Ueber das Schuppenkleid der Teleosteer.

Von

Albrecht Hase aus Schmölln (S.-A.).

Hierzu Tafel XXXVIII—XL und 26 Figuren im Text.

Einleitung.

Vorliegende Untersuchungen begann ich im Wintersemester 1905/06 im Zoologischen Institut zu Halle a. S. unter Leitung von Herrn Prof. Dr. Grenacher. Das Kapitel über die Struktur und Form der Teleosteerschuppe ist der Hauptsache nach dort entstanden.

Im Sommersemester 1906 siedelte ich nach Jena über, wo sich Herr Prof. Dr. H. E. Ziegler meiner in der liebenswürdigsten Weise annahm. Ihm verdanke ich vielfache Anregungen und Ratschläge bei der weiteren Auffassung der Arbeit. Auf Anraten von Herrn Prof. H. E. Ziegler wandte ich mich auch mehr der entwickelungsgeschichtlichen und vergleichend-morphologischen Richtung zu und gelangte so zu neuen und theoretisch interessanten Ergebnissen in Bezug auf die Ontogenie und Phylogenie der Beschuppung.

Es ist mir ein Bedürfnis, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. H. E. Ziegler, auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen für das rege Interesse, welches er meiner Arbeit bis zum Schluß entgegengebracht hat.

Die gesamte Darstellung ist in folgende Abschnitte gegliedert. Zunächst war eine genaue Einsichtnahme der recht zahlreichen Literatur[1]) nötig, um die bisher von den Bearbeitern dieser Frage gewonnenen Resultate kennen zu lernen und miteinander zu vergleichen. Das erste Kapitel enthält daher die Historische Betrachtung der Schuppenfrage.

Ferner war mir von großer Wichtigkeit, die Form und Struktur der typischen Teleosteerschuppen genau klarzulegen,

1) Siehe Anhang I.

was in dem zweiten Kapitel geschehen ist. Da die recht komplizierte Struktur für sich allein betrachtet, schwer, ja fast gar nicht verständlich ist, so mußte ich die Ontogenie und Phylogenie der Schuppe heranziehen und kam dadurch auf ein noch recht umstrittenes Gebiet. Die ontogenetische Entwickelung habe ich im dritten Kapitel behandelt, während der Phylogenie das letzte (fünfte) Kapitel gewidmet ist. Die von mir gefundene und eingehender beschriebene segmentale Anordnung der Schuppen ist im vierten Kapitel behandelt worden. Diesem sowie dem zweiten Kapitel sind zur Erläuterung eine Reihe von Textfiguren[1]) beigegeben worden, welche, wo nichts ausdrücklich bemerkt ist, sämtlich Originalfiguren sind. Die Tafeln gehören zum zweiten und dritten Kapitel.

Was nun das Material anbelangt, so habe ich marine und Süßwasserfische verwandt. Von ersteren wurden Gobius Jodzo L., Mugil cephalus L., Sargus annularis L., Sciaena umbra L. (Corvina nigra Salv.), Mullus barbatus L., Blennius tentacularis Brünn, Cyprinodon (Lebias Cuv.) calaritanus Cuv., Belone acus Risso untersucht, sämtlich während meines Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Triest in Oesterreich. Herrn Prof. Dr. Cori bin ich für die Liebenswürdigkeit, mit der er mir das Material des Institutes zur Verfügung stellte, zu großem Danke verpflichtet.

Von Süßwasserformen benutzte ich Salmo salar L., Salmo fario L., Cyprinus carpio L., Cyprinus rex cyprinorum L., Carassius carassius L. (Carassius vulgaris Nils.), Tinca vulgaris Cuv., Leuciscus rutilus L., Leuciscus erythrophthalmus L., Abramis blicca L., Gasterosteus aculeatus L., Perca fluviatilis L., Acerina cernua L.

Als Vertreter der Ganoiden zog ich Lepidosteus (Lepisosteus) osseus L., Polypterus bichir Geoffr., Amia calva L. heran, jedoch mußte ich mich hier auf die äußere Betrachtung beschränken, da mir nur die Sammlungsexemplare des Zoologischen Institutes zu Jena zur Verfügung standen.

Besonders verwandte ich zu meinen Untersuchungen Salmo fario und Leuciscus rutilus. Dies hatte verschiedene Gründe. Erstens beziehen sich die Angaben früherer Autoren betreffs der Ontogenie der Schuppen zunächst auf die Forelle; sie mußte also bei der Nachprüfung ihrer Resultate unbedingt herangezogen werden. Zweitens be-

1) Die Figuren im Text sind durchlaufend numeriert und als „Textfig.“ bezeichnet. Die Tafelfiguren sind ebenfalls durchlaufend numeriert und einfach als „Fig.“ bezeichnet.

kommen die Salmoniden relativ spät ihr Schuppenkleid. Man findet daher an ein und demselben Individuum alle möglichen Stadien der Schuppenentwickelung, ein Umstand, der sehr zur Erleichterung des Studiums beiträgt. Drittens endlich ist die Haut bei Salmo fario auch im Jugendstadium ziemlich dick und läßt sich ungleich besser schneiden als die von Leuciscus rutilus. Letztere Art stand mir in reicher Anzahl in allen Größen (1—25 cm) aus der Saale bei Jena zur Verfügung. Von Salmo fario erhielt ich von Herrn Oberförster a. D. Riehm (Fischzuchtanstalt Scheibe in Schwarzburg) eine Sendung zu vorliegendem Zwecke als Geschenk. Die Größe betrug 3—10 cm. Herrn Oberförster Riehm spreche ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank aus.

Methoden. Als Fixierungs- und Erhärtungsmittel benutzte ich Alkohol absol., Formol 4-proz. und 10-proz. (die Einwirkung durfte aber keine zu lange sein), Pikrinessigsäure und Chromesssigsäure. Am besten hat sich Formol mit Nachbehandlung in 5-proz. wässeriger Alaunlösung und Alkohol absol. bewährt. Soweit Entkalkung nötig war, verwandte ich Salpetersäure 5-proz. in Aq. dest. und schweflige Säure 10-proz. in Aq. dest., ferner auch Salzsäure 5-proz. in alkoholischer Lösung. Um die durch die Säure hervorgerufene Quellung wieder auszugleichen, wurde mit 5-proz. Alaunlösung nachbehandelt. Leider zerreißen die entweichenden Kohlensäureblasen die Gewebe sehr leicht, und man erhält unklare Bilder. Wenn es sich darum handelte, die Struktur der Schuppen kennen zu lernen, wurde nicht entkalkt. Wie sollte man auch ein genaues Bild von der Struktur erhalten, wenn man die anorganische Substanz, die ja die Hälfte der Masse der Schuppen ausmacht, entfernt!

Bei Macerationen bediente ich mich der Kalilauge (2-proz.) heiß oder kalt, sowie einfach nur kochenden Wassers. Letzterem möchte ich den Vorzug einräumen.

Von der großen Zahl der Färbemittel habe ich meistens nur zwei verwandt, welche mir sehr gute Dienste geleistet haben. Es sind dies Hämatoxylin nach Delafield und Formaldehydalaunkarmin. Ferner färbte ich noch mit Boraxkarmin (nach Grenacher in alkoholischer und wässeriger Lösung), Karbolxyloleosin, Methylenblau nach Ehrlich und Bleu de Lyon. Fast durchgängig wandte ich Stückfärbung an und erzielte auch recht gute Erfolge.

Als Durchgangsmedien wurden Terpentin, Nelkenöl und Xylol benutzt. Von Einschlußmitteln kamen in Frage: Kanadabalsam, Damarlack, sowie Glycerin, letzteres mit Aq. dest. im Verhältnis 1 : 1 gemischt.

Dünnschliffe stellte ich durch Schleifen mit Smirgelpapier oder kanadischem Marmor her. Ersteres schleift viel rascher, hat aber den großen Nachteil, daß die feinen Smirgelkörnchen sehr schwer aus dem Präparat zu entfernen sind. Dieser Uebelstand fällt bei kanadischen Marmor weg, dafür ist das Schleifen damit aber recht zeitraubend.

Die großen Schuppen von Cyprinus rex cyprinorum, welche ein klassisches Objekt zum Studium der Struktur sind, schnitt ich zwischen Holundermark mit dem Rasiermesser. Das Schneiden mit dem Mikrotom war bei Objekten mit großen Schuppen oft sehr schwierig, da sich die Stücke in geschmolzenem Paraffin verkrümmten und außerordentlich hart wurden. Eine Orientierung im mikroskopischen Bilde wurde teilweise dadurch unmöglich. Gute Schnittserien erhielt ich von Salmo fario, Leuciscus rutilus, Tinca vulgaris und Abramis blicca.

I. Kapitel.

Historische Betrachtung der Schuppenfrage.

Bei der großen Literatur über die Schuppen der Fische war es nötig, eine Sichtung vorzunehmen. Es mußte aus der Fülle der aufgehäuften Details das herausgesucht werden, was zur tatsächlichen Erkenntnis, zur Förderung und Lösung der Frage beigetragen hat. Theorien, die früher Geltung gehabt hatten, wurden durch die Untersuchung nachfolgender Autoren hinfällig und mußten durch bessere ersetzt werden. Zur leichteren Uebersicht habe ich die lange Reihe von Jahren, in denen sich Forscher mit Schuppenstudien befaßten, in 3 Perioden eingeteilt, welche gleichzeitig die drei verschiedenen Arten der Behandlung dieser theoretisch so wichtigen Frage zum Ausdruck bringen [1]).

Erste Periode.

Die ersten Angaben über Fischschuppen finden wir schon in den Werken der Zoologen des 17. Jahrhunderts. Man sieht also, daß die „Schuppenfrage“ mehr als 250 Jahre die Forscher beschäftigt hat. Diesen langen Zeitraum zerlegen wir, wie oben angedeutet, in 3 Perioden, welche natürlich nicht scharf abgegrenzt sind, sondern Uebergänge zeigen.

---

1) Die Autoren sind nach den Jahreszahlen der Publikation der betreffenden Abhandlungen zitiert. Siehe das ausführliche Literaturverzeichnis Anhang I.

Die erste Periode möchte ich von 1656—1834 rechnen oder, mit anderen Worten, vom Erscheinen der Abhandlung von Petrus Borellus „de squamis“ bis zu dem berühmten Werk von Agassiz „Recherches sur les poissons fossiles“, 1834.

Mit weit geringeren Hilfsmitteln als in der Neuzeit ausgerüstet, mußte man sich zumeist auf eine äußerliche Betrachtung der Schuppen beschränken. Man beschrieb weitläufig die Formen der Schuppen, ohne das Wesentliche zu treffen. Ein Fehler fast aller Autoren der ersten Periode war es, daß sie die Schuppen den Federn und Haaren der übrigen Wirbeltiere homolog betrachten, wie es schon Aristoteles getan.

Gehen wir nun zu den einzelnen Autoren selbst über. Der erste, bei dem wir über die Form der Schuppen etwas finden, ist der schon vorhin erwähnte Petrus Borellus (1656); er berichtet uns: „Squamae piscium apparent, si aspiciantur, lineis orbicularibus multis distinctae, et in parte, qua cuti adhaerent, radiis ac punctis multis transcurrentibus divisae.“ Die Abbildungen sind aber noch recht unvollkommen, ebenso wie diejenigen von Hooke (1667), der über die Anordnung sagt, sie sei „dachziegelartig“, ein sehr passender Ausdruck, welcher heute noch gebraucht wird. Ueber das Wachstum macht Leeuwenhoek (1685) Bemerkungen. Seine erste Ansicht, daß um die alte Schuppe ein Zuwachskreis sich bilde, korrigiert er später selbst und läßt eine neue, größere Schuppe unter der alten entstehen, die dann mit dieser verwächst. Die konzentrischen Linien waren nach ihm also Zuwachsstreifen.

Auf dem Standpunkte dieser Autoren blieb man lange Zeit stehen, und ihre Ansichten übernahmen ohne kritische Prüfung die meisten ihrer Nachfolger. Schaeffer (1761) und Ledermüller (1764) liefern fast nur Kopien von Leeuwenhoek, ohne selbständig weiterzuforschen. Angaben über Schuppen macht auch Réaumur (1716). Unter anderem betrachtet er die Silbersubstanz an der Unterseite der Schuppen (heute hat man sie als Guaninkristalle erkannt) als zur Schuppe selbst gehörig, ein Irrtum, der erst viel später aufgeklärt wurde. Roberg (1717) und Broussonet (1787) beschäftigten sich zum ersten Male mit den besonderen Schuppenformen, wie man sie beim Aal, Ammocoetes, Cepola u. a. gefunden hatte. Da beide aber nicht vergleichend-anatomisch vorgingen, so erheben sich ihre Abhandlungen nur auf das Niveau von Detailarbeiten. Hervorgehoben zu werden verdient die Arbeit von Petit (1733), welche aber noch 1873 Baudelot als unwichtig (sans im-

portance) bezeichnete. Petit fand nämlich, daß die Schuppen beim Karpfen segmental angeordnet seien. Diese Angabe ist völlig richtig, um so mehr ist es zu verwundern, daß sie bis heute fast völlig außer acht gelassen wurde.

Fontana (1781) entdeckte die sogenannten Schuppenkörperchen zuerst, aber auch diese Entdeckung blieb unberücksichtigt, bis 1831 Mandl diese Gebilde von neuem fand und ausführlich beschrieb.

F. P. v. Walther (1807), Lavagna (1812), C. Mayer (1819) und Meckel (1828) lehrten noch die Zusammengehörigkeit von Schuppen und Haaren. Richtig erkannte aber schon v. Walther, daß Schuppen und Zähne eine genetische Einheit bilden. Nur Fox hob, leider vergeblich, zum erstenmal die Aehnlichkeit zwischen Knochen und Schuppen hervor. Ehrenberg (1833) beschäftigte sich ebenfalls mit Schuppenstudium, verfiel aber auch in den Irrtum wie Réaumur, indem er die Silbersubstanz als einen Teil der Schuppen ansah und dementsprechend beschrieb.

Heusinger (1823) versuchte die Schuppen systematisch zu verwerten und klassifizierte danach die Fische, wie folgt:

1) Fische ohne Schuppen.
2) Fische mit kleinen Schuppen.
3) Fische mit typischen Schuppen.
4) Fische mit am Rand gezähnelten Schuppen.
5) Fische mit Knochenschuppen.
6) Fische mit Knochenplatten.

In ihm haben wir einen Vorläufer von Agassiz, welcher den Gedanken weiter ausbaute und einheitlicher durchführte als Heusinger. Einen Rückschritt gegen die eben erwähnte Arbeit von Heusinger bedeuten diejenigen Kuntzmanns (1824 und 1829). Er klassifizierte nur die Schuppenarten, ohne sie in Beziehung zu den Fischen selbst zu setzen. Seine 7 Schuppenklassen sind:

1) häutige Schuppen,
2) halbhäutige Schuppen,
3) einfache Schuppen,
4) gezeichnete Schuppen,
5) gefelderte Schuppen,
6) gestachelte Schuppen,
7) gedornte Schuppen.

Ueberblicken wir die ganze Periode nochmals, so finden wir, daß man über die Befunde der allerersten Autoren nicht viel hinausgekommen war. Alle Arbeiten dieser Periode haben für uns daher nur historisches Interesse. Die Anregung von Fox, die Schuppen vergleichend histologisch zu betrachten, blieb so gut wie unbeachtet. Der Gedanke Heusingers, die Schuppen systematisch

zu verwerten, wurde erst 10 Jahre später von Agassiz wieder aufgenommen und ausgebaut. Vor allem aber vermissen wir Arbeiten, die Plakoid- und Ganoidschuppen speziell behandeln. Dem Studium dieser Formen widmete man sich erst in der nun zu behandelnden zweiten Periode.

Zweite Periode.

Diese Periode datiere ich von 1834—1874 oder vom Erscheinen der klassischen Arbeit von Agassiz „Recherches sur les poissons fossiles" bis zu den Studien von O. Hertwig über die Plakoidschuppen.

Durch Agassiz wurden ganz neue Bahnen eingeschlagen, und zahlreiche Forscher begannen sich mit dieser Materie eingehend zu befassen. Der Gedanke von Agassiz, die Schuppen systematisch zu verwerten, ist, wie wir ja gesehen, nicht völlig neu. Allein durch die Art der Durchführung wurde er maßgebend für die ganze zweite Periode. Die lebhaften Kontroversen über dieses Thema förderten ein reiches Tatsachenmaterial zu Tage.

Agassiz unterschied bekanntlich 4 Schuppenarten, und zwar: 1) Placoid-, 2) Ganoid-, 3) Cykloid-, 4) Ktenoidschuppen. Danach teilte er die Klasse der Fische in 4 entsprechende Ordnungen. Auch fand er schon, daß die Belegknochen des Schädels und die Schuppen mit einer harten, glänzenden Schicht („Schmelz") überzogen seien. Besonders empfahl er das Studium der Struktur recenter Schuppen. Irrtümlich hielt Agassiz die Schuppen für ein horniges und kalkiges Sekret der Epidermis und sagt darüber: „Elles (die Schuppen) sont formées de lamelles ou de feuillets cornés ou calcaires, superposés les uns les autres et qui sont sécrétés à la surface du chorion."

Wenige Jahre später publizierte Mandl (1839 und 1840) seine umfangreichen Arbeiten, und ihm verdanken wir die ersten genauen histologischen Beschreibungen von Teleosteerschuppen. Betreffs einiger Punkte kam er mit Agassiz (1840) in heftigen Streit. Die von Mandl eingeführten Bezeichnungen für die einzelnen Teile der Schuppen sind heute noch in Gebrauch, weshalb ich sie gleich hier anführen will. Mandl bezeichnete die Radialfurchen als Längskanäle (canaux longitudinaux), die Mitte der Schuppe als Zentralfeld (foyer), die konzentrischen Linien als Zelllinien (lignes cellulaires). Die nach ihm benannten, aber schon früher von Fontana (1781) gefundenen Schuppenkörperchen (Mandlschen Körperchen) hielt er irrtümlicherweise

für die Bildungszellen der Schuppen. Die ganze Schuppe sah Mandl als etwas Knorpel- und Knochenartiges an, dessen Hauptbildungszone die Mitte (das Zentralfeld oder foyer also) sei. Die Zähnchen der Ktenoidschuppen wurden von ihm als selbständige, primäre Gebilde aufgefaßt. Mandl unterschied auch zwei Schuppenschichten, eine obere homogene und eine untere mehr fibrilläre.

Seinen Ansichten widersprach Agassiz (1840) in einer neuen Abhandlung. Ganz richtig hatte er erkannt, daß wir es bloß mit Längsfurchen, nicht mit Längskanälen (wie Mandl meinte) zu tun haben. Das „foyer" war nach seiner Ansicht gerade der älteste Teil der Schuppe. Zwei Schichten konnte er auch nicht feststellen, sondern nur eine. Die Schuppenkörperchen waren nach Agassiz' Meinung als rudimentäre Lamellen anzusehen. Die vielen strittigen Punkte beider Autoren sind dann erst nach und nach aufgeklärt worden.

Die Arbeit von Peters (1841), dem nächsten Bearbeiter der Schuppenfrage, ist von einiger Wichtigkeit. Schließt er sich auch im großen und ganzen an Agassiz an, so ist er doch der erste, welcher die Schuppen richtig als Coriumgebilde auffaßte. Er sagt darüber: „Sie liegen nicht in der Epidermis, können also auch keine hornige Sekretion derselben sein."

Obige Tatsache ist bis heute als richtig anerkannt worden, und nur ein einziger Autor (Klaatsch 1894 und 1895) hat später nochmals versucht, die Schuppen aus der Epidermis abzuleiten.

Ganz im Sinne von Agassiz, die Schuppen als systematische Merkmale zu verwerten, sind die Arbeiten von Vogt (1842 und 1845), sowie die von Dareste (1850) geschrieben. Ersterer vertrat auch noch die Ansicht, daß die Schuppen in besonderen Taschen (poches épithéliales) entstünden.

Nachverzeichnete Autoren beschäftigten sich vorzugsweise mit dem Studium der Schuppenstruktur. Vor allem studierte man eifrig die Hautossifikationen der Ganoiden und Placoiden. So entstanden die großen und trefflichen Arbeiten von Williamson (1849 und 1851), Siebold und Stannius (1849), Leydig (1854), Huxley (1859), Hannover (1868), Brackel (1858) und Reissner (1859). Besonders durch Williamson wurde die morphologische und histologische Kenntnis der Schuppen sehr gefördert. Auch befaßte er sich, nach dem Beispiel, das Agassiz gegeben, mit dem Studium fossiler Fischschuppen. Den recenten Ganoidenschuppen schrieb er eine eigentümliche Schicht zu, die von ihm „Ganoin" genannt wurde. Der Mangel der prismatischen Struktur war ihm

das Charakteristische daran. Diese Ganoinschicht stellte Leydig (1854) in Abrede. Die Beobachtungsfehler, welche Leydig dabei begangen, wies Reissner (1859) nach. Ersterer hatte nämlich in Salzsäure entkalktes Material verwandt, wodurch die Ganoinschicht zerstört worden war.

Williamson, Joh. Müller (1844) und Steenstrup (1861) waren auch schon von der genetischen Einheit der Schuppen und Zähne der Selachier überzeugt, allein den exakten Beweis hierfür auf Grund embryologischer Befunde zu erbringen, blieb später O. Hertwig vorbehalten. Williamson führte auch den Ausdruck Hautzahn (dermal teeth) in die Literatur ein und bezeichnete damit speziell die Schuppen der Selachier.

Joh. Müller (1844) war ferner der erste, der gegen Agassiz Front machte. In seiner berühmten Abhandlung „Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden" betonte er ausdrücklich, daß man nicht die Schuppen allein zur Bestimmung und Abgrenzung einer Gruppe verwenden dürfte.

Recht interessant ist auch die von Steenstrup (1861) gemachte Entdeckung, daß die Placoidschuppen ständig gewechselt werden, während dies bei Ganoid-, Cykloid- und Ktenoidschuppen nicht mehr der Fall ist. Williamson (1851) widmete sich dann auch dem Studium der Teleosteerschuppe und zog an der Hand seiner Befunde Vergleiche zwischen der Knochen- und Schuppenstruktur. Aehnliche Intentionen verfolgten später Leydig (1851, 1852, 1857), Steeg (1857), Kölliker (1858), Gegenbaur (1867), Wenzel (1868), Salbey (1868) und Kollmann (1873).

Beschreibungen von abweichenden Schuppenformen geben Dareste (1850), der sich mit den Schuppen der Plectognathen beschäftigte, und Hollard (1853 und 1857), welcher die Hautverknöcherungen der Balistiden und Ostracioniden zum Gegenstand seiner Darstellungen machte. Da allgemein vergleichende Gesichtspunkte nur wenig erörtert werden, so haben diese Arbeiten geringes allgemeines Interesse.

Ueber die Entstehung der Schuppen besitzen wir aus dieser Periode nur sehr unvollkommene Angaben, vor allem wurde die Embryologie völlig vernachlässigt. Bemerkungen über die Art der Entstehung von Schuppen haben wir zwar von Vogt (1842), Leydig (1851 und 1852), Hannover (1868) und Baudelot (1873). Welche Vorgänge bei der Schuppenbildung stattfinden, wurde aber nicht aufgeklärt, denn die damals üblichen Methoden genügten zur Lösung dieser Frage noch nicht. Erst O. Hertwigs Arbeiten

sind auch hierin bahnbrechend gewesen. Baudelot (1873) schrieb die Entstehung der Schuppen Anhäufungen von Kalkkörperchen allein zu, ähnlich wie es vor ihm Leydig getan hatte. Vaillant (1872) verfiel wiederum in den Irrtum früherer Autoren, indem er die Zähnchen der Ktenoidschuppen für epidermoidale Gebilde erklärte.

Ganz verfehlt muß ich die Ansicht von Blanchard (1866) nennen, welcher den Schuppen eine respiratorische (!) Funktion zuschrieb.

Von dem Gedanken von Agassiz ausgehend, die Schuppen auf ihren systematischen Wert hin zu prüfen, war man nach und nach zu einer morphologisch-histologischen Betrachtung der Schuppen gekommen. Nach Einsicht der komplizierten Struktur suchte man der Ontogenie näher zu kommen. Allein darin waren die Autoren wenig glücklich. Weit fruchtbarer erwies sich der Gedanke, Vergleiche zwischen Zähnen und Schuppen einerseits und Schuppen und Knochen andererseits zu ziehen. Besonders Leydig (1851, 1852, 1857), später Gegenbaur (1867), Wenzel (1868), Kölliker (1858) und Vrolik (1873) dehnten ihre Untersuchungen nach dieser Seite hin aus. Die Arbeiten eben genannter Forscher führen uns schon in die dritte Periode. Die ontogenetischen und phylogenetischen Verhältnisse der Schuppen aufzuklären, blieb der nun zu behandelnden dritten Periode vorbehalten.

Dritte Periode.

Von Gegenbaur war der Gedanke ausgegangen, die verschiedenen Schuppenformen vergleichend-anatomisch zu betrachten und vor allem die ontogenetischen Befunde mitheranzuziehen. Durch diese Methode gedachte Gegenbaur die theoretisch so wichtige Frage: wie verhalten sich die Selachier- und Ganoidschuppen zu denen der Teleosteer? endlich zu lösen. Seinen Nachfolgern ist die Lösung zum guten Teil gelungen, indem sie seine Intentionen verfolgten. Auf Gegenbaurs Veranlassung begann Oskar Hertwig (1874) sich mit der Frage zu beschäftigen. Die Resultate seiner Studien liegen in vier Abhandlungen vor. Von dem Erscheinen der ersten dieser Arbeiten im Jahre 1874 datiere ich die dritte Periode in der Schuppenforschung.

O. Hertwig wies exakt das nach, was vor ihm schon Williamson, Joh. Müller und Steenstrup vermutet hatten, nämlich daß die Zähne und Schuppen der Selachier eine genetische Ein-

heit bilden. Auf Grund seiner Untersuchungen des Schuppenkleides der Selachier kam O. Hertwig zu folgenden Resultaten:

Die Placoidschuppe besteht aus 3 nach Bau und Entwickelung differenten Schichten: a) aus dem „Schmelz", der epidermoidaler Herkunft ist, b) aus dem Dentin, welches von mesodermalen Cutiszellen abstammt, und c) aus der Basalplatte, die sich von verknöcherten, tieferen Cutisschichten herleitet.

In drei weiteren Abhandlungen, betitelt: „Ueber das Hautskelett der Fische" (1876, 1879, 1882), beschäftigt sich O. Hertwig mit vergleichenden Studien über die Hautossifikationen. Er fand unter anderem, daß die Schuppen der Ganoiden aus der Verschmelzung von Plakoidschuppen abzuleiten seien. Ferner beschreibt O. Hertwig eingehend die sehr abweichenden Schuppenkleider der Siluroiden, Plectognathen, Pediculaten, Centriscidae und Triglidae. Diese Formen sind, erklärte er, durch einseitige Reduktion oder Weiterbildung resp. durch Verschmelzung aller Art der ursprünglichen Schuppen entstanden. Er verbindet so in mehreren Punkten die Selachierschuppe mit der Teleosteerschuppe. Die typische Teleosteerschuppe, wie wir sie bei den Physostomen finden, ließ er außerhalb seiner Betrachtungen.

Weniger nach allgemeinen Gesichtspunkten abgefaßt sind die Arbeiten von Carlet (1879), Jourdain (1881), von Bennecke (1882) und Schaeff (1886), welche mehr Einzelheiten hervorheben. Wiedersheim (1880) und Günther (1871 und 1880) zogen auch zum ersten Male die Schuppen der Dipnoer in den Kreis der allgemeinen Betrachtung, welche vorher von Agassiz und Kölliker nur der Form nach beschrieben worden waren.

Joh. Walther (1882) griff das Thema von Vrolik (1873) „Ueber den genetischen Zusammenhang von Deckknochen und Hautzähnchen" wieder auf und zeigte, daß auch beim Hecht die Belegknochen von Hautzähnchen abzuleiten sind, welche die größte Aehnlichkeit mit denen der Plakoiden haben. Ferner konnte er für Lachs und Forelle nachweisen, daß ein Teil der Belegknochen des Kopfes ebenfalls von solchen Hautzähnen abstammt, oder in anderen Worten, er erbrachte den Beweis, daß die Belegknochen des Fischschädels phylogenetisch aus Hautossifikationen hervorgegangen sind.

Die große umfassende Arbeit von Klaatsch (1890) sowie die kleinere von Hofer (1889) sind ganz im Sinne Gegenbaurs abgefaßt. In manchen Punkten weichen beide Autoren voneinander

wesentlich ab. Auf die Abhandlung von Klaatsch muß ich mit einigen Worten eingehen. Er beschäftigte sich mit allen 4 Schuppenarten, besonders auch mit deren Entwickelung. Diejenigen Zellen, welche die Schuppen selbst bilden, nannte er Skleroblasten, eine Bezeichnung, die sich völlig in die Literatur eingebürgert hat. Ich werde sie in Zukunft gleichfalls beibehalten. Nach Feststellung der ontogenetischen Tatsachen wurden von ihm unter Berücksichtigung der fertig ausgebildeten Formen die Cykloid- resp. Ktenoidschuppen aus denen der Selachier und Ganoiden abgeleitet. Er kam zu dem Resultat: „Die Cykloidschuppe ist polyphyletischen Ursprunges“ (l. c. p. 225). Klaatsch ging von den Selachierschuppen aus und setzte „die Ganoidschuppe der Placoidschuppe homolog, und zwar der Basalplatte in ihren tieferen Teilen; die Ganoinschicht entspricht nach ihm dem oberflächlichen Teil der Basalplatte“ (l. c. p. 155). Weiter setzte er die Teleosteerschuppe den Ganoidschuppen „homodynam“. Sie entspricht dem oberflächlichen Teil der Basalplatte einerseits und „den am meisten nach außen gelegenen Teilen“ der Ganoidschuppe andererseits (l. c. p. 196). Ferner folgerte er: „jede Teleosteerschuppe entspricht einer Plakoidschuppe“ (p. 174), „ihr Zentrum entspricht dem Punkte, wo einmal ein Stachel sich erhob“ p. 176). Ferner untersuchte Klaatsch die Dipnoerschuppen, sowie die von Ichthyophis und verknüpfte beide hypothetisch mit der Ganoidschuppe. Auf die eben erwähnte Arbeit von Klaatsch werde ich im speziellen Teile noch öfters zurückzukommen haben.

Hofer (1889) zieht besonders Cykloid- und Ktenoidschuppen in den Kreis seiner Betrachtungen. Von ihm stammt der Ausdruck „Hyalodentin“ (l. c. p. 107) für die obere homogene Schicht der Teleosteerschuppe, ich übernehme ihn von demselben. Leider gibt Hofer zu seinen Ausführungen keine Abbildungen.

Von besonderer Wichtigkeit ist der Befund Nickersons (1893), daß auch die Ganoidenschuppe in ihrer Entwickelung ähnliche Stadien durchläuft, wie die phylogenetisch ältere Placoidschuppe. Er faßt die Ganoidenschuppe auf als sehr stark entwickelte Basalplatte der Placoidschuppe, die mit rudimentären Zähnchen besetzt ist (l. c. p. 133).

In erneuten Untersuchungen versuchte Klaatsch (1894 und 1895) die Skleroblasten, und damit die Hautossifikationen überhaupt, aus dem Ektoderm abzuleiten. Für die Placoidschuppen kommt er zu dem merkwürdigen Resultate: „Die Skleroblasten leiten sich vom Ektoderm ab. Sie gehen aus der tiefen Ektoderm-

schicht hervor, aus demselben Material, welches das Schmelzepithel liefert"[1]) (p. 179), an anderer Stelle behauptet er, „daß die Skleroblasten, welche den Dentinkegel und die Basalplatte liefern, ausgewanderte Ektodermzellen sind"[1]) (p. 164). Für die Teleosteerschuppen folgert er das nämliche: „eine erneute Durchsicht zeigt mir sehr deutlich die ektodermale Herkunft der Skleroblasten auch hier[1]) (p. 212).

Eine zweite Arbeit von Klaatsch (1895) behandelt nochmals die Herkunft der Skleroblasten. Danach sollen diese sogar im Anschluß an Hautsinnesorgane entstanden sein, die er demgemäß als „Neuroskleralanlagen"[2]) (p. 133) bezeichnet.

Seinen Irrtum bezüglich der Placoidschuppen wiesen ihm Röse (1897)[3]), Rabl (1894)[4]), R. G. Harrison (1895)[5]) und Keibel (1894) nach. Auch ich kann Klaatsch in Bezug auf die ektodermale Herkunft der Skleroblasten bei den Teleosteern nicht beistimmen, in dem nächsten Kapitel werde ich meine Ansicht genauer begründen.

Die Schuppen fossiler Ganoiden machte Scupin (1896) zum Gegenstand seiner Untersuchungen.

Ueber Teleosteerschuppen besitzen wir dann noch einige Arbeiten neueren Datums von Ussow (1897), Thomson (1902), Tims (1902 und 1905) und Brown (1903). Meist sind es jedoch Arbeiten über spezielle Gebiete, worin allgemeine Gesichtspunkte wenig erörtert werden. Ussow untersuchte die Entstehung der Schuppen bei der Gattung Cobitis. Merkwürdigerweise geht er mit keinem Wort auf die Skleroblastentheorie von Klaatsch ein, sie scheint ihm völlig unbekannt zu sein.

In seinen Befunden weicht er von Klaatsch und Hofer ziemlich ab. Tims (1902 und 1905) beschäftigte sich mit dem Schuppenkleid der Gadiden. Seine Darstellungen sind manchmal etwas unklar, so spricht er von Plakoidschüppchen auf den Ktenoid-

1) H. Klaatsch, Ueber die Herkunft der Skleroblasten. Morphol Jahrb., Bd. XXI, 1894.

2) H. Klaatsch, Ueber die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm. Anat. Anz., Bd. X, Ergänzungsheft, 1895.

3) C. Röse, Ueber die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. XIV, 1897.

4) C. Rabl, Ueber die Herkunft des Skelettes. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. Straßburg 1894.

5) R. G. Harrison, Ectodermal or mesodermal origin of the scales Teleosts. Anat. Anz., Bd. X, 1895.

schuppen, er meint damit die kleinen Zähnchen am Hinterrande derselben: „each is a minute microscopic placoid scale“ (l. c. p. 48). Thomson versuchte zum ersten Male die Schuppen zur Altersbestimmung der einzelnen Individuen heranzuziehen. Als Mangel bei den zwei letztgenannten Autoren empfindet man vor allem das Fehlen von guten Abbildungen.

Ueberblicken wir nochmals die Ergebnisse der Schuppenforschung in den 3 Perioden, so läßt sich kurz folgendes sagen. Von der rein äußerlichen Betrachtung der Gestalt und Form der Schuppen ging man, durch Agassiz angeregt, zur Prüfung der Schuppen auf ihren systematischen Wert hin über. Hand in Hand damit versuchte man sich über die feinere histologische Struktur Klarheit zu verschaffen und zog Vergleiche zwischen Knochen- und Schuppenstrukturen. Nach Vervollkommnung der mikroskopischen Technik lernte man die erste Entwickelung kennen und trat auch mit Erfolg der Frage nach der Phylogenie der Schuppen näher.

II. Kapitel.

Form und Struktur der Teleosteerschuppe.

Schon vielfach haben Form und Struktur der Teleosteerschuppe die Aufmerksamkeit der Autoren auf sich gelenkt. Trotzdem sind noch einige Punkte aufzuklären, bezw. richtigzustellen, so daß eine erneute Untersuchung unter Zuhilfenahme der eingangs angeführten Methoden mir nicht überflüssig erschien.

Mandl (1839 und 1840) war der erste, welcher sich eingehend mit der Struktur beschäftigte. Bezüglich einiger Punkte war er mit Agassiz (1840) in Streit gekommen, worauf im vorhergehenden Kapitel hingewiesen wurde. Noch wertvoller sind die Beobachtungen, die wir von Williamson (1849 und 1851), dem nächstfolgenden Bearbeiter dieser Materie, besitzen. Ferner befaßten sich Joh. Müller (1844), Kölliker (1858) und Leydig (1851, 1854, 1857) mit dem Studium der Teleosteerschuppen. Fast übereinstimmend fanden diese Autoren, daß die Schuppe aus zwei Schichten besteht, einer oberen mehr homogenen und einer unteren, welche fibrillär strukturiert ist. Williamson führt noch eine dritte, mittlere an, allein dies ist ein Irrtum. Die obere Schicht setzte Williamson der Ganoinschicht der Ganoidenschuppe gleich.

In neuerer Zeit haben sich Baudelot (1873), Hofer (1889), Klaatsch (1890) und Ussow (1897) mit der Struktur beschäftigt, während v. Bennecke (1882) nur die äußere Form ins Auge faßte. Die Resultate will ich nicht einzeln anführen, im Text werde ich darauf zurückzukommen haben.

Zu meinen Untersuchungen verwandte ich vor allem Schuppen von Leuciscus rutilus und erythrophthalmus, Cyprinus carpio, Cyprinus rex cyprinorum, Salmo fario und Carassius carassius als Vertreter der cykloidbeschuppten, von Perca fluviatilis, Acerina cernua, Sargus annularis, Gobius Jodzo, Sciaena umbra und Mugil cephalus als Vertreter der typisch ktenoidbeschuppten Formen.

1. Die Form der Telosteerschuppe.
(Hierzu Fig. 1—3.)

Bei der Mehrzahl der Teleosteer treten uns zwei Grundtypen der Schuppe entgegen, es sind dies Cykloid- und Ktenoidschuppen[1]). Die ganz abweichenden Formen, wie sie unter anderem Schaeff (1886) von den Lophobranchiern beschrieben hat, sind bei folgenden Darstellungen außer acht gelassen.

Typische Cykloidschuppen finden wir bei Carassius carassius (Fig. 1), während Perca fluviatilis und Acerina cernua echte Ktenoidschuppen aufweisen (Fig. 2). Beide Bilder wurden nach Glycerinpräparaten gezeichnet. Vorhergegangen war eine kurze Maceration in kochendem Wasser, um die anhaftenden Hautteile zu entfernen. Fig. 1 zeigt uns eine in der Querachse etwas komprimierte Form, so daß die Längsachse (Kopf — Schwanzrichtung) größer ist. Streng die Kreisform halten z. B. sehr junge Schuppen von Salmo fario (Fig. 3) ein.

Durch die sofort auffallenden Radialfurchen *RF* werden die Schuppen in mehrere Felder zerlegt. Baudelot füllt viele Spalten seiner Abhandlung mit ganz zwecklosen Messungen der einzelnen Felder, die er sogar mit besonderen Namen belegt hat. Die Radial-

1) In J. Leunis' Synopsis der Tierkunde, 3. Aufl., 1883, wird der Name „Sparoidschuppe" für eine besondere Art Ktenoidschuppen gebraucht. A. a. O. p. 636 werden darunter Schuppen verstanden, die nur einzelne Zähnchen und Stacheln auf der Oberfläche tragen. Man findet diese Art der Schuppen besonders bei der Gattung Sparus, woher auch der Name genommen wurde. Besagte „Sparoidschuppen" sollen die Uebergangsform zwischen Cykloid- und Ktenoidschuppen darstellen, eine Annahme, die durch keinerlei Beweise gestützt wird.

furchen ziehen nach dem Zentrum und vereinigen sich hier in mehr oder minder unregelmäßigen Liniensystemen. Zahl und Anordnung dieser Radialfurchen ist unbestimmt und sogar beträchtlichen Schwankungen für die Schuppen einzelner Individuen unterworfen. Allgemein läßt sich nur sagen, daß nach dem Vorderende *V* (Kopfende) zu bei den Cykloidschuppen meist mehr Radialfurchen vorhanden sind als nach dem Hinterende zu. Ferner zeigt uns das Vorderende eine wechselnd tiefe Ausbuchtung, in die hinein allemal eine Radialfurche mündet. Um die Form ganz allgemein zu charakterisieren, konnte ich nur feststellen, daß bei den Cykloidschuppen die Längsachse etwas größer ist als die Querachse.

Etwas anders stellt sich der Grundtypus der Ktenoidschuppe dar (Fig. 2). Das Zentrum ist stark nach dem Hinterende *H* zu verschoben, das Vorderende *V* zeigt tiefere Ausrandungen wie die Cykloidschuppe.

Radialfurchen nach dem Hinterende und den Seiten zu fehlen zumeist. Dafür gehen nach dem Vorderende gewöhnlich mehr als bei den Cykloidschuppen. Ferner sieht man am Hinterende die den Ktenoidschuppen eigentümliche Zähnelung. Die Anzahl der Zähnchen ist völlig unbestimmt und jedes Zählen nutzlos. Entgegengesetzt den Cykloidschuppen ist hier die Querachse die größere. Die zahnartigen Gebilde haben der Schuppe den Namen gegeben und sind lange Zeit ein strittiger Punkt gewesen. Ich werde darauf im 3. Abschnitt des Kapitels näher zu sprechen kommen. Die in Fig. 1 und 2 punktierte Linie *L—L'* zeigt an, wie weit ungefähr die Schuppen von der Epidermis mitüberdeckt werden. Hinzufügen möchte ich noch, daß Fig. 1 und 2 Schuppen darstellen, die in der Nähe der Seitenlinie in der Rumpfregion gelegen waren. Hier sind alle Schuppen am regelmäßigsten und größten ausgebildet. In der Kopf-, Kehl-, Bauch- und Schwanzregion findet man vielfach etwas kleinere und unregelmäßiger ausgebildete Formen.

2. Die Struktur der Teleosteerschuppe.
(Hierzu Fig. 4—20.)

Die Schuppe in ihrer Gesamtheit stellt ein kalkiges, elastisch-biegsames Gebilde dar. Unverkalkt sind die Radialfurchen, was aus folgenden Versuchen hervorgeht. Eine anhaltende Maceration in kochendem Wasser oder eine kürzere in 2-proz. Kalilauge halten die verkalkten Teile sehr gut aus, ohne wesentlich angegriffen zu werden. Nur in den Radialfurchen findet ein Zerfall

der ganzen Schuppe statt. Diese Furchen sind Lücken in der oberen Schicht. Die untere Schicht ist ausgebildet, aber an dieser Stelle so gut wie nicht verkalkt. Klaatsch stellte ebenfalls fest, daß die obere Schicht an diesen Stellen unterbrochen sei. Wenn er aber weiter davon sagt (l. c. p. 192): „sie stellen sich dar als eine die allmähliche Reduktion der äußeren Schuppenschicht anbahnende Erscheinung", so kann ich mich dieser Ansicht durchaus nicht anschließen. Meines Dafürhaltens soll dadurch der Schuppe mehr Biegsamkeit verliehen werden, vielleicht findet auch der Transport von gelösten Kalksalzen an diesen Stellen statt. Letzteres möchte ich nicht mit Sicherheit behaupten, da ich Gefäße nicht konstatieren konnte.

Da wir es hier mit stark verkalkten Objekten zu tun haben, so lag mir daran, den Einfluß von Mineralsäuren kennen zu lernen. Ich fand folgendes: Salpetersäure 5-proz. und Salzsäure 10-proz. lösten die ganze Schuppe nach längerer Zeit (mindestens 48 Stunden) zu einer homogenen, gelatineartigen Platte auf, welche dann keinerlei Struktur mehr zeigte. Konzentrierte Salzsäure löste nach meinen Versuchen innerhalb von 24 Stunden die ganze Schuppe völlig auf, so daß nicht einmal oben erwähnte gelatineartige Platte übrig blieb. Selbst große Schuppen von Cyprinus rex cyprinorum brachte ich innerhalb dieser Zeit zur völligen Auflösung. Sonst verwandte ich zu diesen Versuchen Schuppen von Carassius carassius und Perca fluviatilis.

Aschenanalysen sind von Teleosteerschuppen verschiedenfach ausgeführt worden. Sie ergaben zumeist 30—40 Proz. anorganischer Substanz, worin kohlensaurer und phosphorsaurer Kalk ungefähr zu gleichen Teilen die Hauptrolle spielen. [Vergl. die Arbeiten von Wicke (1855), Weiske (1883), Mörner (1897).]

Erwähnen möchte ich noch, daß man an der Unterseite der Schuppen fast immer die sogenannte „Silbersubstanz"[1]) findet, welche den Metallglanz der Schuppe bedingt. Diese „Silbersubstanz" besteht aus Guaninkristallen, welche parallel zueinander in ein sehr zartes Häutchen eingelagert sind. Besonders bei schwacher Vergrößerung irisieren diese Kriställchen sehr stark und zeigen

1) Vergl. die speziellen Arbeiten hierüber von C. Voit, Ueber die in den Schuppen und der Schwimmblase von Fischen vorkommenden irisierenden Kristalle. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XV, 1865. E. Prince, On the formation of argenteous matter in the integument of Teleosteans. Brit. Assoc. Adv. Sc. Meet. Rep., Vol. LXII, 1893.

ein prächtiges Farbenspiel. Bekannt ist ja, daß diese Substanz von Alburnus lucidus mit Ammoniak herausgelöst wird und als sogenannte „Perlenessenz“ im Handel ist. Mit der Struktur der Schuppe selbst haben diese Guaninkristalle gar nichts zu tun.

Um über die innere Struktur Klarheit zu erhalten, wurden Längs- und Querschnitte, sowie Flächenschliffe durch nicht entkalkte Schuppen hergestellt. Ich fand, wie die früheren Autoren, zwei Schichten, eine äußere homogene und eine innere fibrilläre.

a) Die äußere Schicht.
(Hierzu Fig. 4—12.)

Bei der Betrachtung der ganzen Schuppe von oben gewahrt man ein wechselvolles Oberflächenrelief, welches eine Eigentümlichkeit dieser Schicht ist. Besagtes Relief wird von kleinen Erhöhungen oder Leisten gebildet [Baudelot nannte sie „crêtes“ (Kämme)], welche konzentrisch angeordnet sind oder dem Schuppenrand mehr oder minder parallel laufen. Jede Radialfurche unterbricht sie, da, wie schon bemerkt, die obere Schicht an dieser Stelle überhaupt fehlt. Von diesen Leisten hat Baudelot ganz nutzlose Zählungen angestellt. Ihre Zahl ist außerordentlich variabel. In dem Zentrum der Schuppe vereinigen sich diese Leisten ziemlich unregelmäßig. Auf Querschnitten müssen sie natürlich als kleine Zacken erscheinen, was auch in Fig. 5—8 zum Ausdruk kommt. Bei starker Vergrößerung sieht man außerdem, daß der Rand dieser Leisten sehr fein gezähnt ist und zwar sind die Spitzen der Zacken nach der Schuppenmitte zugekehrt (Fig. 4).

Die obere Schicht, welche ich mit Hofer (1889) Hyalodentinschicht in Zukunft nennen werde, zeigt ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen als die untere. Die ganze Masse ist hart und glasurähnlich. Sie entspricht physiologisch dem Schmelz der Ganoid- und Placoidschuppen, ist diesem also analog.

Glüht man nach Verbrennung der auflagernden Substanz die unentkalkte Schuppe, so erhält man die obere Schicht als eine glasartige Masse, welche sich von der unteren Schicht in Stücken loslöst (Fig 10). Das Oberflächenrelief bleibt jedoch erhalten, ein Beweis, daß es anorganischer Natur ist. Bei starker Vergrößerung sieht man nach dem Glühen in der oberen Schicht lange, fast parallele, radialverlaufende Sprünge (Fig. 11). Es folgt also aus diesen Versuchen, daß die Hyalodentinschicht zum größten Teil anorganischer Natur ist und in ihrer Struktur im

wesentlichen durch Glühen nicht verändert wird. Fig. 10 stellt ein Stück der oberen Schicht nach dem Glühen dar. Die schwarzen Flecken sind verkohlte Zellreihen (Skleroblasten), zum Teil sind Stücke von der unteren Schicht abgesprungen, ein Beweis, daß beide Schichten auseinanderzuhalten sind. Eine Anzahl der radial verlaufenden Sprünge stellt uns Fig. 11 dar. Die dunklen Flecken rühren wiederum von verkohlten Zellen her; die feine Punktierung und Faserung wird durch die untere, durchscheinende Schicht verursacht.

Dünne Quer- oder Längsschnitte zeigen folgende Struktur (Fig. 5—9). Wir sehen eine stark glänzende Schicht, die gegen ihre Nachbarschicht nicht durch eine gerade Linie abgegrenzt ist, sondern mannigfaltige Ausrandungen zeigt (Fig. 5 u. 6. Die Zacken auf der freien Seite rühren, wie ich schon dargetan, von Querschnitten der konzentrischen Leisten her. Fürs erste möchte man an das Vorhandensein einer dritten mittleren Schicht glauben. Es ist dies aber nicht der Fall. Die oberen Partien der Hyalodentinschicht sind mehr lamellös, die unteren mehr prismatisch struktruiert (Fig. 6 u. 8). Ob wir es hier mit Umkristallisationsvorgängen zu tun haben, mag dahingestellt bleiben, für möglich halte ich es. Das Verhalten der beiden Partien gegen Salzsäure ist das nämliche.

Ferner möchte ich noch auf eine Eigentümlichkeit der oberen Schicht hinweisen. Es ist die verschiedene Färbbarkeit. Mit Eosin tingiert sie sich nicht, wohl aber mit Hämatoxylin nach Heidenhain und Delafield. Dabei hatte ich das Material zu beiden Färbeversuchen direkt dem lebenden Tier entnommen.

Schneidet man nun Ktenoidschuppen in der Längsrichtung, so bekommt man Bilder, wie Fig. 9 und 9a darstellen. Wir sehen vor allem, daß die Hyalodentinschicht (*o.Sch*) allein die Randzähnchen der Ktenoidschuppen liefert. Die untere Schicht (*u.Sch*) dient nur als Unterlage. Ebenso wird die quadratische oder rhombische Felderung des Hinterteiles der Ktenoidschuppe von der oberen Schicht allein gebildet, die andere Schicht gibt auch hierbei nur die Unterlage ab.

Fig. 12 erläutert dies noch genauer. Wir sehen ein Schuppenzähnchen von Perca fluviatilis vor uns. Die Basis ist merkwürdig „wurzelartig“ ausgebildet, das ganze Gebilde sitzt auf der unteren Schicht (*u.Sch*) auf, welche keine Umformungen eingegangen ist. Isoliert habe ich dieses Zähnchen aus einer geglühten Schuppe und bei starker Vergrößerung gezeichnet.

Dentinröhren oder Knochenkörperchen habe ich in der Hyalodentinschicht niemals finden können, nach meiner Meinung fehlen diese Gebilde den Teleosteerschuppen vollständig.

b) Die innere Schuppenschicht.
(Hierzu Fig. 5, 6, 7, 13—20.)

Wir gehen nun zur Beschreibung der unteren oder inneren Schicht über. Trotzdem daß beide Schuppenlagen sehr fest miteinander verbunden sind und mechanisch außerordentlich schwer zu trennen sind, zeigen sie doch einen grundverschiedenen Aufbau. Man sollte demnach gerade das Gegenteil erwarten. Bestand der äußere Teil der Schuppe aus einer einzigen homogenen Schicht, so haben wir es bei dem nach innen gelegenen Teil mit einer ganzen Anzahl von gleichartigen Lamellen zu tun. Was deren Zahl betrifft, so kann ich nur sagen, daß sie bei älteren Schuppen größer ist als bei jungen. Dies ist nicht zu verwundern. Es werden ja fortgesetzt von unten her neue Lamellen angelagert.

Schleift man das Hyalodentin ab, so bekommt man ein Bild, wie es Fig. 13a, b und 14 zeigen. Quer- und Längsschnitte durch diese Schicht sind in Fig. 5—7, 9 und 9a wiedergegeben.

Die untere Schicht besteht demnach aus übereinander gelagerten Lamellen, welche durch eine Kittsubstanz fest verbunden sind. Diese Substanz wird durch manche Stoffe, Eosin z. B., intensiver gefärbt als die verkalkten Lamellen. Besonders gut kann man diese Verhältnisse an Schuppen von Cyprinus rex cyprinorum studieren. Fig. 7 stellt einen Querschnitt durch eine solche dar. Die Hyalodentinschicht (*o.Sch*) hat sich nicht gefärbt, die differente Färbung in der unteren Schicht (*u.Sch*) ist an solchen Präparaten vorzüglich zu sehen. — Auf die Tatsache, daß die einzelnen Lamellen miteinander verkittet sind, machte schon Salbey (1868) aufmerksam. Es ist seine Beobachtung von den anderen Autoren aber gar nicht genügend beachtet worden; ich kann sie hierdurch in vollem Umfange bestätigen.

Betrachten wir nun den Bau der einzelnen Lamellen etwas genauer! Jede besteht aus einer großen Anzahl im Schuppenzentrum parallel zueinander verlaufender Fibrillen (Fig. 13a, b und 14 a, b). Nach dem Rande zu biegen die Fibrillen meist um und folgen dann den Randkonturen der Schuppe. Die Richtung der Fibrillen ist in verschiedenen Lamellen verschieden. So z. B. verlaufen sie in zwei übereinander gelagerten Lamellen in spitz- oder rechtwinklig zueinander gekreuzten Richtungen (Fig. 13a, 14b).

In Fig. 13a habe ich den Fibrillenverlauf in drei benachbarten Lamellen dargestellt.

Die Richtung der Fibrillen in der unteren Schuppenschicht ist dieselbe wie in der Cutis. Fig. 13c zeigt uns die Cutis einer jungen Forelle von ca. 5 cm, wo wir den Fibrillenverlauf sehr gut sehen können. Die Uebereinstimmung wird bei einem Vergleich der Abbildungen sofort klar. Senkrecht zur Körperoberfläche verlaufende Fibrillen konnte ich in den Schuppen nicht konstatieren, was um so merkwürdiger ist, da wir solche auf Querschnitten des Integumentes ziemlich häufig antreffen.

Eine Eigentümlichkeit der unteren Schicht sind die nach ihrem zweiten Entdecker Mandl (1839 und 1840, benannten Körperchen (Fig. 17—20). Die Mandlschen Körperchen stellen rhombische oder sphäroidische Kristalliten dar, welche unzweifelhaft bei der Verkalkung eine Rolle spielen. Der schon vielfach citierte Baudelot schrieb die Bildung der ganzen Schuppe diesen Körperchen allein zu und hat auch diese winzigen Gebilde bis auf Bruchteile von Millimetern gemessen. Daß sie Knorpelzellen (!) sind, wie Mandl behauptet hat, halte ich für ausgeschlossen. — Die Dicke dieser seltsamen Gebilde, die bisweilen faserige Struktur zeigen, ist sehr gering. Auf Querschnitten konnte ich sie nicht wahrnehmen. Schwache Salzsäure zerstört sie ebenfalls, woraus hervorgeht, daß wir es der Hauptsache nach mit anorganischen Gebilden zu tun haben. Durch Kalilauge oder Glühen der Schuppe werden sie nicht angegriffen, was meine Behauptung unterstützt. In Fig. 17 ist ein Stück aus der Mitte der Schuppe von Leuciscus rutilus mit quadratischen Schuppenkörperchen (*Mk*) abgebildet, die außerdem dargestellte feine Faserung rührt von den Fibrillenbündeln der Lamellen her, mehr elliptisch geformte zeigen Fig. 18 und 20. Nach dem Rande zu werden die Mandlschen Körperchen immer kleiner, treten dafür aber um so massenhafter auf und sind dann meist von länglich-ovaler Gestalt. Merkwürdig ist ferner, daß sich bisweilen zwei dieser Gebilde senkrecht zueinander durchkreuzen. Wir haben dann Formen vor uns, wie Fig. 18 und 19 sie zeigen. Gegen Farbstoffe verhalten sie sich indifferent, von der Fläche betrachtet, brechen sie das Licht stärker als die umgebende Lamelle.

Ganz anders als die Hyalodentinschicht verhält sich auch die untere beim Glühen. Während die erstere sehr durchsichtig bleibt, wird diese fast undurchsichtig, was wohl von der verkohlten Kittsubstanz, über welche ich vorher gesprochen habe,

herrühren mag. Die einzelnen Lamellen zeigen nach dem Glühen sehr viele kurze, wellige Sprünge, die alle in der Richtung der Fibrillen verlaufen. In Fig. 15 ist dies dargestellt. Rechts im Bilde sind die entstandenen Sprünge zweier Lamellen eingezeichnet, links dagegen die Sprünge jeder Lamelle für sich. Fig. 16 zeigt uns die Sprünge nochmals bei starker Vergrößerung. Beide Figuren entstammen dem Zentrum einer Schuppe von Leuciscus rutilus.

Hohlräume kommen in der unteren Schicht ebenfalls vor, wie aus Fig. 6 (*hr*) ersichtlich. Irgend welche Bedeutung ist ihnen nicht zuzuschreiben. Zellen, Blut- oder andere Gefäße konnte ich auch in dieser Schicht nicht konstatieren.

Wegen ihrer lamellös-faserigen Struktur werde ich die innere Schicht der Teleosteerschuppe in Zukunft Faserschicht nennen, im Gegensatz zur Hyalodentinschicht. Den Ausdruck „Basalplatte" für die untere Schicht, wie ihn Hofer (1889, l. c. p. 107) vorgeschlagen hat, möchte ich nicht annehmen, da er im allgemeinen für die Placoidschuppe gebraucht wird und so Verwirrung in der Nomenklatur entsteht.

Fasse ich zum Schluß die gewonnenen Resultate über die Struktur der Teleosteerschuppe zusammen, so ergibt sich:

Die Schuppe ist ein elastisch-biegsames Gebilde der Lederhaut. Sie besteht aus einer homogenen, leicht zerstörbaren Grundsubstanz, in die Kalksalze in sehr fein verteilter Form eingelagert sind. Wir unterscheiden zwei Schichten:

a) eine obere, die sogenannte Hyalodentinschicht. Diese besteht aus einer glasurartigen, homogenen Masse. Zellelemente oder Dentinröhrchen fehlen derselben. Beim Glühen bleibt ihre Struktur erhalten, sie löst sich aber von der unteren Schicht ab; die entstehenden Sprünge sind sehr lang, verlaufen fast parallel zueinander und gehen durch die ganze Schicht hindurch. Eosin färbt diese Schicht nicht, wohl aber Hämatoxylin. Ihr Oberflächenrelief ist mannigfaltig ausgebildet.

b) eine untere, die sogenannte Faserschicht. Diese besteht aus einer wechselnden Anzahl Lamellen, welche ihrerseits aus parallel zueinander verlaufenden Fibrillenbündeln zusammengesetzt sind. Die einzelnen Lamellen sind durch eine gut färbbare Kittsubstanz verbunden. In die Lamellen sind die der Faserschicht allein zukommenden Mandlschen Körperchen eingelagert. Blutgefäße oder zellige Elemente fehlen gleichfalls. Beim Glühen verliert sie ihre Durchsichtigkeit. Die entstehenden Sprünge sind sehr zahlreich, kurz und gehen nur durch eine Lamelle hindurch.

Die Richtung der Sprünge entspricht dem Fibrillenverlauf in jeder Lamelle. Eosin färbt diese Schicht gut, Hämatoxylin nicht.

3. Ueber die Ktenoidschuppe.
(Hierzu Textfig. 1—8.)

Im vorhergehenden sagte ich schon, daß die Hyalodentinschicht allein die Zähnchen und Felder am Hinterrand der Ctenoidschuppe bilde. Es soll dies an der Hand von Textfiguren noch näher ausgeführt werden.

Mandl betrachtete bekanntlich diese Zähnchen als selbständige, primäre Gebilde und setzte sie den Stacheln der Placoidschuppen homolog. Dieser Auffassung widersprach Baudelot. Er betrachtete die Zähnchen als sekundäre Gebilde und stellte sie auf eine Stufe mit den Radialfurchen. Dies ist insofern nicht ganz richtig, als ja die obere Schicht, welche die Zähnchen bildet, in den Radialfurchen gerade fehlt, wie ich früher gezeigt habe. Hofer und Klaatsch vertreten auch die Ansicht, daß die Ktenoidschuppenstacheln sekundärer Natur seien, nur Vaillant (1875) hält an der Auffassung von Mandl fest.

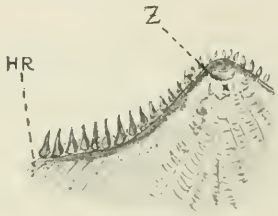
Die Ktenoidschuppen beanspruchen aber unser besonderes Interesse, denn wir haben sie als die erste Weiterbildung der Cykloidschuppen zu betrachten, wofür auch die Tatsache spricht, daß die Faserschicht sich zunächst noch nicht an den Differenziationen der Hyalodentinschicht beteiligt. Die Umbildung der oberen Schicht geht meines Erachtens von der Mitte aus nach dem Rand hin vor sich.

In Textfig. 1 ist der Hinterrand einer typischen Ktenoidschuppe abgebildet. Da, wo das sehr weit nach hinten verlagerte Zentralfeld (*Z*) liegt, sind die Zähnchen noch sehr klein. Je weiter man sich davon entfernt, desto größer werden sie. Es ist wohl außer Zweifel, daß die kleinen, nahe am Zentralfeld gelegenen Zähnchen die jüngsten sind, oder mit anderen Worten, daß die Umbildung von hier aus vor sich geht.

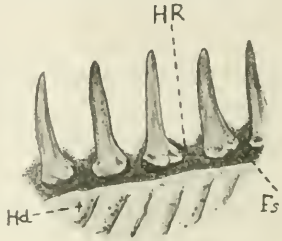
Der Hinterrand derselben Schuppe ist in Textfig. 2 nochmals wiedergegeben, aber bei stärkerer Vergrößerung. Die Zähnchen, nur aus der Hyalodentinschicht (*Hd*) bestehend, sitzen isoliert der Faserschicht auf. Am basalen Ende sind sie etwas verdickt, ähnlich wie wir es bei Perca fluviatilis (Fig. 12) gefunden hatten.

Den Zerfall der oberen Schicht in rechteckige Felder von der Mitte aus sehen wir in der nächsten Textfigur. Die untere Schuppen-

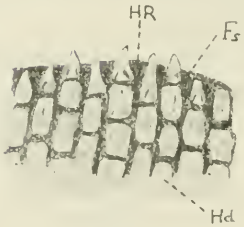
schicht (*Fs*) ist dunkler gehalten und bildet, wie sofort ersichtlich, die gemeinsame Unterlage. Am Hinterrand (*HR*) haben sich die rechteckigen Felder zu kleinen Zähnchen umgeformt. Diese gleichen außerordentlich in ihrer Ausbildung den Zähnchen der Plakoidschuppen; doch ist diese Aehnlichkeit eine rein äußerliche und darf uns nicht verleiten, beide Gebilde einander homolog zu setzen. Textfig. 4 stellt das Hinterende derselben Schuppe wie Textfig. 3 dar, bei stärkerer Vergrößerung. Die fertigen Zähnchen haben scharfe Spitzen, welche einer breiten Basalplatte aufsitzen.



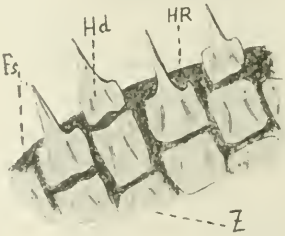
Textfig. 1.



Textfig. 2.



Textfig. 3.



Textfig. 4.

Textfig. 1. Hinterrand einer Schuppe von Gobius Jodzo L. Vergr. 130 : 1. *HR* Hinterrand, dem Schwanz zugekehrt, *Z* Zentralfeld.

Textfig. 2. Hinterrand einer Schuppe von Gobius Jodzo L. Vergr. 460 : 1. *Hd* Hyalodentinschicht (hell), *Fs* Faserschicht (dunkel).

Textfig. 3. Hinterende einer Schuppe von Sargus annularis. Vergr. 130 : 1. Zerfall der Hyalodentinschicht in Geradzeilen.

Textfig. 4. Hinterende einer Schuppe von Sargus annularis. Vergr. 460 : 1. Der Zerfall schreitet von der Mitte *Z* aus fort. Zerfall der Hyalodentinschicht in Geradzeilen.

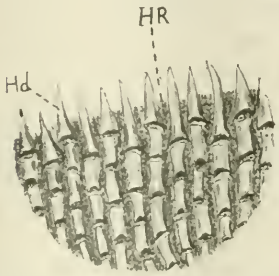
Die beiden nächsten Textfiguren 5 und 6 geben uns ein Bild vom Hinterrand der Ktenoidschuppen von Sciaena umbra L. (Corvina nigra Salv.).

Im Prinzip stellen sie dasselbe dar wie die anderen Textfiguren. Nur ist hier die Form der Zähnchen eine schlankere. Außerdem liegen hinter dem Zähnchen selbst eine große Anzahl rechteckiger Felder aus Hyalodentin, während bei Sargus annularis

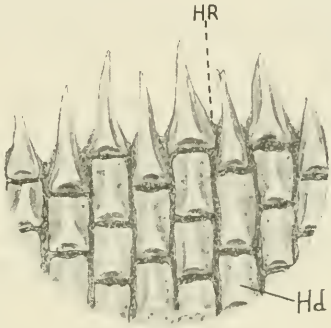
meist nur 2 oder 3 zu liegen kommen. Es herrscht überhaupt bei der Ausbildung dieser Zähnchen ein außerordentlicher Formenreichtum, so daß man über die Mannigfaltigkeit dieser prinzipiell gleichen Gebilde staunen muß. E. Haeckel hat in seinen „Kunstformen der Natur“ ebenfalls darauf hingewiesen.

Ein gutes Objekt, um die Umbildung der kontinuierlichen Hyalodentinschicht zum Schuppenzähnchen in verschiedenen Stadien zu verfolgen, sind die Schuppen von Mugil cephalus.

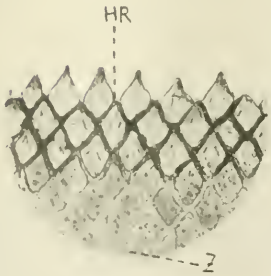
Textfig. 7 stellt den Hinterrand einer noch ziemlich jungen Schuppe aus der Schwanzregion dar. Nach der Mitte (*Z*) zu ist die



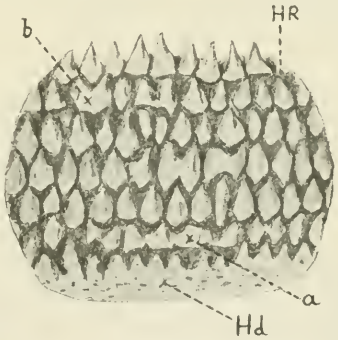
Textfig. 5.



Textfig. 6.



Textfig. 7.



Textfig. 8.

Textfig. 5. Hinterrand einer Ktenoidschuppe von Sciaena umbra. Vergr. 130 : 1. Zerfall in Geradzeilen.

Textfig. 6. Dieselbe Schuppe wie in Textfig. 5 bei Vergr. 300 : 1. Ein Zähnchen mit gespaltener Spitze.

Textfig. 7. Hinterende einer Schuppe von Mugil cephalus aus der Nähe der Seitenlinie in der Schwanzregion. Vergr. 130 : 1. Zerfall der Hyalodentinschicht in Schrägzeilen.

Textfig. 8. Hinterende einer Ktenoidschuppe von Mugil cephalus. Vergr. 105 : 1. Nähe der Seitenlinie in der Kopfregion. Von der kontinuierlichen Hyalodentinschicht lösen sich Stücke (*a*) ab, die sich zu den Zähnchen umbilden. Bei *b* sind noch 2 Zähnchen in Verbindung. Zerfall in Schrägzeilen.

Umbildung der Hyalodentinschicht in rhombische Felder erst vorbereitet, dieselben sind noch in Kontakt miteinander. Am Rande sind die Zähnchen schon entwickelt. Noch besser können wir diese Verhältnisse studieren, wenn wir demselben Tier eine etwas ältere Schuppe auch aus der Nähe der Seitenlinie, aber in der Kopfregion entnehmen (Textfig. 8).

Hier ist der Zerfall schon weiter vorgeschritten. Wir sehen folgende Uebergänge. Von der oberen Schicht *Hd* lösen sich zunächst längere gezackte Stücke ab (*a*); diese zerfallen allmählich in kleinere, rhombisch geformte, welche dann nach und nach zu Zähnchen werden. Oft sieht man auch 2 Zähnchen, deren Verbindung noch nicht gelöst ist (*b*). Merkwürdigerweise sind bei Mugil cephalus die Zähnchen in Schrägzeilen angeordnet, während ich bei anderen Formen (siehe oben) Geradzeilen gefunden habe. Es ist dies auch mit ein Beispiel für die Mannigfaltigkeit des Oberflächenreliefs der Ktenoidschuppen. Bei Quer- oder Längsschnitten aller dieser Schuppen bekommen wir ein Bild, wie es Fig. 9 darstellt. Nirgends ließ sich feststellen, daß sich die Faserschicht mitumgebildet habe.

Aus der Anordnung der Zähnchen und der dahinter liegenden Felder geht endlich noch hervor, daß beim Ausfall eines Zähnchens durch einen äußeren Eingriff sich das nächstliegende Feld zum Ersatzzähnchen ausbildet.

III. Kapitel.

Die Entwickelung der Teleosteerschuppe.

(Hierzu Fig. 21—34.)

Ueber die Entwickelung der Teleosteerschuppe im spezielleren besitzen wir relativ wenig Beobachtungen. Zuerst wies Vogt (1842) darauf hin, daß die Salmoniden erst spät ihr Schuppenkleid bekommen.

Ferner hat sich Leydig (1851) und Baudelot (1873) mit diesem Problem beschäftigt. Beide kommen, unabhängig voneinander, zu fast denselben Resultaten. Nach ihnen soll die Schuppe ihre Entstehung der Verschmelzung von Kalkkörperchen (es sind die im vorhergehenden Kapitel beschriebenen sog. Mandlschen Körperchen) verdanken. Von einer Zellbeteiligung beim Schuppenbildungsprozeß wissen also beide noch nichts.

Von späteren Autoren haben sich Hofer (1889) und vor allem Klaatsch (1890), zuletzt Ussow (1897) mit der Entwickelung der Schuppen befaßt. Besonders die beiden ersteren bringen eine Reihe von sehr wichtigen und interessanten Tatsachen, die viel zur Klärung dieser Frage beigetragen haben. Von besonderer Wichtigkeit war ihr Befund, daß auch die Teleosteerschuppe von einem Keim modifizierter Zellen gebildet wird, welcher die größte Aehnlichkeit mit den Schuppenanlagen der Placoiden und Ganoiden hat. In manchen Punkten widersprechen sich jedoch ihre Angaben, eine genaue Nachprüfung war daher unerläßlich. Im folgenden will ich meine Resultate niederlegen und angeben, inwieweit sie mit denen der früheren Autoren übereinstimmen oder von den ihrigen abweichen.

Als Material diente mir ebenso wie Hofer und Klaatsch vor allem Salmo fario in der Größe von 4—9 cm. Fixiert wurde in Formol 10-proz., Alk. abs. oder Pikrinessigsäure. Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach Delafield oder Formaldehydalaunkarmin im Stück. Zum Vergleich zog ich Leuciscus rutilus ($1^1/_2$—5 cm), Cyprinus carpio (5—12 cm), Tinca vulgaris (7 cm) und Perca fluviatilis (12 cm) heran.

Bevor ich auf die Schuppenbildung selbst eingehe, möchte ich einige Worte über die Haut der Teleosteer im allgemeinen sagen, soweit es für vorliegenden Zweck von Wichtigkeit ist. Zur Zeit, da die Schuppenbildung beginnt, ist die ganze Haut noch ziemlich dünn (Fig. 21, 22, 24). Sie besteht aus der Epidermis (*ep*) und der darunter liegenden Cutis (*cu*). Die erstere ist ungefähr 3—5 Zelllagen dick. Die oberste Schicht der Epidermiszellen ist polygonal abgeplattet, wie es Fig. 23 uns zeigt. Die Zellen zeigen eine eigentümliche Zwischensubstanz, die Maurer[1]) eingehend beschrieben und genau abgebildet hat.

Die Form der Kerne aller Epidermiszellen ist meist eine rundlich-ovale. Die unterste Epidermisschicht fand ich immer als Basalschicht (*bs*) ausgebildet. Sie zeigt sehr regelmäßige kubische Zellen. Die Kerne dieser Zellen waren zumeist etwas größer als die der übrigen Epidermiszellen. (Vergl. Fig. 21, 22, 24, 29.)

Bei Leuciscus, Perca und Cyprinus habe ich eine recht starke Basalmembran (*bm*), direkt unter der basalen Epidermisschicht

1) Vergl. Maurer, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig 1895.

gelegen und von dieser ausgeschieden, konstatieren können (Fig. 21, 22). Bei Salmo fario ist sie ziemlich zart und nicht immer leicht zu sehen. Hofer und Klaatsch bestätigen für Salmo fario meine Befunde. Ussow stellt das Vorhandensein einer solchen Membran in Abrede.

Ferner trifft man in der Epidermis wie auch in der Cutis Pigmentzellen (*pz*) und Leukocyten (*lz*) an. Für die Schuppenbildung kommen beide nicht in Frage, ebenso wie die der Epidermis allein zukommenden Schleimzellen (*sz*). Enorm große Schleimzellen sind in der Haut von Tinca vulgaris zu finden. Eine Cuticula, wie sie Wolff [1]) auf der Epidermis von Anguilla fluviatilis beobachtet, konnte ich an den von mir untersuchten Species nicht konstatieren.

Was nun die Cutis (Fig. 24) anbelangt, so ist sie bei sehr jungen Tieren noch recht dünn. Sie besteht aus straffem Bindegewebe, mit langen, sehr schmalen Kernen. Mit Hämatoxylin färben sich diese Zellelemente ganz intensiv und erscheinen dann fast schwarz. Die Faserung der Cutis ist eine doppelte, wie an Präparaten, die mit Glycerin aufgehellt wurden, zu sehen ist. Einmal überkreuzen sich die Fasern (Fig. 13c), dann verlaufen sie aber auch senkrecht zur Körperoberfläche. Letztere sind die selteneren.

Nach innen wird die Cutis durch eine epithelähnliche Schicht abgegrenzt. Es ist dies die von Klaatsch und Ussow ebenfalls gefundene Grenzschicht der Cutis (*igs*), auch nach ihrem Entdecker Hatschek Grenzepithel genannt, welchen Ausdruck ich nicht beibehalten möchte, da er leicht irreführend sein könnte. Ich werde diese Cutisschicht in Zukunft als innere Grenzlage oder besser als innere Grenzschicht der Cutis (*igs*) bezeichnen.

Die Kerne besagter Schicht sind etwas größer als die gewöhnlichen Cutiskerne, auch ist ihr Plasma reichlicher. Direkt unter der Basalmembran (*bm*) habe ich noch eine, ganz ähnlich der eben genannten inneren Grenzschicht, entsprechende äußere Grenzschicht (*ags*) aufgefunden. Diese zeigt uns ebenfalls differente Kerne und schließt, korrespondierend der Schwesterschicht, die Cutis gegen die Epidermis hin ab. Ich nenne sie äußere Grenzschicht (*ags*) der Cutis. Mit ihr werden wir uns noch zu beschäftigen haben.

---

1) G. Wolff, Die Cuticula der Wirbeltierepidermis. Jen. Zeitschr., Bd. XXIII, 1889.

Blutgefäße (*gef*) konnte ich vielfach, auch bei Salmo fario, in der Cutis konstatieren. Wenn Klaatsch (l. c. p. 159) sagt: „Von Blutgefäßen ist in der Cutis keine Spur vorhanden", so kann ich mich an der Hand meiner Befunde nicht damit einverstanden erklären. Es erscheint mir auch aus dem Grunde um so unwahrscheinlicher, weil ein Gewebe, in starkem Wachstum und in Umbildung begriffen, wie hier die Cutis, reichliche Zufuhr von Nahrungsstoffen nötig hat.

Zuerst sieht man die Schuppen bei Leuciscus rutilus und Salmo fario in der Nähe der Seitenlinie oberhalb der Brustflosse auftreten. Von da aus schreitet die Entwickelung rasch kaudalwärts fort, um sich dann über den ganzen Körper zu verbreiten. Diese Beobachtung machten schon Vogt (1892), ferner Hofer und Klaatsch für die Forelle, für Leuciscus kann ich dasselbe bestätigen; Ussow fand das Gleiche bei Cobitis taenia, er sagt darüber: „Die Stelle, wo die Schuppen sich am frühesten zeigen, ist die vordere und mittlere Gegend der Seitenlinie" (l. c. p. 342). Wegen dieser ungleich raschen Entwickelung der Schuppen am Fischkörper kann man alle möglichen Stadien an ein und demselben Individuum finden.

Ich komme nun auf die Entwickelung der Forellenschuppe speziell zu sprechen. Zur Erläuterung dienen Fig. 24—34.

Das Durchschnittsbild des Integumentes einer etwa 3 cm langen Forelle ist in Fig. 24 wiedergegeben. Von einer Schuppenanlage ist noch nichts zu bemerken. Die basalen Epidermiszellen (*bs*) sind alle von gleicher Größe. Die beiden Grenzschichten der Cutis (*ags* und *igs*) sind wohlausgebildet, die basale Membran ist ebenfalls zu sehen. Bei *lc* bemerken wir Leukocyten und bei *gef* ein kapillares Blutgefäß. Die Muskulatur (*m*) befindet sich noch in einem jugendlichen Stadium. In den nun folgenden Figuren ist die Epidermis nicht ganz ausgezeichnet, sondern nur die basale Schicht, da diese allein für uns von Wichtigkeit ist.

Die erste Anlage eines Schuppenkeimes (*sk*) ist in Fig. 25 dargestellt. Direkt unter der äußeren Grenzschicht der Cutis tritt ein Zellhaufe zusammen. Die Kerne desselben sind recht groß und reichlich mit Plasma umgeben. Es ist das erste Stadium der Schuppenentwickelung, welches wir vor uns haben.

Das zweite Stadium sehen wir in Fig. 26. Der Zellhaufen hat sich bedeutend vergrößert und in die Länge gestreckt. Die Längsachse fällt mit der Kopf-Schwanzrichtung zusammen. In

der Mitte des Schuppenkeimes kann man schon deutlich 2 Zellschichten mit besonders großen Kernen unterscheiden.

Klaatsch (1890) hat für diese Zellen den Ausdruck Skleroblasten gebraucht, den wir als sehr zutreffend beibehalten wollen. Ferner sehen wir, daß sich das ganze Gebilde gegen die basale Epidermisschicht hindrängt, welche hierdurch hügelartig aufgewölbt wird. Nach dem Rande des Schuppenkeimes zu werden die Zellen immer kleiner, bis sie schließlich genau wieder den gewöhnlichen Cutiszellen gleichen, aus denen sie hervorgegangen sind.

Es kann wohl kein Zweifel sein, daß die Anlage der Schuppe aus modifizierten Cutiszellen entstanden ist, oder in anderen Worten, daß sie mesodermalen und nicht ektodermalen Ursprunges ist, wie Klaatsch (1894 und 1895) in seiner Skleroblastentheorie behauptet hat. Im ersten Kapitel bin ich schon näher auf diese merkwürdige Theorie zu sprechen gekommen.

Dafür, daß der eben beschriebene Bildungsherd der Schuppe rein mesodermal ist, spricht außerdem noch das Vorhandensein:

1) der Basalmembran (*bm*), die Cutis und Epidermis gegeneinander abschließt, so daß Zellen ohne weiteres nicht überwandern können, wie Klaatsch behauptet;

2) der äußeren Grenzschicht (*ags*) der Cutis, welche aus flachen Mesodermzellen besteht und, wie uns Fig. 25—27 klar zeigen, zunächst an der Anlage der Schuppe ganz unbeteiligt ist. Bei einem Zellübertritt müßte sie doch irgend welche Veränderungen erfahren, was aber nicht der Fall ist.

Klaatsch läßt trotzdem die schuppenbildenden Zellen (die Skleroblasten) aus dem Ektoderm ins Mesoderm übertreten. Er behauptet, die basalen Epidermiszellen teilen sich, bevor es zu einer Anlage des Schuppenkeimes kommt. Er sagt darüber (l. c. 1894, p. 212): „Eine scharfe basale Abgrenzung der Epidermis besteht hier nicht, einzelne Elemente der eigentümlich modifizierten basalen Epidermisschicht sind ins Bindegewebe der Lederhaut vorgeschoben. Alsdann kommt es zur Ausbildung jenes schmalen Spaltes, welcher die basale Schicht von der übrigen Epidermis trennt. So werden die Schuppenanlagen aus derselben gleichsam herausgeschält und erscheinen daher als Papillen, welche von unten her gegen die (übrige) Epidermis vorspringen.“

Ich habe ebenfalls Hautstellen untersucht, wo es noch nicht zur Anlage eines eigentlichen Schuppenkleides gekommen war.

Weder konnte ich ein Ueberwandern der basalen Epidermiszellen noch das Auftreten eines „Spaltes“ zwischen ihr und der übrigen Epidermis konstatieren.

Ferner möchte ich noch zur Erwägung geben, daß wir in der basalen Epidermisschicht das ursprüngliche einschichtige Epithel von Fischembryonen zu erblicken haben. Dieses teilt sich wohl nach außen hin, aber nicht nach innen, gleichsam ins Mesoderm hinein, wie Klaatsch annehmen muß.

In einer zweiten Abhandlung über dieses Thema behauptet Klaatsch (1895) sogar, die Skleroblasten seien im Ektoderm im Anschluß an Sinneszellen entstanden! Er spricht von einer „Neuro-Skleral-Anlage“ (l. c. 1895, p. 133), ein Ausdruck, den ich durchaus verwerfe. Im ersten Kapitel wies ich schon darauf hin, daß verschiedene Autoren, R. G. Harrison, Röse, Rabl, Keibel, dieser Theorie Klaatschs bezüglich der Selachier energisch widersprachen. Auf Grund meiner Untersuchungen an Salmo fario kann ich mich durchaus nicht dazu bekennen und behaupte gerade das Gegenteil, nämlich daß die Schuppen der Teleosteer nicht vom Ektoderm, sondern von modifizierten Mesodermzellen herzuleiten sind.

Kehren wir zur Entwickelung der Schuppe zurück. Ein drittes Stadium führt uns Fig. 27 vor Augen. Der Schuppenkeim hat noch an Größe zugenommen, die beiden Skleroblastenschichten haben sich noch schärfer herausgebildet. An der Peripherie der Anlage gehen beide Schichten ineinander über, so daß es oft unmöglich ist, zu entscheiden, ob eine Zelle der oberen oder unteren Schicht angehört. Das Hinterende des Schuppenkeimes (dem Schwanz zugewendet) schiebt sich im weiteren Verlauf gegen die Epidermis vor, gleichsam als wäre es der „Kopf“ der Schuppe. Während dieser Vorgänge hat das ganze Gebilde, welches erst streng parallel zur Körperoberfläche lag, eine Schrägstellung eingenommen. Die darüber liegende Epidermis erfährt an dieser Stelle eine Verminderung der Dicke. Ferner sieht man, daß die äußere Grenzschicht (*ags*) bis jetzt noch ganz unbeteiligt ist. Dann kann man aber auch alle möglichen Uebergänge von gewöhnlichen Zellkernen der Cutis bis zu den großen, ovalen Kernen des Schuppenkeimes konstatieren. Beides spricht für meine Behauptung.

Der oben genannte Schuppenkopf (*skf* Fig. 28) schiebt sich immer stärker gegen die Epidermis vor, und es resultiert eine immer stärker werdende Schrägstellung zur Körperoberfläche. In

diesem (vierten) Stadium der Entwickelung hat sich nun auch die obere Grenzschicht (*ags*) der Cutis etwas verändert. An der Stelle nämlich, aber nur an dieser, wo sich der Schuppenkopf (*skf*) gewissermaßen in die Epidermis einbohrt, sind ihre Kerne mehr und mehr rundlich geworden und in Form und Größe von den übrigen Zellen der Schuppenanlage schwer zu unterscheiden. In diesem Zustand bleibt die obere Grenzschicht auch fernerhin. Fig. 25—29 veranschaulichen das eben Ausgeführte. — Man sieht in diesen Figuren noch, daß, entsprechend dem „Schuppenkopf" (*skf*), auch das andere Ende (*ve*) reichlicher mit Zellen umgeben ist. Hier geht auch im weiteren Verlauf des Schuppenbildungsprozesses die Umbildung von Cutiszellen zu Skleroblasten vor sich.

Während die eben beschriebenen Umwandlungen in der Cutis stattfinden, geht eine merkwürdige Veränderung in den direkt über dem Schuppenkeim gelegenen basalen Epidermiszellen vor sich (Fig. 4—10). — Solange noch kein Schuppenkeim vorhanden ist, zeigen alle das gleiche Aussehen und gleiche Größenverhältnisse (Fig. 4). Treten dann einige Cutiszellen zu einer Schuppenanlage zusammen und vergrößern sich, so nehmen auch die direkt darüber gelegenen basalen Epidermiszellen an Größe zu (Fig. 5).

In dem Maße, wie nun der Schuppenkeim wächst, werden die ursprünglich kubischen Zellen cylindrisch. Die Kerne vergrößern sich und rücken, nachdem sie eine längliche Form angenommen haben, an das der Basalmembran abgewandte Ende zu. Fig. 28 zeigt uns diese Umbildung auf ihrem Höhepunkte, von da an beginnt die Rückbildung, bis wieder das Normalstadium der kubischen Epidermiszellen erreicht ist (Fig. 24, 29 und 30). Zur Abscheidung irgend welcher Hartsubstanz seitens dieser Epidermiszellen kommt es jedoch nicht.

Den eben beschriebenen Vorgang hat Hofer gleichfalls konstatieren können, er nennt ihn eine „regressive Metamorphose". Klaatsch und auch Ussow stellen ihn seltsamerweise völlig in Abrede. Dieser Prozeß hat für uns das größte phylogenetische Interesse, da er die Wiederholung eines Vorfahrenstadiums darstellt. Bei den Placoidschuppern und Ganoiden kommt es zur Abscheidung von Hartsubstanz seitens dieser Epidermiszellen, bei den Teleosteern unterbleibt dies.

Merkwürdig ist, daß die Epidermiszellen auf Veränderungen in der Cutis, von der sie ja durch die Basalmembran (*bm*) und die äußere Grenzschicht (*ags*) geschieden sind, reagieren. Physiologisch scheint eine Wechselwirkung zwischen der Epidermis und

dem Mesoderm zu bestehen. Man macht hier bei den Teleosteerschuppen dieselben Beobachtungen, welche andere Autoren bei der Entwickelung von Placoidschuppen gemacht haben, nämlich daß die Wucherung im Mesoderm und die Veränderung in der Epidermis gleichzeitig erscheinen. Bei den Placoidschuppen ist es nun schwer zu entscheiden, ob die Vorgänge im Mesoderm die Veränderungen in der Epidermis zur Folge haben oder umgekehrt. Sicherlich besteht eine physiologische Beziehung zwischen der Epidermis und der Cutis, eine Wechselwirkung, welche vielleicht eine antagonistische ist im Sinne eines „Kampfes der Teile", vielleicht eine synergistische in dem Sinne, daß stärkeres Wachstum in der Epidermis und in der Cutis sich gegenseitig begünstigen. Darauf kann ich hier jedoch nicht näher eingehen.

In dem vierten Stadium, wie es ja Fig. 28 veranschaulichte, sehen wir zwischen beiden Skleroblastenschichten eine sehr dünne, homogene Schicht auftreten, es ist dies die junge Schuppe. Fig. 29 zeigt uns das nächste Stadium. Hier ist schon eine feine Platte von Hartsubstanz ausgeschieden worden, die völlig in die mesodermalen Skleroblasten eingehüllt ist.

Wir müssen nun die Vorgänge betrachten, welche zu der bekannten dachziegelartigen Deckung der Schuppen führen. Der erste Schritt hierzu ist das Vordrängen des Schuppenkopfes (*skf* Fig. 27) gegen die Epidermis. Der Schuppenkeim, ursprünglich parallel zur Körperoberfläche gelagert (Fig. 25 und 26), wurde dadurch schräg gestellt. Diese Schrägstellung wird nun nicht nur beibehalten, sondern weiter ausgebildet (Fig. 28 und 29).

Vom fünften Stadium an (Fig. 29) beginnt die Ueberlagerung der jungen Schuppen. Es ist dies leicht erklärlich. Durch die Schrägstellung der ganzen Anlage ist ja erst die Möglichkeit gegeben, nach allen Seiten hin unbehindert wachsen zu können. Die Schuppen schieben sich über- resp. untereinander, und es resultiert so die bekannte dachziegelartige Deckung oder Imbrikation. Die Durchschnittsbilder des Integumentes Fig. 30, 33, 34 geben dies deutlich wieder. Fig. 34 ist ein Vertikalschnitt, während die anderen Frontalschnitte darstellen.

In dem Maße nun, wie sich die wachsende Schuppe teils in die Epidermis, teils in die Cutis hineinbohrt, kommt es zur Ausbildung der merkwürdigen Epidermisfortsätze oder Epidermiszapfen, wie man sie auch nennen könnte (Fig. 30 und 33 *epf*). Diese Fortsätze der Epidermis in die Cutis hinein haben

wohl Vogt (1842) verleidet, die Schuppen als in „Epitheltaschen (poches épithéliennes)“ gelagert zu erklären. Je mehr die Schuppe wächst, um so tiefer dringt sie in die Epidermis ein, und um so länger wird der Epidermisfortsatz. Diesem entspricht eine Epidermislücke, wie wir sie bei Individuen mit ausgebildetem Schuppenkleid vorfinden. Diese Lücke hat weiter keinen Zweck, als bei der Biegung des Körpers die Epidermis, die doch recht zart ist, vor der Zerreißung über dem Schuppenende zu schützen (Fig. 33 *epl*).

Nach Klaatsch (1894) sollen die oben erwähnten Epidermisfortsätze (*epf*) auch im weiteren Verlauf des Schuppenwachstums Skleroblasten an das Mesoderm abgeben. Er sagt darüber (l. c. p. 213): „Indem sich derselbe (Epidermisfortsatz) unter die Schuppe schiebt, gibt er die Skleroblasten ab, welche die untere Schuppenschicht aufbauen.“

Dem möchte ich entgegenhalten, daß die Schuppen schon relativ groß und dick sind, ehe es zur Ausbildung der Epidermisfortsätze kommt, auch sind beide Schichten der Schuppen schon entwickelt. Ferner sind die Schuppen schon völlig von Skleroblasten umhüllt, die aber vom Schuppenkeim herstammten. Drittens fand ich auch hier ein Basalmembran, die Epidermis und Cutis voneinander trennte. Viertens ist die Schuppe mitsamt den ihr anlagernden Skleroblasten von Bindegewebe umgeben, durch welches sich die neu hinzukommenden Skleroblasten gleichsam hindurchdrängen müßten.

Aus Fig. 30 ersehen wir ferner, daß die ganze Schuppenanlage, die ursprünglich sehr nahe an der Epidermis lag, durch wucherndes, lockeres Bindegewebe (*bi*) von dieser abgedrängt worden ist. Eine solche Bindegewebswucherung findet aber auch an der Unterseite der jungen Schuppe statt, und es kommt so zur Ausbildung der bekannten „Schuppentaschen“, die als sekundäre Modifikationen in der Cutis zu betrachten sind. Der weitere Verlauf des Schuppenwachstums ist ziemlich einfach, die an der Ober- und Unterseite der Schuppe liegenden Skleroblasten (*Scbl*) scheiden die Hartsubstanz ab. Bei der Bildung der unteren Schicht werden Bindegewebsfibrillen mitherangezogen, was bei der Hyalodentinschicht nicht der Fall ist. Es spricht hierfür auch die Tatsache, daß Anordnung und Richtung des Verlaufs der Fibrillen der unteren Schicht die gleiche ist wie in der umgebenden Cutis, worauf von mir schon mehrfach hingewiesen wurde.

Betrachtet man die Skleroblastenschichten von der Fläche, so

erhält man ein Bild, wie es uns Fig. 31 darstellt. Die Zellkerne (*zk*) sind groß und rundlich, der Kernkörper färbt sich meist intensiv. Der Plasmaleib (*pl*) ist etwas heller im Gegensatz zu der homogenen Zwischensubstanz (*zs*). Klaatsch sah im Plasmaleib der oberen Skleroblastenschicht helle Flecken auftreten, die nach Verlagerung des Kernes an das eine Ende der Zelle mit der Zwischensubstanz verschmolzen. Ich konnte nichts Derartiges feststellen. Merkwürdig ist noch die große Aehnlichkeit der Skleroblastenschicht (*scbl* Fig. 31) mit der obersten Epidermisschicht (Fig. 3). Diese Uebereinstimmung im Aussehen ist eine rein äußerliche und von keinerlei Bedeutung. Irgendwelche Beziehungen beider Schichten zueinander daraus abzuleiten, wäre grundfalsch.

Schneidet man die Haut eines Fisches mit großen, fertig ausgebildeten Schuppen (in diesem Falle Cyprinus carpio in der Größe von 20 cm) in der Frontalrichtung, so erhält man folgendes Bild (Fig. 32). Wir sehen die obere Skleroblastenschicht (*scbl*) zwischen den im Durchschnitt als kleine Zähnchen erscheinenden konzentrischen Linien gewissermaßen eingebettet liegen. Die Hyalodentinschicht (*osch*) hat sich intensiver gefärbt als die untere Schuppenschicht (*usch*). Letzterer liegt ebenfalls eine Skleroblastenschicht an, mit sehr schmalen Kernen und spärlichem Plasma. Im Gegensatz dazu haben die Kerne der oberen Skleroblastenschicht ein reichliches Plasma. Auf derartigen Querschnitten sieht man öfters kleine Hohlräume in der Schuppe, die ohne irgend welche Bedeutung sind. Knochenkörperchen konnte ich nirgends finden.

Das gesamte Integument hat während aller eben beschriebenen Vorgänge erheblich an Dicke zugenommen. Beim ausgebildeten Individuum ist es ungefähr noch einmal so dick als bei dem jungen.

Wenn ich nun meine Befunde mit denen der früheren Autoren vergleiche, so ergibt sich, daß sie mit denjenigen von Hofer im wesentlichen übereinstimmen. Hofer fand auch, daß erst nach erfolgter Schrägstellung der Papille die erste Hartsubstanzplatte abgeschieden wird. Klaatsch und Ussow sind dagegen der Ansicht, daß die junge Schuppe zunächst in dem horizontal gestellten Keim gebildet wird und dann erst eine schräge Lagerung einnimmt. Diese Angabe ist bei Klaatsch etwas unklar, da er schon vorher von einer „kaudalwärts verschobenen Papille“ gesprochen hatte (l. c. p. 159). Mir ist es auch aus dem Grunde wahrscheinlicher, daß erst in der schrägen Papille Hartsubstanz abgeschieden wird, weil ein Gebilde ohne solche sich doch viel leichter umlagern resp. verschieben kann. Ussow widerspricht

sich des öfteren in seinen Angaben hierüber, so sagt er an einer Stelle, „die starke Entwickelung des Bindegewebes veranlaßt die Schrägstellung der Schuppe“, und gleich darauf vertritt er die Ansicht, „daß die Schrägstellung die reichlichere Entwickelung des Bindegewebes verursacht habe“ (l. c. p. 346).

Fasse ich zum Schluß meine Ergebnisse zusammen:

1) Die Teleosteerschuppe verdankt einer zur Körperoberfläche schrägen Papille (dem Schuppenkeim) ihre Entstehung. Der Schuppenkeim besteht aus modifizierten Cutiszellen, die wir Skleroblasten nennen. Diese Skleroblasten sind rein mesodermaler und nicht ektodermaler Herkunft, wie von einer Seite behauptet wurde.

2) Die Epidermis ist bei der Schuppenbildung selbst unbeteiligt. Die basalen Epidermiszellen verändern sich zeitweise allerdings, um aber im weiteren eine regressive Metamorphose einzugehen und ihre ursprüngliche Gestalt wieder anzunehmen.

3) Die Schuppe ist in einer besonderen „Schuppentasche“ gelegen, welche aus lockerem Bindegewebe gebildet wird.

4) Den Prozeß der Abscheidung von Hartsubstanz besorgen zwei Zellschichten, die sog. Skleroblastenschichten, die der Schuppe direkt anliegen.

IV. Kapitel.

Ueber die segmentale Anordnung der Teleosteerschuppen.

(Hierzu Textfig. 9—26.)

Bei der Betrachtung von Frontalschnitten, welche mir eigentlich dazu dienten, die Entwickelung der Schuppen von Leuciscus rutilus zu studieren, fiel mir auf, daß die jungen Schuppen deutlich segmental angeordnet waren. Wenn sich die jungen Schuppen segmental anlegen und ein späterer Wechsel nicht mehr stattfindet, so war zu erwarten, daß die ausgebildeten Schuppen ebenfalls segmental angeordnet sind. Nach genauer makroskopischer Untersuchung von großen Leuciscus auf diese Verhältnisse hin ergab sich denn auch die segmentale Anordnung der ausgebildeten Schuppen aufs deutlichste.

Bei der Nachforschung in der Literatur zeigte sich, daß nur

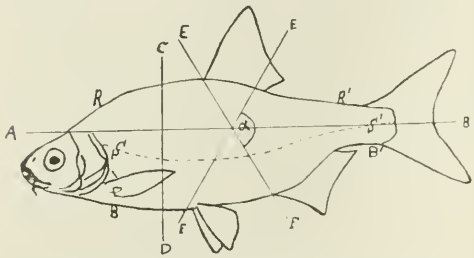
wenig und unvollkommene Beobachtungen hierüber vorliegen. Zuerst hatte Petit (1733) diese Entdeckung gemacht. Ferner bemerkte Agassiz, daß bei Fischen mit großen Schuppen so viel quere Schuppenreihen als Wirbel vorhanden sind. Die nachfolgenden Autoren haben diese Beobachtung gar nicht weiter beachtet. Erst Salbey (1868) führt sie am Ende seiner Arbeit an, ohne aber eine Nachprüfung vorzunehmen. Bezüglich dieser Stelle bei Salbey sagt Klaatsch (1890, p. 157): „auf ein Myocomma kommen meist mehrere Schuppen; die angebliche Beziehung zur Metamerie (Salbey) besteht nicht". Der Irrtum Klaatschs ist gewissermaßen ein doppelter, einmal indem er diese Beobachtung Salbey zuschreibt, der sie ja nur von Agassiz übernommen hatte, andererseits bestreitet er die Beziehung der Schuppen zur Metamerie des Fischkörpers. Hofer (1889) sagt über diesen Punkt nichts, ebenso Ussow (1897). — Der einzige Autor, von welchem wir noch einige Angaben besitzen, ist John Ryder (1892). Anläßlich seiner Studien „On the mechanical genesis of the scales of fishes" fand er unter anderem auch, daß die Schuppen sehr wohl Beziehungen zur Metamerie besitzen. Er sagt hierüber (l. c. p. 224): „either repeated consecutively and in oblique rows corresponding to the number of segments". — Seine Befunde scheinen auch gar nicht weiter bekannt geworden zu sein. Es ist verwunderlich, daß bei der reichen Literatur über Fischschuppen die Untersuchungen der Autoren nach dieser Richtung hin gar nicht ausgedehnt wurden. Ich glaubte mich deshalb zu einer erneuten und eingehenderen Untersuchung dieser Frage um so mehr berechtigt, zumal da die Ansichten von Klaatsch und Ryder über diesen Punkt gerade entgegengesetzt sind.

Als Ausgangsmaterial meiner Untersuchungen verwandte ich Leuciscus rutilus, Cyprinus carpio, Carassius carassius, Salmo fario und Tinca vulgaris. Vor allem wurden auch Frontalschnitte durch ganze Leuciscus in der Größe bis 3 cm angefertigt, um die von Agassiz angegebenen Beziehungen zwischen Zahl der Schuppenreihen und Wirbel nachprüfen zu können. Individuen von oben angegebener Größe zeigten schon ein recht gut entwickeltes Schuppenkleid.

Um die Anordnung der Schuppen bei Teleosteern mit normalem Schuppenkleid (als solches betrachte ich z. B. dasjenige von Leuciscus und Cyprinus) völlig verstehen zu können, müssen wir mit einigen Worten auf das der Euganoiden eingehen. Bei Lepidosteus und Amia sind die Schuppen ebenfalls segmental, und wir

haben in der segmentalen Anordnung der Teleosteerschuppen ein direktes Erbe der phylogenetischen Vorfahren zu erblicken. Diese Tatsache wird auch dadurch mitgestützt, daß sich die phylogenetisch ältesten Teleosteer (und als diese haben wir zweifelsohne die Physostomen zu betrachten) direkt an die Ganoiden des Jura anschließen. Das Schuppenkleid von Lepidosteus und Amia zeigt im großen und ganzen dieselbe Ausbildung und Anordnung wie das der Teleosteer. Von den histologischen Differenzierungen sehe ich in diesem Sinne natürlich ab. Der einzige Unterschied in der äußeren Form besteht eigentlich nur darin, daß Lepidosteus rhombische Schuppen hat, die Teleosteer aber cykloide. Amia steht in dieser Hinsicht fast in der Mitte.

Wie sehr sich die Schuppenkleider beider Ordnungen nähern, sollen uns einige Textfiguren erläutern. Zunächst möchte ich die verschiedenen Richtungslinien angeben, die wir nötig haben, um uns über die Reihen der Schuppen zu orientieren. Die in Textfig. 9 angewandten Bezeichnungen der einzelnen Richtungen gelten dann auch für alle übrigen Textfiguren.



Textfig. 9. Schematisches Bild eines Teleosteers. *AB* Frontalrichtung, *CD* Vertikalrichtung, *EF* Diagonalrichtung, *RR* Rückenlinie, *BB'* Bauchlinie, *SS* Seitenlinie, ∢α Divergenzwinkel der Diagonalen *EF*.

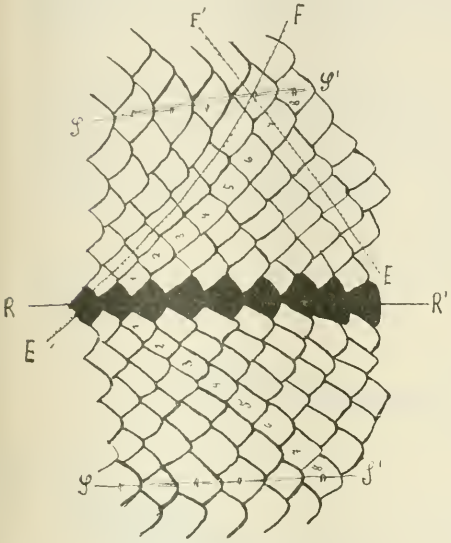
Es ist *AB* die Frontalebene oder Frontalrichtung, *CD* die Vertikalebene oder Vertikalrichtung, *EF* die Diagonalebene oder Diagonalrichtung, *RR'* die Rückenlinie, vom Kopf zum Schwanz laufend, dazu entsprechend *BB'* die Bauchlinie, *SS'* die Seitenlinie, Winkel α der Divergenzwinkel der Diagonalen *EF*. Als Diagonalen bezeichne ich die schief über den Körper verlaufenden Linien, welche die Richtung der Schuppenreihen angeben.

Betrachten wir nun das Schuppenkleid von Lepidosteus (Textfig. 10) und Leuciscus (Textfig. 11) von der Rückenlinie *RR'* aus, nachdem wir es in eine Ebene projiziert haben.

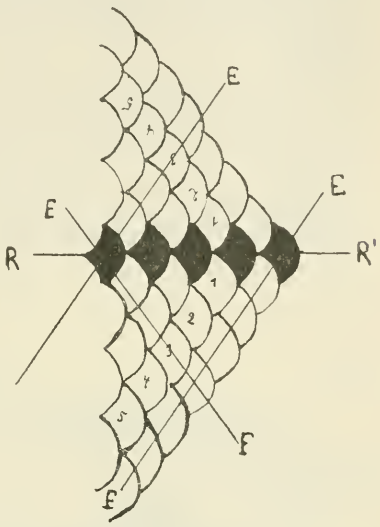
Die Uebereinstimmung in der Beschuppung beider Arten, abgesehen von der rhombischen und cykloiden Form, ist sofort ersichtlich. Die in der Rückenlinie *RR'* liegende Schuppenreihe habe ich der besseren Markierung wegen schwarz gezeichnet. Rechts und links davon sind symmetrisch die Schuppenreihen in

der Frontalrichtung *AB* gelegen. Unter dem Divergenzwinkel α schneiden sich die Diagonalen in der Rückenlinie, oder mit anderen Worten, Winkel α wird von *RR'* halbiert.

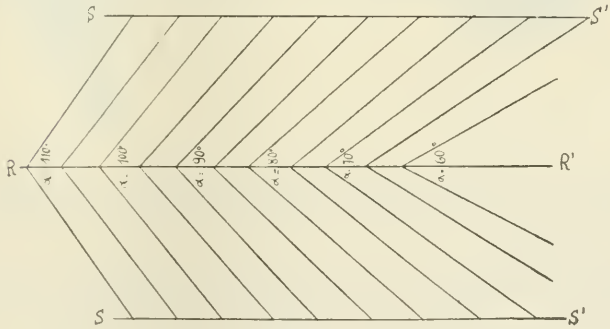
Noch besser veranschaulicht im Schema Textfig. 12 das eben Ausgeführte.



Textfig. 10.



Textfig. 11.



Textfig. 12.

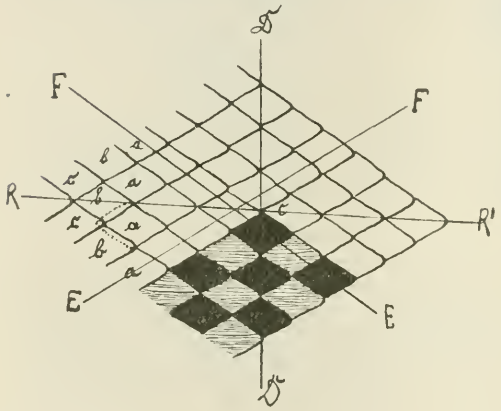
Textfig. 10. Projektion des Schuppenkleides von Lepidosteus von der Rückenlinie *RR'* aus in eine Ebene. Die *RR'* entlang laufende Schuppenreihe ist schwarz markiert. Von *RR'* aus zählt man jederseits 8 Schuppenreihen in der Frontalrichtung bis zur Seitenlinie *SS'*.

Textfig. 11. Projektion des Schuppenkleides von Leuciscus rutilus von der Rückenlinie *RR'* aus in eine Ebene. Die längs *RR'* laufende Schuppenreihe ist schwarz markiert. Von *RR'* bis zur Seitenlinie *SS'* zählt man beiderseits gleichviel Schuppenreihen in der Frontalrichtung.

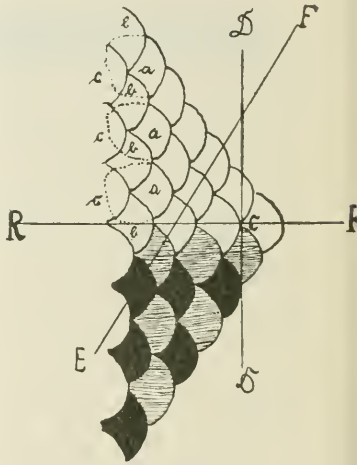
Textfig. 12. Schema des Verlaufs der Schuppendiagonalen, von der Rückenlinie *RR'* aus projiziert. Kaudalwärts nimmt der Wert für α ab; *RR'* halbiert Winkel α.

Ferner ersehen wir aus Textfig. 12, daß der Wert für α nicht in allen Regionen des Körpers derselbe ist. Am Kopf erreicht er sein Maximum (ca. 120°) und nimmt nach dem Schwanz zu regelmäßig bis etwa auf 60° ab. Das Wesentliche hierbei ist, daß der Divergenzwinkel α der Schuppendiagonalen mit dem Divergenzwinkel ε der Körpersegmente in den einzelnen Regionen des Körpers übereinstimmt. Darauf werde ich später noch zurückzukommen haben.

Noch deutlicher wird die Uedereinstimmung der Schuppenkleider von Lepidosteus und Leuciscus, wenn man die einzelnen Schuppen in gleichen Richtungen gleichartig markiert, wie dies in Textfig. 13 und 14 geschehen ist. Textfig. 13 ist etwas schematisiert worden zu diesem Zwecke.



Textfig. 13.



Textfig. 14.

Textfig. 13. Schuppenkleid von Lepidosteus, etwas schematisch. Die Schuppen *a* werden an zwei Seiten von den Schuppen *b* und an der Spitze von Schuppe *c* überdeckt.

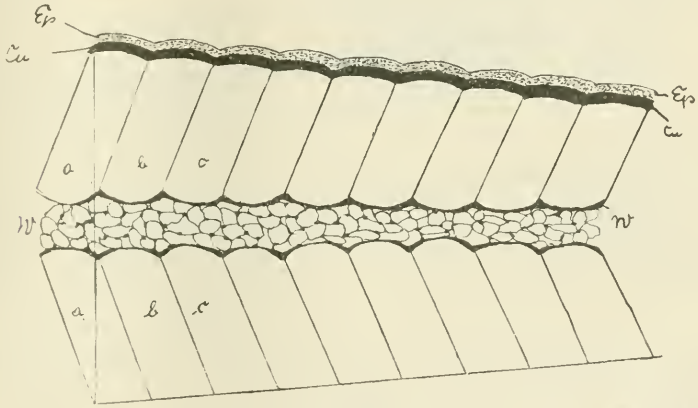
Textfig. 14. Schuppenkleid von Leuciscus. Schuppe *a* wird stark von 2 Schuppen *b*, außerdem noch ein großes Stück von Schuppe *c* überdeckt.

Wir erhalten beidemal, wenn wir die in der Vertikalrichtung *CD* und in der Frontalrichtung *AB* gelegenen Schuppen mit schwarzer Farbe markieren, eine schachbrettartige Zeichnung. Bemerken möchte ich aber, daß diese beiden Richtungen für die Schuppenreihen hier ganz willkürlich gewählt wurden. Der wirkliche Verlauf der Schuppenreihen ist ein diagonaler.

Mit einigen Worten muß ich noch auf die Deckungsverhältnisse der Schuppen bei Ganoiden und Teleosteern eingehen; zur Er-

läuterung ziehe ich ebenfalls Textfig. 13 und 14 heran. Bei den Ganoiden ist die gegenseitige Deckung der Schuppen nur eine geringe. So wird in Textfig. 13 Schuppe *a* nur wenig an zwei Seiten von Schuppe *b* und an der Spitze fast gar nicht von Schuppe *c* überdeckt. Die punktierte Linie soll dies zum Ausdruck bringen. Eine Vervollkommnung dieser Verhältnisse finden wir bei den Teleosteern (Textfig. 14). Infolge der cykloiden Ausbildung der Schuppe mußte natürlich die Deckung eine weit vollkommnere sein. Hier wird Schuppe *a* zum größeren Teil von Schuppe *b* und *c* überlagert. Diese Form der Beschuppung hat man sehr treffend als „dachziegelartig" bezeichnet.

Infolge der weitgehenden Ueberlagerung der Schuppen entsteht von selbst ein genügend fester Hautpanzer bei den Teleosteern, die Ausbildung von Schuppenligamenten, wie wir sie bei den Ganoiden finden, wäre überflüssig.



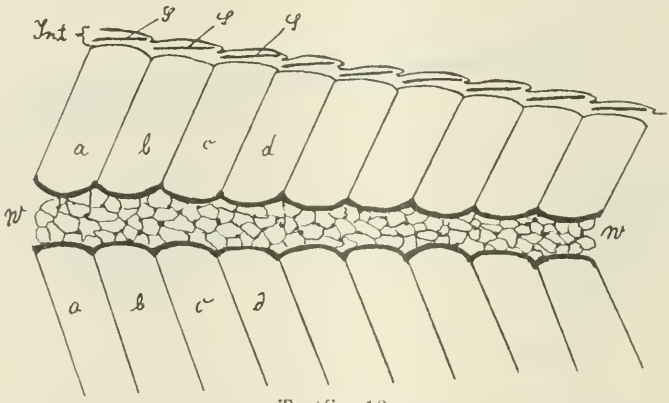
Textfig. 15. Frontalschnitt durch einen jungen Leuciscus. *W* die Wirbelsäule mit noch vorhandenem Chordagewebe, *a*, *b*, *c* u. s. w. die Körpersegmente, die Cutisplatte *Cu* schwarz, die Epidermis *ep* punktiert.

Habe ich im vorhergehenden auf die große Uebereinstimmung in der Beschuppung von Ganoiden und normal beschuppten Teleosteern hingewiesen, so komme ich nun auf die segmentale Anordnung spezieller zu sprechen. Als Objekte wählte ich Leuciscus rutilus und Cyprinus carpio, beide Species zeigen uns diese Verhältnisse außerordentlich klar. Durch Leuciscus legte ich Frontalschnitte, wie ich schon eingangs sagte, während Cyprinus zu makroskopischen Studien verwandt wurde.

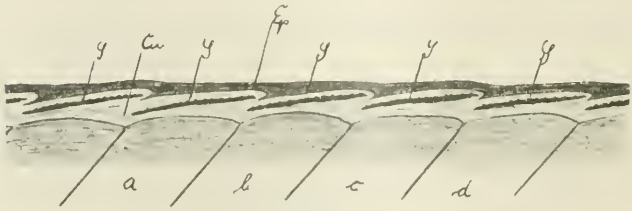
In Textfig. 15 ist ein Schnitt durch einen Leuciscus abgebildet, der noch keine Schuppen hat. Wir sehen bei *W* die Wirbelsäule mit dem Chordagewebe. *a*, *b*, *c* bezeichnen die einzelnen Myo-

commata. Die Cutisplatte habe ich zum Unterschied von der Epidermis (*ep*) schwarz markiert. Jedes Körpersegment entspricht einem Wirbel, wie leicht zu sehen ist. Schneidet man nun ein Exemplar mit schon vorhandenem Schuppenkleid ebenfalls in der Frontalrichtung, so erhält man ein Bild, wie es Textfig. 16 darstellt.

Bei *W* ist ebenfalls wieder die Wirbelsäule zu sehen. Mit *Int* ist das gesamte Integument also Epidermis und Corium bezeichnet. Auf jedes Segment (*a*—*d*) kommt allemal eine Schuppe (*S*), und da jedes Körpersegment einem Wirbel entspricht, so folgt, daß auch jede Schuppenreihe in der Diagonalrichtung einem Wirbelkörper zukommt, oder in anderen Worten, wir haben so viel quere Schuppenreihen, wie Wirbel vorhanden sind. Dieselben Verhältnisse wie Textfig. 16 zeigt uns auch Textfig. 17, nur etwas vergrößert.



Textfig. 16.



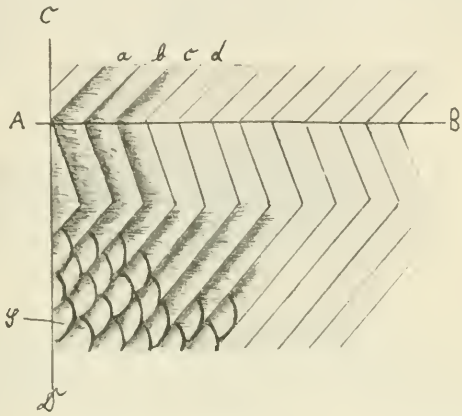
Textfig. 17.

Textfig. 16. Frontalschnitt durch einen älteren Leuciscus mit schon vorhandenem Schuppenkleid. *a*—*d* die Segmente, deren jedes einem Wirbel entspricht. Auf jedes Segment kommt eine Schuppe. *Int* das Integument (Epidermis + Corium), *S* die einzelnen Schuppen.

Textfig. 17. Frontalschnitt durch einen älteren Leuciscus mit gut entwickeltem Schuppenkleid. Auf jedes Segment (*a*—*d*) kommt eine Schuppe *S*. Die Epidermis *Ep* ist dunkler gehalten. Die Schuppen liegen völlig innerhalb der Cutis (*Cu*).

Es sind wiederum *a*, *b*, *c*, *d* die Myocommata. Mit *S* sind die einzelnen Schuppen bezeichnet, die jedem Segment entsprechen. Sie liegen völlig innerhalb der Cutis, die Epidermis (*Ep*) wurde etwas dunkler gehalten, um den Unterschied beider Hautschichten besser hervortreten zu lassen.

Makroskopisch kann man sich von der Richtigkeit meiner Behauptung betreffs der segmentalen Anordnung der Schuppen leicht auf folgende Art überzeugen. Von einem Karpfen präpariere man die Haut so ab, daß von den Segmenten ein Teil daran haften bleibt. Man erhält ein Bild, wie es in Textfig. 18 wiedergegeben ist.



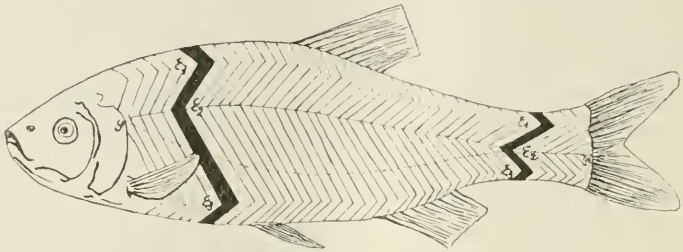
Textfig. 18. Haut von Cyprinus carpio von der Innenseite betrachtet. *a* — *d* sind 4 Myocommata, die an zwei Stellen umknicken. Bei *S* die einzelnen Schuppen der Diagonalreihen.

Es ist *AB* die Frontalrichtung und *CD* die Vertikalrichtung. Die der Haut noch anhaftenden Segmente sind deutlich zu sehen. Dieselben knicken, ihrem Verlaufe entsprechend, zweimal um. Bei *S* sehen wir die diagonalen Schuppenreihen mit den einzelnen Schuppen. Es ist auch hier sofort ersichtlich, daß jede Schuppenreihe in der Diagonalrichtung einem Segmente entspricht.

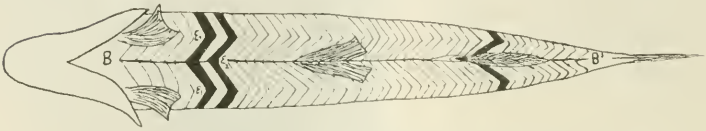
Nachdem wir nun festgestellt haben, daß die Schuppen segmental angeordnet sind, müssen wir den Verlauf der Segmente noch klarlegen und untersuchen, ob sich mit dem Verlauf dieser auch der der Schuppenreihen in Einklang bringen läßt. Erst nachdem wir dieses festgestellt haben, können wir die Aufgabe als erledigt betrachten.

Um mich betreffs des Segmentverlaufes nicht auf die Abbildungen anderer Autoren allein stützen zu müssen, habe ich mir selbst solche angefertigt. Aus Agassiz, „Histoire des poissons d'eau douce" wurden die Textfigg. 21, 22, 23 entnommen, alle übrigen sind Originalfiguren. Zu obigem Zwecke präparierte ich von einem

etwa 20 cm langen Leuciscus rutilus die Haut völlig ab. Den Verlauf der Segmente stellt Textfig. 19 und 20 dar.



Textfig. 19.



Textfig. 20.

Textfig. 19. Segmentverlauf bei Leuciscus rutilus. Lateralansicht. ε_1, ε_2, ε_3 die Divergenzwinkel der Segmente. Die Seitenlinie SS' fällt nicht mit der Mittellinie der Segmente (bei ε_2) zusammen.

Textfig. 20. Segmentverlauf bei Leuciscus rutilus. Ventralansicht. Die Mittellinie der Segmente (bei ε_2) fällt mit BB' (der Bauchlinie) zusammen.

Wir finden, daß die Myocommata den Körper in „W"-ähnlichen geknickten Linien umziehen. Diesen merkwürdigen Verlauf der Segmente bestätigen mir Agassiz (siehe Textfig. 21—23) und John Ryder. Man erhält diese „W"-förmige Linie ebenso gut, wenn man den Fisch von der Rückenline RR' aus betrachtet, wie Textfig. 22 zeigt, als auch bei Betrachtung von unten her (Textfig. 20 und 23). Ich benenne in Zukunft die „W"-ähnlichen Linien

a) dorsale W-Linie, von RR' aus gesehen, Textfig. 22, 25;

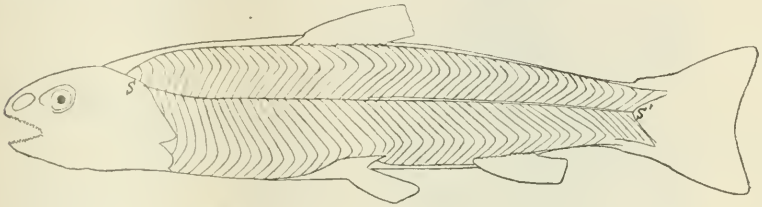
b) laterale W-Linie, von SS' aus gesehen, Textfig. 19, 21, 24, 26,

c) ventrale W-Linie, von BB' aus gesehen, Textfig. 20, 23.

Die drei Winkel, welche durch die doppelte Knickung gebildet werden, bezeichne ich mit ε_1; ε_2 und ε_3 von oben nach unten. Winkel ε_2 ist stets der mittlere und zeigt mit der Spitze nach dem Kopfende zu. Bei Betrachtung von der dorsalen und ventralen Seite her liegt der Winkel ε_2 mit dem Scheitel stets auf RR' bezüglich BB'. Die beiden Linien halbieren Winkel ε_2 ebenso wie α den Divergenzwinkel der Schuppendiagonalen. Von der Seitenlinie SS' (Textfig. 19) wird ε_2 bei Leuciscus nicht halbiert, da er gar nicht mit dem Scheitel auf derselben liegt. Bei Salmo

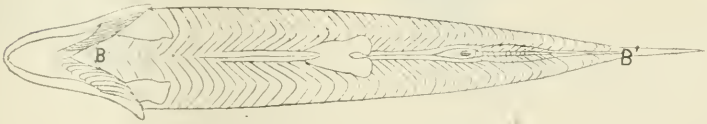
fario ist dies der Fall, und hier halbiert SS' ebenfalls den mittleren Divergenzwinkel ε_2 der Körpersegmente.

Der Verlauf der Seitenlinien SS' stimmt also nicht immer mit dem der Mittellinie der Myocommata überein. Die Seitenlinie, welche ursprünglich in gleicher Höhe mit den Mittellinien der Segmente gelegen ist, erfährt somit eine Umlagerung. Diese muß aber schon vor der Entwickelung der Schuppen vor sich gegangen sein, da ja die Schuppen längs der Seitenlinie von kleinen Kanälen durchbohrt sind, um den Sinnesorganen den Durchtritt zu gestatten. Daß diese besonders ausgebildeten Schuppen verlagert werden, halte ich für ausgeschlossen.



Textfig. 21. Myocommata bei Salmo salar. Nach Agassiz.

Textfig. 22. Vergl. Textfig. 21.



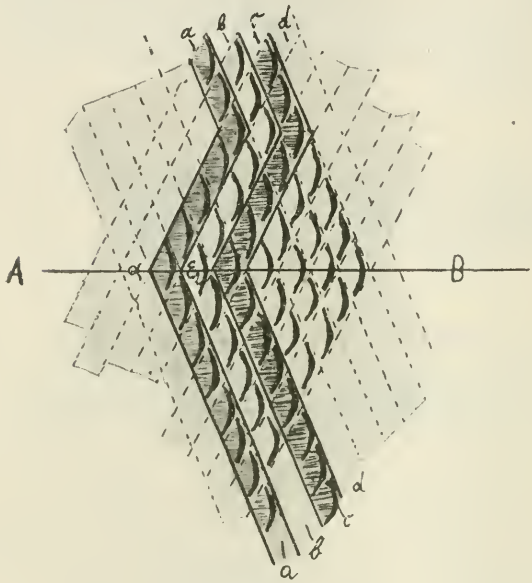
Textfig. 23. Vergl. Textfig. 21.

Am Kopf haben die Winkel ε_1, ε_2 und ε_3 ebenfalls den größten Wert, wie man sich sofort durch Messung überzeugen kann. Nach hinten werden sie immer kleiner, wie es in Textfig. 19 und 20 sehr schön zu sehen ist. Diese Winkel ε_1, ε_2 und ε_3 stimmen, in einer bestimmten Körperregion gemessen, und bei Betrachtung des Fisches von oben resp. unten oder von der Seite stets mit dem Divergenzwinkel α der Schuppendiagonalen überein. Diese Tatsache halte ich ebenfalls für einen Beweis der segmentalen Anordnung der Schuppen.

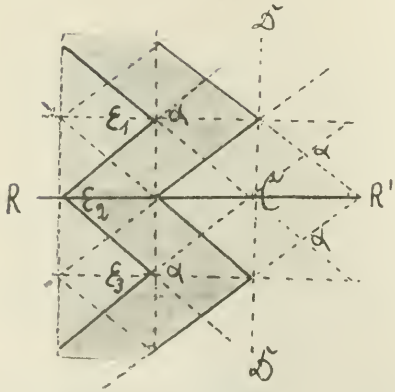
Es wäre nun noch die Frage zu beantworten: wie ordnet man die Schuppen in jene merkwürdigen geknickten „W"-förmigen

Linien ein? Wie einfach sich das gestaltet, sollen uns Textfig. 24 und 25 erläutern.

Textfig. 24 stellt einen Teil des Schuppenkleides von Leuciscus rutilus dar, und zwar wählte ich eine laterale Region der Segmento zwischen Brust- und Bauchflosse. Es sind *a*, *b*, *c* und *d* 4 benachbarte Myocommata, die im Winkel ε_1 und ε_2 umgeknickt sind. Winkel ε_3 ist nicht mehr auf dem Bilde. Diese Winkel ε_1 und ε_2 fallen genau mit dem Divergenzwinkel α der Schuppendiagonalen zusammen resp. sind sie diesen als Scheitelwinkel gleich. Der Verlauf der Schuppendiagonalen ist durch punktierte Linien angedeutet. Wir sehen, wie die Schuppenreihen wie spielend dem Verlauf der Segmente folgen.



Textfig. 24.



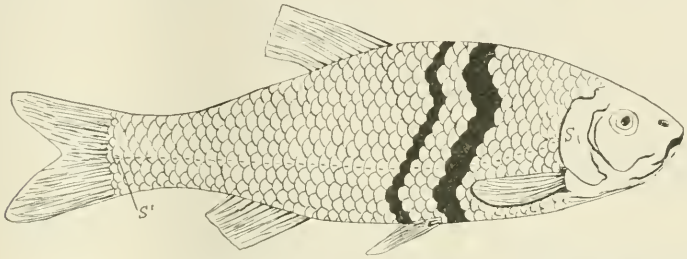
Textfig. 25.

Textfig. 24. Schuppenkleid von Leuciscus rutilus, von der Seite gesehen. Etwas schematisch. Die Schuppen ordnen sich den Segmenten (*a*—*d*) ein. Jede Schuppenreihe entspricht einem Segment. 2 Segmente *a* und *c* zur leichteren Orientierung dunkler gehalten.

Textfig. 25. Projektion der für die Anordnung der Schuppen und Segmente in Betracht kommenden Linien von der Rückenlinie *RR'* aus. Der Verlauf eines Segmentes ist schraffiert. $\sphericalangle\varepsilon_1$, $\sphericalangle\varepsilon_2$, $\sphericalangle\varepsilon_3 = \sphericalangle\alpha$.

Das System aller vorkommenden Linien habe ich in Textfig. 25 von *RR'* aus gesehen nochmals in eine Ebene projiziert, um die Gleichheit der Winkel ε_1, ε_2 und ε_3 mit Winkel α zu veranschaulichen.

In Textfig. 26 endlich ist ein Leuciscus mit vollständigem Schuppenkleid nach der Natur gezeichnet worden. Durch schwarz wurde der Verlauf der Segmente und der Schuppendiagonalen angedeutet, um die Uebereinstimmung beider zu veranschaulichen. Daß die Schuppenreihen den Segmenten entsprechen, sehen wir auch hier, zumal wenn man Textfig. 19 mitheranzieht.



Textfig. 26. Leuciscus rutilus mit vollständigem Schuppenkleid. Einige Schuppendiagonalen sind schwarz markiert, um die Uebereinstimmung mit dem Segmentverlauf Textfig. 19 zu zeigen. Die Seitenlinie *SS'* fällt nicht mit der Mittellinie der Myocommata zusammen.

Fassen wir die gewonnenen Resultate dahin zusammen:

1) Die Schuppenreihen bei den normal beschuppten Teleosteern entsprechen den Körpersegmenten.

2) Da die Zahl der Segmente gleich derjenigen der Wirbel ist, so resultiert, daß auch die Zahl der diagonalen Schuppenreihen gleich der der Wirbel ist.

3) Die Körpersegmente umziehen die Wirbelsäule in drei geknickten Linien, so daß bei der Ansicht von der Dorsalseite, Lateralseite und Ventralseite eine „W"-förmige Anordnung der Segmente hervortritt.

4) Die Winkel, unter welchen die Segmente umgebogen sind, stimmen mit den Divergenzwinkeln der Schuppendiagonalen an entsprechenden Körperstellen völlig überein.

5) Die Schuppenreihen umziehen den Körper ebenfalls in „W"-ähnlichen geknickten Linien, entsprechend den zugehörigen Segmenten.

Die eigentümliche Anordnung der Schuppen läßt sich nicht allein phylogenetisch, sondern auch physiologisch erklären. Biegt

der Fisch seinen Körper nach einer Seite, so kontrahiert sich dabei jedes Segment. Wäre die Haut ein ganz weiches, nachgiebiges, nicht elastisches Gewebe, so würde sich über jedem Segment eine kleine Auffaltung der Haut bilden. Bei der großen Elastizität der Fischhaut fällt dieses natürlich weg. Wird nun aber die Haut durch harte Schuppen gefestigt, so wird der Bewegung dann am wenigsten Widerstand geboten werden, wenn die Schuppen den Segmenten folgen und sich segmentweise gegeneinander verschieben können.

Bemerken möchte ich noch, daß die segmentale Anordnung innerhalb der Ganoiden erworben wurde, von ihnen haben sie dann die normal beschuppten Teleosteer geerbt. Diese normale Beschuppung wurde aber im Laufe der phylogenetischen Weiterbildung sekundär umgestaltet. Der erste dieser sekundären Umbildungsprozesse nach dieser Richtung hin ist, daß ein Segment zwei Schuppen trägt, wie es z. B. Tinca und die Salmoniden zeigen. Im Prinzip ist aber auch bei ihnen die Anordnung dieselbe, wie wir sie bei Leuciscus und Cyprinus als typischen Beispielen der normal beschuppten Teleosteer gefunden haben.

V. Kapitel.

Phylogenie der Teleosteerschuppe.

In diesem letzten Kapitel will ich die phylogenetische Entstehung der normalen Teleosteerschuppe ins Auge fassen. Als solche normale Schuppen betrachte ich, wie schon bemerkt, nur die Cykloidschuppe.

Die vielfachen Modifikationen, welche die Schuppen innerhalb mancher Gruppen eingegangen sind, lasse ich außer Betracht. Wir können sie aus dem Grunde nicht mitheranziehen, weil uns noch jede genaue Beobachtung über die erste Entwickelung (und diese ist hier allein maßgebend) dieser seltsamen Formen fehlt. So bedarf die Entstehung der Schuppen bei den Siluroiden, Acanthopterygiern, Plectognathen, Lophobranchiern und vieler anderer noch der Aufklärung.

Wenn ich es unternehme, eine phylogenetische Reihe der typischen Teleosteerschuppe aufzustellen, so stütze ich mich teils auf das von vorhergehenden Autoren geförderte Tatsachenmaterial, teils auf die Resultate, welche ich durch meine Untersuchungen gewonnen habe. Als grundlegend für unsere Kenntnis des Baues

und der Entwickelung von Placoid- und Ganoidschuppen nenne ich von neueren Arbeiten diejenigen von O. Hertwig (1874, 1876), Klaatsch (1890) und Nickerson (1893).

Ich bin mir wohl bewußt, daß ich ein noch ziemlich dunkles Gebiet betrete, und es sind die folgenden von mir aufgestellten Reihen lediglich als ein Versuch anzusehen und sollen daher durchaus nicht als abgeschlossen oder gar maßgebend gelten.

Als Urzustand aller Hautossifikationen haben wir wohl kleine Zähnchen anzusehen, ähnlich denen, wie wir sie heute noch auf der Basalplatte der Placoidschuppen finden. Von diesem Urzustand aus lassen sich folgende Stufen unterscheiden:

1) Das Hautzähnchen erhielt eine zur Körperoberfläche parallel gelagerte Basalplatte. Das Hautzähnchen wurde somit zur Ur-Placoidschuppe.
2) Das Hautzähnchen differenzierte sich in der Mundregion zum eigentlichen „Zahn“ (Urzahn), der in der Wirbeltierreihe eine selbständige Weiterbildung erfahren hat.
3) Die Basalplatten der Hautzähnchen verschmolzen in der Schädelregion zu sekundären Deckknochen, welche im weiteren Verlauf zu den Schädeldachknochen wurden (bei Ganoiden, Teleosteern u. s. w.).
4) Die Ur-Placoidschuppe entwickelte sich ebenfalls weiter, und zwar zu:
   a) der typischen Placoidschuppe, wie sie heute noch bei den Selachiern erhalten ist; ein ständiger Wechsel der Schuppen findet noch statt;
   b) die Ur-Placoidschuppe ging besondere Modifikationen ein, welche die Rajiden- und Holocephalenschuppen zeigen.
5) Die typische Placoidschuppe wandelte sich um zur Ur-Ganoidschuppe. Die Basalplatten der Schuppen eines Segmentes verschmolzen miteinander. Der ständige Wechsel der Schuppen hörte auf. Die Platte wurde rhomboidal. Die Zähnchen wurden reduziert und rudimentär; sie können, wie Nickerson gezeigt hat, embryonal noch auftreten. Analog dem Schmelz tritt eine Ganoinschicht auf. Diese Ur-Ganoidschuppe differenzierte sich ihrerseits zu:
   a) der typischen Ganoidschuppe; rezent noch erhalten bei den Euganoiden und Crossopterygiern;
   b) besondere Modifikationen fanden statt; es resultierten so die Schuppenplatten der Chondrostei;

c) die Schuppen wurden sehr groß, nahmen cykloide Form an und überdeckten sich dachziegelartig; es kam die Dipnoerschuppe zur Ausbildung;
d) endlich ging aus der Ur-Ganoidschuppe wohl auch die Bepanzerung der Stegocephalen hervor.

6) Aus der typischen Ganoidschuppe hat sich die Ur-Cykloidschuppe entwickelt, welche uns Amia calva repräsentiert. Es ist eine homogene äußere Schicht, analog der Ganoinschicht, vorhanden, sowie eine faserige innere. Zähnchen fehlen, die Anordnung ist segmental, die Schuppen sind persistierend. Aus der Ur-Cykloidschuppe leiten wir direkt ab
a) die typische Cykloidschuppe. Rezent bei den meisten Physostomen. Ursprünglich segmental, zuweilen verdoppelt oder ohne segmentale Ordnung. Die typische Cykloidschuppe modifizierte sich in jüngster Zeit, und zwar zu
α) der Ktenoidschuppe durch Umbildung der oberen Schicht allein am Hinterrand; bei den Acanthopterygiern wird besonders diese Schuppenart ausgebildet;
β) vielfachen sekundär ganz veränderten Formen, wie sie die Plectognathen, Siluroiden, Lophobranchier und andere mehr zeigen.

Ordnet man das eben Gesagte in ein Schema ein, so erhält man den nebenstehenden Stammbaum der normalen Teleosteerschuppe.

Zur Begründung dieses Stammbaumes möchte ich zunächst anführen, daß sich derselbe sehr gut mit der Stammreihe der Fische vereinigen läßt, wie sie z. B. Haeckel[1]) aufgestellt hat. Nur bezüglich der Ableitung der Ur-Ganoidschuppe weiche ich etwas ab. Ich gebe auf p. 658 den Stammbaum der Fische nach Haeckel wieder und füge hinzu, welche Schuppenart wir bei den betreffenden Ordnungen finden.

Ferner führe noch folgende Tatsachen an. Die Ganoidschuppe wiederholt ihr Vorfahrenstadium. Als solches sehe ich die embryonale Anlage der Zähnchen auf den Schuppen an, wie sie Nickerson beobachtete. Diese Zähnchen kommen nicht mehr zur Ausbildung, sondern gehen eine regressive Metamorphose ein. Es rekapituliert aber die Teleosteerschuppe auch im Laufe ihrer Entwickelung das Ganoidenstadium, und als solches betrachte ich das

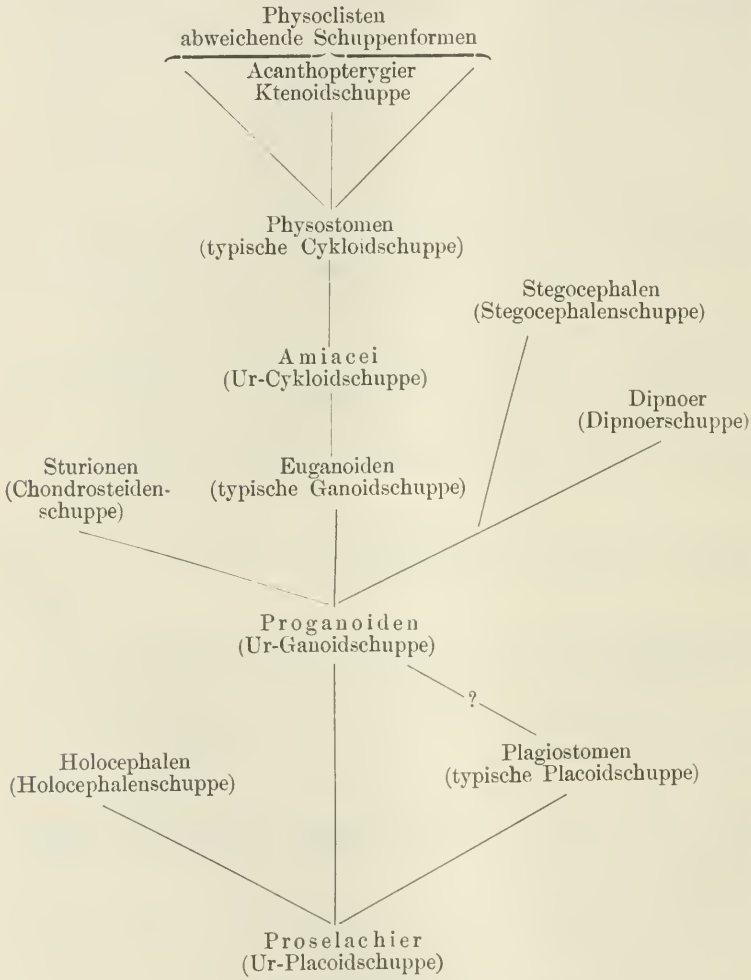
1) E. Haeckel, Systematische Phylogenie der Wirbeltiere Berlin 1895.

fünfte Stadium ihrer Entstehung (Fig. 29). Wir sehen hier junge Schuppen, die, wie die Ganoidschuppen im fertigen Zustande überhaupt, noch sehr wenig schräg zur Körperoberfläche gestellt

Stammbaum der normalen Teleosteerschuppe.

sind. Die Deckung an den Rändern ist gering, genau wie bei den Ganoidenschuppen. Endlich haben wir bei der Entwickelung der Teleosteerschuppe auch Anklänge an die erste Entstehung der Placoidschuppe. Ich wies schon darauf hin, daß der junge

Schuppenkeim der Placoidenschuppen und der der Teleosteerschuppen sich eine Zeitlang außerordentlich ähnlich sind. Finden wir doch sogar die Umbildung der kubischen, basalen Epidermiszellen zu cylinderförmigen bei den Teleosteern wieder, und zwar genau so, wie wir es an Entwickelungsstadien von Placoidschuppen



sehen. Eine Abscheidung von Hartsubstanz seitens dieser Epidermiszellen unterbleibt jedoch bei den Teleosteern, denn die so zeitweise modifizierten Epidermiszellen wandeln sich bald wieder in normale um. Gerade diesen Stadien der Entwickelung der Teleosteerschuppen (Fig. 26, 27, 28, Stadium 2, 3 und 4) lege ich

die größte phylogenetische Bedeutung bei. Es sind diese Vorgänge ebenfalls ein Beispiel für das biogenetische Grundgesetz. Endlich hatten wir noch zu berücksichtigen, daß Placoid-, Ganoid- und Cykloidschuppen in Schrägzeilen auf der Körperoberfläche angeordnet sind.

Fragen wir nun, in welchen histologischen Beziehungen die Schichten der drei Schuppenarten miteinander stehen.

Zweifelsohne sind analog:

a) die Schmelzschicht der Placoidschuppe,

b) die Ganoinschicht der Ganoidschuppe,

c) die Hyalodentinschicht der Teleosteerschuppe.

Alle drei Schichten sind sehr hart und dienen vornehmlich zum Schutz.

Als einander homolog möchte ich ansehen:

a) den oberen Teil der Basalplatte der Placoidschuppe,

b) den unteren Teil der Ganoidschuppe,

c) die gesamte Teleosteerschuppe.

Meine Ansicht begründe ich damit, daß alle drei eben genannten Hautgebilde ihre Entstehung den mesodermalen Skleroblasten verdanken, welche das junge Gebilde vollkommen umhüllen. Bei der Placoid- und Ganoidschuppe werden die Skleroblasten der Oberseite teilweise bei der Schuppenbildung miteinbezogen und geben dann die Knochenkörperchen dieser zwei Schuppenarten.

Bei den Teleosteerschuppen dagegen sehen wir beide Skleroblastenschichten dauernd gut erhalten. Es fehlen ja aus diesem Grunde auch die Knochenkörperchen in den Teleosteerschuppen.

Ich sagte schon, daß die Weiterbildung der Cykloidschuppen, phylogenetisch betrachtet, eine sehr junge ist. Die jurassischen Clupeiden, die sich bekanntlich direkt an die Amiaceiden anschließen, zeigen nur Cykloidschuppen. Es ist dies ganz natürlich, da diese Formen ja die cykloiden Schuppen als direkte Erben der Amiaceiden übernommen hatten. Die weit jüngeren Physoclisten bieten uns schon eine Fülle von besonderen Formen dar, über deren gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis betreffs der Umbildung und Differenzierung der Schuppen wir bei dem derzeitigen Stande der Schuppenforschung noch so gut wie nichts aussagen können da wir die Ontogenese noch nicht kennen. Bezüglich der Ktenoidschuppen bin ich der Ansicht, daß sie die erste sekundäre Modifikation der Cykloidschuppen sind, wie ich schon früher dargetan habe. Zum Beweis möchte ich hier anführen, daß die Anacanthini und Acanthopteri, welche ja hauptsächlich Ktenoidschuppen tragen,

erst in der Kreide auftreten, während die nur cykloidbeschuppten Physostomen schon im Jura vertreten sind. Die Formen mit ganz verändertem Hautskelett, die Plectognathen, Siluroiden, Lophobranchier und andere mehr, sind noch jünger; wir finden Vertreter dieser Gruppen erst im Tertiär und Quartär. Es wäre z. B. ganz gut denkbar, daß sich von der Ktenoidschuppe nur ein Zähnchen am Hinterrande entwickelt habe, dafür aber sehr groß geworden sei. Es würde dies ein Versuch zur Erklärung der Entstehung der seltsamen bestachelten Formen sein. Wir wollen uns jedoch nicht zu sehr auf derartige Spekulationen einlassen.

Was endlich die Schuppe der Dipnoer anbelangt, so gleicht sie sehr im Bau und Form einer Cykloidschuppe. Diese Aehnlichkeit beider darf uns aber nicht etwa verleiten, sie einander gleichzusetzen, zumal jede Beobachtung über die erste Entwickelung noch fehlt. Es wäre von höchstem Interesse, zu erfahren, ob bei der Entstehung der Dipnoerschuppe ebenfalls noch rudimentäre Zähnchen auftreten, man würde daraus sehr wichtige Schlüsse betreffs der Ableitung der Schuppen dieser seltsamen Ordnung ziehen können.

Anhang I.

Literaturverzeichnis.

1) Agassiz, L., a) Recherches sur les poissons fossiles, Neuchâtel 1833—1845.
2) — b) Observations sur la structure et le mode d'accroissement des écailles des poissons. Ann. des Sc. natur., 2. Sér. T. XIV, 1840.
3) — c) Histoire naturelle des poissons d'eau douce, Neuchâtel 1842.
4) Alessandrini, M., De intima squamarum textura piscium, deque scutulis super chorio scatentibus Crocodili atque Armadili. Novi Commentarii Academiae Bononensis, Bd. IX, 1849.
5) Balfour and Parker, On the structure and development of Lepidosteus. Philos. Transactions of the Roy. Soc., Part II, 1882.
6) Baster, De squamis piscium. Opuscula subseciva, Harlem 1761.
7) Baudelot, E., Recherches sur la structure et le développement des poissons osseux. P. I, II. Arch. de Zool. expér. et gén., T. II, 1873.
8) v. Bennecke, Die Schuppen unserer Fische. Schriften d. Physik.-ökonom. Gesellschaft zu Königsberg. Bd. XXII, 1882.
9) Blanchard, Les poissons des eaux douces de la France, Paris 1866.
10) Borellus, P., Observationum microscopicarum centuria. Observatio 37. De squamis, 1656.
11) Brackel, G., De cutis organo quorundam animalium ordinis Plagiostomorum disquisitiones microscopicae. Inaug.-Diss. Dorpat 1858.
12) Broussonet, Observations sur les écailles de plusieurs espèces de poissons qu'on croît communément depourvues de ces parties. Journ. de Physique, 1787, T. XXXI.
13) Brown, A., Some observations on the young scales of the Cod, Haddock and Whiting before shedding. Edinburgh Roy. Soc., Vol. XXIV, 1903.
14) Carlet, M. C., Mémoire sur les écailles des poissons téléostéens. Ann. des Sc. natur., 6. Sér. T. VIII, 1879.
15) Couch, J., On the structure and manner of growth of the scales of fishes. Intellectual Observ. 12, 1868.
16) Dareste, Recherches sur la classification des poissons de l'ordre des Plectognathes. Ann. des Sc. natur., 3. Sér. T. XIV, 1850.
17) Gegenbaur, C., a) Ueber die Bildung des Knochengewebes. 2. Mitt. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. III, 1867.
18) — b) Grundzüge der vergleichenden Anatomie.

19) Günther, A., a) Description of Ceratodus, a genus of Ganoid fishes recently discovered in rivers of Queensland, Australia. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London, Vol. CLXI, Part III, 1871.
20) — b) An introduction to the study of fishes, Edinburgh 1880.
21) Hannover, Sur la structure et le développement des écailles et des épines chez les poissons cartilagineux, 1868.
22) Hertwig, O., a) Ueber Bau und Entwickelung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr., Bd. VIII, 1874.
23) — b) Ueber das Hautskelett der Fische. 1. Abt. Morph. Jahrbuch, Bd. II, 1876.
24) — c) Ueber das Hautskelett der Fische. 2. Abt. Morph. Jahrbuch, Bd. V, 1879.
25) — d) Ueber das Hautskelett der Fische. 3. Abt. Morph. Jahrbuch, Bd. VII, 1882.
26) — e) Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre, Jena 1902.
27) Heusingle, System der Histologie, Eisenach 1823.
28) Hofer, B., Ueber den Bau und die Entwickelung der Cykloid- und Ktenoidschuppen. Sitzungsber. der Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München, 1889/90.
29) Hollard, a) Monographie de la famille des Balistides. I. p. Ann. des Sc. nat., 3. Sér. T. XX, 1853. II. p., 4. Sér. T. I, 1854.
30) — b) Monographie des Ostracionides. Ann. des Sc. natur., 4. Sér. T. VII, 1857.
31) Hooke, Micrographica, London 1676.
32) Huxley, Article Tegumentary Organs. Todd's Cyclopedia of Anatomy and Physiology, Supplement T. V, 1859.
33) Jourdain, Sur le développement tardif des écailles chez les anguilles. Rev. Soc. Nat. 2, 1880.
34) Klaatsch, H., a) Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morph. Jahrb., Bd. XVI, 1890.
35) — b) Ueber die Herkunft der Skleroblasten. Morph. Jahrbuch, Bd. XXI, 1894.
36) — c) Ueber die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm. Anat. Anz., Bd. X, Ergänzungsheft, 1895.
37) Kollmann, J., Zahnbein, Schmelz und Zement, eine vergleichend-histologische Studie. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XXII, 1873.
38) Kölliker, A., a) Ueber die verschiedenen Typen in der mikroskopischen Struktur des Skeletts der Knochenfische. Sitzungsber. der Physik.-med. Gesellschaft in Würzburg, 1858.
39) — b) Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., Leipzig 1884.
40) Kuntzmann, Bemerkungen über die Schuppen der Fische. Verhandlungen der Gesellschaft naturforschender Freunde Berlin, 1824 und 1829.

41) Ledermüller, Amusement microscopique, Nürnberg 1764.
42) Leydig, Fr., a) Ueber die Haut einiger Süßwasserfische. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. III, 1851.
43) — b) Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie, Leipzig 1852.
44) — c) Histologische Bemerkungen über den Polypterus bichir. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. V, 1854.
45) — d) Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, Frankfurt a. M. 1857.
46) Lichtenfelt, H., Literatur zur Fischkunde. Eine Vorarbeit, Bonn 1906.
47) Loewenhoek, Opera omnia seu arcana naturae, 1685.
48) Mandl, L., a) Recherches sur la structure intime des écailles des poissons. Ann. des Sc. natur., 2. Sér. T. XI, 1839.
49) — b) Nouvelles observations sur la structure des écailles des poissons. Ann. des Sc. natur., 2. Série, T. XIII, 1840.
50) Meckel, F., System der vergleichenden Anatomie, II. Teil, Halle 1828.
51) Mörner, Th., Die organische Grundsubstanz der Fischschuppen, vom chemischen Gesichtspunkte aus betrachtet. Zeitschr. Phys. Chemie, Heft 24, 1897.
52) Müller, J., Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden und das natürliche System der Fische. Abh. d. Xgl. Akademie der Wissensch. zu Berlin, 1844.
53) Nickerson, J., The development of the scales of Lepidosteus. Bull. Mus. Comp. Zoology Harvard College, Vol. XXIV, 1893.
54) Orr, H., Beitrag zur Phylogenie der Ganoiden. Diss. Jena, 1885.
55) Parker, siehe Balfour.
56) Peters, Bericht über den mikroskopischen Bau der Fischschuppen. Müllers Archiv für Anatomie und Physiologie, 1841.
57) Petit, Histoire de la Carpe. Histoire de l'Académie royale des Sciences, Paris 1733.
58) Réaumur, Histoire de l'Académie royale des Sciences, Paris 1718.
59) Reissner, Ueber die Schuppen von Polypterus und Lepidosteus. Arch. f. Anat. u. Physiol. von Reichert und du Bois-Reymond 1859.
60) Ryder, J. A., On the mechanical genesis of the scales of fishes. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia, 1890.
61) Salbey, Ueber die Struktur und das Wachstum der Fischschuppen. Archiv f. Anat. u. Physiol. von J. Müller, 1868.
62) Schaeff, J., Untersuchungen über das Integument der Lophobranchier. Diss. Kiel, 1886.
63) Schaeffer, Schaeffers vermischte Schriften, 2 Bde., 1761.
64) Scupin, H., Vergleichende Studien zur Histologie der Ganoidschuppen. Archiv f. Naturgesch., Jahrg. 62, 1896.
65) Siebold und Stannius, Nouveau manuel d'anatomie comparée, Paris 1849.
66) Steeg, De anatomia et morphologia squamarum piscium. Diss. Bonn, 1857.

67) Steenstrup, Sur la différence entre les poissons osseux et les poissons cratilagineux au point de vue de la formation des écailles. Ann. des Sc. natur., 4. Série, T. XV, 1861.
68) Steinhard, Ueber Placoidschuppen in der Mund- und Rachenhöhle der Plagiostomen. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 69, Bd. I.
69) Swaine, On the scales and other tegumentary organs of fishes. Bristol Proc. Nat. Soc. 4, 1870.
70) Thomson, S., The periodic growth of scales in Gadidae and Pleuronectidae as an index of age. Plymouth Mar. Biol. Assoc. Journ., (2) Vol. VI and VII, 1904.
71) Tims, M., a) On the structure of the scales in the Cod. Report of the Br. Assoc. for the Avencement of Sc., 72, Belfast 1902.
72) — b) The development, structure and morphology of the scales in some Teleostean fishes. The Quarterly Journal of Microsc. Sc., Vol. XLIX, New Series, Part I, 1905.
73) Ussow, Die Entwickelung der Cycloidschuppen der Teleosteer. Bull. Soc. Imp. des Nat. Moscou, Nouw Sér. T. XI, 1897.
74) Vaillant, L., a) Sur la valeur des certains charactères employés dans la classification des poissons. Compt. rend. de l'Académie des Sc., T. LXXV, 1872.
75) — b) Sur le développement des spinules dans les écailles de Gobius niger. Compt. rend. hebd. des séances de l'Académie des Sc., T. LXXXI, 1875.
76) Vogt, C., a) Embryologie des salmones, in: L. Agassiz, Histoire nat. des poissons d'eau douce, Neuchâtel 1843.
77) — b) Quelques observations sur les caractères qui servent à la classification des poissons Ganoides. Ann. des Sciences natur., 3. Sér. T. IV, 1845.
78) Vrolik, J., Studien über die Verknöcherung und die Knochen der Teleosteer. Niederl. Archiv f. Zool., Bd. I, 1873.
79) Walther, J., Die Entwickelung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes. Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch., Bd. XVI, 1882.
80) Wenzel, Untersuchungen über das Schmelzorgan und den Schmelz. Archiv für Heilkunde, 1868.
81) Wicke, W., Aschenanalysen von Hechtschuppen. Liebigs Ann. 95, 1855.
82) Wiedersheim, Zur Histologie der Dipnoerschuppen. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. XVIII, 1880.
83) Weiske, Ueber die Zusammensetzung von Fischschuppen und Fischknochen. Zeitschr. f. physik. Chemie, 7, 1883.
84) Williamson, W. C., a) On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some Ganoid and Placoid fishes. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London, 1849, P. II.
85) — b) Investigations into the structure and development of the scales and bones of fishes. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London, 1851, P. II.
86) Zittel, Handbuch der Paläontologie. Abt. I, Paläozoologie, Bd III, München und Leipzig 1887.

Anhang II.

Erklärung der Tafelfiguren.

Durchgehende Bezeichnungen.

ep Epidermis
cu Cutis
m Muskulatur
bi Bindegewebe
bm Basalmembran
bv Basalschicht der Epidermis
ags äußere } Grenzschicht der Cutis
igs innere }
sk Schuppenkeim
skf Schuppenkopf
ve Vorderende der Schuppe
epf Epidermisfortsatz
epl Epidermislücken
scbl Skleroblasten
cl konzentrische Linien
osch obere Schuppenschicht (Hyalodentinschicht)
usch untere Schuppenschicht (Faserschicht)
sch Schuppe
sz Schleimzellen
lz Leukocyten
pz Pigmentzellen
gef Gefäß
zk Zellkern
pl Plama
zs Zwischensubstanz

Tafel XXXVIII.

Fig. 1. Typische Cykloidschuppe von Carassius carassius. Nach Maceration in kochendem Wasser. *RF* Radialfurche. *LL'* deutet an, wie weit die Schuppe, vom Hinterrand *H* aus gerechnet, nicht überdeckt wird von den Nachbarschuppen. Nähe der Seitenlinie entnommen.

Fig. 2. Typische Ktenoidschuppe von Acerina cernua. *RF* Radialfurche. *LL'* wie in Fig. 1. Maceration in kochendem Wasser. Am Hinterrand *H* die Zähnchen. In Fig. 1 u. 2 ist *V* der Vorderrand der Schuppe, nach dem der Kopf zugekehrt.

Fig. 3. Junge Schuppen von streng cykloider Form von Salmo fario, 4 cm. Etwas vergrößert.

Fig. 4. Schuppe von Leuciscus rutilus. Die feine Zähnelung der konzentrischen Leisten *cl* ist sichtbar. *RF* Radialfurche. Vergr. 450 : 1.

Fig. 5. Schuppe von Leuciscus erythrophthalmus im Querschnitt. Nicht entkalkt. *oSch* obere (Hyalodentin-)Schicht. *uSch* untere

(Faser-Schicht). Die konzentrischen Leisten erscheinen im Querschnitt als kleine Zähnchen. Vergr. 130 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch die Schuppe von Leuciscus rutilus. Nicht entkalkt. Die Hyalodentinschicht (*oSch*) ist in den äußeren Lagen mehr lamellös geschichtet. Die tieferen Schichten sind mehr prismatisch. Die Faserschicht (*uSch*) ist durchgängig lamellös. Bei *hr* sind kleine Hohlräume. Die Querschnitte der Leisten (*cl*) erscheinen als große Zacken. Vergr. 600 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch nicht entkalkte Schuppe von Cyprinus rex cyprinorum. Färbung mit Karbol-Xylol-Eosin. Nur die untere Schicht hat sich gefärbt, und zwar die Kittsubstanz *KS* stärker als die verkalkten Lamellen. Vergr. 350 : 1.

Fig. 8. Die Hyalodentinschicht einer Schuppe von Cyprinus rex cyprinorum. Struktur der Schicht wie in Fig. 6. Nicht entkalkt. Vergr. 600 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch den Hinterrand einer Schuppe von Perca fluviatilis. Nicht entkalkt. *Z* die Ktenoidzähnchen. Die obere Schicht *osch* teilweise unterbrochen. Sie bildet allein das Zähnchen. Vergr. 300 : 1.

Fig. 9 a. Querschnitt durch eine Schuppe von Salmo fario. Die Radialfurchen *RF* erscheinen als Lücken der oberen Schicht. Vergr. 300 : 1.

Fig. 10. Stück einer geglühten Schuppe von Leuciscus rutilus. Die dunkler erscheinende obere Schicht hat sich teilweise abgelöst und ist zersprungen. Die schwarzen Linien sind verkohlte Plamareste, *P*. Vergr. 130 : 1.

Fig. 11. Die obere Schicht derselben Schuppe wie Fig. 10 bei stärkerer Vergrößerung. *P* verkohlte Plamareste. Die Sprünge *Sp* verlaufen radial. Vergr. 600 : 1.

Fig. 12. Isoliertes Zähnchen vom hinteren Rande einer Schuppe von Perca fluviatilis. Das Zähnchen selbst wird nur von der Hyalodentinschicht gebildet, es zeigt an der Basis eigentümliche wurzelartige Fortsätze. Die Faserschicht bildet die Unterlage für das Zähnchen, hinter dem ein in Umbildung begriffenes Stück der oberen Schicht zu suchen ist. Vergr. 450 : 1.

Fig. 13 a. Faserverlauf in drei benachbarten Lamellen der unteren Schicht einer Schuppe von Cyprinus carpio. Nach Zerzupfung. Vergr. 105 : 1.

Fig. 13 b. Eine isolierte Lamelle der unteren Schicht mit den parallel verlaufenden Fibrillen. Nach Zerzupfung. Vergr. 700 : 1.

Fig. 13 c. Haut einer jungen Forelle (3 cm) mit den gekreuzten Fibrillenbündeln. *P* Farbzellen der Haut. Nach Aufhellung mit Glycerin. Vergr. 240 : 1.

Fig. 14 a. Einzelne Lamelle der unteren Schicht einer Schuppe von Cyprinus carpio. Färbung mit Karbol-Xylol-Eosin. Nach Zerzupfung. Vergr. 700 : 1.

Fig. 14 b. Zwei übereinander gelagerte Lamellen der unteren Schuppenschicht von Cyprinus carpio. Färbung wie Fig. 14 a. Vergr. 300 : 1.

Tafel XXXIX.

Fig. 15. Faserschicht einer Schuppe von Leuciscus rutilus nach dem Glühen. Die Sprungrichtung stimmt mit dem Faserverlauf überein. In der rechten, oberen Hälfte des Bildes sind die entstandenen Sprünge zweier benachbarter Lamellen eingezeichnet, in der unteren Hälfte die Sprünge in jeder Lamelle für sich allein. Vergr. 105 : 1.

Fig. 16. Die Sprünge der unteren Schicht bei starker Vergrößerung. Dieselben sind kurz und wellig. Vergr. 700 : 1.

Fig. 17. Quadratisch geformte Mandlsche Körperchen (*mk*) aus der Mitte einer Schuppe von Leuciscus erythrophthalmus. Vergr. 450 : 1.

Fig. 18. Elliptisch geformte Schuppenkörperchen aus der Schuppe von Leuciscus rutilus. Vergr. 450 : 1.

Fig. 19. Kompliziert gebaute Schuppenkörperchen aus der Mitte der Schuppe von Leuciscus rutilus. Vergr. 600 : 1.

Fig. 20. Schuppenkörperchen vom Rand einer Schuppe von Leuciscus rutilus. Der Rand der Schuppe liegt rechts im Bilde. Vergr. 450 : 1.

Fig. 21. Haut von Leuciscus rutilus ($2^1/_2$ cm). Eine deutliche Basalmembran (*bm*) ist entwickelt. Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield. Frontalschnitt. Vergr. 450 : 1.

Fig. 22. Haut von Cyprinus carpio (15 cm). Die Basalmembran (*bm*) ist sehr stark. Färbung Formaldehydalaunkarmin. Frontalschnitt. Vergr. 460 : 1.

Fig. 23. Flächenansicht der obersten Epidermisschicht von Salmo fario. Die Zellen zeigen große Aehnlichkeit mit den Skleroblasten in Fig. 31. Eine Zwischensubstanz (*zs*) ist vorhanden. Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield. Vergr. 700 : 1.

Fig. 24. Haut von Salmo fario ($3^1/_2$ cm). Die Anlage einer Schuppe ist noch nicht vorhanden. Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield. Vergr. 940 : 1.

Fig. 25. Haut von Salmo fario (4 cm). Erstes Stadium der Schuppenentwickelung. Nur die basale Epidermisschicht (*bs*) ist ausgezeichnet, die äußere Epidermisgrenze ist durch eine Linie angedeutet. Die Muskulatur ist gleichfalls weggelassen. Ebenso in den nächstfolgenden Figuren. Bei *sk* der erste Schuppenkeim. Direkt darüber beginnen die basalen Epidermiszellen sich zu vergrößern. Färbung wie in Fig. 24. Frontalschnitt. Vergr. 940 : 1.

Fig. 26. Haut von Salmo fario (4 cm). Zweites Stadium der Schuppenbildung. Der Schuppenkeim hat sich gegen die Epidermis verschoben. Die äußere Grenzschicht (*ags*) ist völlig unverändert. Die über *sk* liegenden basalen Epidermiszellen haben mehr Cylinderform angenommen. Die Kerne rücken an das eine Ende. Färbung wie in Fig. 24. Frontalschnitt. Vergr. 940 : 1.

Fig. 27. Haut von Salmo fario (4 cm). Drittes Stadium der Schuppenbildung. Der Schuppenkeim beginnt mit dem Kopf *skf* sich gegen die Epidermis hinzudrängen. Die basalen Epidermis-

zellen darüber sind cylindrisch geworden. Die äußere Grenzschicht (*ags*) noch völlig unverändert. Die Skleroblasten (*scbl*) ordnen sich in zwei Lagen an, am Rande gehen beide ineinander über. Färbung wie Fig. 24. Frontalschnitt. Vergr. 940 : 1.

Tafel XL.

Fig. 28. Haut von Salmo fario (5 cm). Viertes Stadium. Der Schuppenkeim hat sich schräg gestellt und dringt mit dem Hinterende (Schuppenkopf) in die Epidermis ein. Die Umbildung der basalen Epidermisschicht auf ihrem Höhepunkt. Die äußere Grenzschicht der Cutis in der Nähe des Schuppenkopfes etwas umgebildet. In der Mitte des Schuppenkeimes die zwei Skleroblastenschichten, dazwischen die erste Hartsubstanz. Sonst wie Fig. 27.

Fig. 29. Haut von Salmo fario (5 cm). Fünftes Stadium der Schuppenentwickelung. Die Schrägstellung der ganzen Anlage hat sich weiter ausgebildet. Die junge Schuppe ist zwischen den Skleroblastenschichten zu sehen. Die gegenseitige Deckung der Schuppen ist noch sehr gering (Ganoidenstadium). Die basale Epidermisschicht beginnt sich wieder zurückzubilden. Sonst wie Fig. 27.

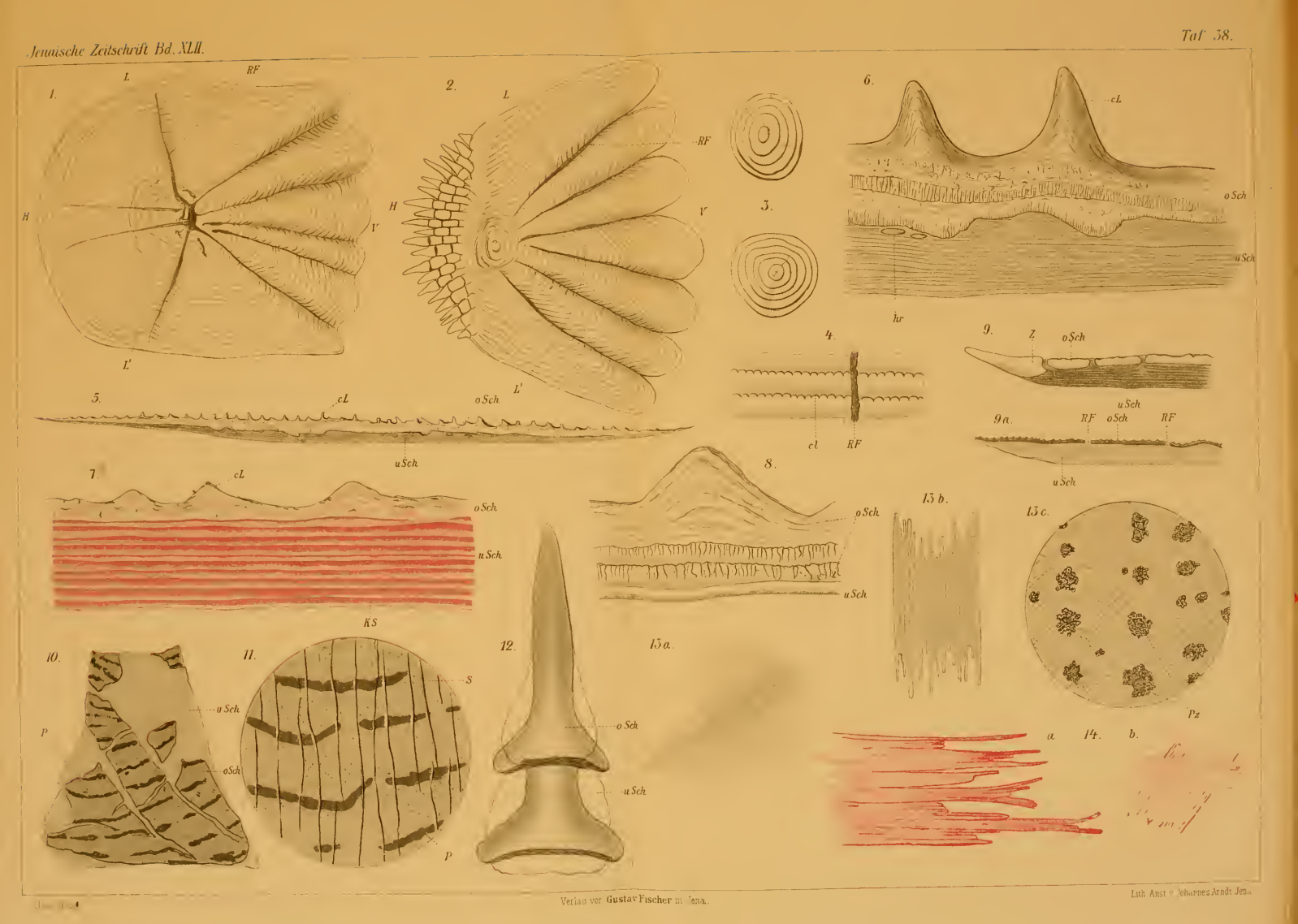
Fig. 30. Haut von Salmo fario (7 cm). Sechstes Stadium der Schuppenbildung. Die gegenseitige Deckung ist vollzogen. Das wuchernde Bindegewebe (*bi*) hat die junge Schuppe von der Epidermis (*ep*) abgedrängt. Die Epidermisfortsätze (*epf*) zwischen die Schuppen hinein sind deutlich entwickelt. Die Basalschicht der Epidermis hat wieder ihren Normalzustand erreicht. Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield. Frontalschnitt. Vergr. 300 : 1.

Fig. 31. Obere Skleroblastenschicht, von der Fläche gesehen, von Cyprinus carpio (15 cm). *Pl* Plasma, *zk* Zellkern, *zs* die Zwischensubstanz zwischen den einzelnen Skleroblasten. Die Skleroblastenschicht hat Aehnlichkeit mit der obersten Epidermisschicht in Fig. 23.

Fig. 32. Schnitt durch eine Schuppe von Cyprinus carpio (15 cm) mit anliegenden Skleroblastenschichten (*scbl*). Die Hyalodentinschicht hat sich intensiver gefärbt. Die Zellen der oberen Skleroblastenschicht haben reichliches Plasma, die der unteren spärliches. Erstere erscheinen zwischen die konzentrischen Linien (*cl*) eingebettet. Färbung mit Formaldehydalaunkarmin. Vergr. 460 : 1.

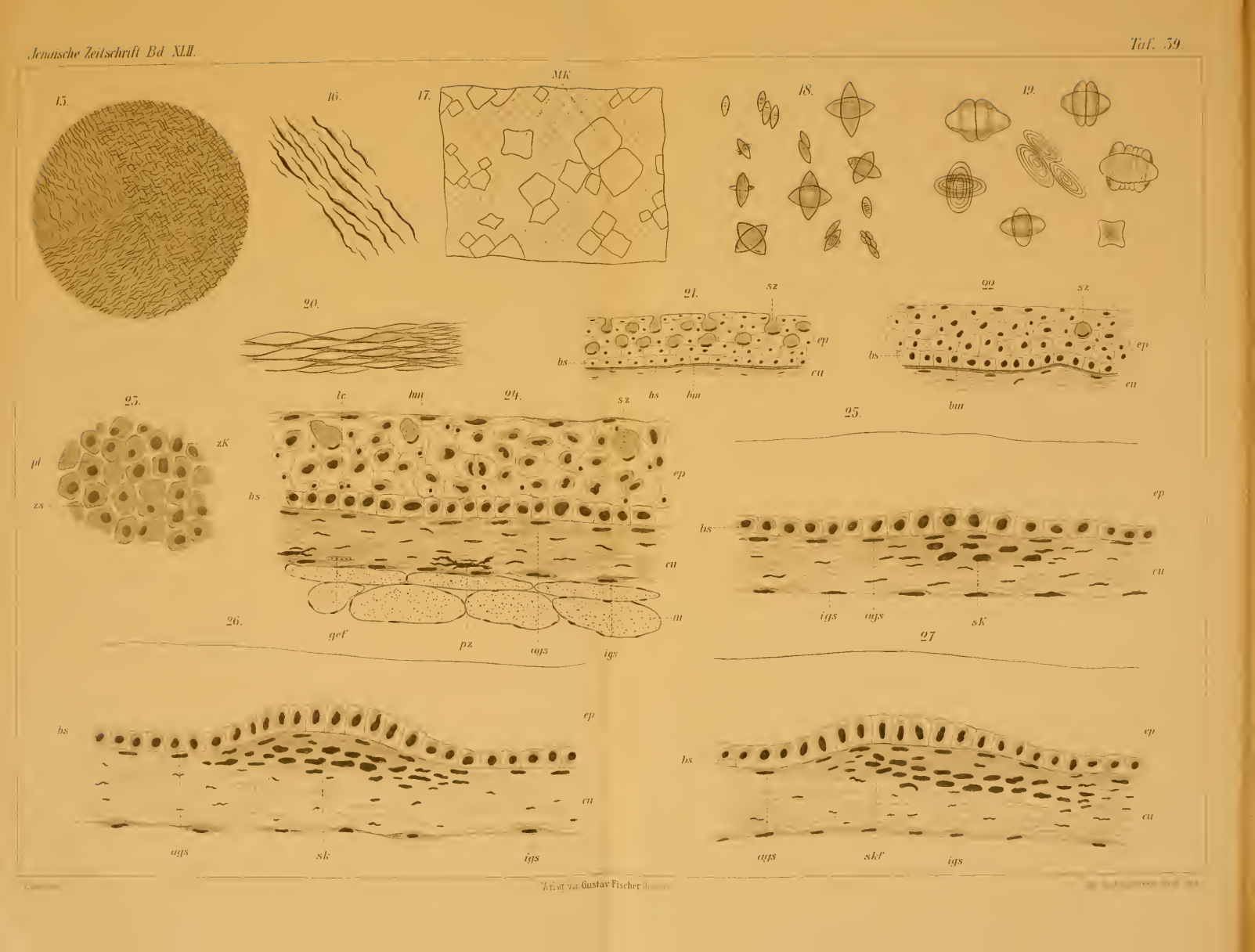
Fig. 33. Schnitt durch die Haut von Cyprinus carpio (20 cm). Die Epidermisfortsätze sind sehr lang geworden. Die Schuppen (*sch*) überdecken sich größtenteils. Das Bindegewebe umgibt die Schuppen mitsamt den beiden Skleroblastenschichten vollständig. Blutgefäße (*gef*) und Pigmentzellen (*pz*) sind reichlich vorhanden. Färbung Formaldehydalaunkarmin. Frontalschnitt. Vergr. 200 : 1.

Fig. 34. Haut von Tinca vulgaris (20 cm). Die gegenseitige Ueberlagerung der Schuppen kommt hier anders zum Ausdruck. Färbung Hämatoxylin n. Del. Vertikalschnitt. Vergr. 130 : 1.



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

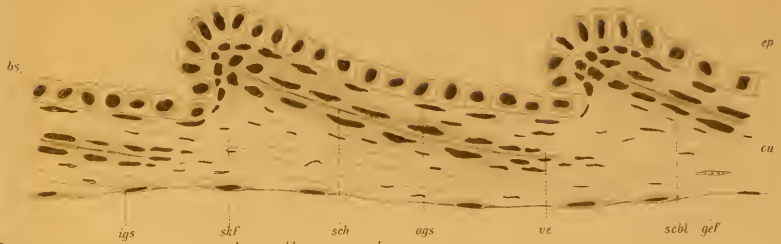
Lith. Anst. v. Johannes Arndt Jena.



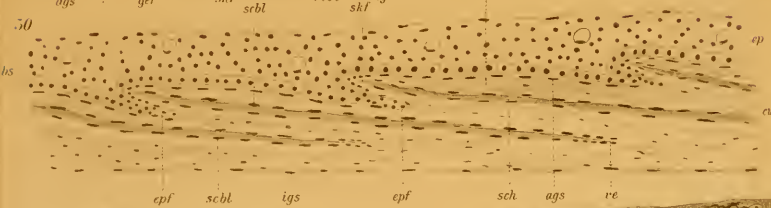
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

28

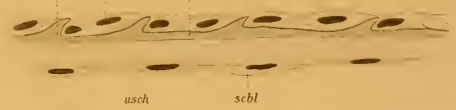
29.



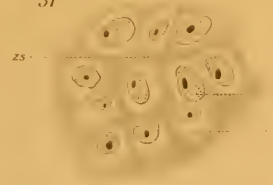
30



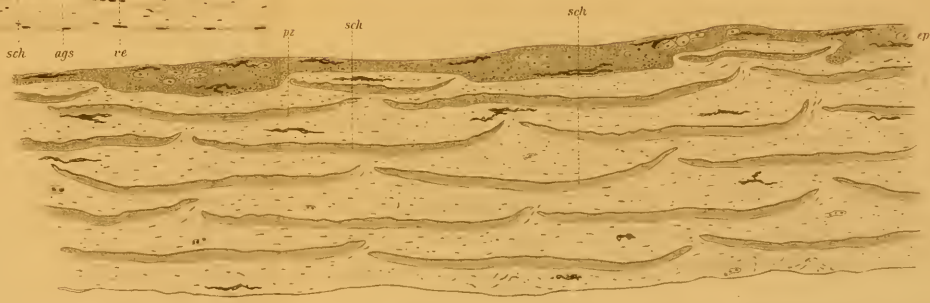
32.



31



34.



33

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arnold

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: NF_35

Autor(en)/Author(s): Hase Albrecht

Artikel/Article: Ueber das Schuppenkleid der Teleosteer. 607-668