Teleostier reiht sich die der Amphibien durch ihre Faserknochenschichte, die sich frühzeitig ohne knorpelige Präformirung ablagert. Die erste Ablagerung dieser Knochenschichte findet am primordialen Wirbel entweder unmittelbar auf die Chorda statt, wie bei den Salamandrinen, Coecilien und einigen Perennibranchiaten, oder es ist eine dünne, meist nur einfache Zellschichte dazwischen, wie bei den ungeschwänzten Batrachiern (*Rana*, *Bufo*). In mächtigerer Ausdehnung kommt Knorpel an dem primordialen Wirbelkörper der Amphibien nirgends vor, als am Basalstücke des Steissbeines, und dann zwischen den oberen Bogen bei den ungeschwänzten Batrachiern mit epichordaler Wirbelkörperentwicklung.

Die einfachsten Wirbelkörperbildungen der Amphibien reihen sich eng an jene der Teleostier an. *Proteus* und *Cocilia* besitzen knöchérne Doppelkegel, deren Binnenraum von der continuirlich verlaufenden, hier sehr mächtig entwickelten Chorda erfüllt ist. Aehnlich ist es auch noch bei *Menobranthus*, *Sivodon* und *Menopoma*. Allen aber ist mit dem Auftreten des Intervertebralknorpels ein eigen-thümliches Unterscheidungsmoment gegen die Fische hin geworden, und in dieser neuen

scheint hier bei *Spinax* (ebenso wie bei älteren Exemplaren von *Mustelus* u. a., sich wieder aufzulösen mit dem Schwinden der *Elastica externa*.

Ausser dem knöchernen Doppelkegel kommen bei *Spinax* noch Ossificationen an der Oberfläche der knorpeligen Wirbel vor, und zwar an den Bogen, vorzüglich an der den Rückgratcanal begrenzenden Fläche, dann aber auch an den Seitenflächen der Wirbelkörper.

In ähnlicher Weise wie die Wirbelsäule von *Spinax niger* ist auch jene von *Pristiurus melanostoma* gebaut, doch ist hier selbst an grösseren Exemplaren eine *Elastica externa*, freilich nur in kleinen, oft ganz unscheinbaren Rudimenten nachweisbar.

Bildung ist zugleich eine für die ganze künftige Gestaltung des Wirbelkörpers maassgebende Einrichtung zu Stande gekommen.

Der Intervertebralknorpel bildet von *Cocilia* und *Proteus* an bis zu den Salamandrinen eine ganz continuirliche Reihe, deren Einzelstadien nur quantitative Unterschiede zeigen. Durch seine in dieser Reihe (man vergl. Taf. I. Fig. 1. 2. 3.) auftretende Volumzunahme, die durch ringförmiges Einwachsen nach innen vorzugsweise bedingt wird, ist zugleich das Schicksal der intervertebralen Chorda ausgesprochen. Diese ist bei allen (bis zu den Salamandrinen) gleichfalls gewachsen in Länge und Dickerichtung, wird aber durch den genannten Knorpel mehr und mehr beeinträchtigt. Die bei den Fischen verbreitete Erscheinung der grössten Entfaltung der Chorda im intervertebralen Abschnitte ist bei den Salamandern und Tritonen nur im ersten Larvenzustande, und da verhältnissmässig nur ganz unbedeutend vertreten. Der wachsende Intervertebralknorpel verdrängt die Chorda, so dass sie hier bald einen um Vieles dünneren Strang darstellt als ihre vertebrale, d. h. inmitten des Wirbelkörpers eingeschlossene Partie. Die früheren Stadien der Wirbelbildung der Salamandrinen entsprechen den bleibenden der von *Proteus* bis zu *Menopoma* führenden Reihe. Die späteren Stadien gehen aber über jene hinaus durch Differenzirung des Intervertebralknorpels, aus welchem ein vorderer Gelenkkopf und eine hintere Gelenkpfanne sich anzusetzen beginnt. Zu einer wirklichen Gelenkbildung kommt es jedoch nur theilweise, indem nur an einzelnen Stellen sich eine Trennung der Gewebe macht, an den übrigen aber Pfanne und Gelenkkopf durch die Grundsubstanz des sie bildenden Knorpels zusammenhängen. So sind also, und dies scheint mir von grossem Interesse zu sein, selbst die Entwicklungszustände der Gelenke durch bleibende Einrichtungen in der Thierreihe vertreten.

Bezüglich der Wirbelgelenke stehen die eigentlichen Batrachier viel höher als die Salamandrinen. Die Differenzirung des von der skeletbildenden Schichte gelieferten intervertebralen Knorpelstückes, und seine Vertheilung auf zwei Wirbel ist hier eine vollständige geworden, und es bleibt auch kein Chordarest in dem intervertebralen Knorpel, oder vielmehr in dem aus diesem hervorgegangenen Gelenknorpel bestehen. Nur das im primordialen Wirbelkörper gelegene vertebrale Chordastück erhält sich bei einigen längere Zeit oder auch durch das ganze Leben hindurch. Es bietet aber die Eigenthümlichkeit, dass es vorerst nicht in wahren Knorpel sich umwandelt, wie es bei allen unterhalb der ungeschwänzten Batrachier stehenden Amphibienabtheilungen von mir nachgewiesen wurde, und dadurch ergibt sich für erstere wieder ein Verhältniss, welches sie den höheren Wirbelthieren bezüglich der Wirbelbildung enger verbindet, als ihren näheren Verwandten. Wir erkennen hieraus, wie ein Fortschritt in der Organisation sich ganz partiell entwickeln kann, und wie das, was in grossen Abtheilungen zur gesetzmässigen Erscheinung geworden, bereits in niederen Lebensformen gleichsam versuchsweise angebahnt ist.

Das nicht zu Standekommen des Chordaknorpels bei den ächten Batrachiern zeigt sich jedoch gleichfalls als keine plötzlich in dieser Abtheilung aufgetretene Thatsache, und das Stufenweise der Bildung ist auch hier nicht zu verkennen. Verfolgt man die Gewebsverhältnisse der Chorda von den Fischen an aufwärts, so wird man bemerken, wie dieselbe immer mehr in ihren primitiven Zuständen verbleibt, immer weniger Modificationen eingehend.

Ich habe oben bereits darauf aufmerksam gemacht, dass die Chorda vieler Teleostier durch Abscheidung einer reichlicheren Intercellularsubstanz enger an das Knorpelgewebe sich anschliesst, als die nur kürzere Zeit persistirende Chorda aus den obersten Wirbelthier-Classen. Bei den niederen Amphibien bildet sich ein Stück Chorda zu zweifellosem Knorpel aus, am schönsten wohl bei *Menopoma*, am reichlichsten bei *Siredon*. Auch bei den Salamandern und Tritonen habe ich es nachgewiesen; hier ist es aber schon ein vorübergehendes Gebilde geworden. Der Wirbelkörper der völlig ausgebildeten Thiere enthält entweder nur Spuren davon, oder selbst diese sind verwischt durch die aus dem Intervertebralknorpel gegen die Wirbelkörpermitte sich entwickelnde Markraumbildung. In den Wirbeln der ächten Batrachier entwickelt sich gar kein Knorpel mehr aus der Chorda, bei *Rana* bleibt aber das vertebrale Stück jedenfalls

sehr lange Zeit und zum Theil für die ganze Lebensdauer bestehen, bei *Bufo*, *Hyla* und *Alytes* verschwindet es gänzlich, und zwar früher, als das Thier seine volle Körpergrösse erlangt hat. Es sind wieder die Markraumbildungen, die den Chordarest verdrängen. Endlich ist hier nicht zu vergessen, dass ein Theil der ächten Batrachier, die Pelobatiden und *Aglossa*, sich bezüglich der Wirbelentwicklung ganz von den Beziehungen zur Chorda emancipirt hat, und nur das letzte Skeletstück der Wirbelsäule zeigt noch den Zusammenhang mit jener in seiner Entwicklung.

Das Knorpelgewebe hat bei den Amphibien vorzüglich als intervertebrales seine Rolle gespielt, doch ward von mir nicht übersehen, dass bei einzelnen, am eclatantesten bei Fröschen und Kröten, anfänglich schon von Intervertebralknorpel zu Intervertebralknorpel eine zwar dünne, aber continuirliche Knorpelschicht hinzieht, so dass der Intervertebralknorpel eigentlich nur als eine mächtigere Schicht eines und desselben auch in die Bogen übergehenden Knorpelrohres anzusehen ist.

Ein solches Vorkommen einer continuirlichen Knorpelschicht um die *Chorda dorsalis* ist der Beginn einer neuen Form der Wirbelbildung. Bei den Haien war zwar gleichfalls um die Chorda Knorpel gebildet, allein er zeigte in der allmählichen Entwicklung nur eine Vergrösserung des Volums, eine Fortbildung des fast schon auf der ersten Stufe gegebenen Verhaltens, keine Entwicklung zu neuen Combinationen. Dadurch ist das Knorpelgerüste der Selachier wesentlich verschieden von jener, um die Chorda einiger Amphibien sich bildenden continuirlichen Knorpelmasse.

In der Classe der Reptilien wird sie mächtiger. Es erreicht zwar eine Saurierfamilie, die der Geckonen, nicht einmal die bei den Salamandern sich zeigenden Zustände in Bezug auf die Gelenkbildung um die Chorda, diese persistirt bei einigen ganz ähnlich wie bei Perennibranchiaten mit vertebraler Knorpelentwicklung und sehr beträchtlichem intervertebralen Wachstume, so bei *Phyllodactylus*. Bei anderen wird sie intervertebral durch die äussere Knorpelschicht beschränkt, und auch der vertebrale Chordaknorpel scheint durch sich bildende Markräume von aussen her zerstört zu werden. Da aber auch in diesen Fällen das intervertebrale Chordastück bestehen bleibt, so sind die Wirbelkörper biconcav, wie jene der Fische und niedern Amphibien.

Von den Ascalaboten zu den übrigen Reptilien ist mir hinsichtlich des Baues der Wirbelsäule keine Uebergangsstufe bekannt geworden, obgleich ich Repräsentanten fast aller grösseren Abtheilungen untersucht habe. Alle zeigten im vollkommen fertigen Wirbel weder Chordaknorpel noch Chorda, und besaßen vollkommene Wirbelkörper-Gelenke. In der Entwicklung dieser Form liegt aber dennoch auch die Wirbelbildung der Ascalaboten, denn es zeigt sich bei *Lacerta* eine reichere Intercellularsubstanz im Innern der vertebralen Chorda, und daraus entwickelt sich auch hier wahrer Knorpel. Die Chorda bleibt auch in der Mitte des Wirbelkörpers dicker, während sie intervertebral eingeschnürt wird. Die dickere Partie der Chorda entspricht dem primordialen Wirbelkörper, der hier noch aus einer dünnen, die Chorda umgebenden Knorpel-lage besteht, an welcher seitlich die Bogen ansitzen. Bezüglich des Intervertebralknorpels ist hervorzuheben, dass derselbe ebensogut vorhanden ist als bei den Amphibien, und einen ähnlichen Differenzirungsprocess wie bei den Fröschen durchläuft, so dass also auch hier die Trennung je zweier Wirbel allmählich sich einleitet, und zwar aus einem, beiden zuerst gemeinsamen Knorpelstücke. Der Gegensatz zwischen Intervertebralknorpel und primordiales Wirbelkörper, wie er bei den Amphibien so deutlich zu schauen war, beginnt bei den Reptilien sich auszugleichen, und zwar durch die mächtigere Entwicklung des Knorpels an dem primordialen Wirbelkörper selbst. Mit der Trennung des Intervertebralknorpels tritt die definitive Gliederung der Wirbelsäule ein, und zugleich die Lösung der Continuität der *Chorda dorsalis*.

Eng mit den Reptilien erscheinen die Vögel verbunden. Die aus einem Theile der primordialen Wirbelanlagen (Urwirbel REMAK'S) entstehenden Wirbel bilden mit ihren Körpern ein die Chorda umhüllendes Knorpelrohr. An diesem schwinden die Grenzlinien der primordialen Wirbel in dem Maasse, als an den Verbindungsstellen der Wirbel sich der Knorpel vermehrt und somit als Intervertebralknorpel auftritt.

Dieser differenzirt sich alsbald, und theilt sich, ähnlich wie bei Amphibien und Reptilien, auf zwei Wirbel (REMAK's Neugliederung der Wirbelsäule). Von vorn herein ist schon mit der Bildung des primitiven Wirbels aus einem Theile des REMAK'schen Urwirbels ein viel reichlicheres Zellenmaterial dem Wirbelkörper zu gefallen, als bei Reptilien der Fall war, so dass eigentlich nur mit Beziehung auf die Verhältnisse der unteren Classen, besonders der Amphibien, von einem Intervertebralknorpel gesprochen werden kann. Die der vollständigen Trennung des Intervertebralknorpels vorausgehende Wucherung ruft eine intervertebrale Einschnürung der *Chorda dorsalis* hervor, und dadurch wird zugleich eine vertebrale Erweiterung des Chordastranges bedingt. Aus dem die eingeschnürte Chorda umgebenden Gewebe gehen an der Halswirbelsäule nach vollzogener Gelenkbildung intervertebrale Verbindungsstränge hervor (G. JÄGER). Die Chorda selbst schwindet, wahrscheinlich auf gleiche Weise wie bei den meisten Reptilien, nachdem der ganze vertebrale Abschnitt in wirkliches Knorpelgewebe übergeführt wurde.

Die stufenweise Rückbildung der Chorda und die in demselben Grade mächtigere Entfaltung des Knorpelgewebes, welches dem Wirbel die erste Grundlage gibt, erweist sich auch aus der Vergleichung der bei den Vögeln herrschenden Verhältnisse mit jenen der Säugethiere.

Soweit über Letztere Untersuchungen vorliegen, ergeben diese, dass die Chorda im Wirbelkörper sehr früh zu Grunde geht, während sie hier noch bei den Vögeln das ganze embryonale Leben hindurch in wenig veränderter Weise fort dauerte. Die Stelle, an welcher bei den niederen Classen der primordiale Wirbelkörper erscheint, wird, wie bei den Vögeln, durch die erste Ossification ausgezeichnet. Dieser erste Knochenkern des Wirbelkörpers lässt sich in seiner Homologie bis zu den Amphibien (*Rana*, *Bufo*) zurück verfolgen, und erscheint dort als die erste Knorpelverkalkung ringförmig um die Chorda als primordialer Wirbelkörper. Es kann daher bei Continuität der Reihe nicht wohl beanstandet werden, im Knochenkerne des Säugethierwirbels das reducirte Homologon des gesammten Gebildes der Amphibien zu erkennen, so dass also, nachdem die nämliche Einrichtung schon oben von den Fischen aus nachgewiesen wurde, diese Grunderscheinung durch die gesammte Classe der Wirbelthiere hindurchläuft, allein in demselben Grade an Selbständigkeit verlierend, als die aus der ersten indifferenten Anlage um die Chorda sich entwickelnde Knorpelmasse zunimmt. Der bei Vögeln um die verknorpelte vertebrale Chorda sich bildende Knochenkern (Knorpelknochen) erscheint bei Säugethiern relativ viel später, wenn die Chorda hier nicht mehr erhalten, sondern durch das Wachstum des Knorpels bereits vernichtet ist. Diesen Umstand halte ich von Wichtigkeit, denn es erklärt sich das vertebrale Verschwinden der Chorda aus ihm, nachdem wir sahen, dass überall, wo festes Gewebe um die Chorda gebildet wird, diese sich länger und vollständiger erhält, als da, wo sie von Knorpel umgeben wird.*

* Dass auch bei den Säugethiern durch Verkalkung des um die Chorda lagernden Knorpels eine längere Erhaltung derselben vorkommen möchte, lehren mich an *Didelphis*-Jungen gemachte Beobachtungen. Bei einem 1" grossen Exemplare finde ich die Schwanzwirbel derart differenzirt, dass jeder Körper durch ein ansehnliches Intervertebralspaltstück vom nächsten getrennt ist. Die verschiedene Anordnung der Zellen macht den Unterschied zwischen Körper und Intervertebralknorpel leicht. Vor der Endfläche jedes Wirbelkörpers findet sich eine scheibenförmige Verkalkung, die durch eine dicke Lage unverkalkten Knorpels vom Intervertebralknorpel geschieden ist. Auch an der Peripherie des Wirbelkörpers ist Knorpelknochen vorhanden, jedoch ist dieser minder dick und vollständig an den beiden Endflächen. Durch die Längsaxe des Wirbelkörpers tritt ein in der Mitte spindelförmig erweiterter Strang aus verkalktem Knorpel, der beide verkalkte Endscheiben unter einander verbindet. An der Anfügestelle an letztere zeigt er gleichfalls Erweiterungen. Ein wenig grösseres Exemplar von *Didelphis* zeigt dasselbe Verhalten. Auf Querschnitten ergibt sich nun, dass besagter Strang hohl ist, und von einer krümligen Masse ausgefüllt wird. Die Lage des verkalkten Knorpelstranges entspricht offenbar jener der Chorda, und die mittlere Erweiterung der Stelle, wo die erste Ossification auftritt.

Ist nun der Inhalt des Rohres wirklich ein vertebrales Chordastück? Da ich die histologische Beschaffenheit des Inhaltes nicht aufzuklären vermochte, kann ich nur anführen, dass alle Wahrscheinlichkeit dafür spricht, dass aber positive Beweise noch zu liefern sind. Obgleich es mir nicht gestattet war und wohl auch sein wird, letztere herzubringen, glaubte ich doch jene Beobachtung der Mittheilung nicht unwerth halten zu dürfen, zumal jedenfalls ein neuer Modus der primordialen Verknöcherung des Wirbelkörpers dargelegt wird.

Nachdem wir die Vergleichung von unten an bis zu den Vögeln geführt, und bis dahin die Continuität nirgends gestört sehen, so erubrigt nur noch, die Säuger hier auch in den anderen Beziehungen der Wirbelbildung anzuschliessen. Wenn wir den knorpelig präformirten Wirbel zur Zeit, da die *Chorda dorsalis* noch continuirlich ist, aufgreifen, so sehen wir, dass er nur einen Abschnitt eines zusammenhängenden Knorpelrohrs ausmacht. Das Knorpelgewebe differenzirt sich nun. An den die Bogen tragenden Abschnitten wird die Intercellularsubstanz reichlicher, an den dazwischenliegenden erscheinen die Zellen reichlicher, ebenso wie man es mit der Neugliederung der Wirbelsäule beim Hühnchen sieht. Das durch energisichere Zellervermehrung zwischen zwei Wirbelkörpern sich auszeichnende Stück wird zum »Intervertebralknorpel«. So kann es für dieses Stadium noch bezeichnet werden. In Mitte des intervertebralen Stückes persistirt die Chorda länger.* Wie sich dies zum vertebralen »Verknöcherungskern« verhält, wurde vorhin auseinander gesetzt. Die Weiterentwicklung des intervertebralen Knorpelstückes zur Zwischenbandscheibe ist nun ein eigenthümlicher Differenzirungsvorgang, der für die Säugethiere charakteristisch erscheint. Dasselbe Stück, welches noch bei den Reptilien sich auf zwei Wirbelkörper vertheilt, und durch Bildung einer Gelenkhöhle sich spaltet, bleibt bei den Säugethieren vereinigt, und dient durch besondere Umwandlungen des Gewebes besonderen mechanischen Zwecken. Die Sache ist jedoch nicht ganz unvermittelt, da bei den Vögeln an der Halswirbelsäule durch die *Monisci* und das strangartige Zwischenwirbelband schon eine vollständigere Entwicklung des intervertebralen Knorpelstückes gegeben ist. Es ist aber bei den Säugethieren bezüglich der Intervertebralen keine Fortentwicklung in der bei Salamandern angebahnten, bei den Reptilien völlig durchbrechenden Richtung erkennbar, sondern es ist, abgesehen von jenen Fällen, wo es an einzelnen Körperabschnitten wirklich zur Gelenkbildung kommt, viel eher ein Anschluss an die niedern Amphibien gegeben. Der intervertebrale Knorpel läuft somit von seinem Auftreten an einen doppelten Entwicklungsweg hindurch, indem er ein Mal durch einfache Differenzirung zur Gelenkbildung führt, das andere Mal sich selbständig in das Gewebe der Zwischenwirbelscheibe umwandelt. Der letztere Modus ist also nicht eine niedrigere Stufe des ersteren, sondern ein vollkommen selbständiger Bildungszustand, der ebensoweit als der andere vom gemeinsamen Ausgangspunkte entfernt ist.

* Dass sie im Steissbein wie im *Epistropheus* sich intervertebral sehr lange erhält, hat H. MÜLLER ausführlich dargestellt. (HENLE u. PFEUFFER, Zeitschr. f. rat. Med. N. F. Bd. II.)

ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

Erste Tafel.

- Fig. 1. Senkrechter Längsschnitt eines Wirbelkörpers von *Cocilia lumbricoides*.
K doppelkegelförmiger Knochen des Wirbelkörpers.
K' Knochen des nächst hinteren Wirbels.
Ch Chorda dorsalis.
Cs Chordascheide.
Int Intervertebralligament (zwischen den Endkanten der doppelkegelförmigen Wirbelkörper).
Intk Intervertebralknorpel.
- Fig. 2. Senkrechter Längsschnitt eines Wirbelkörpers von *Menobranchus lateralis*.
Bezeichnung wie vorhin.
- Fig. 3. Senkrechter Längsschnitt eines Wirbelkörpers von *Siredon Arolott*.
a äussere, Knochenkörperchen führende Schichte des knöchernen Wirbelkörpers.
b innere Schichte ohne Knochenkörperchen.
c Knorpel, wahrscheinlich Rest der knorpeligen Bogenanlage.
Die übrige Bezeichnung wie bei Fig. 2. — Fig. 1—3. bei nahezu gleicher (etwa 60—80 maliger) Vergrösserung.
- Fig. 4. Senkrechter Längsschnitt zweier Wirbelkörper von *Menopoma alleghaniense*.
Die obere Fläche ist nach rechts, die untere nach links gewendet. Um das Doppelte vergrössert.
Bezeichnung wie in Fig. 1.
- Fig. 5. Senkrechter Querschnitt durch die Mitte eines Wirbelkörpers von *Menopoma alleghaniense*. — Vom knöchernen Wirbelkörper ist nur der die Chorda umgebende Theil dargestellt. Starke Vergrösserung.
a Lamellenschichte von Faserknochen an der obern Fläche des Wirbelkörpers.
a' concentrische Lamellen von Knochen um die Chorda.
b Lamellensysteme um die Markeanäle.
c Markeanäle.
d Knorpellage.
e Chordascheide.
f Chordaknorpel, Zellen mit concentrischen Kapseln umgeben.
g mit Fasergewebe gefüllter Raum.
- Fig. 6. Querschnitt aus einem intervertebralen Stück von *Siredon*.
a innerste Lage des Intervertebralknorpels.
b äussere Lamelle der Chordascheide.
c innere Lamelle der Chordascheide.
d kleinzellige Corticalschichte der Chorda.
e Rudimente der grosszelligen Chorda.
Starke Vergrösserung.

- Fig. 7. Senkrechter Längsschnitt durch zwei Wirbelkörper einer Larve von *Triton taeniatus*.
K dünne homogene Knochenlamelle, deren intervertebrale Begrenzung durchschimmernd dargestellt ist.
Ch Chorda in der Mitte des Wirbelkörpers.
Ch' eingeschnürtes Chordastück im intervertebralen Abschnitte.
Ik Intervertebralknorpel.
- Fig. 8. Querschnitt durch einen primordialen Schwanzwirbel von *Salamandra maculata* (junge Larve).
Ch Chorda.
Cs Chordascheide.
k knöcherne Lamelle.
a obere Bogen.
b untere Bogen. (Obere und untere Bogen liegen nicht genau in demselben Niveau.)

Zweite Tafel.

- Fig. 1. Senkrechter Längsschnitt durch die Mitte eines Rumpfwirbelkörpers von *Salamandra maculata*.
K Lamellen von Faserknochen, welche den knöchernen Doppelkegel des Wirbelkörpers bilden.
Ch Chorda dorsalis.
Cs Chordascheide.
Ch Chordaknorpel.
Ik Intervertebralknorpel.
 (Starke Vergrößerung.)
- Fig. 2. Senkrechter Längsschnitt durch einen Rumpfwirbel von *Triton cristatus* (Larve).
K' Knochen des nächst vorderen Wirbels.
g Intervertebralgelenk in der Differenzirung begriffen.
 Die übrige Bezeichnung wie in Fig. 1.
 (Starke Vergrößerung.)
- Fig. 3. Senkrechter Längsschnitt durch einen vorderen Schwanzwirbel von *Triton cristatus*, mit fast gänzlich zurückgebildeten Kiemen
K'' Knochen des nächst hinteren Wirbels.
Ch' erweiterte Stelle der Chorda.
Ch'' dünner, durch die Mitte des Chordaknorpels verlaufender faseriger Strang.
 Die übrige Bezeichnung wie Fig. 1. u. 2.
 (Mässige Vergrößerung.)

Dritte Tafel.

- Fig. 1. Senkrechter Querschnitt durch den Schwanz einer Larve von *Rana esculenta*.
Ch Chorda dorsalis.
cs Chordascheide.
f Bindegewebsschicht um die Chorda, durch welche
u ein oberer Canal und
b ein unterer Canal gebildet wird.
- Fig. 2. Querschnitt, etwas weiter gegen den Rumpf zu.
K epichordaler Knorpel.
K' hypochordaler Knorpel.
 Die übrige Bezeichnung wie in Fig. 1.
- Fig. 3. Senkrechter Querschnitt durch den Schwanz derselben Larve noch näher gegen den Rumpf. — Steissbeinanlage.
K epichordaler Knorpel in die Bogen übergehend.
K' hypochordaler Knorpel. (Basalknorpel des Steissbeins.)
o Stellen mit verkalktem Knorpel.
 Die übrige Bezeichnung wie in Fig. 1.

- Fig. 4. Querschnitt wie vorher, allein dicht hinter dem Sacralwirbel.
Bezeichnung wie Fig. 3.
- Fig. 5. Horizontaler Schnitt durch zwei Wirbelkörper eines jungen *Bufo vulgaris*. Nach Behandlung mit Salzsäure. Vom hinteren Wirbel ist etwas mehr als die vordere Hälfte gezeichnet.
B Bogen.
f Faserknochenlamellen an den Bogen.
Ch Chordastück inmitten des Wirbelkörpers.
Ch' intervertebrale Chorda, einen bandartigen Strang bildend.
Cs Chordascheide.
g Grenzmarke der Intervertebralgelenkfläche.
Int äusseres Intervertebralligament durchschimmernd.
m Markraume.
- Fig. 6. Senkrechter Querschnitt eines Wirbels der Larve von *Pseudis paradoxa*.
x Faserknochen mit Markkanälen.
Uebrige Bezeichnung wie Fig. 3.
- Fig. 7. Senkrechter Querschnitt durch einen hinteren Rumpfwirbel der Larve von *Bombinator igneus*.
Bezeichnung wie Fig. 3.
- Fig. 8. Senkrechter Querschnitt durch einen vorderen Rumpfwirbel eines jungen *Bombinator igneus* nach vollendetem Larvenleben.
K Knorpel des Wirbelkörpers.
f Faserknochenlamellen.
t Querfortsätze.
x Furche an der unteren Fläche des Wirbelkörpers.
- Fig. 9. Senkrechter Querschnitt durch den Schwanz einer Larve von *Bombinator igneus*.
Bezeichnung wie Fig. 3.
- Fig. 10. Senkrechter Querschnitt durch den Schwanzstummel eines *Bombinator igneus* am Ende des Larvenlebens.
Ch Chordarudiment.
cs Chordascheide, äussere Lamelle.
cs' innere Lamelle.
Uebrige Bezeichnung wie Fig. 3.
- Fig. 11. Senkrechter Querschnitt durch das Steissbein eines halberwachsenen *Bombinator*.
Ch Chordarudiment.
f Faserknochenlamellen an der gesammten Oberfläche. *K*, *K'* wie Fig. 3.
Die verkalkten Stellen des Knorpels sind nur in den Figg. 3., 4. und 10. angegeben.

Vierte Tafel.

- Fig. 1. Senkrechter Längsschnitt durch einen Schwanzwirbelkörper eines reifen Embryo von *Lacerta agilis*. Die obere (dorsale) Kante des Schnittes ist nach rechts, die untere (ventrale) nach links gerichtet.
V primordiales Wirbelkörper mit Verkalkung des hier die Chorda umgebenden Knorpelringes.
Ch Chorda, und zwar vertebraler Abschnitt derselben.
Chir intervertebraler Chorda-Abschnitt.
Cz Chordazellen, umgeben von reichlicher Intercellularsubstanz.
Intk Intervertebralknorpel.
Cs Chordascheide.
- Fig. 2. Horizontaler Längsschnitt durch den Wirbelkörper eines nahebei reifen Embryo von *Anolis fragilis*.
V primordiales Wirbelkörper.
Chir intervertebraler Chorda-Abschnitt.
Intk Intervertebralknorpel.
a Modification der vertebralen Chorda.
b Knorpel der Bogen.
Cs Chordascheide.

- Fig. 3. Horizontaler Längsschnitt durch drei Wirbelkörper von *Coluber natrix* reifer Embryo.
Chv vertebraler Chorda-Abschnitt.
Chiv intervertebraler Chordastrang.
K Knorpelknochen.
g Gelenkflächen der Wirbelkörper.
- Fig. 4. Senkrechter Querschnitt durch die Mitte eines Schwanzwirbels einer ganz jungen *Aguis fragilis*.
Ch Chorda.
Cs Chordascheide.
b oberer Bogen.
t Querfortsatz.
*** hellere Stelle zur Seite der Chorda, aus nicht verkalktem Knorpel gebildet.
- Fig. 5. Querschnitt durch einen Schwanzwirbel desselben Thieres.
Ch Chorda.
b obere Bogen.
b' obere Bogen des nächsten Wirbels, mit *b* das Bogengelenk bildend.
b'' untere Bogen.
- Fig. 6. Senkrechter Längsschnitt durch zwei Wirbelkörper von *Phyllodactylus Lesueri*. Von dem einen Wirbel ist nur ein Stück gezeichnet.
Ch Chorda.
Ck Chordaknorpel.
Irk Intervertebralknorpel.
Iiv Intervertebralligament.
K äussere Knochenschichte des vollständig dargestellten Wirbelkörpers.
K' Knochen der nicht ganz zur Hälfte gezeichneten
m Markanäle.
x Ausmündung eines Markeanals.
- Fig. 7. Das Mittelstück eines Wirbelkörpers in stärkerer Vergrösserung.
Ck Chordaknorpel.
K Knorpel des Wirbelkörpers, mit dem Intervertebralknorpel zusammenhängend.
m Markraum.
Cs Chordascheide.
*** innere Lamelle der Chordascheide in die Grundsubstanz des Chordaknorpels übergehend.



Fig. 5

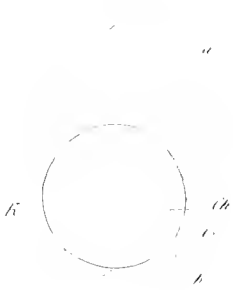


Fig. 5

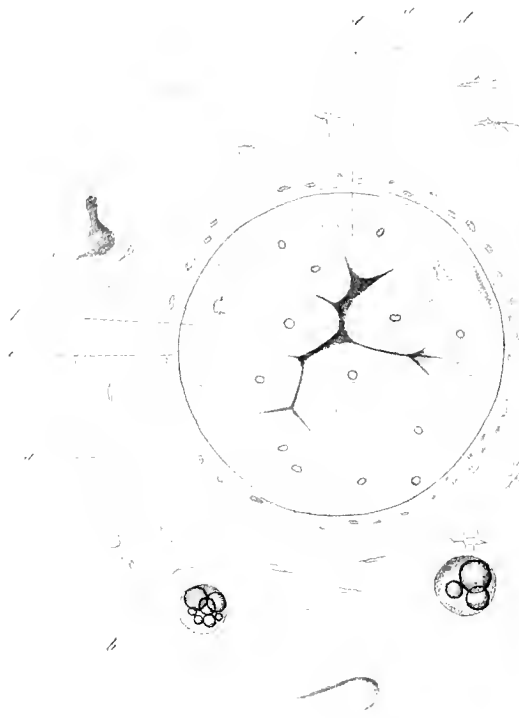


Fig. 5

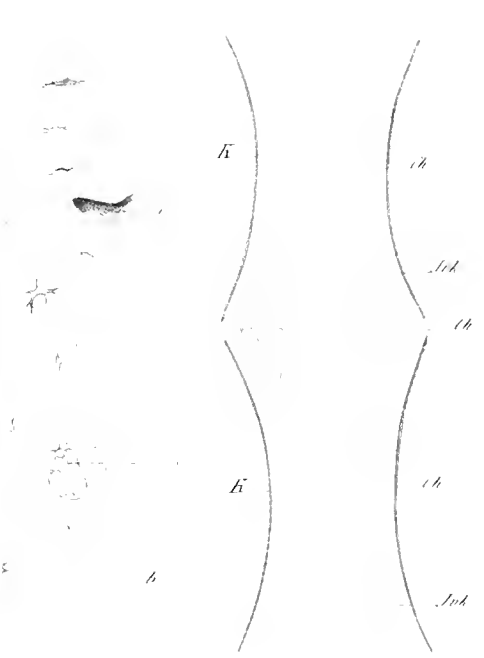


Fig. 6

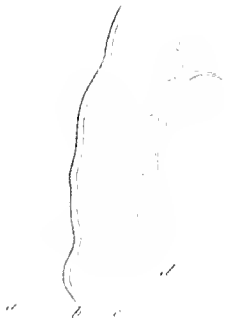


Fig. 7

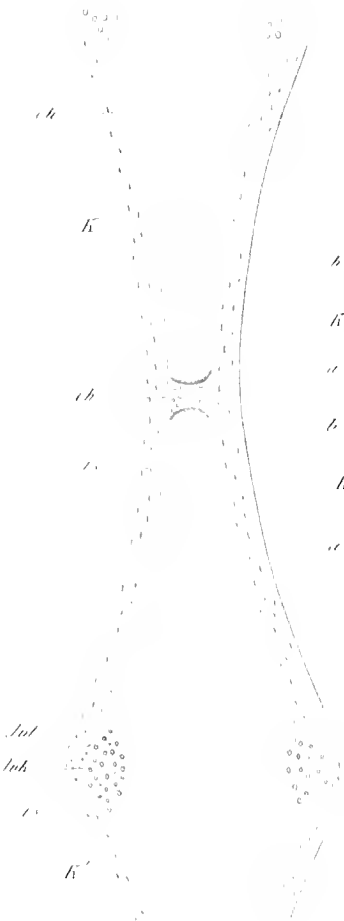


Fig. 7

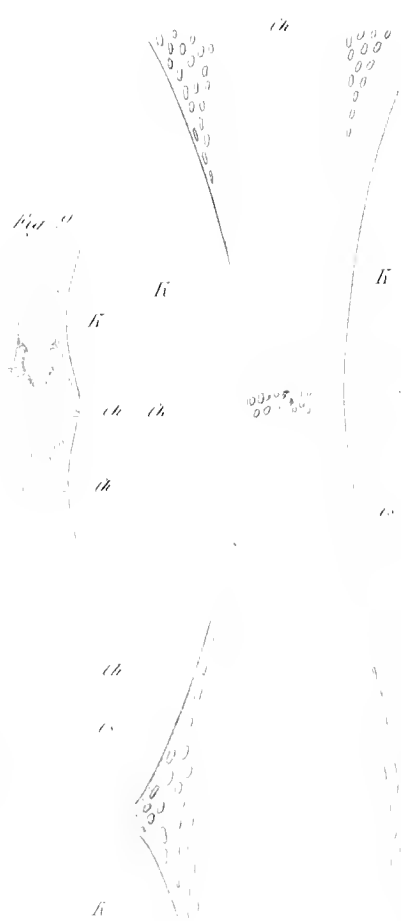


Fig. 7



Fig. 8

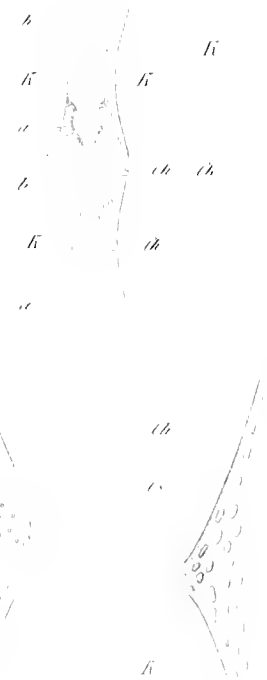


Fig. 8



Fig. 8



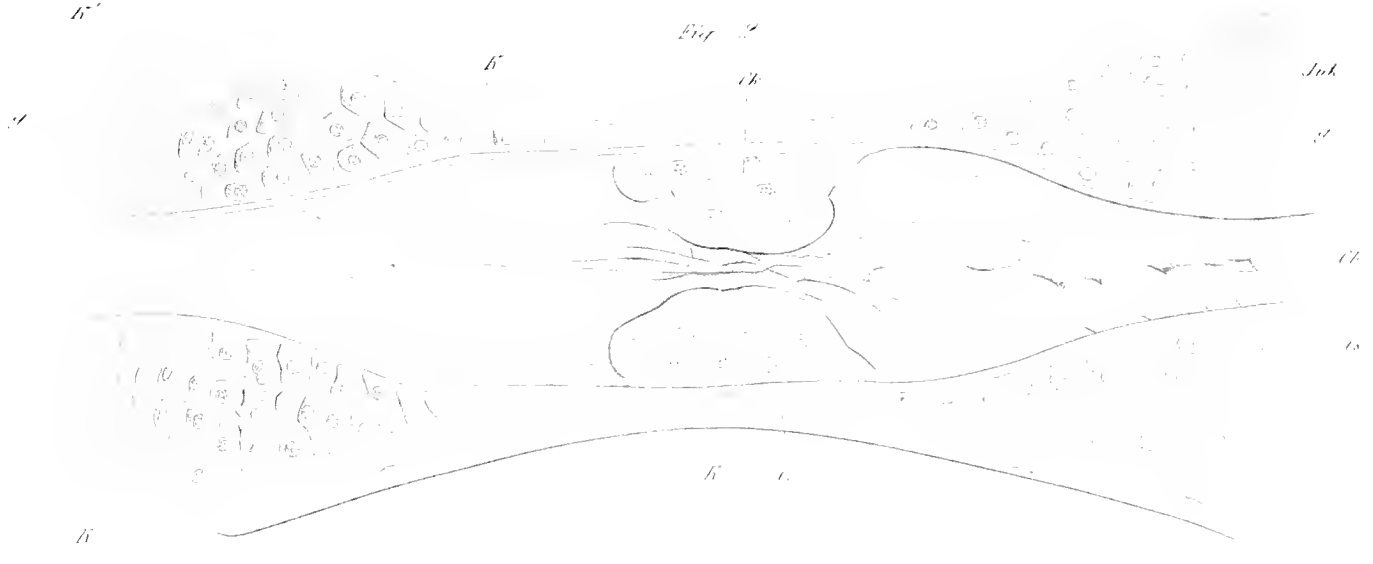
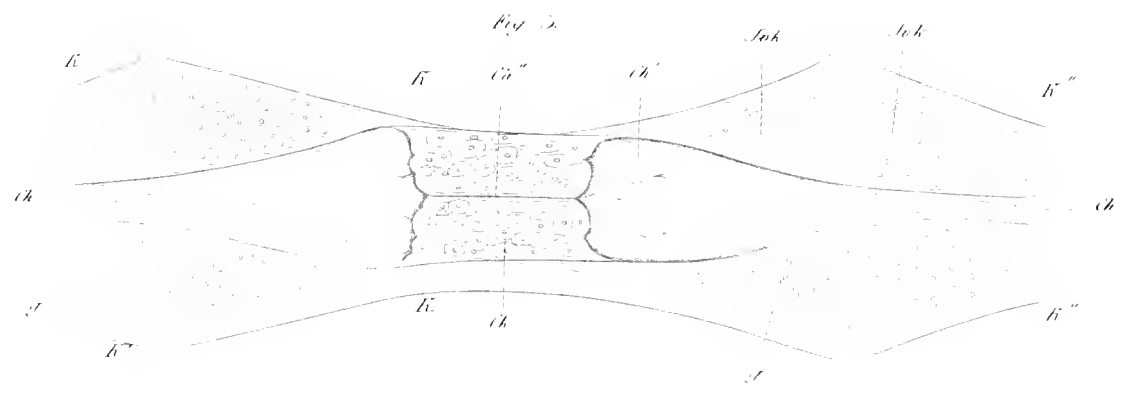
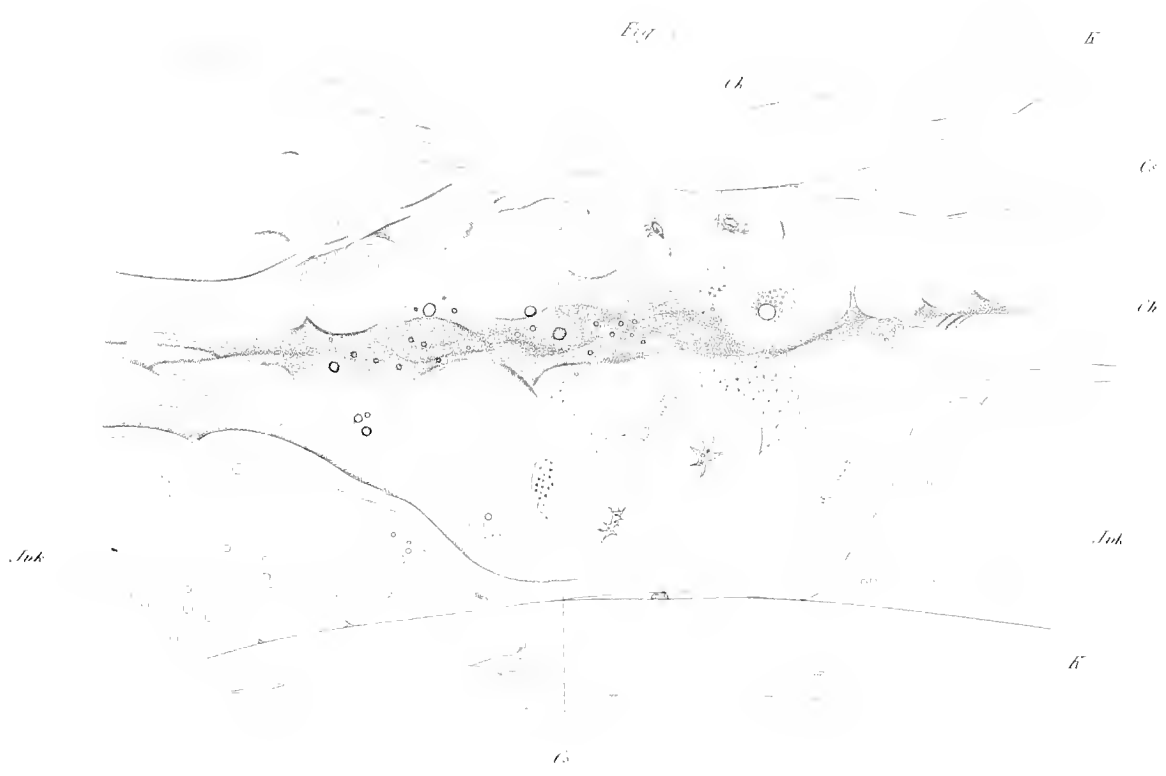


Fig 2

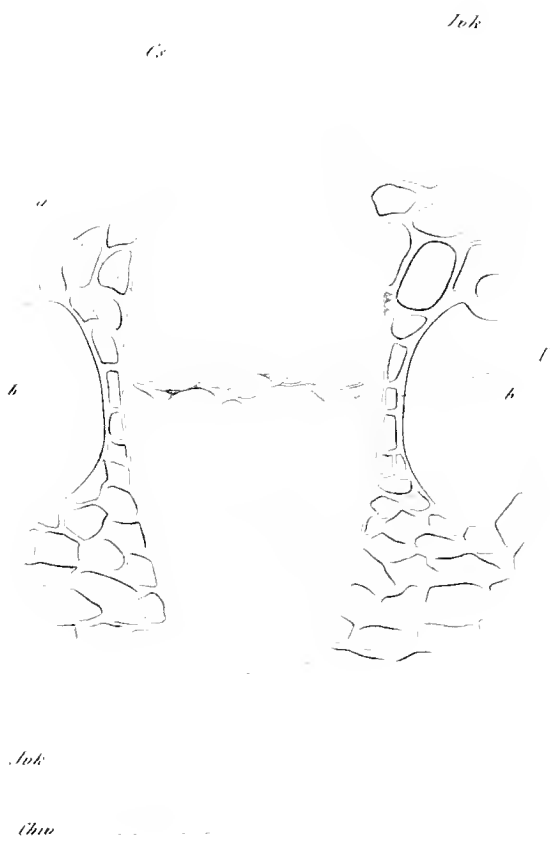


Fig 1

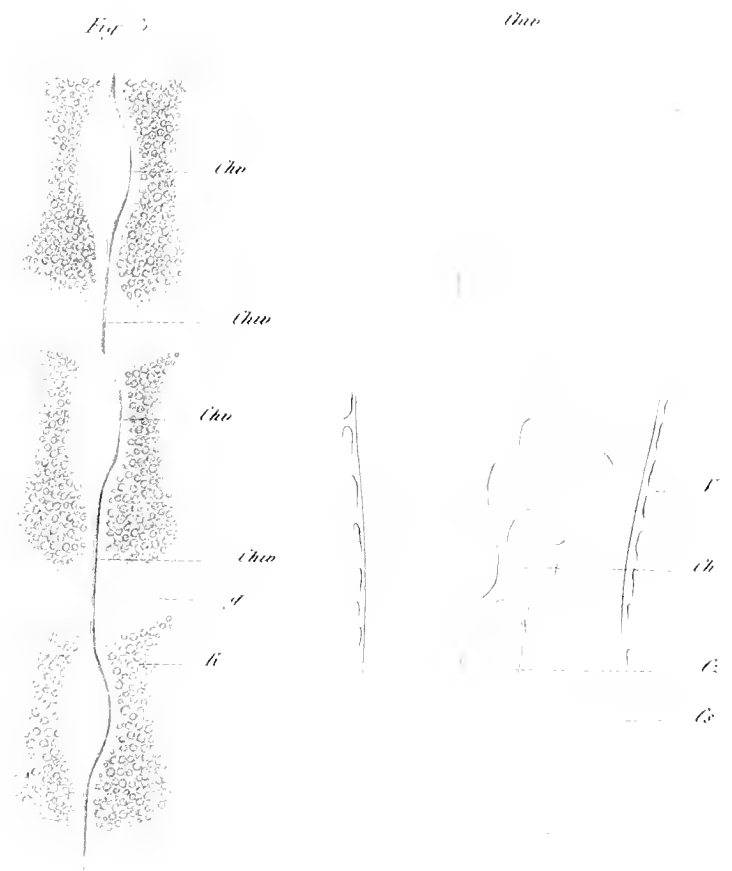


Fig 3

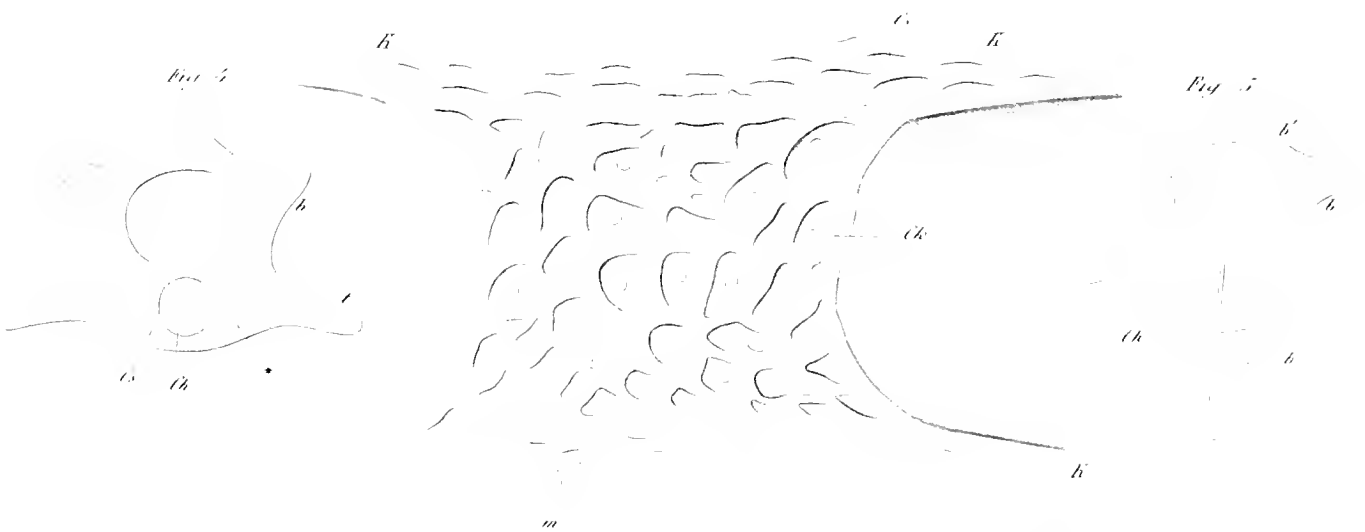


Fig 6

