XIII.
DAS
SCHWANZENDE DER CHORDA DORSALIS
BEI DEN
WIRBELTIEREN.

VON
DR. MED. VICTOR SCHMIDT.

Aus dem vergleichend-anatomischen Institut der Universität Dorpat.

Mit 12 Abbildungen auf Tafel XVI, XVII u. XVIII.

Die schon lange bekannte Thatsache, dass in den regenerierten Schwänzen von Tritonen und Eidechsen statt der Wirbel ein knorpeliges Gebilde vorhanden ist, veranlasste H. Müller als ersten, das Schwanzende der Wirbelsäule normaler Tritonen zu untersuchen. Der dabei von ihm erhobene Befund war sehr auffällig, denn die Wirbelsäule endigt bei diesen Tieren nicht mit einem knöchernen Wirbel, sondern läuft in einen kontinuierlichen knorpeligen Strang aus. Durch die Form und Anordnung der Knorpelzellen ist dieser Strang zum grössten Teil in Wirbelkörper gegliedert und verliert sich ohne scharfe Grenze in reiches kleinzelliges Gewebe (43, pag. 7). Müller glaubt nicht annehmen zu können, dass die Chorda sich im Schwanzende in Knorpel umgewandelt hat, „da sich der Knorpelstrang des normalen Schwanzendes an den Intervertebralknorpel anschliesst, hinten diffus in eine weiche Masse ausgeht, und der so sehr ähnliche regenerierte Knorpelstrang sicher nicht aus der Chorda entstand“ (43, pag. 8). Am Schlusse der Arbeit spricht er die Ansicht aus, „dass bei Tritonen an dem hinteren Ende der Wirbelsäule das ganze Leben hindurch (oder wenigstens sehr lange) sich ein Zustand erhält, welcher dem embryonalen einigermaßen nahe steht“ (43, pag. 21). Lange Zeit blieb diese Mitteilung die einzige über das Schwanzende der Wirbelsäule bei den urodelen Amphibien. Die nächste Angabe über diese Verhältnisse stammt von Flesch; er untersuchte den Axolotl und kam zum Ergebnis, dass der

„Endstab“, wie er das Gebilde nennt, aus Elementen hervorgeht, die selbständig sind, und keine Beziehung weder zum Chordagewebe noch zu deren Scheiden, noch auch zu den, beim Axolotl in der Nähe der Schwanzspitze zwischen deren Blättern nachweisbaren kleinen Zellen, hat (11, pag. XXX). Die mikroskopische Untersuchung des Endstabes ergab nach Flesch, dass der Endstab nicht aus Chordagewebe besteht. Die Untersuchungen, die Fraisse an erwachsenen Exemplaren von *Pleurodeles Waltlii* anstellte, führten auch diesen Forscher zu der Ansicht, dass der Knorpelstab am Ende der Wirbelsäule nicht mit der Chorda zusammenhinge, „denn er sitzt dem letzten Chordarest, die mit spitz zulaufender Chordascheide endigt, kappenartig auf“ (13, pag. 364).

Aus den Beobachtungen dieser Forscher ging somit hervor, dass bei den urodelen Amphibien das Schwanzende der Wirbelsäule der Chorda dorsalis entbehrt. Dieser Befund war um so auffälliger, als in keiner der anderen Wirbeltierklassen etwas ähnliches beobachtet worden war.

Abweichend von Flesch und Fraisse gelangte Barfurth bei seinen Regenerationsstudien an Amphibienlarven zu der Überzeugung, dass bei Triton der „Knorpelstab“ genetisch zur Chorda gehöre und deshalb „Chordastab“ zu nennen sei (5, 6). Ich selber lieferte dann durch Untersuchung der Entwicklung dieses Gebildes bei *Siredon* den Beweis, dass thatsächlich der sogenannte Knorpelstab aus echten Chordazellen entsteht, also ein „Chordastab“ ist (54).

Durch Köllikers Untersuchungen der Schwanzwirbelsäule wissen wir, dass bei einer Reihe von Fischen die Chorda sich noch jenseit des Endes der Wirbelsäule erstreckt und dabei bei einigen allein, bei anderen mit dem Rückenmark von einem Knorpelrohr umschlossen wird, oder auch nur von einer unvollständigen Knorpelscheide umgeben ist. Die Wirbelsäule zeigt auch in ihrem freien Ende dieselben Bestandteile, wie in den

vorderen Abschnitten, nur bei *Polypterus* und *Lepidosteus* ist sie stellenweise in hyalinen Knorpel umgewandelt (29, pag. 21).

In Betreff des Schwanzendes der Wirbelsäule bei Reptilien finden sich nur die kurzen Erwähnungen von Müller und Fraisse; ersterer sah bei einer normalen Eidechse als letztes Ende der Wirbelsäule ein kleines Knötchen aus unvollkommener Knochensubstanz, ohne Bogen (43, pag. 19); Fraisse erwähnt ganz kurz, dass sich auch bei *Lacerta* am Ende der Chorda ein freilich sehr kleiner Knorpelstab vorfindet (12, pag. 12).

Für Vögel- und Säugetierembryonen lehren uns die Untersuchungen von Braun (7, 8, 9), dass die Chorda in ihrem hinteren Ende lange Zeit auf einer jüngeren Entwicklungsstufe verharret; bei einigen Vögeln ist dieses Chordaende von dem umgewandelten Abschnitt der Chorda durch eine scharfe Grenze abgesetzt, welche auch die Grenze für die Anlage der Wirbelsäule abgiebt, denn um das Ende der Wirbelsäule legen sich keine Wirbel an; dieses freie Chordaende wird aus rundlichen Zellen gebildet und spaltet sich zuweilen der Länge nach; Braun bezeichnet es mit „Chordastäbchen“ (7, pag. 174); im weiteren Verlauf der Entwicklung fällt das Chordastäbchen der Resorption anheim. Desgleichen findet auch um das Chordaende der Säugetierembryonen keine Wirbelanlage statt; das über die Wirbelsäule hinausragende Stück der Chorda ist oft geteilt, gewunden oder geschlängelt und schwindet in späterer Zeit vollkommen. — Schon vor Braun hatte E. Rosenberg die Beobachtung gemacht, dass bei menschlichen Embryonen die Chorda die Wirbelsäule überragt; in späterer Zeit knäuelte sich dieses Chordaende stark auf (50, pag. 123). Nachdem nun meine Untersuchungen an Larven vom Axolotl ergeben hatten, dass der sog. Knorpelstab der Chorda angehört, dass er das nicht hyalin umgewandelte Chordaende ist, unternahm ich es auch die anderen Wirbeltierklassen auf das Schwanzende der Chorda zu untersuchen. Ich übergebe hiermit meine Untersuchungen der Öffentlichkeit, wenn

gleich ich mir wohl bewusst bin, dass sie noch lange nicht vollständig sind. —

Da eine nähere Kenntnis der Chordascheiden erforderlich war und die Frage nach ihrer Struktur und Genese noch nicht erledigt ist, so hielt ich es für angezeigt, meine dahingehenden Beobachtungen gleichfalls mitzuteilen.

Bevor ich zur Schilderung meiner Befunde übergehe, sei es mir gestattet, Herrn Professor Dr. D. Barfurth, meinem verehrten Chef und Lehrer, auf dessen Anregung diese Arbeit entstand, meinen innigsten Dank auszusprechen für die vielfachen mir jederzeit aufs liebenswürdigste erteilten Ratschläge und für die Anregung, die mir durch ihn allzeit zu Teil wird. —

I. Chordascheiden.

1. *Pristiurus melanostomus*.

Die ersten Angaben über die Chordascheiden der Selachier macht Joh. Müller: er beschreibt an einem Fötus von *Squalus galeus* zwei Röhren um die Wirbelsäule: ein dieser unmittelbar anliegendes „fibrinöses, aus Cirkelfasern gebildetes Rohr“, — die Scheide der Gallerte, und um diese ein fibrös-knorpeliges — die äussere Scheide (44, pag. 80). Die Scheide der Chorda dorsalis gehört nach ihm zum Sehnengewebe „und zwar zu demjenigen, das man gewöhnlich Faserknorpel nennt“ (44, pag. 77). Nach Leydig besteht die Scheide der Haie aus undeutlich faseriger Gallertmasse mit Zellen, die Knorpelzellen gleichen (38, pag. 150). In einer Reihe von Arbeiten beschäftigt sich Kölliker mit den Chordascheiden der Wirbeltiere; in den ersten Arbeiten beschreibt er die Scheide der Selachier als aus folgenden Teilen zusammengesetzt: zunächst der Wirbelsäule eine elastische Haut, *Elastica interna*, eine diese umschliessende bindegewebige Scheide: *Tunica fibrosa*, welche die eigentliche Scheide darstellt, und eine äussere elastische Haut, *Elastica externa*; die *Elastica interna* entspricht

nach ihm der strukturlosen Chordascheide der Embryonen höherer Wirbeltiere und darf vielleicht wie diese als ein Ausscheidungsprodukt der Chordazellen angesehen werden (30, pag. 194, 195); in den späteren Arbeiten nennt K ö l l i k e r die *Elastica interna* — eigentliche oder innere Chordascheide und die *Tunica fibrosa* — äussere Chordascheide; erstere ist wahrscheinlich ein Abscheidungsprodukt der Chordazellen und stets zellenlos, letztere ist zellenhaltig und stammt vom mittleren Keimblatt ab — (31, 32, pag. p. 342).

Ebenfalls drei Schichten unterscheidet Gegenbaur in der Chordascheide der Selachier. Die mittlere Schicht besteht aus Knorpel, die beiden anderen sind elastische Lamellen (15, pag. 61); die *Elastica interna* sieht Gegenbaur für die „eigentliche Chordascheide“ als eine durch die Gesamtreihe der Wirbeltiere hindurchlaufende Bildung“ an (15, pag. 63); die mittlere Schicht ist nach ihm ein Teil, der sich frühzeitig von der skeletbildenden Schicht abgetrennt hat, und von ihr durch eine äussere elastische Lamelle geschieden ist; in der folgenden Arbeit, in der sich Gegenbaur eingehend mit den Chordascheiden beschäftigt, ändert er jedoch seine Ansicht und erklärt, die mittlere bindegewebige Hülle könne nicht zur skeletbildenden Schicht gerechnet werden, da sie von ihr durch eine elastische Membran geschieden ist, sie müsse daher der Chorda oder vielmehr deren Scheide zuerteilt werden (16, pag. 377, 378); diese sei homolog der Cuticularscheide der höheren Wirbeltiere; die *Elastica interna* sei unbeständig und eine Differenzierung der Binde substanzschichte (16, pag. 384). Er fasst daher die mittlere Schicht als ein Produkt der Chordaepithelzellen auf, indem diese in ihrem ganzen Umfange eine Intercellularsubstanz abscheiden, während diese Zellen bei den höheren Wirbeltieren nur an ihrer Oberfläche eine homogene Masse — die Cuticula — absondern (16, pag. 384). Diese Ansicht und die Homologisierung einer Cuticula mit einer bindegewebigen Schicht giebt Gegenbaur bald wieder

auf und erklärt die *Elastica interna* der Selachier für die primitive oder cuticulare Chordascheide, die bei allen Wirbeltieren vorhanden ist, die mittlere bindegewebige Schicht und die *Elastica externa* sind Bildungen der skeletogenen Schicht — eine skeletogene Chordascheide (18, pag. 126, 127). Damit ist Gegenbaur zu derselben Auffassung wie Kolliker gelangt.

In Betreff der Angaben Kolliker's äussert sich W. Müller, dass jener die der Chorda eigentümliche Hülle bei den Haien übersehen habe und unrichtigerweise die *Elastica interna* direkt der Chorda aufsitzen lasse (45, pag. 350), während sie die Aussenseite der eigentlichen Hülle überziehe; bereits Götte stellt die Beobachtung W. Müller's zurecht, indem dieser und nicht Kolliker die cuticulare Chordascheide übersehen hat, und für die von ihm genannte *Cuticula chordae* die vorübergehend zellenfreie Innenzone der Aussenscheide (skeletogene Chordascheide Gegenbaur's) gehalten hat (20, pag. 470). Ferner wendet sich W. Müller gegen die Ansicht Kolliker's, dass die Matrix der cuticularen Chordascheide die Chordagallerte sei; W. Müller ist mit Gegenbaur der Meinung, dass die *Cuticula* ein Produkt der protoplasmareichen Rindenschicht ist. — (45, pag. 351).

Götte (20) und Balfour (23) stimmen in ihren Angaben mit den vorher erwähnten Autoren überein.

Während bisher die Ansicht bestand, dass die skeletogene oder äussere Chordascheide sich durch die Bildung der *Elastica externa* von der skeletogenen Schicht abgrenzt, berichtet jetzt A. Schneider einen anderen Befund: er findet bei jungen Embryonen eine zweischichtige Membran um die Chorda, deren innerste Schicht aus zarten querverlaufenden Fibrillen besteht; bei älteren Tieren treten zwischen beiden Schichten Zellen auf, wobei die innere an Dicke zugenommen hat und eine deutliche fibrilläre Struktur hat; bei noch älteren Tieren nimmt die zellführende Schicht an Dicke zu und besitzt eine *Elastica interna*: es bildet sich also die zellenhaltige Chordascheide dadurch, dass

Zellen durch die äussere Schicht der ursprünglich zweischichtigen Scheide, welche die *Elastica externa* ist, in die innere Schicht hinein wachsen (54, pag. 48).

In seiner Entwicklung des *Acipenser ruthenus* äussert sich Salensky, dass die cuticulare Scheide der Selachier wahrscheinlich als eine Abscheidung von Mesodermzellen entsteht, wie die *Elastica externa* des Sterlets; denn diese ist nach seiner Meinung homolog der cuticularen Chordascheide der Selachier (52, pag. 394—404), obgleich auch beim *Acipenser* nach Salensky eine von den Chordaepithelzellen ausgeschiedene Scheide nach innen von der *Elastica externa* vorhanden ist. —

Ohne die Angaben Schneider's zu erwähnen, beschreibt auch Retzius bei jungen *Acanthias*embryonen eine cuticulare Chordascheide, welcher die *Elastica externa* dicht anliegt; zwischen beiden entwickelt sich bei älteren Embryonen eine faserig-knorpelige, zellenführende Schicht, auf welche Weise kann Retzius nicht angeben. Beim erwachsenen *Acanthias* ist die cuticulare Scheide nicht mehr vorhanden, ob sie verschwunden ist oder ob Zellen in sie eingetreten sind, kann Retzius nicht entscheiden; nach innen von ihr findet sich bei älteren Embryonen und erwachsenen Exemplaren von *Acanthias* eine *Limitans interna* — (49, pag. 101—104), welche Kölliker ursprünglich als *Elastica interna* beschrieben hat.

Nach Hasse entwickelt sich bei den Elasmobranchiern als eigentliche Chordascheide nur die *Cuticula chordae* (*Elastica interna*), die vom Chordaepithel gebildet wird (24, pag. 15); zu dieser tritt die skeletogene Chordascheide oder das skeletogene Chordarohr. Dieser Teil der skeletogenen Schicht trennt sich von dem Bogenteil desselben ab durch Ausbildung einer cuticularen Membran, der *Elastica externa* oder wie Hasse vorschlägt: *Elastica sceleti* (24, pag. 16, 17).

Gegen eine cuticulare Scheide bei den Haien spricht sich Lvoff nach Untersuchungen an *Acanthias* aus. Er sieht sie als

„Produkt einer cuticularen Umwandlung des äusseren Teiles der Chordaepithelzellen“ an (42, pag. 470, 41 pag. 332). Die Chordascheide besteht aus drei Teilen: einem inneren zellenlosen Teil, einem mittleren gut entwickelten zellenhaltigen, und der *Elastica externa* und wird in allen ihren Teilen vom perichordalen Bindegewebe gebildet (42, pag. 471, 472; 41, pag. 332, 334).

Von Selachiern habe ich Embryonen von *Pristiurus melanostomus* untersucht; ich verdanke dieselben der Liebenswürdigkeit von Herrn Professor Barfurth, welcher sie von der Neapler zoologischen Station für das vergleichend-anatomische Institut verschrieben hatte.

Die meisten Autoren, die sich mit der Chorda dorsalis der Selachier beschäftigt haben, beschreiben eine cuticulare Scheide der Chorda, welche ein Erzeugnis der Rindenzellen der Chorda, des sog. Chordaepithels (Gegenbaur, 17, pag. 57) sei. Balfour berichtet, dass sie zwischen den Stadien C und D auftritt (1, pag. 648), also bereits in einer sehr frühen Zeit. Desgleichen finde ich auch an meinen Präparaten dass die cuticulare Scheide bereits vorhanden ist, wenn die Chordazellen noch vollkommen protoplasmatisch sind; sie erscheint in den mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten, als eine dunkle, homogene kontinuierliche Linie; aus dieser Beobachtung scheint mir hervorzugehen, dass die cuticulare Chordascheide ein Produkt aller der Chordazellen ist, welche an der Peripherie der Chorda angeordnet sind; in späterer Zeit, wenn in der Chorda die Sonderung in hyaline und protoplasmatische Zellen vor sich gegangen ist, kann die stattfindende Dickenzunahme der Cuticula nur durch die Thätigkeit der protoplasmatisch gebliebenen Rindenzellen erfolgen. Ein grosser Teil jener Zellen, die ursprünglich an der Peripherie der Chorda lagen und zur

Bildung der Cuticula beitragen, ist hyalin geworden und nachträglich durch die Rindenzellen von letzterer abgedrängt worden. Ich kann daher Lvoff nicht zugeben, dass „diese Cuticula als Produkt einer cuticularen Umwandlung des äusseren Teiles der Chordaepithelzellen“ (42, pag. 470) betrachtet werden muss und der Scheide nicht angehört. Nach den Präparaten, die mir vorliegen, muss ich sie für ein Absonderungsprodukt der Zellen erklären, da es mir sonst nicht erklärbar wäre, wie Zellen, deren peripherer Teil cuticular umgewandelt wäre, nachträglich sich von diesem ablösen könnten; als Absonderungsprodukt hat dieses Gebilde jedoch eine gewisse Selbständigkeit und stellt damit eine Hülle der Chorda dar.

Wenn ich daher annehme, dass an der ersten Bildung der kutikularen Chordascheide auch solche Zellen beteiligt sind, die sich späterhin umwandeln, so stimme ich darin mit Gegenbaur (18, pag. 123), Götte (20, pag. 467) und Hasse (23, pag. 15) überein, dass das fernere Wachstum dieser Scheide durch die Thätigkeit der Rindenzellen erfolgt.

Nachdem in den protoplasmatischen Chordazellen die hyalinen Massen aufgetreten sind (Embryonen von 7 mm Gesamtlänge), lagern sich einzelne Zellen des umgebenden indifferenten Gewebes der cuticularen Chordascheide von aussen an. Mit zunehmendem Alter wird diese Anordnung immer deutlicher, bis schliesslich bei Embryonen von 16 mm Gesamtlänge sich um die Chorda eine besondere Schicht kenntlich macht. Durch die in Bezug auf die Chorda konzentrische und verhältnismässig dichte Anordnung ihrer Zellen unterscheidet sie sich deutlich vom umgebenden Gewebe. Dieses Verhalten ist bereits von Balfour (2, pag. 416) und Götte (20, pag. 471) beschrieben worden, letzterer bezeichnet diese Zellschicht als „äussere zellige Chordascheide“ (20, pag. 471). Die Zellen sind in diesem Stadium jedoch nicht mehr indifferent rundlich, sondern beginnen sich zu strecken und zwischen ihnen sind bereits Fasern wahrnehmbar

An vier Stellen des Chordaumfanges in den Winkeln zwischen Chorda und Rückenmark resp. ventralem Gefäss, macht sich eine stärkere Anhäufung der Zellen bemerkbar — die ersten Anlagen der Bogen.

Zwischen Rückenmark und Chorda konnte ich zu dieser Zeit auf einer ganzen Reihe von Querschnitten nur vereinzelte Zellen erkennen, überall lag das Rückenmark der cuticularen Scheide der Chorda dicht an.

Ein älteres Stadium von 22 mm wies bereits deutliche Bogenanlagen auf, die der Chorda direkt aufsassen; zwischen den einzelnen Zellen namentlich der näher zur Chorda gelegenen Reihe war bereits Intercellularsubstanz aufgetreten, die Bogenanlagen gingen somit ins knorpelige Stadium über. (Fig. 12 ob.) Zwischen den ventralen und dorsalen Bogenanlagen einer Seite liegt ein zellenhaltiges Fasergewebe; die Kerne erscheinen spindelförmig, die Zellen laufen mit ihren Enden in Fasern aus; die Zellen und Fasern sind konzentrisch zur Chorda angeordnet. An den Bogenanlagen geht dieses Gewebe direkt in das Gewebe der Bogenanlage über, wobei die Zellen und Kerne allmählich eine runde Form annehmen. (Fig. 12 Z.) Die Zellen der tiefsten Reihe der Bogenanlage, die der Chorda aufsitzt, zeigt ein von den übrigen Zellen etwas abweichendes Verhalten, indem sie platter sind, die Kerne sich der Spindelform nähern. Die Verbindung der beiden oberen Bogenanlagen unterhalb des Rückenmarkes findet durch dasselbe Fasergewebe statt, das jedoch weniger mächtig und weniger zahlreich ist, als das an den Seiten der Chorda. Eine besondere Grenzmembran zwischen diesem Gewebe und dem umgebenden interstitiellen Gewebe ist nicht vorhanden.

Nach aussen von der cuticularen Scheide ist jedoch eine äusserst feine Linie wahrnehmbar, die an manchen Stellen des Querschnittes deutlicher ist, an manchen zu verschwinden scheint; dieselbe ist auch zwischen den Bogenanlagen und der cuticularen

Scheide vorhanden (Fig. 12 *El*); bisweilen macht es den Eindruck, als würde ihre Kontinuität durch eine schmale Zelle unterbrochen. Die Cuticularscheide selbst ist im Vergleich zu früheren Stadien um ein geringes dicker geworden.

Gegenbaur beschreibt dasselbe Stadium von *Acanthias* (18, pag. 125). Mein Befund stimmt vollkommen mit dem seinigen überein, nur erwähnt Gegenbaur nichts von einer zweiten der cuticularen Scheide anliegenden Membran. Da Gegenbaur bei bedeutend älteren Embryonen eine nach aussen durch eine kontinuierliche sehr feine Membran scharf abgegrenzte Ringfaserschicht um die cuticulare Scheide findet, und erst dieser die knorpeligen Bogen aufsassen, die durch indifferentes Gewebe unter einander verbunden waren, so folgert er daraus, „dass die sogenannte Chordascheide samt der sie von den Bogen abgrenzenden *Elastica externa* eine spätere aus der skeletogenen Schicht entstandene Differenzierung ist, die teils an den Basen der Bogen, teils an dem dieselben unter einander verbindenden Gewebe auftrat“ (18, pag. 126). Ebenso wie Gegenbaur schildert Balfour die vorliegenden Verhältnisse (2, pag. 416—418). Götte scheint dieses Stadium nicht vorgelegen zu haben, da er nach dem Stadium, in dem um die cuticulare Chordascheide nur eine Zellschicht angeordnet ist, gleich eines erwähnt, in dem bereits die äussere zellige Chordascheide durch eine feine Cuticula nach aussen abgeschlossen ist (20, pag. 471—472). Aus diesem Grunde wendet er sich auch gegen Gegenbaur's Ansicht, „dass die Anlage der äusseren Chordascheide wenigstens zum Teil von den Bogenbasen herrühre“ (20, pag. 473). Da ich keine älteren Stadien untersucht habe, kann ich in dieser Frage nichts aussagen; das zeigt jedoch auch die Fig. 12, dass zu einer gewissen Zeit die Bogenanlagen direkt der Chorda aufsitzen, somit eine röhrenförmige Anlage der äusseren Chordascheide nicht vorhanden ist. Es fragt sich überhaupt, ob das von mir erwähnte Fasergewebe zwischen den Bogenanlagen die Chordascheide ist,

denn wie Schneider schildert, wird um die Kutikularscheide zunächst die *Elastica externa* gebildet und erst dann wachsen zwischen diese und die cuticulare Scheide Zellen hinein und bilden die äussere Scheide (54, pag. 47, 48). Denselben Befund erhebt auch Retzius (49, pag. 97, 98). Nachträglich hat auch Balfour die Angaben Schneiders bestätigt (3, pag. 490). Das Vorhandensein einer besonderen Membran um die cuticulare Scheide in meinem Präparat habe ich erwähnt (Fig. 12 *Et*); nach den eben angeführten Befunden von Schneider und Retzius ist sie die *Elastica externa*; Schneider giebt an, dass die nach innen von ihr gelegene Membran aus querverlaufenden Fibrillen besteht; an meinen Präparaten sehe ich die erwähnte Schicht stets homogen.

Während Hasse die *Elastica externa* für eine cuticulare Membran hält und ihr den Namen *Cuticula sceleti* giebt (24, pag. 16, 17), findet Retzius, sie sei „eine sehr dünne elastische Membran, welche sehr durchbrochen, sogar netzförmig erscheint“ (49, pag. 96). L'voff, der bedeutend ältere Tiere untersucht hat, behauptet, dass die *Elastica externa* sich nirgends als Ausscheidung bildet, „weil sie nicht strukturlos ist, sondern aus elastischen Fasern besteht“ (42, pag. 473). Meine Präparate ermöglichen es mir nicht, die Frage, ob es sich hier um eine *Cuticula* oder um eine aus elastischen Fasern gebildete Membran handelt, zu entscheiden, doch wollte es mir scheinen, als nehme sie ihre Entstehung aus Faserfortsätzen der anliegenden Zellen.

In allerjüngster Zeit beschreibt Rabl ein, wie mir scheint, um ein geringes älteres Stadium als das von mir untersuchte; Rabl findet nämlich, dass die *Elastica externa* nicht überall auf dem Querschnitt in gleichem Abstand von der Chorda diese umgiebt; an den Seitenflächen der Chorda liegen die beiden *Elasticae* unmittelbar aneinander, entfernen sich an der Basis der dorsalen Längsleisten von einander und an der Ventralseite ist der Abstand zwischen ihnen am grössten. An den Stellen,

wo die *Elasticae* einander nicht anliegen, finden sich zwischen ihnen die Zellen der skeletogenen Chordascheide (48, pag. 90). Rabl spricht dann die Vermutung aus, dass die *Elastica externa* nicht der skeletogenen Scheide, sondern der dieser aufliegenden Gewebsschicht den Ursprung verdankt (48, pag. 91). Es mag hier darauf hingewiesen sein, dass bereits A. Schneider die Beobachtung gemacht hat, dass zwischen den beiden *Elasticae* die ursprünglich einander anliegen, Zellen auftreten, und zwar zuerst auf der ventralen Seite der Chorda (54, pag. 48).

2. Knochenfische.

Die ersten Angaben über die Chordascheide der Teleostier stammen von Kolliker. Er drückt sich dahin aus, dass die Chordascheide der Teleostier zwar ebenfalls aus drei Schichten besteht, wie die der Plagiostomen, in ihrer Bedeutung aber der *Elastica interna* allein gleichzustellen ist. Kolliker bezeichnet sie als innere oder eigentliche Scheide; sie ist nach ihm eine Abscheidung der Chordazellen und immer ohne Zellen, kann jedoch eine faserige Struktur annehmen und eine äussere oder äussere und innere elastische Lage besitzen (31). Diese elastischen Begrenzungslagen nennt Kolliker *Limitans externa* und *Limitans interna* der inneren Scheide (32, pag. 342). Gegenbaur unterscheidet an der Chordascheide der Teleostier eine äussere elastische und eine innere Cuticularmembran; die letztere ist nach ihm „nachweisbar — ganz bestimmt in der ersten Anlage — das Abscheidungsprodukt einer Zellschichte“ (16, pag. 377). An der Cuticularmembran findet er eine feine radiäre Strichelung als Ausdruck von Porenkanälen. Gegenbaur setzt zunächst diese Cuticularmembran homolog der skeletogenen Scheide der Selachier, obgleich die erstere eine zellenlose Cuticula, die andere eine bindegewebige Scheide ist (16, pag. 384 bis 386); bald jedoch giebt Gegenbaur diese Ansicht auf und

erklärt, dass die Chordascheide der Teleostier der *Elastica interna* der Selachier entspricht; er bezeichnet sie als cuticulare Chordascheide (18, pag. 127). Die *Elastica externa* fasst er als innere Grenzmembran der skeletogenen Schicht auf und nennt sie *Limitans interna*, im Gegensatz zur *Elastica externa* der Selachier, die er *Limitans externa* nennt.

W. Müller bestätigt für die Knochenfische die Anwesenheit einer cuticularen Scheide; er schlägt für sie den Namen *Cuticula chordae* vor und deutet sie wie Gegenbaur als Erzeugnis der protoplasmareichen Rindenschicht der Chorda; die *Cuticula* wird von einer elastischen Hülle umgeben (45, pag. 349, 351).

Das Vorhandensein einer homogenen *Elastica externa*, welche die cuticulare Scheide überzieht, leugnet Götte; er findet bei jungen Lachsen, Forellen und Hechten statt der homogenen *Elastica* eine aus zarten abgeplatteten Zellen zusammengesetzte dünne Haut, die sich isolieren lässt; sie ist daher nach ihm eine echte äussere Chordascheide in dem Sinne wie bei den Plagiostomen (21, pag. 121).

Eine eigentliche Scheide der Chorda von Knochenfischen und eine sehr dünne elastische und strukturlose Scheide (*Elastica*) unterscheidet auch Grassi, es ist ihm im hohen Grade wahrscheinlich, „dass die eigentliche Scheide der Chorda durch Abscheidung aus der epitheliomorphen Schicht entsteht (Grassi bezeichnet damit das Chordaepithel Gegenbaur's) und dass die elastische Scheide auf Kosten des sie umgebenden Bindegewebes wächst“ (22, pag. 458).

Gegen die Angaben aller erwähnten Autoren, dass die Scheide der Knochenfische eine Cuticularmembran sei, wendet sich in jüngster Zeit Lvoff; er kommt zum Resultat: „Dass die Chordascheide der Knochenfische weder für cuticular, noch für zellenlos gehalten werden kann. Sie besteht aus fibrillärem Bindegewebe mit Resten derjenigen Zellen, auf deren Kosten die Bildung der Fasern stattfindet“ (42, pag. 462; 41, pag. 309).

Die *Elastica externa* sei nicht strukturlos, sondern bestehe aus fest unter einander verbundenen Fasern, die in einer Richtung um die Chorda gehen; durch die Löcher der *Elastica* wandern Zellen in die Faserschicht der Scheide und bilden deren Fasern; da diese Zellen dem perichordalen Bindegewebe angehören, so schliesst Lvoff daraus, dass die ganze Chordascheide der Knochenfische vom Perichordalbindegewebe gebildet wird (42, pag. 464; 41, pag. 314). Ausserdem unterscheidet Lvoff noch eine dünne *Cuticula* des Chordaepithels und ist der Meinung, dass diese von Kölliker als *Elastica interna* aufgefasst worden ist. (42, pag. 461; 41, pag. 307.)

Von Knochenfischen habe ich Embryonen vom Hecht und von der Forelle untersucht; die letzteren habe ich zum Teil von Herrn Prof. J. v. Kennel erhalten; ich erlaube mir ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank abzustatten. Der andere Teil der Forellenembryonen, sowie die Hechtembryonen sind in den von von la Valette St. George (36) angegebenen Fischbruttrögen im Institut gezüchtet worden. Ich benutzte zur Untersuchung eine Reihe aufeinanderfolgender Stadien, anfangend von Embryonen, die das Ei noch nicht verlassen hatten bis zu jungen Tieren, deren Dottersack eben geschwunden war, ausserdem noch vom Hecht bedeutend ältere Tiere, die äusserlich bereits vollkommen ausgewachsen erschienen. Wie bei *Pristiurus* ist auch bei *Esox* und *Trutta* die cuticulare Chordascheide bereits frühzeitig, wenn die Chordazellen noch protoplasmatisch sind, als eine feine Linie vorhanden, die allmählich dünner werdend am äussersten Schwanzende der Chorda sich verliert. Sie nimmt mit der weiteren Ausbildung der Embryonen stetig an Dicke zu und zwar in stärkerem Masse als es bei *Pristiurus* der Fall ist; an meinen Präparaten sehe ich dieselbe immer homogen ohne

irgend welche Spur von Zellen; selbst bei Hechtjungen von 22 mm Länge kann ich in der beträchtlich dicken Scheide keine Fibrillen und keine Zellen wahrnehmen¹⁾. Ich kann daher nur vollkommen die Ansicht der Forscher bestätigen, die die Chorda der Knochenfische von einer cuticularen Scheide umgeben sein lassen (Köl liker 31, 32, pag. 342; Gegenbaur 16, pag. 377; W. Müller 45, pag. 349; Göt te 21, pag. 121). Es lässt sich, wie Göt te erwähnt, „leicht verfolgen, wie sie aus einer dünnen durchsichtigen Cuticula der embryonalen Chorda allmählich bis zu ihrer späteren Mächtigkeit anwächst“ (21, pag. 121). Lvoff behauptet, die Scheide der Teleostier bestehe aus fibrillärem Bindegewebe; seine Untersuchungen hatte er jedoch an Salmonen von 3—5 cm und an erwachsenen Hechten und Quappen angestellt (42, pag. 430); ich muss ihm daher denselben Vorwurf machen, den ihm bereits Hasse (25, pag. 16) gemacht hat, dass er nämlich zu alte Stadien untersucht hat. In der in russischer Sprache erschienenen ausführlicheren Arbeit erwähnt Lvoff freilich, dass er auch jüngere Stadien studiert hat (41, pag. 305), allein er bespricht dieselben weiter gar nicht. Mir scheint es, dass nur junge Stadien Aufschluss geben können über die Natur der Chordascheiden; ich habe Tiere der Grösse, wie sie Lvoff benutzte, nicht untersucht, doch ist aus den jungen Stadien ersichtlich, dass die Chordascheide der Teleostier sicherlich nicht aus Bindegewebe besteht und auch nicht von perichordalem Gewebe gebildet werden kann, da zu einer Zeit, wenn die Scheide schon vorhanden ist, sich unmittelbar um die Chorda keine mesenchymatösen Elemente finden.

Die Chordascheide der Knochenfische ist demnach ebenfalls ein Produkt der ursprünglichen protoplasmatischen Chordazellen und nimmt dann durch die Thä-

1) Die Embryonen sind in Chromsäure $\frac{1}{6}\%$, Chromessigsäure, Sublimat nach der Methode von Bizzozero und in Picrinschwefelsäure fixiert worden.

tigkeit der „Chordaepithelzellen“ oder wie ich sie lieber nennen möchte, der Rindenzellen an Dicke zu.

Lvoff erwähnt noch eine „Cuticula des Chordaepithels“ (42, pag. 461; 41, pag. 307), die er für die *Elastica interna* Köllikers hält; ich habe eine solche bei den von mir untersuchten Tieren nicht konstatieren können; nach Schneider ist die *Elastica interna* nur „die innere scharf begrenzte Fläche“ der Scheide (54, pag. 46).

Nach aussen umzieht die cuticulare Chordascheide nach Angabe der meisten Autoren eine strukturlose *Elastica externa*; Kölliker (31, 32, pag. 342) und Gegenbaur (16, pag. 377) erwähnen sie, ohne auf ihre Herkunft einzugehen. W. Müller giebt an, „dass sie allgemein in genetische Beziehung zur Chorda gebracht worden ist“ (45, pag. 351); seine Beobachtungen lassen ihn auf einen Einfluss des umgebenden Gewebes auf die Entwicklung der *Elastica externa* schliessen.

In meinen Präparaten sehe ich die *Elastica* zuerst bei Hecht-embryonen von 13,0 mm Gesamtlänge; auf dem Querschnitt ist sie als eine feine, dunkel erscheinende Linie wahrnehmbar, die der cuticularen Scheide dicht anliegt; von Strecke zu Strecke liegen ihr in unregelmässigen Abständen Zellen an, deren Kern platt stäbchenförmig ist. Ein früheres Entwicklungsstadium vom Hecht zeigt die Chorda umgeben von der cuticularen Scheide; unmittelbar an der Scheide lagern nach aussen einzelne Zellen mit deutlichem rundlichem Kern; die Zellen selbst sind, wie die Betrachtung mit starken Systemen (Ölimmersion Leitz $\frac{1}{12}$) zeigt, spindelförmig. Hin und wieder lässt sich an den Zellen eine feine dunkle Faser wahrnehmen; ob diese Faser ein Fortsatz der Zelle ist, oder ob sie eine Abscheidung der Zelle darstellt, kann ich nicht angeben; es gelang mir nicht, einen sicheren Beweis für eine dieser Möglichkeiten zu finden. Aus dieser Beobachtung glaube ich schliessen zu dürfen, dass die *Elastica externa* ein Produkt von Zellen ist, die der

Chorda anliegen. Die Frage nach der Herkunft der Zellen kann ich hier nicht abhandeln, da sie mich zu weit führen würde.

Bei bedeutend älteren Tieren liegt der *Elastica externa* eine zusammenhängende Schicht breiter platter Zellen auf, die auf Querschnitten nicht deutlich zu erkennen sind, dagegen auf Flachschnitten längs der Oberfläche der Chorda klar hervortreten. Mir scheint es, dass diese Zellschicht die Göttesche „äussere Chordascheide“ (21, pag. 121) ist; denn die von ihm gegebene Figur stimmt vollkommen mit den Bildern in meinen Präparaten überein. Sie ist jedoch nicht, wie Götte meint, der *Elastica externa* identisch; zur Zeit wenn die letztere schon deutlich besteht, ist eine zusammenhängende Zellschicht um die Chorda nicht vorhanden.

3. Amphibien.

In Bezug auf die Scheiden dieser Wirbeltierklasse kann ich mich kurz fassen, da die einschlägige Litteratur in der neuesten Arbeit von Hasse (25) in Betracht gezogen ist, und da meine Befunde an Larven von *Siredon* vollkommen mit denen von Hasse an Tritonlarven gefundenen übereinstimmen.

Wie ich bereits in meiner Inauguraldissertation erwähnte, (53, pag. 31) ist die innere Scheide (Götte 19, pag. 353) oder die cuticulare Scheide (Gegenbaur 18, pag. 127) bereits vor der vollständigen Umwandlung der Zellen als feine dunkel erscheinende Linie vorhanden, die sich am äussersten Schwanzende in die periphere Protoplasmaschicht der Chordazellen verliert. Da um diese Zeit der Chorda keine besondere Zellschicht anliegt, so kann wohl kein Zweifel bestehen, dass diese Scheide ein Produkt der Chordazellen ist. Auch hier lässt sich mit dem zunehmenden Alter der Larven die allmähliche Dickenzunahme der Cuticula konstatieren; bis zu einer Grösse der Larven von 30 mm habe ich wenigstens im Schwanzteil keine fibrilläre

Struktur der Scheide und keine Zellen in ihr finden können. Ich kann mich daher mit L v o f f s Ansicht nicht einverstanden erklären, dass die cuticulare Scheide aus „typischem fibrillärem Bindegewebe“ besteht (42, pag. 464; 41, pag. 313); aus der Untersuchung jüngerer Stadien geht hervor, dass sie ein Abscheidungsprodukt der Chordazellen ist.

Nach aussen von der cuticularen Scheide lässt sich bei älteren Larven noch eine feinere Hülle nachweisen; der Ursprung derselben ist von Hasse für Triton klar erwiesen worden (25, pag. 10). Ich kann die Befunde Hasses auch für den Axolotl bestätigen: die ersten Anfänge der *Elastica externa* oder *Cuticula sceleti* (Hasse) finde ich bei Siredonlarven von 14,0 mm Länge als eine Bildung von Zellen, die der Chorda anliegen; Hasse bezeichnet sie als „innere Zellschicht des skeletogenen Gewebes“ (25, pag. 10). Auf die nähere Beschreibung gehe ich nicht weiter ein, da sie bereits von Hasse gegeben ist.

Bei den amnioten Wirbeltieren wird, wie es auch von den Autoren angegeben wird, die Chorda nur durch die cuticulare Scheide gebildet. Wie bei den übrigen Wirbeltierklassen ist sie auch bei den Reptilien, Vögeln und Säugetieren ein Produkt der Chordazellen.

II. Das Schwanzende der Chorda dorsalis.

1. *Pristiurus*.

Indem in den ursprünglich protoplasmatischen Chordazellen hyaline tropfenartige Gebilde auftreten, die sich allmählich stark vergrössern, werden jene in die bekannten grossen unregelmässig eckigen hyalinen Zellen umgewandelt.

Die Umwandlung schreitet bekanntlich vom vorderen Körperende zum hinteren vor. In einem Stadium, welches dem von Balfour mit K bezeichneten (1, pag. 561; Plate XXV) entspricht, bei einem *Pristiurusembryo* von 10,0 mm Gesamtlänge, ist schon beinahe die ganze Chorda aus hyalinen Zellen zusammengesetzt; nur in dem Schwanzteil ist die Ausbildung der Chorda noch nicht so weit fortgeschritten; je näher zum Schwanzende, desto mehr ist die Umwandlung noch in den Anfängen, und die äusserste Spitze der Chorda ist aus vollkommen protoplasmatischen Zellen zusammengesetzt.

Am äussersten Schwanzende ist, wie es auch Balfour beschreibt (2, pag. 677), in dieser Embryonalperiode noch die Schwanzblase des postanaln Darmes vorhanden, welche vermittelt des *Canalis neurentericus* in offener Kommunikation mit dem Kanal des Medullarrohrs steht; hinter dem *Canalis neurentericus* sieht man auf einem sagittalen Längsschnitt noch die Schwanzknospe, in welche die obere (dorsale) Wand des Medullarrohrs und die untere (ventrale) Wand der Schwanzblase direkt übergehen. Die Chorda dorsalis läuft mit ihrem Ende in eine vor dem *Canalis neurentericus* gelegene Zellanhäufung aus, deren am weitesten kaudalwärts gelegene Elemente eine regelmässigeren Anordnung zeigen und die vordere Wand des *Canalis neurentericus* darstellen; gleichzeitig sind sie auch die direkte Fortsetzung der untern Wand des Medullarrohrs und der oberen der Schwanzblase. Die Zellanhäufung vor dem neurenterischen Kanal besteht aus dicht bei einander gelagerten Zellen mit grossem runden Kern, und stellt ein noch nicht differenziertes Zellenmaterial dar, in welchem Rückenmark, Chorda und Schwanzdarm zusammenstossen. Dieselben Verhältnisse sind noch in jüngster Zeit von H. E. Ziegler und F. Ziegler an *Torpedoembryonen* beschrieben worden (57, pag. 96).

Es ist somit das Schwanzende der Chorda in diesem Stadium noch weit in der Entwicklung zurück vor

dem nur eine kurze Strecke weiter kranialwärts gelegenen Abschnitt der Chorda, welcher bereits aus hyalinen Zellen zusammengesetzt ist. —

In einem weiteren Stadium, welches einem Zwischenstadium zwischen den von Balfour mit L und M bezeichneten (1, pag. 562, Plate XXV) entspricht und dessen Länge 16 mm betrug, haben sich die Verhältnisse im Schwanze wesentlich geändert. Die Schwanzblase des Darmes ist geschwunden, desgleichen der Canalis neurentericus. Das äusserste Schwanzende wird von einer kompakten indifferenten Zellmasse eingenommen, welche von der Epidermis überzogen wird und in direktem Zusammenhang mit dem interstitiellen Gewebe steht.

Das Rückenmark endet jetzt mit einem mächtigen Ventriculus terminalis (Krause 34, pag. 222; 35, pag. 134)¹⁾, dessen dorsale Wand vollkommen aus platten Zellen gebildet wird, während die ventrale einen allmählichen Übergang von cylindrischen in kubische und schliesslich in platte Zellen aufweist. Der Schwanzdarm ist an seinem Ende eine kurze Strecke noch als Rohr zu erkennen, während ein kurzer vorderer Abschnitt einen soliden Zellstrang darstellt. Unter der Chorda zieht sich der subchordale Strang hin. —

Die Chorda hat beinahe in ihrem ganzen Verlauf ihren definitiven Charakter angenommen, nur das äusserste stark verschmächtigte Schwanzende weist einen unfertigen Zustand auf: die hyalinen Tropfen in den Zellen sind klein und befinden sich an der Peripherie der Chorda, während im Centrum noch Protoplasmareste der Zellen zu erkennen sind; auch zwischen den hyalinen Stellen durchziehen noch breite kernhaltige Protoplasmazüge die Chorda.

1) Der Ventriculus terminalis ist beim *Amphioxus* von Quatrefages entdeckt worden (47, pag. 223); für *Acanthias*embryonen ist von Kowalewsky eine dünnwandige Blase am Ende des Medullarrohres beschrieben worden (33, pag. 195). Saint Remy nennt diese Erweiterung des embryonalen Rückenmarkskanals Sinus terminalis (51, pag. 61).

Das äusserste Ende der Wirbelsaite lässt sich nicht abgrenzen, es läuft unmittelbar in jene Zellmasse aus, welche die Schwanzspitze einnimmt. Soweit die Chorda durch die Anordnung der Zellen kenntlich ist, erscheint sie von der cuticularen Scheide umhüllt.

Das Ende des *Ventriculus terminalis* erstreckt sich eine kurze Strecke weiter kaudalwärts, als die differenzierte Chorda.

Das nächste untersuchte Stadium hatte eine Gesamtlänge von 18 mm und besass äussere Kiemen; es würde dem Stadium O nach Balfour (1, pag. 564, Plate XXV) entsprechen; das Schwanzende dieses Embryo ist in Fig. 1 abgebildet; die Schnittrichtung ist nicht vollkommen sagittal, sondern um ein geringes schräg gewesen, so dass das Rückenmark nicht auf allen Schnitten mit der Chorda zusammengetroffen ist.

Die Wirbelsaite lässt sich jetzt bis an ihr äusserstes Ende vollkommen scharf abgrenzen; ihr Ende ist im Vergleich zu den mehr kranialwärts gelegenen Partien stark verjüngt; die Verjüngung ist eine ziemlich plötzliche, denn bis zu dem Zellhaufen, der in der Figur mit *Rm* bezeichnet ist, verharret die Chorda auf einer annähernd gleichen Dicke, worauf sie plötzlich bedeutend dünner wird. — Das verjüngte Ende ist noch auf einem früheren Entwicklungszustand, denn die Zellen sind noch nicht vollkommen hyalin, sondern weisen noch verhältnismässig breite Protoplasmaräume auf, auch kommen noch vollkommen protoplasmatische Zellen vor, während der dicht nebenan weiter kranialwärts gelegene Abschnitt bereits vollkommen hyalin ist.

Eine weitere auffallende Erscheinung bilden die Krümmungen des Chordaendes, die in verschiedenen Richtungen stattfinden, da die mit *ph* bezeichnete Stelle in der Figur, wie die vorhergehenden und nachfolgenden Schnitte der Serie darthun, einen mehr peripheren Teil der Chorda darstellt.

Die Durchmusterung der benachbarten Schnitte der Serie ergiebt, dass das Rückenmark, unter einer geringen ventralen

Krümmung seines äussersten Endes, mit einem *Ventriculus terminalis* schliesst. Derselbe wird an seinem ventral gerichteten Ende von der S-förmig gebogenen verschmälerten Chorda umfasst, worauf dieselbe sich noch eine Strecke weiter kandalwärts erstreckt; diese Verhältnisse lassen sich auch aus der Fig. 1 ersehen: die mit *Rm.* bezeichnete Zellansammlung ist die Wand des *Ventriculus terminalis*, stellt somit das Ende des Rückenmarks dar, die Chorda verläuft jedoch unter einer nochmaligen Krümmung noch weiter in die Schwanzspitze hinein. —

Zu erwähnen ist noch, dass bei diesem Embryo im vorderen Abschnitt des Schwanzes bereits Bogenanlagen vorhanden waren.

Ein weiteres Präparat gehört einem Embryo von 22 mm Gesamtlänge an, bei welchem die Bogenanlagen bereits den Übergang in Knorpel zeigten und sich weit in die Schwanzregion hinein erstreckten; dabei verloren sie allmählich den knorpeligen Charakter. Das Rückenmark endete auch hier mit einem *Ventriculus terminalis*, der jedoch bei weitem kleiner war, als im vorher beschriebenen Stadium und nur eine ganz geringe ventral gerichtete Krümmung seines Endes aufwies.

Das Chordaende war in seiner letzten Strecke stark verschmächtigt und mit seiner Spitze dorsalwärts um das Rückenmark gekrümmt, um sich dann noch eine kurze Strecke weiter in die Schwanzspitze zu erstrecken. Die Krümmungen waren hier nicht so stark wie im vorigen Präparat; deutlich trat nur die Krümmung um das Rückenmarksende hervor; — das Rückenmark überragende Stück war kürzer, als bei dem vorher beschriebenen jüngeren Embryo. Das verschmächtigte Ende der Wirbelsäule liess auch hier einen früheren Entwicklungszustand, als die weiter kranialwärts gelegenen Abschnitte erkennen; eine skeletogene Schicht war um dieses Ende nicht vorhanden, sondern nur das überall zwischen den Organen vorhandene interstitielle Gewebe. Aus diesen Befunden geht hervor, dass das

äusserste Schwanzende der Chorda selbst bei älteren Embryonen von *Pristiurus* den wenig weiter kranialwärts gelegenen Abschnitten der Wirbelsäule gegenüber stets in der Entwicklung weit nachsteht, es behält längere Zeit hindurch einen früheren embryonalen Zustand; in der ersten Zeit erstreckt sich das Rückenmark weiter gegen das Schwanzende, als die differenzierte Chorda; nachdem jedoch die Chorda sich bis an ihr äusserstes Ende herausdifferenziert hat, überragt sie um ein beträchtliches Stück das Rückenmark; im älteren Stadium ist der Abschnitt der Chorda jenseits des Rückenmarkes kürzer als bei jüngeren Embryonen. Leider hatte ich keine älteren *Pristiurus*-embryonen zur Verfügung; sagittale Längsschnitte durch ältere *Hai*-embryonen, deren Spezies leider nicht bestimmt war, zeigten mir, dass zu einer Zeit, wenn die Wirbelkörper bereits vollkommen knorpelig sind, der auch hier vorhandene *Ventriculus terminalis* mit einem kurzen Stück das Ende der Chorda überragte und dass die Wirbel bis zum äussersten Ende der Chorda reichten d. h. also, dass in späterer Zeit ein freies Chordaende bei den *Selachiern* nicht vorhanden ist. Es muss daher entweder eine positive Reduktion der Chorda oder ein vermindertes Wachstum derselben stattfinden, da doch die Chorda in früherer Embryonalzeit entschieden länger ist; ich glaube annehmen zu dürfen, dass hier keine Resorption stattfindet, wie sie Braun bei Vögeln beschrieben hat (48, pag. 320), sondern dass hier ein Zurückbleiben der Chorda im Längenwachstum oder ein verstärktes Wachstum des Medullarrohrs resp. beides vor sich geht, da ich bei dem ältesten untersuchten *Pristiurus*-embryo bereits ein Kürzerwerden des Chordaendes jenseits des Rückenmarksendes konstatieren konnte, ohne dass Resorptionserscheinungen sichtbar waren. — Ich glaube daher den Satz aussprechen zu dürfen: dass bei den *Selachiern* die Chorda länger angelegt wird, als das spätere Achsenskelet — die Wirbelsäule. —

2. Knochenfische.

In den frühen Embryonalperioden ist bei den Knochenfischen am hinteren Ende der Embryonalanlage eine rundliche knopfförmige Anschwellung zuerst von Oellacher beschrieben und „Schwanzknospe“ benannt worden (46, pag. 21), in welcher die Chorda dorsalis noch nicht differenziert ist: „wir sehen hier, dass sie (die Chorda) sich ebenso nach rückwärts immer weiter aus der Masse des mittleren Keimblattes herauschält, in der sie, in der Schwanzknospe, gleichsam wurzelt“ (46, pag. 68). C. K. Hoffmann beobachtete weiter, dass auch beim ferneren Längenwachstum, nicht allein während der Dotterumwachsung ein solcher Endhügel, in dem keine Differenzierung stattgefunden hat, bestehen bleibt. „Es scheint nun,“ schreibt Hoffmann, „dass an diesem Endhügel die indifferenten Zellen sich nicht erst in Keimblätter sondern und aus so gesonderten Keimblättern die verschiedenen Organanlagen hervorgehen lassen, sondern dass der Prozess der Keimblätterbildung hier übersprungen wird und dass die im vorderen Teil des Embryo aus deutlich differenzierten Keimblättern angelegten Organe bei ihrem weiteren Wachstum am hinteren Embryonalende unmittelbar aus den indifferenten Zellen der Endknospe sich herausbilden“ (27, pag. 31).

Schwarz erwähnt, dass beim Lachs auch in einem Stadium, wenn ein kleiner, frei hervorstehender Schwanz existiert, am Schwanzende noch die indifferente Zellmasse sich befindet, in welche von vorn her Medullarrohr, Chorda und Schwanzdarm eintreten (55, pag. 196).

Meine Beobachtungen an Knochenfischembryonen (Hecht) beginnen mit einem Stadium, in welchem die Ausbildung der äusseren Form fast vollständig ist und der Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen ist. Die im Schwanzende vorliegenden Verhältnisse bei einem Hechtembryo von 6,5 mm Gesamtlänge giebt

die Fig. 2 auf einem Medianschnitt wieder: Das Medullarrohr, die Chorda und der von Oellacher als Aortastrang (46, pag. 78) gedeutete Zellstrang gehen am äussersten Schwanzende in eine Anhäufung indifferenter Zellen mit grossen runden Kernen direkt über; die Chorda ist in der auf der Figur wiedergegebenen Strecke zum Teil erst in den Anfängen der Umwandlung, zum Teil besteht sie noch aus protoplasmatischen Zellen in der charakteristischen Anordnung. In den weiter kranialwärts gelegenen Abschnitten wird die Chorda bereits aus vollkommen hyalinen Zellen gebildet; die cuticulare Scheide (*cs*) ist als feine Linie auch in dem protoplasmatischen Abschnitte wahrnehmbar. — Es liegen also hier dieselben Verhältnisse vor, wie in der Schwanzknospe Oellachers, wenngleich hier bereits ein deutlicher Schwanz vorhanden war, und der Zellhaufen nicht mehr in Verbindung mit der Epidermis ist. Der indifferente Zellhaufen am äussersten Schwanzende, in dem Medullarrohr, Chorda und der ventrale Zellstrang sich vereinigen, erhält sich beim Hecht auch noch eine kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen des Tieres aus dem Ei: er wird jedoch allmählich kleiner, während die Organe sich immer weiter gegen die Schwanzspitze abgrenzen lassen; um diese Zeit beginnt bereits die Anlage der Wirbelsäule, indem um die Chorda sich die Zellen des umgebenden Gewebes dichter aneinanderlagern. Das Endstück der differenzierten Chorda vor dem indifferenten Zellhaufen ist während dieser Zeit stets aus protoplasmatischen Zellen zusammengesetzt, oder lässt erst die ersten Anfänge der Umwandlung ihrer Zellen erkennen. Einige Tage nach dem Ausschlüpfen lassen sich bei einem Embryo von 9,5 mm Gesamtlänge die Anlagen der Bogen im Schwanze konstatieren; jetzt sind auch die drei median gelegenen Organe bis an ihr äusserstes Schwanzende vollkommen gesondert.

Das Chordaende ist auch in diesem Stadium aus protoplasmatischen Zellen zusammengesetzt: die Anordnung der Zellen im protoplasmatischen Teil ist aber anders, als es sonst

für die protoplasmatischen Chordazellen charakteristisch ist: in den früheren Zeitperioden haben die Chordazellen vor ihrer Umwandlung eine keilförmige Gestalt, wobei sie auf einem sagittalen Längsschnitte in einer Doppelreihe pallisadenförmig angeordnet erscheinen; mit der Basis sind sie gegen die Peripherie gerichtet, mit der Spitze überragen sie die Mittellinie und drängen sich mit ihr zwischen je zwei Zellspitzen der gegenüberliegenden Reihe: es resultiert aus dieser Anordnung für den sagittalen Längsschnitt ein ganz charakteristisches Aussehen der Chorda bei Knochenfischen, das bereits mehrere Forscher hervorgehoben haben (Lereboullet 37, pag. 258; List 39, pag. 630; Henneguy 32). Das spätere protoplasmatische Chordaende wird jedoch aus runden Zellen zusammengesetzt, die dicht beieinander gelagert sind, so dass die Zellgrenzen nicht deutlich wahrnehmbar sind; ihre Zugehörigkeit zur Chorda beweisen die Zellen dieses Endstückes noch dadurch, dass sie die cuticulare Scheide bilden; es ist das protoplasmatische Ende der Chorda in verschieden weiter Ausdehnung von der cuticularen Scheide umhüllt.

Einen sagittalen Längsschnitt durch das hintere Schwanzende eines älteren Hechtjungen mit dem protoplasmatischen Chordaende zeigt Fig. 3. Ich nenne dieses protoplasmatische Chordaende — Chordastab. —

In den Zellen des Chordastabes sind, gewöhnlich in den mehr kranialwärts gelegenen Abschnitten, in den meisten Präparaten helle scharfumgrenzte Stellen zu sehen (Fig. 3 *h*); es sind das dieselben hyalinen Tropfen, die auch in den gewöhnlichen Chordazellen auftreten und von den Autoren Vakuolen genannt werden.

Das Vorhandensein eines Chordastabes lässt sich beim Hecht bis zu einer Länge desselben von 20 mm leicht erkennen; es nimmt jedoch mit zunehmendem Alter der Tiere an Ausdehnung stetig ab. Die ältesten von mir untersuchten Tiere waren vollkommen ausgebildet, im Schwanz waren bei ihnen mächtige

knorpelige Bogen und Flossenträger vorhanden, und dennoch war ein kurzer Chordastab zu erkennen. —

Im allgemeinen dieselben Verhältnisse liegen auch bei der Forelle vor, nur ist bei dieser der Chordastab in den früheren Perioden der Entwicklung bedeutend länger als bei *Esox*. Die topographischen Verhältnisse sind aus Fig. 4 zu ersehen. Das Medullarrohr (*Rm*) endet mit einem *Ventriculus terminalis*. In dem vorderen Abschnitt ist die Chorda mit den gewöhnlichen hyalinen Chordazellen sichtbar (*ch*); allmählich geht sie in den Chordastab über (*Chst*). Um den vordersten Teil des in der Figur gezeichneten Chordaendes ist das dichte Zellgewebe der skeletogenen Schicht (*Scs*) zu erkennen, welches jedoch ziemlich plötzlich aufhört, so dass das letzte Ende der Chorda und des Medullarrohrs nur vom lockeren interstitiellen Gewebe umgeben ist. Das Ende des Chordastabes reicht über das Medullarrohr hinüber; Chorda und Medullarrohr sind leicht bogenförmig gekrümmt, so dass ihre Enden ventralwärts gerichtet sind.

Der Chordastab einer etwas älteren Forelle ist bei stärkerer Vergrößerung in Fig. 5 abgebildet. Schon aus Fig. 4 ist ersichtlich, dass die protoplasmatischen Rindenzellen der Chorda (Chordaepithel Gegenbaur's)¹⁾ in dem dem Chordastab benachbarten Teil der hyalinen Chorda allmählich höher werden; sie ragen weiter gegen die Mitte der Chorda hinein und gleichzeitig werden die hyalinen Massen kleiner, indem in den Zellen reichlichere Protoplasmareste vorhanden sind. In der Fig. 5 sind

1) Zwischen den protoplasmatischen Rindenzellen der Chorda vom Hecht und von der Forelle ist ein auffälliger Unterschied vorhanden. Bei dem ersteren sind sie selbst bei ganz jungen Tieren ganz platte Zellen, mit Kernen, die auf dem Schnitt schmal, stäbchenförmig erscheinen; bei der Forelle jedoch sind sie lange Zeit hindurch als kubische oder Cylinderzellen leicht zu erkennen, wobei sie dicht bei einander angeordnet sind und eine epithelhaltige Schicht darstellen; erst in späterer Zeit, wenn die Bogenanlagen in's knorpelige Stadium übergehen, nehmen die Rindenzellen auch bei der Forelle eine mehr platte Form an.

nur die letzten unvollständig hyalinen Zellen gezeichnet (*hz*). Die höher werdenden Rindenzellen gehen schliesslich kontinuierlich in die Zellen des Chordastabes über; die letzteren sind dermassen dicht angeordnet, dass die Zellgrenzen schwer wahrzunehmen sind, eine Intercellularsubstanz ist nicht vorhanden, wenigstens lässt sich nichts zu Gunsten ihrer Anwesenheit anführen; in den kranialwärts gerichteten Teilen des Chordastabes fallen zwischen den deutlich hervortretenden Kernen helle, tropfenartige, scharf umgrenzte Gebilde auf (Fig. 5 *h*). Es sind dieses dieselben hyalinen Massen, die auch in den vorderen Abschnitten der Chorda jedoch in bedeutend früherer Zeit auftraten und zur Umwandlung der protoplasmatischen Chordazellen in die hyalinen führten. Aus ihrer Anwesenheit kann geschlossen werden, dass eine fortwährende Umwandlung der Zellen des Chordastabes in hyaline Chordazellen stattfindet; eine Bestätigung dafür geben die Präparate von älteren Tieren; bei diesen nimmt der Chordastab stetig an Grösse ab; Fig. 6 giebt ein Bild vom Chordastab einer Forelle von 20 mm Gesamtlänge, d. h. eines vollkommen ausgebildeten Tieres. Der Chordastab stellt hier eine kleine der hyalinen Chorda aufsitzende Kappe dar (*Chst*), die mit ihren Enden in die Reihen der Rindenzellen (*Rz*) ausläuft. Als ein Teil der Chorda sondert auch der Chordastab an seiner Peripherie die cuticulare Hülle (*cs*) ab, die in den verschiedenen Präparaten sich verschieden weit gegen das Ende des Stabes hin erstreckt. Kölliker hat nachgewiesen, dass beim Lachs und beim Hecht im ausgewachsenen Zustande die Chorda dorsalis sich über das Ende der Wirbelsäule hinaus erstreckt; beim Hecht läuft die Chorda ganz verdünnt noch $1-1\frac{1}{2}'''$ frei in die Schwanzflosse aus und ist hier nur von Deckknochen belegt (29, pag. 17); ebenso ist beim Lachs der „Schwanzfaden“ der Chorda von Deckknochen, von den letzten unteren Bogen und von Flossenstrahlen bedeckt, um ihn finden sich jedoch keine Wirbel; das äusserste Ende des Schwanzfadens vom Lachs

wird aber von drei Knorpelstreifen umfasst, die anfänglich getrennt schliesslich zusammenfliessen „und die Chorda ganz zwischen sich fassen, so jedoch, dass das eigentliche Ende des Schwanzfadens in der Länge von $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ “ nur von Knorpel gebildet wird“ (29, pag. 12).

Die Untersuchung jüngerer Tiere ergibt nun, dass zu keiner Entwicklungsperiode das Schwanzende der Wirbelsäulenanlage mit dem Schwanzende der Chorda zusammenfällt, es ist stets ein freies Chordaende vorhanden, um welches sich keine skeletogene Schicht, wie in den vorderen Abschnitten, vorfindet. Es wird somit von vornherein die Wirbelsäule kürzer angelegt, als das ursprüngliche Achsenskelet, die Chorda dorsalis. Dieses Verhalten ist bereits für den Lachs in den Abbildungen, die Lotz seiner Arbeit beigegeben, illustriert (40, Taf. XI, Fig. 19, 20; Taf. XII, Fig. 21). Dieses freie Endstück ist jedoch zu keiner Zeit gleichbedeutend mit dem Chordastab, dieser ist nur das letzte Ende des chordalen Endfadens.

Leider kann ich nichts über die Entstehung des Knorpelstückes am Ende des Schwanzfadens berichten (es ist nach Lotz auch bei der Forelle vorhanden; 40, Taf. X, Fig. 1), da auch bei den ältesten von mir untersuchten Tieren von der Anlage desselben nichts zu erkennen war; es wäre möglich, dass der centrale Teil desselben auf Rechnung der Chorda zu setzen ist.

3. Amphibien.

Die Verhältnisse am Schwanzende der Chorda bei Siredon habe ich bereits in meiner Dissertation (53) besprochen; der Vollständigkeit wegen will ich hier kurz meine Befunde wiedergeben.

Bei Larven von 6,5—8,0 mm Gesamtlänge, die noch nicht ausgeschlüpft waren, war die Differenzierung der Chorda noch

nicht bis an ihr äusserstes Schwanzende erfolgt; die Chorda geht bei diesen jungen Larven in der Schwanzspitze in ein Lager indifferenter Zellen über; im weiteren Verlauf der Entwicklung sondert sich allmählich das Schwanzende der Chorda heraus, verharret aber stets auf einem früheren Entwicklungsstadium als die vorderen Abschnitte. Dieses Verhalten giebt sich durch das Vorhandensein von breiteren Protoplasmatiden mit eingeschlossenen Kernen zwischen den hyalinen Massen und einiger noch durchweg protoplasmatischen Zellen am äussersten Ende, die auch Fraisse erwähnt (14, pag. 93), kund; diese protoplasmatischen Zellen gehen allmählich in hyaline über; bei Larven jedoch, die eine Länge von 15 mm erreicht haben, beginnt eine Ansammlung dieser protoplasmatischen Zellen, d. h. die Umwandlung der Zellen hält nicht mehr Schritt mit der Vermehrung der Zellen; damit ist auch die Bildung eines mit zunehmendem Alter immer grösser werdenden protoplasmatischen Endteils der Chorda gegeben. Dieses Endstück ist jenes Gebilde, welches Flesch Endstab (11, pag. XXX), Fraisse Knorpelstab (13, pag. 363), Barfurth Chordastab (5, pag. 105) nennen. — Ich behalte den letzteren Namen bei, da nach meinen Untersuchungen der Chordastab das nicht umgewandelte Endstück der Chorda ist; Flesch dagegen lässt nach Untersuchungen an Axolotllarven den „Endstab“ aus Elementen hervorgehen, die selbständig sind und mit der Chorda in keinem Zusammenhange stehen (11, pag. XXXII). Auch Fraisse ist der Ansicht, dass dieses Gebilde nicht mit der Chorda zusammenhänge, „denn es sitzt dem letzten Chordarest, der mit spitz zulaufender Chorda-Scheide endigt, kappenartig auf“ (13, pag. 364).

Bei den Axolotllarven, die ich bis zu einer Länge von 30 mm untersuchte, habe ich jedoch niemals die innere oder kutikuläre Scheide als Grenze zwischen Chorda und Chordastab finden können; ich sehe im Gegenteil, dass die cuticuläre Chordascheide sich auch auf den Anfangsteil des letzteren erstreckt,

verschieden weit in den einzelnen Präparaten (Fig. 7 *cs*). Dieses Verhalten ist erklärlich, da die Zellen des Chordastabes protoplasmatisch gebliebene Chordazellen sind und ebenso eine Cuticula absondern, wie die noch protoplasmatischen Zellen der Chorda in früherer Embryonalperiode.

Noch ein anderes Verhalten der Zellen des Chordastabes beweist ihre Zugehörigkeit zur Chorda; es treten in ihnen (hauptsächlich im Anfangsteil des Chordastabes) dieselben hyalinen Tropfen auf, wie in den anderen protoplasmatischen Zellen zum Beginn ihrer Umwandlung; es findet somit in diesen Zellen eine nachträgliche langsam verlaufende Umwandlung in hyaline Zellen statt, wodurch bisweilen bewirkt wird, dass der Stab der hyalinen Chorda kappenförmig aufsitzt. — Eine Zelle am Anfangsteil des Chordastabes mit einem hyalinen Tropfen zeichnet auch Barfurth bei *Triton taeniatus* (6, Taf. XXIII, Fig. 23^a).

Nachträglich habe ich Gelegenheit gehabt, noch einige Larven von *Triton taeniatus* zu untersuchen, bei denen der Chordastab sich eben anzulegen begann: ich kann auch für diesen Molch nur dasselbe angeben, was ich für *Siredon* fand und was auch Barfurth für *Triton* behauptet (6, pag. 435): der Chordastab wird von protoplasmatisch bleibenden Chordazellen gebildet, ist somit nichts anderes als Chorda. —

In der ersten Zeit wird der Chordastab aus dicht bei einander gelagerten Zellen zusammengesetzt, wobei die Zellgrenzen nicht deutlich hervortreten; erreicht er jedoch eine gewisse Grösse, so sind deutliche Zellgrenzen wahrnehmbar; zugleich tritt zwischen den Zellen eine homogene Intercellularsubstanz auf; um die Zellen herum machen sich helle Höfe bemerkbar, die sich scharf gegen die Intercellularsubstanz abgrenzen, ähnlich den Knorpelkapseln; es erhält dadurch der Chordastab ein knorpelähnliches Aussehen; in dem Endteil des Stabes, wo die Zellen noch dichter aneinandergelagert sind, erscheinen jetzt auch analoge Gebilde wie die dunklen prochondralen Elemente von Strasser (56,

pag. 254), die auch Fraisse (14, pag. 92) und Barfurth (6, pag. 444) gesehen haben.

Der Übergang vom Chordagewebe in Knorpel ist eine Erscheinung, die bereits vor langer Zeit von Kölliker angegeben worden ist; bei Polypterus und Lepidosteus geht nach ihm die Gallertsubstanz der Chorda in echten Knorpel über (29, pag. 22); seit den Untersuchungen von Gegenbaur wissen wir auch, dass bei den urodelen Amphibien, einigen Reptilien und Vögeln aus der Chorda und zwar wie Gegenbaur angiebt aus den „peripherischen Chordazellen“ Knorpelzellen entstehen (15). Diese peripherischen Chordazellen oder „Chordaepithelzellen“ entsprechen jedoch den Zellen des Chordastabes, denn es sind von der Umwandlung nicht betroffene protoplasmatisch bleibende Chordazellen.

Nach dem Auftreten der Intercellularsubstanz findet im Chordastab eine Gliederung im Wirbel statt, durch eine Anordnung der Zellen, die bereits H. Müller schildert (43, pag. 4): Die Bildung der den Knorpelkapseln ähnlichen Gebilde findet nämlich nicht überall im Chordastab statt; es bleiben zwischen Stellen, in denen die Zellen in Kapseln liegen, kurze Strecken ohne diese Gebilde; hier nun ordnen sich die schmalen mit ihrer Längsachse senkrecht zur Längsachse des Chordastabes gerichtete Zellen so an, dass sie mit einer Reihe in einer Bogenlinie „den kranialwärts gelegenen, mit einer anderen den kaudalwärts gerichteten Abschnitt des Chordastabes umfassen, während eine mittlere Reihe die ursprüngliche gerade Richtung beibehält; die derartig umfassten Strecken erlangen dadurch auf dem Längsschnitt die Form eines abgeplatteten Kreises und entsprechen den Wirbelkörpern“ (Fig. 8). Auf diese Weise gliedern sich im Chordastab noch mehrere Wirbel ab und zwar früher, als im Schwanzteil die Bildung der echten Wirbel erfolgt; die Gliederung geht jedoch nie bis ans Ende des Chordastabes, dieses ist selbst in späterer Zeit ein einfacher Zellstrang. —

Ich möchte noch hervorheben, dass die Gliederung durch die Form und Anordnung der Zellen des Chordastabes ohne Beteiligung von Zellen der skeletogenen Schicht vor sich geht, denn diese ist nach meinen Präparaten um die Zeit, wenn die Gliederung eintritt, im Bereiche des Chordaendes gar nicht vorhanden; es fehlte jeder Anhaltspunkt für die Annahme einer Einwanderung von Zellen in den Chordastab.

Erwähnt mag noch werden, dass aus dem der hyalinen Chorda zunächst gelegenen Abschnitt des Chordastabes nur die hintere Hälfte des Analogons eines Wirbels entsteht; ob dieser Zustand bestehen bleibt, oder ob die andere Hälfte aus der hyalinen Chorda nachgebildet wird, kann ich nicht angeben, da ich ältere Tiere nicht untersucht habe. —

Die Gliederung des Chordastabes scheint auch in keiner Beziehung zum Muskelsystem zu stehen, da beim Auftreten der Gliederung sich eine Interferenz von Muskelsegmenten und den Gliedern des Chordastabes nicht nachweisen liess: die Muskeln stiessen noch vollkommen aneinander. — Wahrscheinlich erfolgt die Gliederung als eine funktionelle Anpassung, bedingt durch verstärkten Gebrauch des hinteren Schwanzendes. —

Um auch die Verhältnisse im Schwanzende der anuren Amphibien kennen zu lernen, untersuchte ich junge Larven von *Rana fusca*; an diesen liess sich eine vollständige Übereinstimmung mit dem bei den urodelen aus gleicher Entwicklungsperiode gefundenen konstatieren: in den früheren Stadien, bevor die Larve ausgeschlüpft ist und selbst einige Zeit nach dem Auschlüpfen kann das äusserste Ende der Chorda nicht abgegrenzt werden, es verliert sich in eine Anhäufung embryonaler Zellen, die die Schwanzspitze ausfüllt und von der Haut bedeckt ist; ist einmal das Ende der Chorda differenziert, so verhardt es auf einer früheren Entwicklungsstufe: es wird von nur teilweise umgewandelten und vollkommen protoplasmatischen Zellen gebildet: dieses Verhalten ist bereits vor langer Zeit von A. Kölliker

erkannt und in der ersten Auflage seiner mikroskopischen Anatomie beschrieben worden: „so lange die Kaulquappen wachsen, setzen sich am Ende der Chorda aus einem hier aufgespeicherten Material von kleinen Bildungszellen fortwährend neue Zellen an, die successive dieselben Veränderungen durchmachen, wie die ersten Chordazellen“ (28, pag. 348).

Dieses protoplasmatische Chordaende lässt sich bis zu der Zeit nachweisen, wenn die hinteren Extremitäten ausgebildet sind: ältere Larven habe ich in die Untersuchung nicht mit einbezogen, weil sich bei diesen am Schwanzende andere Verhältnisse geltend machen, denn nach Barfurth's Beobachtung beginnt gleichzeitig mit dem Hervorbrechen der vorderen Extremität auch die Reduktion des Schwanzes (4, pag. 36).

4. Reptilien.

Über das Schwanzende der Wirbelsäule von Reptilien sind in der Litteratur, wie auch Fraisse erwähnt (14, pag. 89), so gut wie gar keine Angaben vorhanden.

H. Müller fand an einem Exemplar einer normalen Eidechse als letztes Ende der Wirbelsäule keinen Knorpel, „sondern ein kleines Knötchen aus unvollkommener Knochensubstanz ohne Bogen (43, pag. 19). Ganz kurz erwähnt Fraisse, dass das letzte Schwanzende der Wirbelsäule bei *Lacerta* aus einem „der Chorda oder Chordascheide durchaus nicht angehörenden Knorpelstab besteht, der hier sehr klein aber nachweisbar“ ist (12, pag. 12). Auf einen Zweifel, den Braun erhob, dass hier nämlich vielleicht eine Verwechselung mit dem hintersten auf embryonalem Typus stehen bleibenden Chordaende vorliege (7, pag. 175), erwidert Fraisse, dass er wenigstens für Lacertiden seine Meinung aufrecht erhalten muss, „denn es findet sich namentlich bei *Lacerta muralis* ein deutlich nachweisbares knorpeliges Ende der Wirbelsäule“ (14, pag. 89).

Ich untersuchte Embryonen von *Lacerta vivipara*, die fast zum Ausschlüpfen reif und äusserlich vollkommen ausgebildet waren.

Die jüngsten Embryonen zeigten im Schwanze die knorpelige Wirbelsäule mit den Einschnürungen der Chorda im intervertebralen Abschnitt und den oberen und unteren knorpeligen Bogen, Verhältnisse, die seit den Untersuchungen Gegenbaurs (115) allgemein bekannt sind. Näher zum Schwanzende nimmt das Knorpellager um die Chorda allmählich an Mächtigkeit ab, die intervertebralen Einschnürungen der Chorda werden geringer; schliesslich ist nur eine einschichtige Lage um die Chorda zu erkennen und auch diese verschwindet in der Nähe des Chordaaendes; hier lässt sich weiter keine besondere Schicht um die Chorda wahrnehmen; die ganze Schwanzspitze wird von einem zellreichen embryonalen Bindegewebe eingenommen. Die Chorda verschmächtigt sich unter allmählicher Dickenabnahme gegen das Schwanzende hin ganz bedeutend und krümmt sich gleichzeitig in verschiedenen Richtungen; die hyalinen Chordazellen werden gegen das Ende naturgemäss immer kleiner; es lässt sich jedoch leicht erkennen, dass, je näher man zum Schwanzende gelangt, die Zellen um so mehr unverändertes Protoplasma enthalten: das äusserste Ende der Chorda, welche das Rückenmark mit einem kurzen Stück überragt, wird aus vollkommen protoplasmatischen Zellen gebildet; es besitzt also auch *Lacerta vivipara* in der letzten Embryonalperiode einen Chordastab, der aus protoplasmatischen Chordazellen besteht und auf den sich die cuticulare Scheide hinübererstreckt.

Die Chorda macht, wie schon erwähnt, mit ihrem Ende Krümmungen, die in den einzelnen Präparaten verschieden sind; gewöhnlich sind sie wellenförmig, doch kommt es auch vor, dass das Chordaaende hakenförmig nach vorn gebogen ist. Verschieden ist auch bei den einzelnen Embryonen die Ausdehnung der Chorda nach hinten: sie reicht entweder bis dicht an die

Haut der Schwanzspitze, oder sie endet bereits vorher; sie erstreckt sich jedoch in den mir vorliegenden Stadien stets weiter nach hinten gegen die Schwanzspitze als das Rückenmark.

Dieselben Verhältnisse fand ich auch bei älteren Embryonen, die ich dem Uterus einer in der Mitte Juli gefangenen Eidechse entnommen habe. Bei diesen waren die Einschnürungen der Chorda an den Intervertebralstellen stärker ausgeprägt, die Bogen hatten sich bereits geschlossen.

Das äusserste Schwanzende eines dieser Embryonen ist in Fig. 9 bei starker Vergrösserung abgebildet: es ist auch hier um die Chorda nichts von einer besonderen Schicht oder gar Knorpellage zu erkennen: ein gleichmässiges interstitielles Gewebe erfüllt die ganze Schwanzspitze. In dem vorderen Teil des gezeichneten Abschnittes ist die cuticulare Scheide flach getroffen, weswegen die hyalinen Zellen nicht zu erkennen sind, die hier, wie die folgenden Schnitte der Serie zeigen, noch eine kurze Strecke weit vorhanden sind; offenbar machte die Chorda hier eine leichte Krümmung. Das äusserste Ende der Chorda besteht auch hier, wie aus der Fig. 9 deutlich zu ersehen ist, aus dicht bei einander gelagerten protoplasmatischen Zellen, die von der cuticularen Scheide (*cs*) umhüllt werden: sie stellen den Chordastab dar (*Chst*).

Auffallend ist dieses gezeichnete Präparat dadurch, dass die Chorda an ihrem Ende fast keine Krümmungen macht und die Spitze des Chordastabes durch die Haut hindurchgeht.

Ein Zweifel darüber, dass der Chordastab bei den Reptilien der Chorda angehört, kann, scheint es mir, nicht erhoben werden, da kein Anhaltspunkt dafür gegeben ist, dass derselbe unabhängig entsteht und sich sekundär erst mit der Chorda vereinigt; das Vorhandensein der cuticularen Scheide auf dem Chordastab liefert dagegen einen Beweis dafür, dass der Chordastab ein Teil der Chorda ist.

Der Umstand, dass bei so alten Embryonen, dessen Schwanzende in Fig. 9 abgebildet ist, um das äusserste Ende der Chorda nicht einmal die Andeutung einer Wirbelanlage vorhanden ist, lässt die Vermutung aufkommen, dass auch hier die Wirbelsäule bereits kürzer angelegt wird, als die Chorda; leider hatte ich selbst keine Gelegenheit, erwachsene Eidechsen zu untersuchen und in der Litteratur finde ich nur die Angabe von H. Müller, dass sich als letztes Ende der Wirbelsäule einer normalen Eidechse ein kleines Knötchen aus unvollkommener Knochensubstanz ohne Bogen fand (43, pag. 19).

5. Vögel.

Eingehende Untersuchungen über die Bildungsvorgänge im Schwanzende der Vögelembryonen verdanken wir M. Braun (7, 8). An Embryonen vom Wellenpapagei, von der Ente, der Taube, vom Sperling wies er nach, „dass mehr im embryonalen Körper an relativer Länge des Schwanzes und der Chorda angelegt, als späterhin verwendet wird“ (8, pag. 321). Die Wirbelsäule bleibt in ihrem hintersten Ende auf einem jüngeren Stadium stehen, sie wird hier von protoplasmareichen rundlichen Zellen gebildet; zunächst ist der Übergang zwischen dem in gewöhnlicher Weise differenzierten Chordateile und dem unveränderten protoplasmatischen ein allmählicher, späterhin entsteht zwischen beiden eine scharfe Grenze und das Ende erscheint als ein der Chorda angefügtes fremdes Gebilde, welches Braun Chordastäbchen nennt (7, pag. 174; 8, pag. 320); das Chordastäbchen fällt nachträglich der Resorption anheim. Bei Tauben- und Sperlingsembryonen ist das hintere Chordaende in einen ventralen und einen dorsalen Teil gespalten; bei Entenembryonen ist dasselbe stets ventral gekrümmt. Die vordere Grenze des Chordastäbchens fällt dabei mit der hinteren des sich entwickelnden Knorpelgewebes zusammen.

Um auch aus eigener Anschauung diese Verhältnisse kennen zu lernen, untersuchte ich Embryonen von der Dohle, dem Hühnchen und *Hydrochelidon fissipes*; die letzteren erhielt ich von Herrn Dr. H. Adolphi, Prosektor am anatomischen Institut; ich erlaube mir, ihm auch an dieser Stelle bestens zu danken.

Meine Befunde stimmen vollkommen mit den von Braun geschilderten überein; bei Embryonen von *Corvus monedula* und *Hydrochelidon fissipes* war das Schwanzende der Chorda in den von mir untersuchten Entwicklungsstadien auf einer weit jüngeren Entwicklungsstufe als der übrige Teil der Wirbelsaite; sogar zu der Zeit, wenn bereits deutliche Wirbelanlagen vorhanden sind, lässt sich die Chorda nicht bis an ihr äusserstes Ende abgrenzen, sie geht da in die Zellmasse des Schwanzes auf, oder hat sich vielmehr noch nicht herausdifferenziert; eine kurze Strecke vorher lässt sich in den hyalinen Chordazellen eine gegen das Schwanzende stetig zunehmende Protoplasamenge feststellen, worauf zuletzt die Zellen vollkommen protoplasmatisch und mehr rundlich werden.

Vom Hühnchen untersuchte ich Embryonen vom 5. bis zum 10. Tage; die jüngeren Embryonen zeigten die Chorda noch nicht bis ans äusserste Ende differenziert, und den allmählichen Übergang der hyalinen Chordazellen in protoplasmatische, runde Elemente. Bei Hühnchenembryonen vom 8. Bebrütungstage finde ich als Ende der Chorda eine feingekörnte Masse (Fig. 10) in dem Anfangsteil derselben sind noch grössere und kleinere hyaline Tropfen (*h*) zu erkennen, zwischen denen Kerne gelagert sind; dieses Gebilde muss ich für das Chordastäbchen Brauns halten, das aber bereits einer Umwandlung unterliegt, denn wie Braun angiebt, fällt das Chordastäbchen nachträglich bei den Vögeln der Resorption anheim. Es scheint überhaupt, dass beim Hühnchen ein deutlich ausgebildetes Chordastäbchen nicht zur Ausbildung gelangt, sondern dass dasselbe bereits ehe noch

das Ende der Chorda sich herausdifferenziert hat, auch sofort zerfällt und resorbiert wird. Denn es ist mir nicht gelungen, das Stäbchen beim Hühnchen so zu sehen, wie es Braun für den Wellenpapagei zeichnet; ich muss daher hier eine abgekürzte Bildungsweise annehmen.

Interessant ist jedoch das Vorkommen von hyalinen Tropfen in dem zerfallenden Stäbchen, denn es beweist, dass das Ende der bleibenden Chorda, um die sich die Wirbelsäule anlegt, auch noch in später Embryonalzeit die Umwandlung der protoplasmatischen Zellen erkennen lässt. Bei manchen Embryonen liess sich eine Längsspaltung der Chorda wahrnehmen, die jedoch nicht durch die ganze Dicke des Organs zu gehen schien.

6. Säugetiere.

Von E. Rosenberg ist der Befund erhoben worden, dass bei einem menschlichen Embryo die Chorda dorsalis sich noch jenseits des letzten Wirbels erstreckt; in einem älteren Stadium ist dieses die Wirbel überragende Ende der Wirbelsäule stark aufgeknäuelte (50, pag. 123). Braun berichtet ferner, dass bei einer Reihe untersuchter Säugetierembryonen sich um das hinterste Ende der Chorda keine Wirbel bilden, sondern es ragt jenseits der Wirbelsäule heraus, ist oft geteilt und gewunden oder geschlängelt; in jüngeren Stadien liegt das Ende der Wirbelsäule in dem „Schwanzfaden“, welcher späterhin nur aus Epidermiszellen besteht und zuletzt ganz schwindet (7, pag. 174; 9, pag. 232). Desgleichen berichtet auch A. Ecker, dass bei jungen menschlichen Embryonen das untere Körperende eine schwanzförmige Verlängerung bildet, welche keine Wirbelsegmente enthält, sondern nur die Chorda dorsalis. — Dieses wirbellose Schwanzstück unterliegt einer Reduktion, die Chorda schlängelt und wickelt sich zu einem Knötchen auf (10, pag. 427). — Braun äussert sich dahin, dass durch diese Befunde der Nach-

weis geliefert ist, dass die Chorda zu lang angelegt wird (7, pag. 175). —

Ich untersuchte einige Embryonen von der Maus und vom Schaf; meine Befunde stimmen vollkommen mit denen von Braun überein. Die Fig. 11 zeigt das Chordaende eines Maus-embryo bei starker Vergrößerung; im vorderen Abschnitt der gezeichneten Strecke sind die hyalinen Zellen der Chorda deutlich zu erkennen (*ch*); im hinteren Abschnitt dagegen wird die Wirbelsaite aus protoplasmatischen Zellen zusammengesetzt (*chst*), zwischen denen noch hier und da kleinere hyaline Tropfen (*h*) auftreten als Zeichen dafür, dass auch in diesem Teil noch beständig eine Umwandlung der Zellen vor sich geht, wenngleich dieselbe nur langsam stattfindet. — Es ist dieses freie Chordaende somit eine homologe Bildung, wie sie bei den anderen Wirbeltierklassen zu beobachten ist: ein Chordastab, der Endabschnitt der Wirbelsaite, der hier nach den Beobachtungen Brauns vollkommen schwindet. —

Erörterung und Zusammenfassung der Ergebnisse.

Während es seit den Untersuchungen von Kolliker bekannt war, dass bei Ganoiden und Teleostiern (29) die Chorda dorsalis sich über das Ende der Wirbelsäule hinauserstreckt, und ferner Braun in seinen Arbeiten (7, 8, 9) gezeigt hatte, dass auch bei Vögeln und Säugetieren die Chorda dorsalis „zu lang“ angelegt wird, dass sich um ihr letztes Schwanzende keine Wirbel anlegen und dass dieses Endstück schliesslich resorbiert wird, schien bei den urodelen Amphibien und Eidechsen die Wirbelsaite nach den Untersuchungen von Flesch (11) und Fraisse (12, 13, 14) zu kurz zu sein und der Endabschnitt der Wirbelsäule sollte durch einen Knorpelstab gebildet werden, der entweder aus vollkommen selbständigen Elementen, oder aus denen der skeletogenen Scheide entstehen sollte. Durch meine

Untersuchung (54) glaube ich den Nachweis geliefert zu haben, dass der Chordastab seinen Ursprung von Chordazellen nimmt, dass somit auch bei den urodelen Amphibien die Chorda länger ist als die Wirbelsäule. —

Die Untersuchung des Endabschnittes der Chorda lieferte interessante Befunde. Bei *Pristiurusembryonen* verharret das Schwanzende der Chorda längere Zeit auf einer früheren Entwicklungsstufe, bedingt durch eine verzögerte Umwandlung der protoplasmatischen Zellen; dieser Abschnitt überragt das Medullarrohr, während bei älteren Haijungen Wirbelsäule und Rückenmark gleich lang sind. Während ausserdem bei den *Pristiurusembryonen* um das letzte Chordaende keine skeletogene Schicht zu erkennen ist, reicht die Wirbelsäule der älteren Haijungen bis ans äusserste Ende der Chorda: es scheint somit, dass nachträglich auch das ursprünglich das Medullarrohr überragende Endstück der Wirbelsäule in das Gebiet der Wirbelsäule einbezogen wird. —

Bei den Knochenfischen wird die definitive Ausbildung des Schwanzendes der Chorda noch mehr verzögert, es kommt zur Bildung eines aus protoplasmatischen Zellen gebildeten Endteils — des Chordastabes, der mit zunehmendem Alter der Tiere allmählich schwindet, indem seine Zellen die hyaline Umwandlung wie die übrigen Chordazellen erleiden. Die Grenze zwischen hyaliner Chorda und dem Chordastab ist dadurch nie eine scharfe; in allmählichem Übergange werden die hyalinen Chordazellen immer protoplasmareicher, um schliesslich als protoplasmatische Zellen zu imponieren, in denen hyaline Tropfen auftreten. Das Ende der Wirbelsäule fällt jedoch nicht mit dem Beginn des Chordastabes zusammen, sie endet bereits vorher, noch im Bereich der hyalinen Chorda.

Auf gleiche Weise kommt es auch bei den urodelen Amphibien zur Bildung eines Chordastabes, der jedoch beträchtlich länger ist; die hyaline Umwandlung seiner Zellen geht hier

noch langsamer vor sich; der Chordastab bleibt als solcher bestehen; es tritt zwischen seinen Zellen Intercellularsubstanz auf und der Stab gliedert sich in seinem Anfangsteil durch die Form und Anordnung seiner Zellen in mehrere Segmente, die Wirbeln entsprechen. —

Bei den Reptilien ist der Chordastab auch in spätembryonaler Zeit aus protoplasmatischen Zellen zusammengesetzt, zwischen denen eine Intercellularsubstanz nicht wahrnehmbar ist. Seine Zusammensetzung aus Chordazellen dokumentiert der Chordastab dadurch, dass zwischen ihm und der übrigen Chorda keine Grenze vorhanden ist und dass sich die cuticulare Chordascheide hinübererstreckt. — Es scheinen auch bei den Reptilien sich um das letzte Chordaende keine Wirbel anzulegen.

Bei Vögeln und Säugetieren ist die analoge Bildung vorhanden, wie es Braun gezeigt hat (7, 8, 9); doch wird hier der Chordastab nachträglich resorbiert. —

Aus diesen Befunden geht hervor, dass in der Reihe der Wirbeltierklassen eine allmähliche Verkürzung des ganzen Achsenskeletes sich geltend macht. Diese Tatsache macht sich im kaudalen Chordaende durch Bildung des Chordastabes und bei der Wirbelsäule dadurch bemerkbar, dass sie von den Knochenfischen an nicht in der ganzen Ausdehnung der Wirbelsäule angelegt wird. Die Verkürzung der Chorda dorsalis giebt sich zunächst in Form einer verzögerten Ausbildung des Endabschnittes kund; erst bei den Vögeln und Säugetieren wird dann dieses Endstück resorbiert. Bei den Säugetieren, namentlich den Haussäugetieren, erfolgt, wie Bonnet (7) gezeigt hat, eine weitere Reduktion der Schwanzwirbelsäule, die einen excessiven Grad bei den stummelschwänzigen Tieren erreicht.

Vorübergehend erlangt der Endabschnitt des ursprünglichen Achsenskelettes bei den urodelen Amphibien durch funktionelle Anpassung eine weitere Ausbildung. —

Es ist somit die Chorda dorsalis nicht „zu lang“ angelegt, wie Braun sich äussert, sondern die Wirbelsäule ist kürzer als die Wirbelsäule.

Ausserdem zeigen diese Untersuchungen, dass die Elemente der Chorda sich verschieden ausbilden können: zum grössten Teil erleiden sie eine hyaline Umwandlung; sie können jedoch kürzere oder längere Zeit protoplasmatisch bleiben, wie im Chordastab der Knochenfische, Vögel und Säugetiere; schliesslich sind sie in der Lage, ein knorpelähnliches Gewebe zu bilden, wie es Gegenbaur in der Wirbelsäule von Amphibien, Reptilien und Vögeln gesehen (15), Kolliker bei *Polypterus* und *Lepidosteus* beschrieben hat (29). Dieselbe Umformung tritt auch im Chordastab der urodelen Amphibien auf, und wie es scheint auch im Kopfteil der Chorda; denn es liegen mir Präparate von jungen Stichlingen vor, bei denen sich Knorpel als direkte Fortsetzung der Chorda erkennen lässt, wobei die cuticulare Scheide auf den Knorpel überzugehen scheint; ferner sehe ich auf einer Querschnittserie durch den Kopf einer Triton-larve die Kontinuität der Chorda durch knorpelartiges Gewebe unterbrochen. Durch weitere Untersuchungen hoffe ich eine Aufklärung der erwähnten Verhältnisse zu erlangen.

Ich fasse zum Schluss die Ergebnisse meiner Untersuchung kurz zusammen:

1. Allen untersuchten Wirbeltieren kommt eine cuticulare Chordascheide zu.
2. Die cuticulare Chordascheide ist ein Absonderungsprodukt der Chordazellen.
3. Die cuticulare Chordascheide der Knochenfische und Amphibien erlangt eine beträchtliche Dicke, ohne jedoch Zellen zu enthalten.
4. Bei *Pristiurus*, Knochenfischen und Amphibien wird um die cuticulare Chordascheide von Zellen,

die ursprünglich dieser dicht anliegen, eine *Elastica externa* gebildet.

5. Bei den Selachiern unterliegen die Zellen der Chorda bis ans äusserste Ende einer hyalinen Metamorphose.
6. Bei den Knochenfischen kommt es durch verzögerte Umwandlung der Chordazellen zur Bildung eines transitorischen Chordastabes, der aus protoplasmatischen Chordazellen besteht; diese werden nachträglich allmählich hyalin umgewandelt.
7. Bei den urodelen Amphibien wird gleichfalls ein Chordastab gebildet, der nachträglich eine knorpelähnliche Beschaffenheit erhält und sich durch die Form und Anordnung seiner Zellen in seinem Anfangsteil in mehrere Segmente gliedert.
8. Bei *Lacerta vivipara* entsteht ein Chordastab, der jedoch auch in spätembryonaler Zeit keinen knorpelartigen Charakter aufweist.
9. Bei Vögeln und Säugetieren bleibt der Chordastab nur eine kurze Zeit bestehen und wird dann resorbiert (Braun).
10. Bei Selachiern wird die Wirbelsäule in der ganzen Ausdehnung der Chorda angelegt; bei allen höheren Wirbeltieren ist die Anlage der Wirbelsäule kürzer als die Chorda. — Es macht sich also in der Stammesgeschichte eine Reduktion des Achsen skelets bemerkbar.

Dorpat, November 1892.

Litteraturverzeichnis.

1. Balfour, F. M., The Development of Elasmobranch Fishes. The Journal of Anatomy and Physiology Vol. X. 1876.
2. Balfour, F. M., The Development of Elasmobranch Fishes. The Journal of Anatomy and Physiology Vol. XI. 1877.
3. Balfour, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übersetzt von B. Vetter. Bd. II, Jena 1881.
4. Barfurth, D., Die Rückbildung des Froschlarsvenschwanzes und die sog. Sarkoplasten. Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. 29, 1887, pag. 35 ff.
5. Barfurth, D., Zur Entwicklung und Regeneration der Chorda dorsalis bei den urodelen Amphibien. Anatomischer Anzeiger 1891.
6. Barfurth, D., Zur Regeneration der Gewebe. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 37, 1891, pag. 406 ff.
7. Bonnet, R., Die stummelschwänzigen Hunde im Hinblick auf die Vererbung erworbener Eigenschaften. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der zweiten Versammlung in Würzburg 1888, pag. 94 ff.
8. Braun, M., Aus der Entwicklungsgeschichte der Papageien IV. Verhandlungen der physik.-mediz. Gesellschaft in Würzburg. Neue Folge, Bd. XV, 1881, pag. 173 ff.
9. Braun, M., Die Entwicklung des Wellenpapagei's. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. V, Würzburg 1882, pag. 161 ff.
10. Braun, K., Entwicklungsvorgänge am Schwanzende von Säugetieren. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgesch. Jahrgang 1882, pag. 207 ff.
11. Ecker, A., Besitzt der menschliche Embryo einen Schwanz? Briefliche Mitteilung an W. His. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Jahrgang 1880, pag. 421 ff.
12. Flesch, M., Über das Schwanzende der Wirbelsäule. Sitzungsberichte der physik.-mediz. Gesellschaft in Würzburg in den Verhandlungen derselben Gesellschaft. Neue Folge, Bd. XIII, 1879, pag. XXX ff.
13. Fraisse, P., Eigentümliche Strukturverhältnisse im Schwanz erwachsener Urodelen. Vorläufige Mitteilung. Zoologischer Anzeiger, III. Jahrgang, 1880, Nr. 46, pag. 12.
14. Fraisse, P., Beiträge zur Anatomie von Pleurodeles Waltlii. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. V, 1882, pag. 344 ff.

15. Fraisse, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren. Kassel und Berlin 1885.
16. Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien. Leipzig 1862.
17. Gegenbaur, C., Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus mit vergleichend-anatomischen Bemerkungen. Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft Bd. III, 1867, pag. 359 ff.
18. Gegenbaur, C., Über das Skeletgewebe der Cyklostomen. Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft Bd. V, 1870, Leipzig, pag. 43 ff.
19. Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. Heft III. Das Kopfskelet der Selachier. Leipzig 1872.
20. Götte, Al., Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*). Leipzig 1875.
21. Götte, Al., Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbeltiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. XV, 1878, pag. 461 ff.
22. Götte, Al., Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbeltiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. 5. Die Teleostier. Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. XVI, 1879, pag. 117 ff.
23. Grassi, B., Beiträge zur näheren Kenntnis der Entwicklung der Wirbelsäule der Teleostier. Auszug. Morpholog. Jahrbuch, Bd. VIII, 1883, pag. 457.
24. Hasse, C., Das natürliche System der Elasmobranchier. Jena 1879.
25. Hasse, C., Beiträge zur allgemeinen Stammesgeschichte der Wirbeltiere. Jena 1883.
26. Hasse, C., Die Entwicklung der Wirbelsäule von *Triton taeniatus*. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie LIII, Suppl., pag. 1 ff.
27. Henneguy, F., Recherches sur le développement des poissons osseux. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie (Pouchet), Vol. XXIV, 1888, Paris.
28. Hoffmann, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. Verhandlungen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen. Drie en twintigste Deel. Amsterdam 1883, pag. 1 ff.
29. Kölliker, A., Mikroskop. Anatomie, II. Bd., Erste Hälfte, Leipzig 1850.
30. Kölliker, A., Über das Ende der Wirbelsäule der Ganoiden und einiger Teleostier. Festschrift zur Feier des vierhundertjährigen Jubiläums der schweizerischen Universität Basel. Leipzig, W. Engelmann, 1860.
31. Kölliker, A., Über die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger andern Fische. Verhandlungen der physik.-mediz. Gesellschaft in Würzburg, Bd. X, 1860, pag. 193 ff.
32. Kölliker, A., Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier, insbesondere über die Wirbel der Lamnoidei nebst allgemeinen Bemerkungen über die Bildung der Wirbel der Plagiostomen. Denkschrift der Senkenbergischen Gesellschaft, Bd. V, Frankfurt 1864.
33. Kölliker, A., Kritische Bemerkungen zur Geschichte der Untersuchungen über die Scheiden der Chorda dorsalis. Verhandlungen d. physik.-medizin. Gesellschaft in Würzburg. Neue Folge, Bd. III, Würzburg 1872, pag. 336 ff.

34. Kowalewsky, A., Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus* nebst einem Beitrage zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbeltiere. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. XIII, 1877, pag. 181 ff.
35. Krause, W., Der Ventriculus terminalis des Rückenmarkes. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. XI, 1875, pag. 216 ff.
36. Krause, W., Die Retina. Internationale Monatsschrift für Anat. und Phys., Bd. V, 1888, pag. 132 ff.
37. v. La Valette St. George, Der Fischbrutapparat. 2. Auflage, Bonn, Max Cohen & Sohn (Dr. Cohen), 1887.
38. Lereboullet, M., Résumé d'un travail d'embryologie comparée sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'écrevisse. Annales des sciences naturelles. Quatrième série, T. I. Paris 1854, pag. 237 ff.
39. Leydig, Fr., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere. Frankfurt a. M. 1857.
40. List, J. H., Zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische (Labriden). Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XLV, 1887, pag. 595 ff.
41. Lotz, Ph., Über den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden, Cyprinoiden, Percoiden und Kataphrakten. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XIV, 1864, pag. 81 ff.
42. Lvoff, B., Vergleichend-anatomische Untersuchungen der Chorda und der Chordascheiden bei Fischen. Bulletin de la société impériale des Naturalistes de Moscou. Nouvelle série, T. I, Moscou 1887, pag. 227 ff. (russisch).
43. Lvoff, B., Vergleichend-anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheiden. Bulletin de la soc. imp. des Naturalistes de Moscou. Nouvelle série, T. I, Moscou 1887, pag. 442 ff. (Auszug der in demselben Bande erschienenen russischen Arbeit.)
44. Müller, H., Über Regeneration der Wirbelsäule und des Rückenmarkes bei Tritonen und Eidechsen. Frankfurt a. M. 1864.
45. Müller, J., Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1835.
46. Müller, W., Über den Bau der Chorda dorsalis. Beobachtungen des pathologischen Instituts zu Jena, in Jenaische Zeitschrift für Medizin und Naturwissenschaft, Bd. VI, 1871, pag. 327 ff.
47. Oellacher, J., Beiträge zur Entwicklung der Knochenfische nach Beobachtungen am Bachforelleneie. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXIII, 1873, pag. 1 ff.
48. Quatrefages, de, M. A., Mémoire sur le système nerveux et sur l'histologie de Branchiostome ou Amphioxus. Annales des sciences naturelles. Troisième série. Zoologie T. IV., 1845, Paris, pag. 197 ff.
49. Rabl, C., Theorie des Mesoderms II. Morphologisches Jahrbuch, pag. 65 ff.
50. Retzius, G., Einige Beiträge zur Histologie und Histochemie der Chorda dorsalis. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte 1881, pag. 89 ff.
51. Rosenberg, E., Über die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morphologisches Jahrbuch, Bd. I, 1876, pag. 83 ff.

52. Saint-Remy, G., Recherches sur la portion terminal du canal de l'épendyme chez les vertébrés. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie, Bd. V, 1888, pag. 17 ff.
 53. Salensky, W., Entwicklungsgeschichte des Sterlet (*Acipenser ruthenus*). Teil II. Postembryonale Entwicklung und Entwicklung der Organe. Arbeiten der Naturforscher-Gesellschaft bei der Kaiserl. Univers. Kasan, Bd. X, Lief. 2, 1880, pag. 394 ff. (russisch).
 54. Schmidt, V., Die Entwicklung des Hinterendes der Chorda dorsalis bei *Siredon pisciformis*. Inaug.-Diss. (Dorpat). St. Petersburg 1891.
 55. Schneider, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879.
 56. Schwarz, D., Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbeltiere. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 48, 1889, pag. 191 ff.
 57. Strasser, H., Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morpholog. Jahrbuch Bd. V, 1879, pag. 240 ff.
 58. Ziegler, H. E. und F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo*. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. XXXIX, pag. 56 ff.
-

Figuren-Erklärung der Tafeln XVI/XVII u. XVIII.

Die Figuren sind mit Ausnahme von Fig. 7 und 8 mit der Camera lucida von Nacet (Leitz) in der Höhe des Objekttisches gezeichnet. Fig. 7 und Fig. 8 sind mit dem Zeichenapparat von Abbe (Zeiss) gezeichnet worden.

Fig. 1. Schwanzende eines Embryo von *Pristiurus melanostomus*; 18 mm Gesamtlänge; Sublimat nach Bizzozero; Hämatoxylin in toto; schräger Sagittalschnitt; Schnittdicke 7,5 μ ; Leitz Ok. 1, Obj. 7, eingeschobener Tubus.

Ch Chorda dorsalis; *ph* eine näher zur Peripherie getroffene Strecke der Chorda; *cs* kutikuläre Chordascheide; *K* Kerne der hyalinen Chordazellen; *Rz* Rindenzellen der Chorda; *p.Z.* protoplasmatische Zellen des Chordaendes; *Rm* laterale Wand des Ventriculus terminalis des Rückenmarksröhres; *Z* Anlage von Hautzähnen; *Ep* Epidermis.

Fig. 2. Schwanzende eines Embryo von *Esox lucius* kurz vor dem Auschlüpfen; 6,5 mm Gesamtlänge; Sublimat nach Bizzozero; Hämatoxylin in toto; Medianschnitt; Schnittdicke 7,5 μ ; Leitz Ok. 3, Obj. 4, ausgez. Tubus.

Ch Chorda dorsalis; *h* hyaline Tropfen in den Chordazellen; *p.Z.* protoplasmatische Chordazellen; *cs* cuticuläre Chordascheide; *Rm* Rückenmarksröhr; *Ao* Aortenstrang (Oellacher); *Ep* Epidermis.

Fig. 3. Chordastab von *Esox lucius*; 12 mm Gesamtlänge; Sublimat nach Bizzozero; Hämatoxylin auf dem Objektträger; Sagittalschnitt; Schnittdicke 7,5 μ ; Leitz Ok. 1, Obj. 7, ausgezog. Tubus.

Ch hyaline Chorda; *Chst* Chordastab; *h* hyaline Tropfen im Chordastab; *Rz* protoplasmatische Rindenzellen der Chorda; *cs* cuticuläre Scheide; *Rm* Rückenmarksröhr.

Fig. 4. Schwanzende von *Trutta fario*; 13 mm Gesamtlänge; Chromessigsäure; Hämatoxylin in toto; Medianschnitt; Schnittdicke 7,5 μ ; Leitz Ok. 3, Obj. 3, ausgezog. Tubus.

Ch Chorda dorsalis; *Chst* Chordastab; *K* Kerne der hyalinen Chordazellen; *cs* cuticulare Chordascheide; *Ses* skeletogene Schicht; *Rm* Rückenmarksröhr mit dem Ventriculus terminalis; *G* Gefäss; *Ep* Epidermis.

- Fig. 5. Chordastab von *Trutta fario*; 16,5 mm Gesamtlänge; Chromessigsäure; Hämatoxylin in toto; Sagittalschnitt; Schnittdicke 7,5 μ ; Leitz Ok. 1, Obj. 7, ausgezogener Tubus.

Rz protoplasmatische Rindenzellen der Chorda; *hz* hyaline Chordazellen; *h* hyaline Tropfen in den Zellen des Chordastabes; *cs* cuticulare Chordascheide; *Ee* *Elastica externa*; *Rm* Rückenmarksröhr mit dem Ventriculus terminalis.

- Fig. 6. Chordastab von *Trutta fario*; 20,0 mm Gesamtlänge; Chromessigsäure; Hämatoxylin in toto; Sagittalschnitt; Schnittdicke 7,5 μ ; Leitz Ok. 3, Obj. 4.

Ch hyaline Chorda; *Chst* Chordastab; *Rz* protoplasmatische Rindenzellen der Chorda; *K* Kerne der hyalinen Chordazellen; *cs* cuticulare Chordascheide; *Rm* Rückenmarksröhr.

- Fig. 7. Chordastab von *Siredon pisciformis*, 27,5 mm Gesamtlänge; Flemmingsche Mischung 5 Stunden; Chromessigsäure 14 St.; alkoholisches Borax-Karmin; Medianschnitt; Schnittdicke 7,5 μ ; Zeiss Ok. 3, Obj. D.

Ch hyaline Chordazellen; *K* Kerne der hyalinen Zellen; *Rz* Rindenzellen der Chorda; *Chst* Chordastab; *cs* cuticulare Scheide; *Az* Zellen der äusseren Scheide; *Bz* Bindegewebszellen; *M* Mitosen; *Rm* Rückenmarksröhr; *Ac* *Arteria caudalis*.

- Fig. 8. Chordastab mit beginnender Gliederung von *Siredon pisciformis*; 27,0 mm Gesamtlänge; Behandlung und Färbung wie vorhin; Sagittalschnitt; Schnittdicke 7,5 μ ; Zeiss Ok. 3, Obj. A.

Ch hyaline Chordazellen; *K* Kerne der hyalinen Zellen; *cs* cuticulare Scheide; *Chst* Chordastab; *a* ein dem Wirbelkörper entsprechendes Segment des Chordastabes; *b* zwischen 2 Segmenten gelegene Strecke; *Rm* Rückenmarksröhr.

- Fig. 9. Schwanzende eines fast reifen Embryos von *Lacerta vivipara*; ungefähre Gesamtlänge 36 mm; Chromsäure $\frac{1}{4}\%$; Hämatoxylin in toto; Sagittalschnitt; Schnittdicke 7,5 μ ; Leitz Ok. 1, Obj. 7, ausgezogener Tubus.

Ch Chorda; *cs* cuticulare Scheide; *Chst* Chordastab; *G* Gefässe; *Ep* Epidermis.

- Fig. 10. Schwanzende eines Embryo von *Gallus domesticus* vom 8. Bebrütungsstage; Sublimat nach Bizzozero; Borax-Karmin in toto; Sagittalschnitt; Schnittdicke 7,5 μ ; Leitz Ok., Obj. 7, eingeschob. Tubus.

Ch Chorda dorsalis; *Chst* Chordastab; *h* hyaline Tropfen im Chordastab; *cs* cuticulare Scheide; *Ses* skeletogene Schicht; *Rm* Rückenmark; *Ep* Epidermis.

Fig. 11. Schwanzende eines Embryo von *Mus musculus*; Vorderhirn-Steisslänge 22 mm; Chromessigsäure; Borax-Karmin in toto; Frontalschnitt; Leitz Ok. 1, Obj. 7, eingeschob. Tubus.

Ch Chorda; *Chst* Chordastab; *h* hyaline Tropfen im Chordastab; *cs* cuticulare Scheide *a* eine Stelle, auf der die Chordaoberfläche flach längs der Scheide getroffen ist; *Ep* Epidermis; *G* Gefäss.

Fig. 12. Teil eines Querschnittes durch einen Embryo von *Pristiurus melanostomus*; 18 mm Gesamtlänge; Sublimat nach Bizzozero; Hämatoxylin in toto; Leitz Ok. 1, Obj. 7, ausgezogener Tubus.

Ch Chorda; *Rz* Rindenzellen der Chorda; *cs* cuticulare Scheide; *ee* *Elastica externa*; *ob* obere Bogenanlage; *Z* der Chorda dicht anliegende Zellen, die in die Zellen der Bogenanlagen übergehen; *Rm* Rückenmark.