

Die sogenannten Hornfäden und die Flossenstrahlen der Fische.

Von

Dr. Engelbert Brohl (Stommeln bei Cöln).

Hierzu Tafel 28 u. 29 und 5 Figuren im Text.

Ueber die Entstehung der sogen. Hornfäden der Selachier und der Knochenstrahlen der Teleosteer liegen schon mehrere Arbeiten vor. Trotzdem war es nötig, diese Probleme einer neuen und eingehenden Bearbeitung zu unterziehen. Denn an die Entwicklungsgeschichte dieser Gebilde knüpfen sich Einwände gegen die Lehre von der Spezifität der Keimblätter, welchen, wenn sie richtig wären, eine große theoretische Bedeutung zukommen würde.

KLAATSCH leitete die sogen. Hornfäden der Selachier von Skleroblasten ab, welche aus dem Ektoderm stammen und in das Mesoderm einwandern sollten. Neuerdings behauptete SZILY, daß die knöchernen Flossenstrahlen der Teleosteer im Ektoderm entstanden; nachdem er dann bemerkt hatte, daß diese Beobachtung auf einem Irrtum beruhte, suchte er doch wenigstens eine Beteiligung des Ektoderms an der Bildung der Flossenstrahlen aufrecht zu erhalten. Eine Nachprüfung aller dieser Angaben war also unerlässlich.

Diese Aufgabe übernahm ich auf Anregung meines hochverehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. H. E. ZIEGLER in Jena, zu Anfang des Wintersemesters 1907/08. Für die freundlichen Winke und Ratschläge, sowie für die rege Anteilnahme an meinen Untersuchungen erlaube ich mir, meinem hochverehrten Lehrer auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank abzustatten.

Material und Methoden.

Zu meinen Untersuchungen standen mir teils Schnittserien zur Verfügung, die sich im Besitz des Zoologischen Instituts in Jena befanden, teils fertigte ich selbst Schnittserien an.

Von Selachiern untersuchte ich *Spinax niger*, *Acanthias vulgaris* und *Mustelus laevis*. Von Teleosteen verwandte ich zu meinen Untersuchungen die Forelle, *Salmo fario*, und die Plötze, *Leuciscus rutilus*, erstere aus dem Grunde, weil sich die Angaben früherer Autoren betreffs der Ontogenie der Stützelemente der Flosse vorwiegend auf die Forelle beziehen, und diese daher bei der Nachprüfung zunächst in Frage kam.

Selachierembryonen wurden mir aus dem Sammlungsmaterial des Zoologischen Instituts zur Verfügung gestellt. Forellenembryonen erhielt ich von jedem Entwicklungsstadium durch meinen Studienfreund Herrn VOGEL, der zu gleicher Zeit über die Entwicklung des Schultergürtels bei Teleosteen arbeitete. Für den Freundschafsdienst erstatte ich auch an dieser Stelle Herrn VOGEL meinen besten Dank.

Zur Fixierung der Knochenfischembryonen wurden Chromessigsäure oder konzentrierte wässrige Sublimatlösung verwandt. Die Eihaut wurde in physiologischer Kochsalzlösung unmittelbar neben dem Embryo mit Pinzette und Schere vorsichtig aufgeschnitten und entfernt, alsdann der Embryo in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Man erhielt auf diese Weise die Embryonen in vollständig gestrecktem Zustande, welcher Umstand die Orientierung beim Schneiden sehr begünstigte.

Nach der Durchführung der Objekte durch die aufsteigende Alkoholreihe wurden sie in Cedernholzöl und alsdann in reines Paraffin gebracht und eingebettet. Schnitte wurden vorwiegend in der Längs- und Querrichtung ausgeführt. Die Schnittdicke betrug 10, zuweilen 15 μ .

Von Färbemitteln benutzte ich Hämatoxylin nach DELAFIELD und Ammon-Rubin-Pikrat oder Eosin. Auch färbte ich noch mit Boraxkarmin und Bleu de Lyon. Fast durchgängig verwandte ich nur Schnittfärbung.

Die Zeichnungen wurden von mir mit $\frac{1}{12}$ homogener Immersion (ZEISS) in Verbindung mit den Kompensationsokularen 4 und 8 frei nach dem Objekt entworfen.

I. Teil. Die Elastoidinfäden (sogen. Hornfäden) der Selachier.

A. Historische Betrachtung.

Von den Forschern, die über die Hornfäden oder Hornstrahlen und deren Bildungsmodus berichtet haben, sind mannigfaltige Hypo-

thesen aufgestellt und zahlreiche Erklärungsversuche unternommen worden.

JOHANNES MÜLLER (1844) kennzeichnet die Hornstrahlen mit den Worten: „Es sind äußerst zahlreiche feine Fäden, welche nicht artikuliert sind und das Charakteristische haben, daß sie aus vielen verklebten Fasern bestehen.“

R. OWEN (1846) bezeichnet die Hornfäden als „fine horny rays or filaments“ und erklärt sie für homolog den Klauen und Nägeln der höheren Wirbeltiere. Er betrachtet sie demnach als Produkte der Epidermis, als echte Horngebilde.

LEYDIG (1852) beschreibt sie als „helle, steife Fäden, die zwischen die Haut eingeschoben, in dichter Reihe nebeneinander liegen, oft ein gegliedertes (Raja batis) Aussehen haben und spitz oder auch zerfasert auslaufen“. — „Zu den eigentlichen Skelettteilen der Fische zählen auch jene ‚Hornfäden‘ oder gelben Faserstreifen, welche in der Haut der Flossen in so großer Menge eingeschoben sind (besonders entwickelt bei den Selachiern), um die Flosse steif zu machen.“

BRUCH (1862) weist darauf hin, daß die Hornfäden keineswegs aus einem Gewebe bestehen, welches mit der Epidermis verglichen werden könnte. Auch zeigten sie weder eine wahrnehmbare Gliederung noch sonst eine Struktur. An Schnittenden und Bruchstellen erhielt man zwar oft das Ansehen von Längsfasern und Faserbündeln, welche selbst treppenartig abgesetzt sein können wie die Rindensubstanz der Haare; allein es sei weder von einem epithelartigen Ueberzug noch von Kernen eine Spur zu sehen, noch weniger fänden sich Wurzelbälge oder eine Marksubstanz, welche auf eine Verwandtschaft mit den Haaren höherer Tiere hindeuteten; auch könne auf das gelbliche Aussehen der Strahlen kein Gewicht gelegt werden. Sie würden sich demnach erweisen „als eine höchst merkwürdige Art geformten Bindegewebes, und entsprechen den Flossenstrahlen der Knochenfische, welche zwar knöchern, aber nie knorpelig auftreten“.

Eine eingehende und durchaus zutreffende Beschreibung der Hornfäden hat GEGENBAUR (1865) gegeben. „Es beginnen diese bei den Rochen gänzlich fehlenden oder nur spurweise entwickelten Hornfäden innerhalb der tiefsten Schicht des Integuments schon an dem von Knorpel gestützten Abschnitte der Flosse und erstrecken sich an der Dorsal- und Ventralfläche derselben in parallelem Verlaufe bis an den Flossenrand. Diese festen elastischen, am Anfang dickeren, aber fein auslaufenden

Fäden liegen in mehreren Schichten übereinander, so daß die stärkeren nach innen, die schwachen nach außen zu treffen sind. Die Hornfäden der Haie sind vollständig strukturlos, insofern keine Formelemente in sie eindringen.“ — „Was die histologische Bedeutung angeht, so ist zu erwägen, daß keinerlei Zellgebilde oder Fortsätze von solchen innerhalb der Hornfäden vorkommen, so daß sie also kein Gewebe im histologischen Sinne vorstellen, so wenig als andere abgesonderte Teile, in denen weder Zellen noch Ausläufer von Zellen vorkommen, z. B. die Schalen der Mollusken usw. Es gehören die Fasern vielmehr zu den Cuticularbildungen, die nur der Intercellularsubstanz des Bindegewebes vergleichbar sind.“

O. HERTWIG (1876) weist auf die Beziehungen hin, in der die Hornfäden in den Flossen der Selachier zu den Plakoidschuppen stehen, zugleich gibt er auch an der Hand eines abgebildeten Durchschnittes durch die Flosse eines Acanthiasembryos seine Ansicht über das Wachstum der Hornfäden kund, indem er sagt: „Wir sehen hier die Durchschnitte der Hornfäden, die stärker als am Flossenende der Panzerweise entwickelt und nicht in einzelne Bündel abgeteilt sind, sondern mehr gleichmäßig in einer Schicht neben- und übereinander liegen. Es ließ sich an diesem Objekte leicht feststellen, daß die Hornfäden von einer zusammenhängenden Zellschicht umgeben werden, wodurch wohl das Wachstum derselben vermittelt wird. Die Oberfläche der Hornfäden wird von einer Lage Bindegewebe überzogen. Dieselbe ist an der Basis der Flosse am dicksten und nimmt von hier nach der Peripherie mehr und mehr ab. In ihr sind die Basalplättchen der Plakoidschuppen befestigt, welche daher auch, je näher sie der Flossenperipherie stehen, um so unmittelbarer den Hornfäden aufliegen.“

V. LA VALETTE ST. GEORGE (1880) fand die Hornfäden bei Rochen und Haien sehr schön entwickelt. Sie zeigten sich als „homogene, stark lichtbrechende, an beiden Enden zugespitzte Stäbe“. Bezüglich ihrer histologischen Deutung sagt er: „müssen sie wohl, wie dies bereits GEGENBAUR aussprach, als Intercellularsubstanz des Bindegewebes aufzufassen sein, welche jedoch in einer bestimmt charakteristischen Form auftritt“.

PAUL MAYER (1885) weist darauf hin, daß in der Selachierflosse je ein Hornfaden von einer Anzahl sich dicht um ihn herumlagernder Zellen abgeschieden wird, und daß letztere an Form und Größe sehr ungleich sind. Er stellte fest, daß die Hornfäden aus der

Region der Haut, der sie ihrer Genese nach angehören, in die Tiefe rücken. Zugleich tritt er der Behauptung HUBRECHTS (1876) entgegen, der die Hornfäden für konzentrisch geschichtet hält.

Recht eingehend hat H. KLAATSCH (1894) die Entwicklung der Hornfäden bei den Selachiern beschrieben. Während er sich in einer früheren Arbeit damit begnügte, auf die Uebereinstimmung der Bildungszellen mit den Skleroblasten hinzuweisen, hebt er in seiner nächsten Arbeit hervor, daß die histogenetischen Prozesse der Hornstrahlenbildung für ihn jetzt ein erhöhtes Interesse gewannen, indem sie für die Frage nach der Herkunft der Skleroblasten ein wichtiges Material lieferten. Als Skleroblasten bezeichnet er Zellen, die sowohl an der Schuppenbildung als auch an dem Aufbau der Hornfäden beteiligt sind. Die Bezeichnung Skleroblasten hat sich allgemein in die Literatur eingebürgert und werde ich sie in Zukunft gleichfalls beibehalten, obgleich ich mich mit KLAATSCH in bezug auf die Herkunft dieser Zellen nicht in Uebereinstimmung befinde. Nach den Untersuchungen von KLAATSCH sollen die Skleroblasten vom Ektoderm ihre Entstehung nehmen, indem er sagt: „Die Skleroblasten leiten sich vom Ektoderm ab. Sie gehen aus der tiefen Ektodermischieht hervor.“ Ohne hier schon näher auf die Arbeiten von KLAATSCH einzugehen, möchte ich bemerken, daß seine Anschauung sehr bald angegriffen und widerlegt wurde.

Schon vor KLAATSCH hatte RABL (1892) darauf hingewiesen, daß er sich an mehreren Embryonen von *Pristiurus* und ebenso an einem *Acanthias*embryo überzeugen konnte, daß die Hornfasern der Squalidenflosse mesodermale Bildungen seien. In seiner Erwiderung auf die Arbeit von KLAATSCH betont RABL (1894), daß in seinen Präparaten die basale Grenze des Ektoderms stets scharf und deutlich zu sehen war; auch lassen sich keinerlei Erscheinungen wahrnehmen, nach denen auf eine Auswanderung von Ektodermzellen ins Mesoderm geschlossen werden könnte.

Auch ich kann mich in bezug auf die Herkunft der Skleroblasten als Bildner der Hornfäden keineswegs zu der Ansicht von KLAATSCH bekennen; denn in sämtlichen Stadien konnte ich die basale Grenze des Ektoderms gegen das Mesoderm hin stets scharf und deutlich ohne irgendwelche Unterbrechung beobachten. Ebenso kann ich der Darstellung von KLAATSCH bezüglich der Entstehungsweise der sogen. Hornfäden nicht zustimmen. Wenn KLAATSCH behauptet und durch mehrere Figuren zu erläutern sucht, daß sich der erste Entwicklungsprozeß im Protoplasma der Zelle abspielt, wo-

durch zunächst der Kern und schließlich die Zelle dem entstehenden Hornfaden halbmondförmig angelagert wird, so habe ich mich hiervon nicht überzeugen können, vielmehr entstehen die Fäden, wie ich später noch ausführlich dartun werde, aus einer homogenen Schicht, die unterhalb der basalen Begrenzungslinie des Ektoderms und dicht über der oberen Zellschicht des Mesoderms kurz vor dem Auftreten der Hornfäden deutlich zu erkennen ist. Aus dieser homogenen Schicht differenzieren sich die Fäden als feine, kreisrunde Stäbchen in dichtgedrängter Reihe. Da sie im Verhältnis zu den zunächst gelegenen Zellkernen sehr klein erscheinen, so läßt sich die Zuweisung eines jungen Fadens zu der nach KLAATSCH anzunehmenden Mutterzelle nicht durchführen. Die erwähnte Schicht, in welcher die Fäden sich differenzieren, ist offenbar ein Abscheidungsprodukt der zahlreichen Mesenchymzellen, und folglich kann der einzelne Hornfaden nicht in einer einzigen Mesenchymzelle seinen Ursprung nehmen, wie KLAATSCH meinte. In den sogen. Hornfäden haben wir demgemäß keine Gebilde zu erklicken, die in den Zellen entstanden sind, also keine intracelluläre sondern intercelluläre Gebilde.

B. Chemische Untersuchungen.

Bevor ich zu dem histologischen Teil meiner an Selachiern vorgenommenen Untersuchungen übergehe, möchte ich noch zunächst auf die chemische Natur der Hornfäden zu sprechen kommen. Schon früher sind in dieser Hinsicht Untersuchungen angestellt worden, deren Resultate jedoch vielfach untereinander im Widerspruch stehen.

Eine eingehende Analyse wurde von KRUKENBERG (1886) vorgenommen. Er verwandte bei seinen Untersuchungen Hornfäden von *Mustelus* teils trocken, teils in Alkohol konserviert und fand:

1) daß stundenlanges Kochen keine Gelatine- oder Leimbildung hervorruft;

2) daß sie durch Magensaft (Pepsinsalzsäure) bei 38° C binnen 6—7 Stunden verdaut werden, und daß Fäden, die vorher weder mit Alkohol noch mit siedendem Wasser behandelt wurden, in reiner Trypsinflüssigkeit tagelang unverändert blieben;

3) daß konzentrierte, kalt angewandte Mineralsäuren (Salpeter-, Schwefel- und Salzsäure) die Hornfäden zum Schrumpfen bringen, konzentrierte Essigsäure wie Ammoniak die Fäden tagelang intakt ließen, desgleichen verdünnte Mineralsäuren, Eisessig und Ammoniak selbst bei anhaltendem Kochen;

4) daß beim Schütteln mit konzentrierter Kalilauge (1 : 1) die spröde gewordenen Fasern schon nach einer Mazerationsdauer von 2—3 Stunden zerbröckeln, aber selbst nach 24 Stunden nicht vollständig aufgelöst wurden;

5) daß nach 10-stündigem und länger fortgesetztem Erhitzen mit 30 ccm destillierten Wassers auf 170—200° C in zugeschmolzenem Glasrohre 0,8 g die Hornfäden ihre Struktur gänzlich verloren hatten.

Zu meinen eigenen Untersuchungen verwandte ich Hornfäden von einem 30 cm langen *Acanthias*, den ich in frischem Zustande von der Nordsee bezog. Die abgeschnittenen Flossen wurden kurze Zeit gekocht und alsdann die Hornfäden einzeln herausgenommen. Fortgesetztes Kochen läßt die Fäden glashell erscheinen, und zwar nehmen sie etwa um ein Drittel ihres Querdurchmessers an Dicke zu. Zu einer Auflösung der Fäden kam es auch nach stundenlangem Kochen nicht; auch geben sie keine leimartigen Substanzen ab, denn an dem Verdampfungsrückstande war keine Leimbildung zu erkennen.

In 10-proz. Kalilauge quollen die Fäden schon nach einer 5 Minuten langen Einwirkung auf und zeigten in unregelmäßigen Abständen Einschnürungen; nach 3-stündiger Einwirkung waren sie vollständig aufgelöst. Sie sind demnach weit empfindlicher gegen Kalilauge als LEYDIG angibt, nach welchem Kalilösung die Hornfäden nicht verändere, sondern sie höchstens etwas blasser mache.

Von den Mineralsäuren (Salpeter-, Schwefel- und Salzsäure) sah ich die stärkste Einwirkung bei Salpetersäure. Konzentrierte, kalt angewandte Salpetersäure rief neben einer deutlichen Quellung eine Gelbfärbung der Fäden hervor, die später in rotbraun überging. Nach mehrstündiger Einwirkung waren die Hornfäden vollständig aufgelöst. — In kalter, konzentrierter Schwefelsäure quollen die Fäden ebenfalls auf und erschienen glashell. Eine Gelbbraunfärbung konnte ich nicht erkennen, wie sie von KRUKENBERG wahrgenommen wurde, vielmehr waren es nur feine Bindegewebsfibrillen, die sich gelbbraun färbten. Nach 24-stündiger Mazeration waren die Fäden noch gut erhalten, eine Auflösung trat aber sofort beim Erhitzen ein. — In konzentrierter, kalter Salzsäure trat bei den Hornfäden ebenfalls eine deutliche Quellung auf. Sie wurden nach 24-stündiger Einwirkung nicht aufgelöst, sondern blieben glashell. Nach kurzem Erhitzen ist aber von der Substanz der Hornfäden nichts mehr zu sehen.

— Durch Essigsäure wurden die Fäden zum Aufquellen gebracht, sie wurden transparent und zeigten Einschnürungen.

Was nun die eigentliche Substanz der Hornfäden angeht, so hält sie LEYDIG für chitinisiertes Bindegewebe. Gegen Chitin spricht das chemische Verhalten zu Alkalien und Säuren; nach GEGENBAUR könnte nur junge Chitinsubstanz, d. h. solche, die gerade den wesentlichen Charakter des Chitins noch nicht erlangt hat, damit verglichen werden. Daß ein dem Chitin nahestehender Körper die Grundlage der Fasern abgibt, könnte immerhin zugegeben werden. Jedenfalls gehört die Substanz der Hornfäden nicht zu den Kollagenen; dies erhellt aus dem Unvermögen, Gelatine oder Leim zu bilden, wie schon KRUKENBERG gefunden hat. Dieser hält die Substanz der Hornfäden für verwandt, vielleicht sogar für identisch mit derjenigen Materie, welche von FREMY (Ann. de Chim. et de Phys., 3. sér., T. 43, 1855) in den Gräten von Fischen wie in Knochen von Wasservögeln nachgewiesen ist und welche mit dem Ossein isomer zu sein schien. Eine Identität der Hornfädensubstanz und der in den Gräten der Fische gefundenen Materie halte ich nicht für wahrscheinlich, denn die Gräten stehen ihrer morphologischen Natur nach den Knochen nahe und enthalten Knochenzellen, wie man sich durch die mikroskopische Betrachtung leicht überzeugen kann.

Die Substanz der sogen. Hornfäden steht offenbar der Substanz der Bindegewebsfasern und insbesondere dem Elastin, also der Substanz der elastischen Fasern, nahe. KRUKENBERG bezeichnet daher die Substanz der sogen. Hornfäden als Elastoidin.

Daß es sich nicht um Hornstoff, sogen. Keratin, handeln kann, ergibt sich sowohl aus dem chemischen Verhalten als auch aus dem histologischen Bildungsmodus. Im nächsten Abschnitt wird gezeigt werden, daß die sogen. Hornfäden nicht ektodermalen, sondern mesodermalen Ursprungs sind. Demgemäß dürfte die Bezeichnung Hornfäden überhaupt ungerechtfertigt erscheinen, denn dieses Wort legt den Irrtum nahe, daß Epidermisgebilde vorlägen. Es wäre besser, diese Fäden im Hinblick auf die von KRUKENBERG mit dem Namen Elastoidin belegte Materie als Elastoidinfäden zu bezeichnen, welche Benennung ich also in Zukunft den sogen. Hornfäden zukommen lasse.

C. Histogenetische Untersuchungen.

Ueber die Entwicklung der Elastoidinfäden in der Selachierflosse im Spezielleren besitzen wir eigentlich nur die Beobach-

tungen von KLAATSCH, und ich bin genötigt, seine Ansicht über den Bildungsmodus der Elastoidinfäden in Kürze wiederzugeben. Nach KLAATSCH entstehen die Fäden in einzelnen Zellen: „Anfangs ruht die Hartschubstanz in einer Zelle; sie erscheint hier im Protoplasma derselben einer kreisrund begrenzten Vakuole ähnlich, welche analog den Vorgängen in schleimbereitenden Elementen den Kern in eine periphere Lage drängt. Nimmt die Substanz noch mehr zu, so liegt anfangs der Kern, schließlich die Zelle dem Produkte etwa halbmondförmig an. Dann legen sich der Peripherie des Hornstrahls benachbarte, bisher untätige Skleroblasten an, und aus der vereinigten Tätigkeit einer größeren Anzahl von solchen geht, einer cuticularen Bildung ähnlich, der dickere noch lange im Wachstum fortfahrende Hornstrahl hervor.“

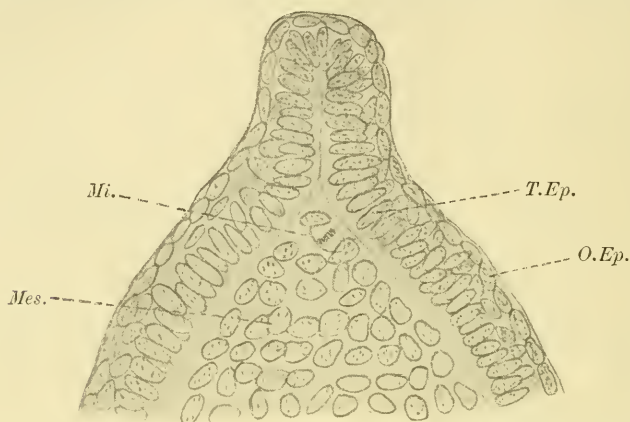
In seinen weiteren Ausführungen geht KLAATSCH auf die Herkunft der Skleroblasten der Elastoidinfäden näher ein und sagt, daß man wohl zunächst geneigt sei, sie den Lederhautzellen zuzurechnen, und die Fäden als verhärtete Teile der Coriumgrundsubstanz zu betrachten; er ist aber der Meinung, daß die Skleroblasten vom Ektoderm abstammen.

Bei der großen theoretischen Bedeutung, welche diesem Problem zukommt, erschien eine Nachprüfung dieser Behauptung durchaus nötig.

Im folgenden will ich über meine Resultate berichten und angeben, inwieweit sie mit denen der früheren Autoren übereinstimmen oder von ihnen abweichen. Als Untersuchungsmaterial dienten mir ebenso wie KLAATSCH *Mustelus laevis*, *Acanthias vulgaris* und außerdem *Spinax niger*. Untersucht wurden Schnitte sämtlicher Flossen, doch ergaben die Bilder der unpaaren Flossen in bezug auf die Elastoidinfäden von denen der paarigen keine Verschiedenheit.

Betrachten wir zunächst die erste Anlage der Brustflosse bei einem *Spinax*embryo von 3,5 cm Länge (Textfig. 1). Von einer Bildung der Elastoidinfäden ist bei diesem Stadium noch keine Spur zu sehen. Das distale Ende der Flossenanlage besteht aus dem Ektoderm und dem Mesoderm, dessen Zellen das Innere der Flosse ausfüllen. Das Ektoderm ist hier 2—3-schichtig. Die unterste Ektodermschicht ist sehr deutlich als Basalschicht ausgebildet. Ihre Zellkerne, die ziemlich dicht aneinander gelagert sind, sind hier durchweg queroval gerichtet, während die Kerne der äußeren Ektodermschichten längsoval, also parallel zur Oberfläche gelagert sind und vereinzelt am Flossenrande etwas ab-

geplattet erscheinen, was bei späteren Stadien deutlicher noch in die Erscheinung tritt. Die Mesodermzellen haben kein regelmäßiges Aussehen. Ihre Kerne haben vielfach eine polygonale Gestalt. An der basalen Ektodermis kann man deutlich eine Grenzlinie erkennen, die Ektoderm und Mesoderm voneinander scheidet. Die



Textfig. 1. *Mes.* Mesoderm, *Mi.* Mitose, *O.Ep.* und *T.Ep.* obere und tiefe Schicht der Epidermis.

tiefe Ektodermis verdient besondere Aufmerksamkeit, soll sie doch nach KLAATSCH die Matrix für die nach innen davon liegenden Mesodermzellen sein. Nach seinen Beobachtungen „läßt sich Schritt für Schritt verfolgen, daß die Zellen der tiefen Ektodermis, aus ihrem Verbaude ausscheidend, sich dem Achsengewebe der Flosse zugesellen; entsprechend der Stelle, wo von beiden Seiten her die tiefe Ektodermis zum freien Flossensaum zusammenschließt, hört im vorliegenden Stadium jegliche Abgrenzung von Ektoderm und Mesoderm auf.“

Der Zusammenhang des Flossenmesoderms mit dem Ektoderm soll nach KLAATSCH am freien Rande der Flosse sowohl bei *Mustelus*- als auch bei *Acanthias*embryonen stets deutlich ausgeprägt gewesen sein.

Ich konnte mich bei meinen Untersuchungen nur vom Gegenteil überzeugen. Es ließ sich jene Grenzlinie, die das Ektoderm vom Mesoderm scheidet, stets mit großer Deutlichkeit verfolgen, ohne daß der Zusammenhang irgendwo eine Unterbrechung erfahren hätte. In Textfig. 1 ist auch an jener kritischen Stelle eine Mitose im Mesoderm zu sehen, die durch ihre Achsenstellung beweist, daß es sich nicht etwa um eine ausgewanderte Ektoderm-

zelle handelt. Dasselbe gilt von den Mitosen, die auf anderen Schnitten im Mesoderm und im Ektoderm zu bemerken waren. Deshalb muß ich mich der Ansicht jener Autoren anschließen, die der Theorie von KLAATSCH entgegengetreten sind.

Betrachten wir nun das nächstfolgende Stadium (Taf. 28, Fig. 1), einen Querschnitt durch die Brustflosse eines Spinaxembryo von 4,5 cm Länge. Auf den ersten Blick ist man versucht anzunehmen, daß es sich um ein jüngeres Stadium handeln könnte. Das Ektoderm ist vorwiegend einschichtig, doch hat die Gestalt der Zellen eine deutliche Umwandlung erfahren; die Kerne haben eine mehr kubische Form angenommen. Doch ist auch hier die basale Begrenzungslinie des Ektoderms deutlich zu verfolgen. Im Mesoderm findet offenbar zu dieser Zeit eine starke Zellvermehrung statt. Die Zellen der oberen Mesodermis schicht haben sehr stark an Zahl zugenommen. Diese Kerne haben eine längliche Gestalt, während die in der tiefer gelegenen Mesodermis schicht mehr kubisch geformt sind. Zwischen dem Ektoderm und der obersten Mesodermis schicht sehen wir in der ganzen Ausdehnung eine schmale, streifenförmig verlaufende, am Objekt bläulich gefärbt erscheinende, homogene Zone. Das nächste Stadium (Taf. 28, Fig. 2) läßt erkennen, daß wir in ihr die Bildungszone der Elastoidinfäden zu erblicken haben. Es fragt sich nun, woher stammt diese homogene Schicht. Ihrer Lage gemäß ist sie der obersten Zellreihe des Mesoderms zuzuschreiben. Sie stellt offenbar das Ausscheidungsprodukt jener modifizierten Mesodermiszellen dar, die sich schon durch ihre Gestalt von den andern unterscheiden. Daß jene Schicht ektodermalen Ursprungs sein könnte, dagegen spricht die basale Grenzlinie des Ektoderms, die sich überall deutlich verfolgen läßt, sowie auch der fernere Gang der Entwicklung der Elastoidinfäden.

Wenn man davon absieht, daß KLAATSCH die modifizierten Mesodermiszellen von dem Ektoderm herleitet, so kann ich mich mit ihm insofern ganz einverstanden erklären, als er ebenfalls die vorhin erwähnte homogene Schicht erkannte, in welcher die „Hornfäden“ ihren Ursprung nehmen¹⁾.

1) KLAATSCH schreibt: „Die ektogene Zellmasse zeigt auf dem Durchschnitt etwa 3—4 Reihen von Kernen übereinander. Sie grenzt peripher unmittelbar an das Ektoderm. Zwischen beiden erkennt man schon bei schwacher Vergrößerung eine sehr deutliche, wenn auch schmale Zone. Man könnte dieselbe fast für eine Basalmembran der Epidermis halten, träten nicht in ihr nunmehr Dif-

Wir sehen an Fig. 2 (Taf. 28) auf der linken Seite Elastoidinfäden, auf der rechten Seite noch die homogene Schicht; betrachtet man das Uebergangsbereich, so erkennt man, daß sich die Fäden in der homogenen Schicht differenzieren; sie sind bei ihrer ersten Anlage kaum von derselben zu unterscheiden, weil sie ihr im Lichtbrechungsvermögen noch ganz nahe stehen; erst bei etwas weiterer Ausbildung erscheinen sie stärker lichtbrechend und scharf konturiert.

Ein weiteres Entwicklungsstadium zeigt uns Fig. 3. (Taf. 28) Auf den ersten Blick sehen wir, wie sich aus jener vorhin erwähnten Schicht Elastoidinfäden differenziert haben. Es dürfte wohl kaum ein Zweifel über die Zugehörigkeit dieser Gebilde bestehen können, nachdem schon vorhin darauf hingewiesen wurde, daß jene dünne Schicht, aus der die Elastoidinfäden entstehen, von der obersten Zellschicht des Mesoderms ausgeschieden ist.

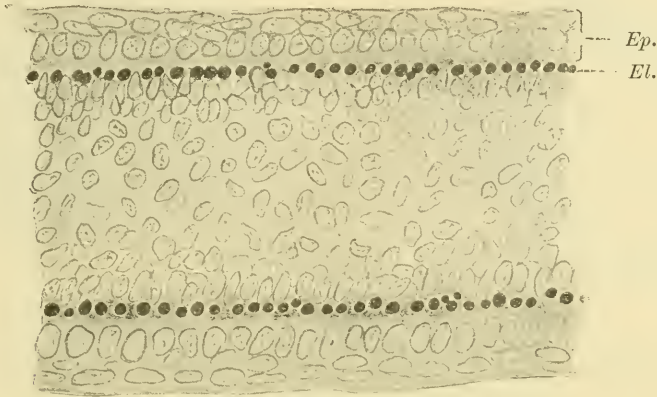
Die Elastoidinfäden nehmen sehr bald an Größe zu; innerhalb ihrer Entstehungszone sehen wir bald von der homogenen Schicht überhaupt nichts mehr. Sie ist, wie notwendigerweise angenommen werden muß, in die Substanz der Elastoidinfäden aufgegangen. Diese bilden sodann in ihrer Entstehungszone eine Reihe, wie dies Fig. 3 (Taf. 28) zeigt. In diesem Stadium der Entwicklung ist von einer Muskelanlage innerhalb der Flosse noch keine Spur zu sehen.

Einen Querschnitt durch die Brustflosse eines Acanthias-embryo von 5,5 cm Länge zeigt uns Textfig. 2. Das Ektoderm besteht aus einer unteren Basalschicht, deren Zellkerne durchweg polygonal gestaltet sind, und aus einer äußeren, aus 1—2 Zelllagen bestehenden Schicht, deren Kerne eine längsovale Form besitzen. Auch auf diesem Querschnitt ist die basale Be-

ferenzierungen auf, die ihr eine andere Bedeutung zusprechen. In dieser Grenzschicht entstehen bei Mustelusembryonen von 4 cm Länge die ersten Hornstrahlen. Sie erscheinen zunächst als außerordentlich feine, kreisrunde Stäbchen, deren Durchmesser einander völlig gleichen. Sie sind weit kleiner als die Zellkerne. Nach der Lage dieser Gebilde könnte man zunächst noch zweifelhaft sein, wohin sie gehören. Man könnte sie für Differenzierungen des basalen Teils der Epidermiszellen halten, wenn nicht der weitere Entwicklungsgang mit aller Entschiedenheit sie den nach innen liegenden Zellen zuwiese. Zwischen die Masse der letzteren hinein entfalten sich nämlich die jungen Hornstrahlen, wobei sie samt den sie allmählich umhüllenden Bildungszellen von der Epidermis abgedrängt werden.“

grenzungslinie gegen das Mesoderm beziehungsweise gegen die Elastoidinfädenzone überall deutlich zu verfolgen. Die obere Mesodermschicht zeigt eine dichte Menge vertikal gerichteter Zellen, während sich im Inneren des Flossensaumes lockeres Mesenchym befindet. Man sieht die Reihe der Elastoidinfäden.

Bald nach der Anlage der Elastoidinfäden drängen sich die Kerne der Mesenchymzellen an die Fäden heran und dringen

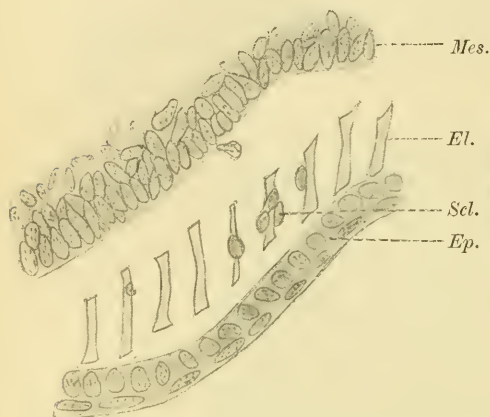


Textfig. 2. *Ep.* Epidermis, *El.* Elastoidinfäden.

zwischen dieselben ein (Taf. 28, Fig. 4). Infolgedessen werden die Fäden vom Ektoderm abgedrängt und von Mesenchymzellen (Skleroblasten) umgeben. Das weitere Wachstum der Elastoidinfäden wird von den jeden Faden einschließenden Skleroblasten durch Apposition unterhalten, indem die von dem Skleroblastenring ausgeschiedene Hartsubstanz immer wieder von außen her auf den Faden aufgelagert wird. Daraus ergibt sich, daß die dickeren Fäden einen geschichteten Bau haben, wie dies durch Textfig. 4 illustriert wird, welche den Querschnitt durch einen Elastoidinfaden eines 30 cm langen *Acanthias* darstellt.

Auf Schräg- und Längsschnitten kann man erkennen, wie die Elastoidinfäden von Skleroblasten umgeben werden. Textfig. 3 stellt einen Schrägschnitt durch die Bauchflosse eines 4,5 cm langen *Spinax*embryo dar. Das Ektoderm ist hier vom Mesoderm losgelöst. In dem Zwischenraum sieht man die schräggetroffenen Elastoidinfäden, denen zum Teil noch Skleroblasten anhaften. Fig. 5 (Taf. 28) zeigt einen Längsschnitt durch die Rückenflosse eines 10,5 cm langen Embryo von *Spinax niger*. Die Epidermis besteht aus einer basalen Schicht, deren Zellkerne wie in

früheren Stadien mehr kubisch geformt sind, und 2—3 darüber gelagerten peripheren Schichten, deren Zellkerne längsovale Gestalt haben. Der Elastoidinfaden liegt noch dem Ektoderm an; er ist an derjenigen Seite, welche dem Ektoderm zugewendet ist,



Textfig. 3.

Textfig. 3. *El.* Elastoidinfäden, *Scl.* Skleroblasten.



Textfig. 4.

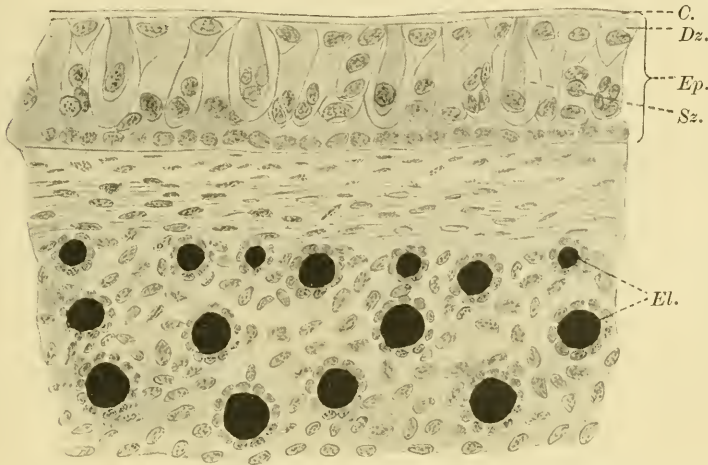
Textfig. 4. Querschnitt eines Elastoidinfadens eines 30 cm langen Acanthias.

noch nicht von Mesenchymzellen umgeben, während er im übrigen von zahlreichen Mesenchymzellen bekleidet ist. Wenn der Faden sich vom Ektoderm entfernt und in das Mesenchym eingelagert wird, findet man ihn ringsum von Mesenchymzellen umschlossen (Taf. 28, Fig. 6).

Fig 7 (Taf. 28) zeigt einen Querschnitt durch die Basis der Brustflosse eines 4,5 cm langen Spinaxembryo. Man sieht rechts die Elastoidinfäden noch nahe am Ektoderm liegen, links sind sie schon völlig von Mesenchymzellen umschlossen und werden außerdem von Mesenchym, welches vom Körper her in die Flosse vordringt, noch weiter vom Ektoderm abgedrängt.

Das letzte Entwicklungsstadium der Elastoidinfäden zeigt uns Textfig. 5. Wir sehen hier einen Querschnitt durch die Rückenflosse eines 14 cm langen *Mustelus laevis*. In diesem Stadium haben bedeutende Differenzierungen stattgefunden. Als äußere Begrenzung der Epidermis tritt zunächst ein deutlicher Cuticularsaum hervor, der bis dahin nur andeutungsweise vorhanden war. Unmittelbar unter dem Cuticularsaum liegen Zellen, die an denselben mit breiter Basis anstoßen und nach innen zu sich zuspitzen, um zwischen die tieferen Ektodermzellen sich einzufügen. Die Kerne dieser sogenannten Deckzellen, wie KLAATSCH

sie bezeichnet hat, sind relativ groß und weniger intensiv gefärbt. Eine besondere Eigentümlichkeit der Epidermis besteht in dem Auftreten von mehrkernigen Riesenzellen. Die Umwandlung der ursprünglichen Zylinderzelle erfolgt durch mehrfache Kernteilung. Da der Kern vor der Teilung schon ungewöhnliche Größe besitzt, haben auch die Tochterkerne, die im Verbands der Zelle verbleiben, eine ziemliche Größe. Außerdem



Textfig. 5. *El.* Elastoidinfäden, *C.* Cuticula, *Dz.* Deckzellen, *Ep.* Epidermis, *Sz.* Schleimzellen.

ist in der Epidermis das Auftreten von Riesenschleimzellen zu sehen, die aus den Riesenzellen ihre Entstehung nehmen. Der Becher der Schleimzelle, der sich vielfach nach außen hin verzweigt, erreicht bald mit schmaler Oeffnung den Cuticularsaum, bald tritt er fast mit seiner ganzen Breite an die Oberfläche heran. Der kontinuierlich darüber sich fortsetzende Cuticularsaum wird jetzt stärker und zeigt eine senkrechte Strichelung. Die basale Zellschicht des Ektoderms zeigt noch ihr gewöhnliches Aussehen und ihre scharfe Abgrenzung gegen das Mesoderm. Zwischen Ektoderm und Elastoidinfädenzone finden wir jetzt eine ziemlich breite Gewebsschicht, die sich als eine Fortsetzung der Cutis vom Körper her an der Basis der Flosse eingeschoben hat. Die anfangs unter dem Ektoderm gelegene, dichte mesenchymatische Zellschicht, aus welcher die Elastoidinfäden hervorgingen, ist nach innen gerückt. Die Elastoidinfäden, die jetzt bedeutend an Größe zugenommen haben, liegen in mehreren Schichten übereinander.

Ihr Größenverhältnis ist verschieden. Die am tiefsten gelegenen haben den größten Umfang. Jeder Elastoidinfaden ist von einem Skleroblastenring umgeben.

Fasse ich zum Schlusse den Entwicklungsgang der Elastoidinfäden der Selachier zusammen, so ergibt sich folgendes:

1) Die Elastoidinfäden entstehen intercellulär und differenzieren sich aus einer homogenen Schicht.

2) Diese homogene Schicht ist das Ausscheidungsprodukt von modifizierten Mesenchymzellen, die wir Skleroblasten nennen können. Letztere sind rein mesodermalen und nicht ektodermalen Ursprungs.

3) Die Elastoidinfäden, welche anfangs unmittelbar der obersten Zelllage des Mesoderms anliegen, werden durch sich dazwischen schiebende Mesenchymzellen nach innen zu verlagert. Weiterhin wird jeder Faden ringsum von Mesenchymzellen umgeben.

4) Das weitere Wachstum der Elastoidinfäden erfolgt durch Apposition von seiten der die Fäden einschließenden Mesenchymzellen. Daher haben diese Fäden einen geschichteten Bau.

II. Teil. Die Entwicklung der Elastoidinfäden und der Flossenstrahlen bei den Teleostern.

A. Historische Betrachtung.

Auch bei den Knochenfischen kommen Elastoidinfäden vor, welche offenbar denjenigen der Selachier homolog sind. Sie gehören aber sozusagen zu den rudimentären Organen; denn sie sind funktionell von geringer Bedeutung, da die knöchernen Flossenstrahlen an ihre Stelle treten; allerdings bleiben sie bei manchen Knochenfischen im peripheren Teil der Flosse erhalten.

Bevor wir die Entwicklung der Elastoidinfäden und der Flossenstrahlen und ihre beiderseitigen Beziehungen verfolgen, wollen wir zunächst auf die Ansichten der älteren Autoren eingehen.

LOTZ (1864) kommt bei seinen Untersuchungen an *Salmo salar* zu folgendem Resultat: „Im übrigen erscheinen die Flossenstrahlen ganz homogen und nur am Ende ausgefaserst in jene feinen primitiven Strahlen (Hornfäden). Essigsäure läßt jedoch erkennen, daß sie in ihrer ganzen Länge nur aus einem Büschel solcher feinen Strahlen bestehen, deren Entstehung noch in das Eileben des Tieres fällt.“

GEGENBAUR (1865) bespricht die zwischen Elastoidinfäden und Flossenstrahlen bestehenden Beziehungen, indem er sagt: „Insofern

die Hornfäden den Flossenstrahlen der Knochenfische entsprechen sollen, so besteht allerdings in der Lokalität des Vorkommens und in der Art des ersten Auftretens jener Strahlen einige Aehnlichkeit. Der Unterschied wird aber dadurch gebildet, daß auch die stärksten jener Fäden keine sie durchsetzenden Kanälchen aufweisen und daß sie bei den Selachiern immer in mehrfachen Lagen, die stärksten zu innerst, die feineren nach außen vorkommen, welche Schichtung bei den Flossenstrahlen niemals sich findet.“ — „Wenn die Hornstrahlen auch die Flossenstrahlen funktionell ersetzende Gebilde sind, so bestehen beide Gebilde doch bis jetzt ohne alle Vermittlung, und die Hornfäden können als Vorläufer der knöchernen Radien betrachtet werden, welche schwinden, wenn die knöchernen Bildungen an ihre Stelle treten.“

BAUDELLOT (1873) fand, daß die sukzessive Neubildung von Gliedern nur am freien Ende der Flossenstrahlen erfolgt. Dieses soll in seiner Textur die gleiche Beschaffenheit besitzen, wie die embryonale Flosse, indem es aus einem Netzwerk von Bindegewebe und darin eingebetteten Hornfäden zusammengesetzt ist.

O. HERTWIG (1876) macht in seiner Abhandlung über das Hautskelett der Fische folgende Angaben bezüglich der Flossenstrahlen: „An der Basis sind dieselben einfach, nach der Peripherie zu zerfallen sie dagegen in eine Anzahl feinerer, nach und nach dünner werdender Strahlen, indem sie sich gleichsam mehrmals hintereinander dichotomisch teilen. Jeder Flossenstrahl wird von zwei Reihen von quadratischen oder oblongen Knochenplättchen gebildet, die, je einer Seite des Integuments angehörig, einander gegenüber liegen.“ — „Sie bestehen aus echter Knochensubstanz mit einzelnen Knochenkörperchen.“ — „Unter dem Mikroskop sieht man, wie in einiger Entfernung vom Rande (der Flosse) die Flossenstrahlen aufhören und in ihrer Verlängerung Bündel von parallelen, ziemlich dicken, glänzenden Fäden auftreten. Dieselben bestehen aus einer vollkommen homogenen, strukturlosen Substanz. Indem sie divergieren, dringen sie bis in den feinsten Flossensaum ein, verdünnen sich allmählich und enden zugespitzt.“ — „Man hat diese Gebilde, die bei den Selachiern und Dipnoi in reicherer Entfaltung den Flossen zur Stütze dienen, als Hornfäden bezeichnet.“ — „In einiger Entfernung von der Peripherie werden die Hornfäden oberflächlich mit einer dünnen sklerosierten Gewebslage überzogen. Dieselbe bildet ein ganz dünnes Schleierchen, durch welches das unterliegende Bündel Hornfäden deutlich durchschimmert.“ Nach den weiteren Beobachtungen von HERTWIG verknöchert das zwischen den Hornfäden befindliche Gewebe und schreitet diese Verknöcherung nach abwärts weiter fort. Die Hornfäden sind in die Zusammensetzung des Plättchens mit hineingezogen worden, und sind darin noch deutlich nachzuweisen. Bei dem nächsten Flossenplättchen ist dies nicht mehr möglich, da Hornfäden und einhüllendes Bindegewebe in eine homogene Knochensubstanz umgewandelt sind. Nach HERTWIG sind die hier beschriebenen Veränderungen an dem Ende eines jeden Flossenstrahles wahrnehmbar.

Hieraus schließt er, daß an der Peripherie der gesamten Flosse eine schmale Zone besteht, an welcher ein Weiterwachstum stattfindet und daß sich innerhalb dieser Wachstumszone in dem Auftreten von Hornfädenbündeln ursprüngliche Verhältnisse erhalten, die an das primäre Flossenskelett der niedriger organisierten Fischordnungen, der Selachier und Dipneusten, Anknüpfungspunkte bieten.

SWIRSKI (1880) vertritt die Ansicht, daß die Flossenstrahlen durch das Zusammenwachsen der Hornfäden gebildet werden.

RYDER (1882) behandelt eingehend die Elastoidinfäden bei den Teleosteen, die er „Actinotrichia“ bezeichnet: „They either atrophy together with the atrophied portions of the median folds, or they persist as in the adipose fins of *Salmo*, *Amiurus* etc., or they coalesce and become enveloped by a homogeneous substance to form permanent rays, or they become more or less covered by the mesoblast, and some finally atrophy.“

Eine genaue Darstellung der Entwicklung der nicht knorpelig vorgebildeten Skeletteile in den Flossen der Teleosteer gibt uns HARRISON (1893). Als Untersuchungsobjekt benutzt er *Salmo salar*. Die erste Entwicklung der Fäden findet einige Tage vor dem Ausschlüpfen des Embryo statt. Die Elastoidinfäden gehen nach HARRISON aus zahlreichen, aber sehr kleinen Körnchen hervor, die in den Fortsätzen von Mesenchymzellen eingebettet liegen. Diese Fortsätze sollen unter sich ein Netzwerk bilden. Durch eine von den ursprünglichen Zellfortsätzen produzierte Grundsubstanz werden später die Körnchen nach HARRISON aneinander gereiht und treten als ausgeprägte Fäden hervor. Von besonderer Bedeutung ist der Umstand, daß auch dieser Autor wie fast alle anderen den mesodermalen Ursprung der Elastoidinfäden hervorhebt.

Da die Elastoidinfäden öfters mit elastischem Gewebe verglichen werden, so versuchte HARRISON die Einwirkung des Orcein, welches bekanntlich ein charakteristisches Färbemittel für elastische Fasern ist. Das Resultat war, daß die Fäden gefärbt erschienen und in ihnen die Körnchen sich noch durch dunklere Färbung hervorhoben, obgleich keine so deutlichen und charakteristischen Bilder wie bei elastischem Gewebe selbst erhalten werden konnten.

Bezüglich des Wachstums der Elastoidinfäden in die Länge weist HARRISON darauf hin, daß an beiden Enden neue Körnchen hinzukommen, welche sich immer mit den ursprünglichen Fäden dadurch fest verbinden, daß die protoplasmatischen Fortsätze sich in hornige Substanz umwandeln. Das Dickenwachstum erklärt er durch eine Ablagerung von Grundsubstanz, welche konzentrisch um den ursprünglichen Faden sich anlagert. Die weitere Entwicklung dieser Fäden ist nach HARRISON an die Ausbildung gewisser auffallender Mesenchymzellen geknüpft, deren Bedeutung zuerst von RYDER (1882) vermutet wurde und der ihnen auch den Namen Pterygoblasten gegeben hat. HARRISON ist der Ansicht, daß die Pterygoblasten für das Wachstum der Hornfäden von beträchtlicher Wichtigkeit insofern seien, als sie wahrscheinlich hauptsächlich die Masse absondern, durch welche die Fäden an Dicke zunehmen.

Die Entwicklung der Flossenstrahlen gestaltet sich nach HARRISON folgendermaßen: „An den Stellen, an denen die Flossenstrahlen später auftreten, sind die Hornfäden, welche vorher nahe an der Epidermis lagen, mehr oder weniger tief in das Mesenchym eingebettet, während sie an allen anderen Stellen noch ihre ursprüngliche Lage dicht unter der Basalmembran und hart an der unteren Epidermisschicht beibehalten haben.“ Als Flossenstrahlbildner bezeichnet HARRISON jene Zellen, die zwischen die Hornfäden und die Epidermis resp. der Basalmembran eindringen und die beträchtlich an Größe zunehmen. Er nennt sie Osteoblasten, da sie später das Periost bilden und ihrer Funktion nach mit der Bildung des Flossenstrahlgewebes verbunden sind.

Die ersten Spuren der Flossenstrahlen entstehen nach HARRISON als sehr feine, schwarze, das Licht brechende Körnchen innerhalb des Protoplasmas der Osteoblasten nahe an der Peripherie ihrer Mutterzelle. Sobald die Körnchen im Laufe der Entwicklung an Größe zunehmen, soll in dem Zellprotoplasma eine Degeneration oder Transformation stattfinden, wobei sich eine homogene Grundsubstanz bildet, in welcher die Körnchen liegen. Die Strahlen werden nicht auf einmal in ihrer ganzen Länge angelegt. Ihre Bildung beginnt zu einer Zeit, in der die Flossen noch sehr klein sind. Der älteste Teil der Strahlen liegt im basalen Teil der Flosse. HARRISON hält die Auffassung von LEREBoullet und Mc. INTOSH and PRINCE, daß das Wachstum der Strahlen in zentripetaler Richtung erfolge, für schwer verständlich, da doch die Bildungszellen an der Peripherie der Flosse liegen, wenn diese zu wachsen beginnt. Auch weist HARRISON darauf hin, daß die Osteoblasten schon eine geraume Strecke vor den ersten Spuren der zugehörigen Strahlen zu erkennen sind und sich von dem übrigen Mesenchym durch ihre größere Gestalt und die Beschaffenheit ihres Kernes unterscheiden. An einer Serie von Schnitten eines ziemlich ausgewachsenen Embryos sollen sodann alle möglichen Stadien in der Entwicklung dieser Strahlen zu sehen sein, von den ältesten an der Basis bis zu dem Punkte an der Flossenperipherie, wo die Körnchen abgelagert werden. Genau wie die Hornfäden durch Mesenchymzellen aus ihrer ursprünglichen Lage von der Epidermis entfernt werden, werden nach HARRISON auch die Flossenstrahlen durch das Vordringen von Mesenchymzellen in die Tiefe der Flosse verlagert.

Während RYDER die Flossenstrahlen durch Vereinigung der Hornfäden entstehen läßt, die von einer homogenen Grundsubstanz umgeben werden, ist HARRISON anderer Meinung. Wenn die Osteoblasten die Abscheidung der Knochenstrahlen beginnen, so werden einige nahe der Epidermis zurückgebliebene Hornfäden, da sie im Wege liegen, mehr oder weniger von der Strahlensubstanz umgeben.

Im Gegensatz zu der HARRISONschen Anschauung über den Entwicklungsmodus der Flossenstrahlen steht die Auffassung von KLAATSCH (1894). Nach ihm sieht man auf Längsschnitten der Flosse den freien Saum derselben ausschließlich von der Epidermis

gebildet und in dieser Zellmasse erkennt man die Anfänge der knöchernen Strahlen. Bezüglich ihrer Lage zur Epidermis gewinnt man nach KLAATSCH an Schnitten Aufschluß, die senkrecht zu denselben geführt sind. Hier sieht man, daß die Epidermis nach innen zu gegen die bindegewebige Achse der Flosse prominert, und daß einer jeden Vorrangung ein Knochenstrahl zugehört. Die letzteren erscheinen auf dem Durchschnitt sichelförmig nach außen konvex. Sie werden allseitig von Skleroblasten umhüllt. So entsteht der doppelseitige Beleg mit Knochenstrahlen, den jede Flosse aufweist. Wie lange der direkte Zusammenhang der Knochenstrahlen mit der Epidermis erhalten bleibt, wurde von KLAATSCH nicht untersucht. Der rein ektodermale Saum erhält sich jedenfalls so lange, als die Flosse wächst, stellt er doch die Bildungszone für die neuen Flossenstrahlen dar. In mancher Hinsicht sind nach KLAATSCH die Verhältnisse des sekundären Flossenskeletts bei den Teleostern viel einfacher als die der Hornstrahlen. Während letztere sich vom freien Rand aus in die Flosse entwickeln, kann man sich die Flossenstrahlen als lokale leistenartige Verdickungen der Basalmembran vorstellen, welche nicht nur am Saum, sondern auch an der ganzen Seitenfläche der Flosse mit der Epidermis zusammenhängen.

Dieser Auffassung von KLAATSCH tritt HARRISON (1894) nicht ohne Grund entgegen. „As there are no figures given in Dr. KLAATSCH'S paper to illustrate the development of the fin-rays, I find it difficult to understand his meaning. I am able to explain his account of their development only by the conjecture, that the material at his disposal was not in sufficiently good histological condition to show all details clearly.“

Während nach KLAATSCH die an der Flossenstrahlbildung beteiligten Zellen, die dieser Skleroblasten genannt hat, aus dem Ektoderm stammen sollen, gehören sie nach der Auffassung von HARRISON, der sie als Osteoblasten bezeichnet, dem Mesenchym an.

Einen ganz eigenartigen Standpunkt über die Herkunft der an der Entwicklung der knöchernen Flossenstrahlen beteiligten Zellen vertrat AUREL VON SZILY in seiner ersten Arbeit (1907). Jedoch muß ich bemerken, daß dieser Autor noch in demselben Jahre den Irrtum in der Deutung seiner Befunde einsah und zu berichtigen suchte.

SZILY leitete die Flossenstrahlen aus dem Ektoderm ab. Er unterschied in der Epidermis zwei Schichten, nämlich eine tiefste Zellenlage, die einem Zylinderepithel gleicht und die höheren Zellenlagen. Dazwischen glaubt SZILY eine membranartige Grenzschicht zu finden. Untersucht man diese Stelle bei starker Vergrößerung, so glaubt dieser Autor annehmen zu müssen, daß die eigentliche Epidermis nur bis an die erwähnte Membran heranreicht, während die darunterliegende Schicht trotz der epithelialen Anordnung ihrer Zellen der ektodermalen Bekleidung der Flosse nur unmittelbar anliegt, nicht aber die basale Zellschicht der letzteren darstellt. An einem etwas älteren Stadium tritt nach SZILY in der

Epidermis ein Spaltraum auf. Was diese Ablösung betrifft, so ist nicht feststehend, „ob sie in dem Umfange auch in vivo vorhanden war“, doch hält sich SZILY durch die gemachten Befunde für berechtigt, „in der leichten Ablösbarkeit eine neue Etappe jener Umwandlungen zu sehen, welche diese Zellschicht in den nächsten Stadien einschlägt“. Die erste Anlage des knöchernen Flossenstrahles erscheint in Form einer schmalen Spange, die nach SZILY nicht etwa, wie man erwarten sollte, dem Ektoderm aufliegt, sondern zwischen der basalen, different gewordenen Zellenlage und der übrigen Epidermis sich anlegt. Durch diesen Befund glaubte SZILY den Nachweis der Abstammung der knochenbildenden Zellen vom Ektoderm erbracht und zugleich eine Lücke in den Beobachtungen früherer Untersucher ausgefüllt zu haben. Allgemein nahm man bis dahin an, daß die ursprünglich der Epidermis hart anliegenden Hornfäden im Anschluß an die Entwicklung der knöchernen Flossenstrahlen in die Tiefe verlagert würden, und zwar durch sich zwischenschiebende Mesenchymzellen. Demgegenüber behauptet SZILY: „daß diese Zellen nichts anderes darstellen, als die sich absplattende basale Zellschicht der Epidermis. Sie sind von Haus aus Epithelzellen und nicht, wie HARRISON will, Mesenchymzellen, die erst sekundär zu epithelähnlichen Gebilden werden.“

Wie wenig stichhaltig diese von SZILY aufgestellte Theorie über die Bildung der knöchernen Flossenstrahlen gewesen ist, erhellt daraus, daß er, wie ich schon eingangs bemerkte, noch in demselben Jahre seinen Irrtum einsah, indem er sagte: „In einer unlängst erschienenen Arbeit berichtete ich über eigentümliche Differenzierungen der Epidermisanlage bei Forellenembryonen —, Differenzierungen, die ich im Sinne einer direkten Beteiligung der Epidermis an der Bildung der Knochensubstanz der Flossenstrahlen deuten zu müssen glaubte. Unausgesetzt fortgeführte Untersuchungen haben mich nun aber belehrt, daß diese Deutung der Befunde aber nicht richtig war und eine Abänderung erfahren muß.“

Ohne auf die Erwägungen einzugehen, durch die SZILY zu seiner irr tümlichen Auffassung von nebeneinander gestellten Entwicklungsstadien gelangte, möge hier nur das Ergebnis seiner letzten Untersuchung angegeben sein. „Meine neuen, namentlich auf die Schnittrichtung günstigeren Präparate haben mir gezeigt, daß vor dem Auftreten der Flossenstrahlen Mesodermzellen sich zwischen die Hornfäden und die Epidermis eindrängen und eine flache Coriumpapille bilden, die von jener basalen Lage der Epidermis bedeckt wird. Es hat sich ferner, ebenfalls bevor die Flossenstrahlen als solche deutlich unterscheidbar sind, eine Basalmembran nachweisen lassen, die die innere Abgrenzung jener basalen Zellschicht bildet. Und da später die Flossenstrahlen in ihrer ersten Form mit dieser Basalmembran zusammenhängen, ja fast nur als lokale Verdickungen derselben erscheinen, so ergeben sich die Schlüsse: 1) daß die hohe basale Lage der Epidermis nicht abgelöst wird, sondern im Verbands mit der übrigen Epidermis bleibt, aber bei der Bildung der

Flossenstrahlen sich wieder abflacht, so daß sie dann als besondere Schicht nicht mehr auffällt; 2) daß die Flossenstrahlen nicht außen sondern innen von ihr entstehen, und 3) daß die Flossenstrahlen in der Hauptsache Bildungen der Zellen der Coriumpapille sind, jener epithelähnlich angeordneten Zellage, die ich früher fälschlich für die abgelöste basale Epidermisschicht gehalten habe“.

Sodann weist SZILY auf Momente hin, aus denen hervorgehen soll, daß die Epidermis doch nicht ganz unbeteiligt bei der Bildung der Flossenstrahlen ist. Zunächst spreche schon die Tatsache dafür, daß die Differenzierung dieser basalen Epidermisschicht die Bildung der Knochenstrahlen überhaupt einleitet, und daß sich erst als zweite Phase die Vordrängung mesodermaler Elemente zwischen Epidermis und Hornfäden anschließt. „Zweitens der Umstand, daß schon in dem Stadium, wo die Hornfäden der kräftig entwickelten basalen Zellschicht, die sich gerade zu segmentieren beginnt, noch unmittelbar anliegen, also vor dem Auftreten der Coriumpapillen diese Zellschicht Veränderungen zeigt, die in gewisser Beziehung an die Vorgänge erinnern, die O. HERTWIG bei der Bildung der Plakoidschuppe beschrieben hat. Die Kerne der Zylinderzellen rücken ein wenig von der inneren Oberfläche der Epidermis ab, und das Protoplasma der basalen Zellpole zeigt eine erhöhte Färbbarkeit, so daß der Eindruck einer beginnenden Zellabsonderung erweckt wird. Drittens der Umstand, daß die Hartschubstanz der Flossenstrahlen gerade an den Stellen in die Erscheinung tritt, wo die basale Zellschicht ihre mächtigen Verdickungen zeigt, und daß Hand in Hand mit der Entstehung der Hartschubstanz die basalen Zellen niedriger werden, wobei die jugendlichen Knochenspannen sich an die durch Rückbildung der Zellstreifen gesetzten Rillen vollständig anschmiegen“.

Zum Schluß bespricht SZILY noch die Beziehungen der Flossenstrahlen zu den Elastoidinfäden: „Die Entdeckung von VOGT u. a., daß Hornfäden auch in den Flossen und den unpaaren Flossensäumen der Knochenfischembryonen vorkommen, also an Stellen, an denen später die knöchernen Strahlen vorgefunden werden, mußte den Gedanken an eine Beziehung beider Gebilde zueinander erwecken, und einige Autoren waren geneigt, die Knochenstrahlen aus einer Verschmelzung der Hornfäden entstehen zu lassen.“ Diese zuerst von LOTZ ausgesprochene und dann von RYDER angenommene Ansicht hält HARRISON nicht für zutreffend. Nach seiner Ansicht verdanken sowohl Hornfäden als Flossenstrahlen einer ähnlichen oder gleichen Zelltätigkeit ihren Ursprung, eine Vereinigung beider sei nur ein Spiel des Zufalles, auch seien jene Fälle von Vereinigung der Fäden und Strahlen nur auf die Basis der Flosse beschränkt. Demgegenüber fand SZILY an der Basis der Flossenanlage niemals eine Einschmelzung von Hornstrahlen. Die Bildung der Flossenstrahlen scheint demnach in der ganzen Ausdehnung der mächtigen „Schmelzmembran“ unabhängig von den Hornstrahlen vor sich zu gehen, wie SZILY glaubt. Bei älteren Embryonen hingegen sieht man in der Peripherie eine deutliche

Einschmelzung der hier ganz dünnen Hornfädchen. Es handelt sich um die peripherischen Strahlen, über deren Anlagen die basale Schicht der Epidermis nur eine geringe Entwicklung aufweist. Eine bestimmte Gesetzmäßigkeit zwischen der Vereinigung der Hornfäden und der Bildung der Flossenstrahlen konnte SZILY nicht feststellen, doch bezweifelt er, daß ihre Beziehungen nur rein äußerliche, dem Spiel des Zufalls unterworfen sind, wie HARRISON glaubt.

B. Eigene Beobachtungen.

Nachdem wir die Ansichten früherer Autoren kennen gelernt haben, komme ich zur Darlegung meiner eigenen Befunde. Ich bemerke im voraus, daß die Entstehung der Elastoidinfäden (sogen. Hornfäden) bei den Knochenfischen in ganz ähnlicher Weise vor sich geht wie bei den Selachiern. Die Entwicklung der knöchernen Flossenstrahlen zeigt in den ersten Anfängen eine gewisse Ähnlichkeit mit der Bildung der Elastoidinstrahlen, ist aber offenbar ein davon unabhängiger Vorgang.

Als Untersuchungsobjekt verwandte ich die Schwanzflosse von Forellenembryonen, da in ihr bekanntlich die Elastoidinfäden verhältnismäßig frühzeitig sich entwickeln, überdies auch gerade die Schwanzflosse von anderen Forschern als Untersuchungsobjekt benutzt wurde.

Fig. 8 (Taf. 28) stellt einen Querschnitt durch die Schwanzflosse (im äußeren Drittel) eines 0,8 cm langen Embryo dar. Die Epidermis setzt sich aus zwei Lagen von Zellen zusammen, die sich äußerlich schon durch die Form ihrer Kerne voneinander unterscheiden. Die Zellen der äußeren Lage haben, wie ihre Kerne, eine längsovale Form und sind an Zahl nur spärlicher, während die in der basalen Schicht gelegenen mehr kubischen Charakter tragen und durch stärkere Färbung sich auszeichnen. Auffälligerweise kann man zwischen beiden Zellagen eine deutliche Linie sich hinziehen sehen. Das Mesoderm besteht aus Zellen, die in ihrer äußersten Schicht dicht zusammengelagert sind, nach innen aber eine lockere Anordnung zeigen. Von einer Einlagerung von zahlreichen feinen Körnchen in dem von den Fortsätzen der Mesodermzellen gebildeten Netzwerk, wie sie HARRISON beschrieb, habe ich mich auch bei sehr starker Vergrößerung nicht überzeugen können. Dicht über der äußeren Zellschicht des Mesoderms und direkt unter der basalen Zellschicht des Ektoderms sieht man eine deutlich dunkelgefärbte, etwas ungleichmäßig verlaufende dünne Schicht liegen, die sehr bald eine eigenartige Um-

wandlung erfährt; ist sie doch die Trägerin der für die Bildung der Elastoidinfäden in Frage kommenden Hartschubstanz. Man könnte versucht sein, diese Schicht einfach als eine dem Ektoderm zukommende Basalmembran aufzufassen. Ich bin aber nicht dieser Meinung. Wenngleich sich keine deutlich sichtbare Basalmembran des Ektoderms nachweisen läßt, so spricht doch gegen den ektodermalen Charakter dieser membranartigen Schicht eine schmale, hellere Zone, die sie vom Ektoderm scheidet (Taf. 28, Fig. 8), ferner ihr unmittelbarer Zusammenhang mit der äußeren Mesodermschicht, als deren Ausscheidungsprodukt sie offenbar anzusehen ist.

Betrachten wir nun das nächste Stadium (Taf. 28, Fig. 9). Die Epidermis zeigt in ihrem äußeren Teil eine zweite Lage abgeflachter Zellen, während die basale Schicht ihr ursprüngliches Aussehen beibehalten hat. Was uns jedoch am meisten auffällt, ist das Verschwinden der dunkelgefärbten, etwas ungleichmäßig verlaufenden dünnen Schicht, die außerhalb der oberen Mesodermschicht angetroffen wurde. Aus ihr haben sich äußerst zahlreiche, nebeneinander liegende feine Elastoidinfäden differenziert, die eine ununterbrochene Reihe kreisrunder Gebilde darstellen. Diese sind anfangs nur bei starker Vergrößerung zu sehen. Daß die Fäden etwa aus einzelnen Zellen abgeschieden wären, wie dies KLAATSCH bei der Entstehung der Elastoidinfäden in der Selachierflosse angegeben hat, kann hier nicht in Frage kommen; denn dazu ist die Zahl der Fäden zu groß und die der benachbarten Zellen zu klein, wie ein Blick auf Fig. 9 (Taf. 28) deutlich zeigt. Ich bin also der Meinung, daß die Fäden intercellulär liegen, und daß die Bildung eines Fadens nicht von einer einzigen Zelle ausgeht. Sobald die Fäden sich differenziert haben, wachsen sie sehr schnell in die Länge und Breite. Sie bleiben jedoch nicht lange an ihrer Ursprungsstelle liegen, sondern werden durch sich dazwischenschiebende Mesodermzellen nach der Tiefe verlagert. Gleichzeitig mit dem Auftreten von Elastoidinfäden beginnt auch eine starke Vermehrung des Zellmaterials in der oberen Mesodermschicht. Die Mesodermzellen schieben sich zwischen die Fäden und schließen sie ein. Dieser Vorgang der Einschließung steht offenbar mit dem weiteren Wachstum der Fäden in Beziehung, indem diese Mesodermzellen die Hartschubstanz absondern, welche sich ringsum an die ursprünglichen Fäden anlagert. Diese modifizierten Mesodermzellen, von KLAATSCH Skleroblasten und von RYDER Pterygoblasten genannt, zeigen von

den anderen Mesodermzellen in ihrer äußeren Gestalt keine Abweichung¹⁾.

Wir kommen jetzt zu demjenigen Stadium, in welchem die Flossenstrahlen erscheinen. Betrachten wir zuerst Fig. 10 (Taf. 29), welche einen Querschnitt durch die Schwanzflosse eines 1,6 cm langen Forellenembryo darstellt. Die Epidermis zeigt durchweg 4 Lagen von Zellen. Wir sehen hier zuerst die großen Schleimzellen auftreten. Die Zellen der basalen Zellschicht haben vielfach eine längliche Form angenommen. Die Epidermis zeigt an ihrer basalen Seite wellenförmige Einbuchtungen, denen an der äußeren Mesodermischieht hügelartige Vorwölbungen entsprechen. Diese Vorwölbungen, welche von SZILY „Coriumpapillen“ genannt wurden, tragen an ihrer Außenseite die in Bildung begriffenen Flossenstrahlen. In der Fig. 11 (Taf. 29) ist die Epidermis zum größten Teil von dem Mesoderm abgelöst, und man kann deutlich sehen, daß die Ausscheidungen, die unmittelbar unter der Epidermis entstanden sind und das erste Entwicklungsstadium der Flossenstrahlen darstellen, nicht etwa aus der Basalmembran der Epidermis hervorgegangen sind, sondern mit der oberen Zelllage des Mesoderms zusammenhängen. Man sieht bei starker Vergrößerung deutlich, daß die obersten Zellen des Mesoderms (welche nicht miteinander verschmolzen sind) sich mit breiter Basis dem in Bildung begriffenen Flossenstrahl anlegen. Der Flossenstrahl ist also ein intercelluläres Gebilde, ausgeschieden von zahlreichen Mesodermzellen.

Die Flossenstrahlen entstehen auf beiden Seiten der Flosse zugleich, also paarweise, und zwar sieht man sie zunächst in der mittleren Region der Schwanzflosse auftreten.

Eine Zusammensetzung der ersten Flossenstrahlanlage aus sehr feinen, stark lichtbrechenden Körnchen, wie sie HARRISON beschrieb, habe ich nicht beobachten können. Ob nun die homogene Grundsubstanz, aus der die Flossenstrahlen ihre Entstehung

1) Im Gegensatz hierzu will RYDER, der diese Zellen bei Gadus beschrieben hat, ein Unterscheidungsmerkmal darin gefunden haben, daß „sie sich fast ohne Uebergänge in feine Fortsätze verzweigen, welche letztere fast jedesmal im Verhältnis zum Kern eine periphere Lage haben. Die fast typische Form ist die, daß der Zellkörper fast kompakt und an seiner medialen, d. h. der Basis der Flosse zugewendeten Grenze abgerundet ist, während am lateralen Ende ein oder mehrere lange Fortsätze ausgehen, welche an der Seite kurze aber sehr feine Zweige abgeben.“

nehmen, ein direktes Ausscheidungsprodukt der anliegenden Mesodermzellen darstellt, oder wie HARRISON sagt, zuerst in Form von Körnchen im Zellplasma zu sehen ist und dann aus den Zellen ausgeschieden wird, wollen wir dahingestellt sein lassen; jedenfalls ist sie mesodermalen Ursprungs.

Sobald die Flossenstrahlen eine gewisse Ausbildung erlangt haben, werden sie von Mesodermzellen auch an ihrer Außenseite umgeben und von ihrer Ursprungsstelle in das Mesenchym hinein verschoben. Diesen Vorgang sehen wir in Fig. 12 u. 13 (Taf. 29) dargestellt. Während die Epidermis keine besonderen Veränderungen erfahren hat, sieht man, wie sich Zellen zwischen ihm und die Epidermis einschieben.

Im proximalen Teil der Flossenstrahlen werden einzelne Elastoidinfäden in dieselben eingeschmolzen (Taf. 29, Fig. 12 u. 13).

RYDER ist der Ansicht, daß die Knochenstrahlen durch eine Vereinigung der Elastoidinfäden ihre Entstehung nehmen, die von einer homogenen Grundsubstanz umgeben werden. Weiter sagt er: „This concrecence of fibrils is found to occur in all of the fins of all the Lyrifera. A fin ray of the lowest of the Lyrifera may be formed of only two primitive fibrils to as many at twelve or even more, so that in the highest types the greatest number of primitive fibrils or embryonic rays enter into the formation of a permanent ray, so that the rays of the highest and lowest forms only differ in being respectively more or less complex in this regard.“

Mit diesen Angaben steht unser Befund nicht im Einklang. Wir können die Flossenstrahlen nicht als Verschmelzungsprodukt von Elastoidinfäden ansehen. Die Bildung der Flossenstrahlen erscheint vielmehr als ein selbständiger Vorgang. Greifen wir noch einmal auf Fig. 11 (Taf. 29) zurück. Hier sahen wir im peripheren Teil der Flosse die im Entstehen begriffenen Flossenstrahlen, sahen aber auch die Elastoidinfäden in gewissem Abstände von der Epidermis in ununterbrochener Reihe im Mesenchym liegen. Würde nun ein Teil der Fäden zur Bildung der Flossenstrahlen verbraucht werden, so müßten zweifellos Lücken in der Reihe der Elastoidinfäden zu sehen sein, was aber nicht der Fall ist. Es ist jedoch sehr wohl möglich, daß bei dem Vordringen der Mesenchymzellen, welche die Fäden von ihrer Ursprungsstelle verdrängen, einige Fäden daselbst zurückbleiben und hier eingeschmolzen werden, sobald an dieser Stelle die Entwicklung der Flossenstrahlen beginnt. Die Fig. 11—13 (Taf. 29) gehören der Schwanzflosse eines

1,6 cm langen Embryo an, wobei Fig. 11 (Taf. 29) den am meisten distalwärts gelegenen Schnitt darstellt, während die beiden anderen abgebildeten Schnitte proximal von ihm liegen. Man sieht also, daß die Flossenstrahlen an der Basis der Flosse Elastoidinfäden eingeschlossen haben, im peripheren Teil der Flosse nicht. Diese Tatsache hat offenbar ihren Grund darin, daß nur im proximalen Teil der Flosse zur Zeit der Entstehung der Flossenstrahlen an der betreffenden Stelle noch Elastoidinfäden vorhanden waren.

Wenn wir in der Schnittserie von der Basis der Schwanzflosse zum Rande derselben gehen, so können wir sehr gut beobachten, wie sich diejenigen Zellen, die den Flossenstrahl abscheiden, zu den übrigen Mesodermzellen verhalten. An der Basis der Flosse, am proximalen Ende der Flossenstrahlen (welches der die Flossenstrahlen bewegenden Muskulatur zum Ansatz dient) sind die Zellen, welche den Flossenstrahl abscheiden, von den benachbarten Mesodermzellen wenig oder gar nicht verschieden. Die Elastoidinfäden und die Zellen, die an ihrer Abscheidung beteiligt sind, liegen zerstreut im Mesoderm, hauptsächlich an der Peripherie der Mesodermzellenschicht. Da hier die Elastoidinfäden von den Bildungszellen der Flossenstrahlen räumlich nicht getrennt sind, werden manche derselben in die Flossenstrahlen eingeschmolzen (Taf. 29, Fig. 12 u. 13). Gehen wir etwas mehr distalwärts, so sehen wir, daß die Elastoidinfäden eine ziemlich regelmäßige Reihe bilden, welche dem Ektoderm anliegt, oder nur durch eine oder wenige Zellreihen von demselben getrennt ist. Offenbar treten Mesodermzellen zwischen der Reihe der Elastoidinfäden hindurch, und solche Zellen bilden die Streifen von Mesodermzellen („Coriumpapillen“ nach SZILY), welche die Flossenstrahlen ausscheiden (Taf. 29, Fig. 11).

Gehen wir noch weiter distalwärts, so bemerkt man, daß diese Zellen, welche den Flossenstrahl bilden, selbständig distalwärts weiterwuchern, um den Flossenstrahl zu verlängern. Man trifft daher Bilder wie Fig. 10, Taf. 29. Hier sieht man eine geschlossene Reihe von Elastoidinfäden, welche dem Ektoderm anliegt, aber jeweils an der Bildungsstelle eines Flossenstrahls durch Mesenchymzellen von ihm getrennt ist. Jeder sich so vorschiebende Streifen kleiner Mesenchymzellen, der an seinem Vorderende keine Verbindung mehr mit den übrigen Mesenchymzellen besitzt, bildet hier den Flossenstrahl an seiner Außenseite, woraus sich ergibt, daß in dem peripheren Teile der Flossenstrahlen keine Elastoidinfäden eingeschmolzen werden.

Fassen wir nun die gewonnenen Resultate zusammen:

1) Elastoidinfäden und Flossenstrahlen nehmen an derselben Stelle ihren Ursprung, nämlich an der äußeren Grenze des Mesoderms, unmittelbar unter dem Ektoderm.

2) Die Elastoidinfäden differenzieren sich in einer dünnen Schicht, welche als Ausscheidungsprodukt der anliegenden Mesodermzellen anzusehen ist. Das Ektoderm ist scharf begrenzt und an dieser Schicht nicht beteiligt; es gibt auch keine Zellen in das Mesoderm ab.

3) Die Elastoidinfäden werden durch vordringende und sich dazwischenschiebende Mesodermzellen nach dem Innern der Flosse zu verlagert und ganz von Mesodermzellen umschlossen.

4) Die Flossenstrahlen entstehen etwas später als die Elastoidinfäden. Sie werden von Mesodermzellen ausgeschieden und liegen ursprünglich direkt unter dem Ektoderm. Sodann werden sie durch Mesodermzellen vom Ektoderm abgedrängt und ganz von solchen umschlossen.

5) Die Flossenstrahlen gehen nicht aus einer Verschmelzung von Elastoidinfäden hervor, wenngleich im mittleren und basalen Flossenteil vereinzelt Fäden bei der Bildung der Strahlen eingeschmolzen werden.

III. Teil. Die Fettflosse der Salmoniden.

A. Historische Betrachtung.

Im Anschluß an die Entwicklung der Elastoidinfäden und Flossenstrahlen bei den Teleosteen soll hier noch eine Untersuchung der bei allen Salmoniden und vielen Siluriden vorkommenden Fettflosse — *Pinna adiposa* — angeschlossen werden. Die Fettflosse ist insofern von Bedeutung, als sie für die Systematik ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal bildet.

Wenn die Fettflosse in älteren zoologischen Handbüchern als „strahlenlos“ bezeichnet wird, so ist dies, wie v. LA VALETTE ST. GEORGE richtig hervorhebt, dahin zu verstehen, daß ihr die Knochenstrahlen fehlen, welche die Flosse charakterisieren. Wohl aber sind in ihr die Elastoidinfäden zu einer erstaunlich hohen Entwicklung gelangt.

Die starken Elastoidinfäden der Fettflosse konnten leicht mit Flossenstrahlen verwechselt werden, und die älteren Autoren sind sich über diesen Unterschied nicht klar geworden. Welche Irr-

tümer selbst berühmten Ichthyologen bezüglich der falschen Beurteilung der Fettflosse unterliefen, erhellt daraus, daß RISSO (1829) die zweite Rückenflosse von *Paralepis* als Fettflosse ansah und demgemäß diese Gattung den Salmoniden zuzählte, während CUVIER und VALENCIENNES fanden, daß sie Knochenstrahlen besäße, welche mit der Lupe unschwer zu zählen seien.

REINHARDT (1830), der diesen Irrtum aufklärte, wies darauf hin, daß die Haut der hinteren Rückenflosse geneigt wäre, sich in feine Fasern aufzulösen, was auch bei der Fettflosse einiger Lachse der Fall sei.

C. VOGT (1842) erkannte, daß die Fettflosse ebenso wie die unpaaren Flossen aus dem embryonalen Flossensaum hervorgehe.

Der Auffassung REINHARDTS fügte JOHANNES MÜLLER (1846) noch bestätigend hinzu, daß nach seinen Beobachtungen alle Fettflossen solche Art von Strahlen besäßen.

STANNIUS (1854) fand, daß zu Fäden eng verbundene Fasern die Grundlagen der Fettflossen bildeten.

LEYDIG (1857) stellte fest, daß die Fettflosse der Salmoniden lediglich durch Hornfäden gestützt wird.

Nach KNER (1860) besteht die Fettflosse aus der eigenen Flossenhaut und der sie beiderseits überziehenden Körperhaut. Erstere läßt in den zarten Fasern und Streifen die Elemente von Strahlen wahrnehmen, zu deren völliger Ausbildung es jedoch allermeist nicht kommt. In seltenen Fällen schreite aber die Entwicklung wirklich weiter als bis zur Bildung bloßer Streifen oder Faserstrahlen, und die Fettflosse wandle sich in eine strahlige um, wie dies z. B. bei *Phractocephalus* und *Clarotes* der Fall sei. Zweifelsohne stelle sie eine tiefgehende, an das embryonale Stadium mahnende Flossenform dar.

GEGENBAUR (1865) knüpft an seine Untersuchungen, die er an *Salmo* und *Pimelodus* ausführte, folgende Bemerkung an, welche die theoretische Bedeutung der Fettflosse erkennen läßt: „Das Vorkommen solcher Fäden bei Teleosteern weist auf Zustände hin, die mit Selachiern verwandt sind und ist um so wichtiger, als die Fettflosse gerade in der Abteilung der Physostomi sich findet, die auch durch die übrige Organisation am wenigsten von einem den Knochenfischen gemeinsamen Ausgangspunkte sich entfernt haben.“

O. HERTWIG (1876) sagt in seiner Abhandlung über das Hautskelett der Fische, daß die Panzerwelse zwei Rückenflossen besitzen, von denen die erste wohlentwickelt, die zweite dagegen sehr klein und verkümmert sei. Sie bilde eine kleine Hautfalte, die nur in ihrem vorderen Rande einen ungegliederten Strahl zur Stütze besitze, sonst aber jeder Verknöcherungen entbehre.

V. LA VALETTE ST. GEORGE (1880) untersuchte die Strukturverhältnisse der Fettflosse bei der Bachforelle, der Aesche und bei einem 20-pfündigen Lachs. Bezüglich des Gehaltes an Fett, sagt er, enthält die Fettflosse nicht so viel, als daß sie darnach ihren Namen verdiente, wenigstens nicht bei jüngeren Fischen. Horizontale und vertikale Schnitte durch die Fettflosse eines 20-pfün-

digen Lachses ergaben folgendes histologische Bild: „Sie zeigen schon dem bloßen Auge einen inneren hellen Streifen, welcher seitlich durch zwei dunklere begrenzt wird. Die mittlere, durchsichtigere Partie enthält lockeres Bindegewebe mit eingebetteten Fettzellen, welche an der Basis reichlich, gegen den freien Rand hin spärlich vertreten sind. Die dunkleren Streifen enthalten die in der Lederhaut eingewebten Stützstäbe und nach innen und außen von denselben eine Lage verästelter Pigmentzellen. Am Grunde der Flosse sind die Stützstäbe breiter, weniger stark, oft wellenförmig gebogen, während sie nach dem Rande hin eine bestimmtere Form annehmen und sehr schön in dichter Reihe hervortreten.“

Wichtig erscheint mir noch die Schlußbemerkung dieses Forschers: Das für den Hausbedarf seines Besitzers ziemlich unnütze Anhängsel der Fettflosse ist offenbar ein Erbstück aus alten, vergangenen Zeiten, dessen Elemente sich bei den Selachiern in ausgedehntem Maße noch erhalten haben. Der Nachweis, daß dieselben Stützstäbe die Grundlage der embryonalen Flossen bilden, dürfte auch in diesem Falle hindeuten auf die innigen Beziehungen zwischen der Keimes- und Stammesentwicklung.

B. Eigene Beobachtungen.

Nach diesem historischen Exkurs gehe ich zur Darlegung der Entwicklung der Elastoidinfäden in der Fettflosse der Forelle über.

Fig. 14 (Taf. 29) zeigt den Querschnitt durch den distalen Teil einer Fettflosse von einem 4,5 cm langen Forellenembryo. Die Epidermis besteht in ihrem peripheren Abschnitt aus 2 bis 3 Lagen längsoval gestalteter Zellen, welche sich nach dem Außenrande hin abplatteln, während die Zellen in den beiden darunter gelegenen Schichten querovale Form besitzen. Die basale Epidermisschicht zeigt durchweg polygonale Zellen. Zwischen Ektoderm und Mesoderm verläuft eine homogene Schicht, aus der sich, wie man an der linken Seite beobachten kann, die Elastoidinfäden eben differenziert haben, während sie an der rechten Seite schon selbständig entwickelt sind. Auch beginnt hier schon jener Prozeß, wodurch die Elastoidinfäden durch dazwischentretende Mesenchymzellen von ihrer Ursprungsstelle nach innen zu abgedrängt werden. Im Mesoderm sieht man einzelne verästelte Pigmentzellen zwischen den Mesenchymzellen liegen.

Auf dem nächsten Stadium (Taf. 29, Fig. 15) finden wir zwischen den oberen Zellschichten der Epidermis Schleimzellen eingelagert. Die Elastoidinfäden haben in den tieferen Schichten des Mesoderms schon eine starke Entwicklung erreicht, während auch noch viele jüngere Fäden zu sehen sind.

Fig. 16 (Taf. 29) zeigt, wie die Elastoidinfäden schon weit in die Tiefe gerückt sind; man sieht zwischen ihnen und der Epidermis starke Bindegewebszüge verlaufen.

In mancher Hinsicht bietet die Fettflosse eigenartige Verhältnisse dar. Wohl entwickeln sich die Elastoidinfäden sehr zahlreich, aber es werden dabei verhältnismäßig wenige Mesenchymzellen verwandt; während wir bei den Selachiern die dickeren Fäden von einem Kranz von Mesenchymzellen umschlossen sahen, bemerken wir hier nur einzelne Mesenchymzellen, welche den Fäden anliegen. In der Nähe des Flossensaumes bemerkt man allerdings zuweilen mehrere Mesenchymzellen am Querschnitt eines wachsenden Fadens. Merkwürdig ist auch, daß nach der Bildung der ersten Elastoidinfäden eine homogene Lamelle unter dem Ektoderm gebildet wird, welche eine beträchtliche Dicke erreicht. Nach ihrer Lage könnte man sie als eine Basalmembran des Ektoderms betrachten, ich muß aber annehmen, daß sie von den Mesenchymzellen ausgeschieden ist, welche da und dort ihr anliegen. Diese Ansicht findet dadurch ihre Bestätigung, daß im basalen Teil der Fettflosse nach innen von der obengenannten Lamelle noch mehrere dünnere Lamellen ähnlicher Art entstehen (vergl. Taf. 29, Fig. 15 u. 16).

Nachdem wir gesehen haben, daß die Elastoidinfäden in der Fettflosse in gleicher Weise ihre Entwicklung nehmen wie in der Flosse der Selachier, und in morphologischer Hinsicht wesentliche Abweichungen nicht zutage treten, so werden wir die Fettflosse im Sinne von GEGENBAUR als ein wichtiges Beweisstück für die Verwandtschaft der Selachier und der Teleosteer betrachten. Die Elastoidinfäden, welche die phylogenetisch ältere Form der Flossenstützen darstellen, sind hier in höchster Ausbildung erhalten.

Literaturverzeichnis.

- 1) BAUDELOT, E., Recherches sur la structure et le développement des écailles des poissons osseux. Arch. Zool. expér., T. II, 1873.
- 2) BRUCH, Vergleichend-osteologische Mitteilungen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XI, 1862, p. 168.
- 3) DOHRN, A., Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. VI. Mitteilungen der Zool. Station zu Neapel, Bd. V, 1884.
- 4) GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. II. Heft 1865, p. 138.
- 5) HARRISON, R. G., Ueber die Entwicklung der nicht knorpelig vorgebildeten Skeletteile in den Flossen der Teleosteer. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII, 1893.
- 6) — The development of the Fins of the Teleosts. John Hopkins University Circulars, Vol. XIII, No. 3, Baltimore, April 1894.
- 7) — Ectodermal or Mesodermal origin of the Bones of Teleosts? Anat. Anz., Bd. X, 1894, p. 138.
- 8) HERTWIG, O., Ueber den Bau und die Entwicklung der Placoid-schuppen und die Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. VIII, 1874.
- 9) — Ueber das Hautskelett der Fische. Morph. Jahrb., Bd. II, 1876.
- 10) HUBRECHT, BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. VI, 1. Abt. Fische, 1876.
- 11) KASTSCHENKO, N., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachier-embryo. Anat. Anz., Bd. III.
- 12) KLAATSCH, H., Zur Morphologie der Fischeschuppen und zur Geschichte der Hartschubstanzgewebe. Morph. Jahrb., Bd. XIV, 1890.
- 13) — Ueber die Herkunft der Skleroblasten. Morph. Jahrb., Bd. XXI, 1894.
- 14) — Zur Kenntnis der Beteiligung des Ektoderms am Aufbau innerer Skelettbildungen. Anat. Anz., Ergänzungsheft zu Bd. IX, 1884.
- 15) KNER, Ueber den Flossenbau der Fische. Sitz.-Ber. d. K. Akad. d. Wissenschaften, 1860, p. 242.

- 16) KUPFFER, C. v., Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat., Bd. IV, 1868.
- 17) KRUKENBERG, Ueber die chemische Beschaffenheit der sogenannten Hornfäden von Mustelus. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VI, 1886.
- 18) LEYDIG, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie, 1852.
- 19) — Lehrbuch der Histologie, 1857, p. 162.
- 20) LÈREBOULLET, Recherches d'embryologie comparée sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrevisse. Mem. Sav. Etrang. Acad. des Sciences, Vol. XVII, 1873.
- 21) LOTZ, Ueber den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden, Cyprinoiden, Percoiden und Cataphracten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIV, 1864, p. 94.
- 22) MAC-INTOSH AND PRINCE, On the Development and life Histories of the Teleosteans Food- and other Fishes. Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Vol. XXXV, 1890, p. 797.
- 23) MAYER, Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. VI, 1886.
- 24) MÜLLER, JOHANNES, Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoïden etc., 1846, p. 69.
- 25) OWEN, R., Lectures on the comparative anatomy and physiologie, 1846, p. 128.
- 26) RABL, C., Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb., Bd. XIX, 1892.
- 27) — Ueber die Herkunft des Skeletts. Verh. d. Anat. Ges. Straßburg, 1894.
- 28) RISSO, Histoire naturelles des poissons, T. III, 1829, p. 356.
- 29) REINHARDT, Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandling fra 31. Mai 1830 til 31. Mai 1831, p. 21, Isis 1848, p. 125.
- 30) RYDER, A contribution to the Embryography of the Osseous Fishes with Special Reference to the Development of the Cod (Gadus Morrhua). Ann. Report U. S. Commissioner of Fish and Fisheries for 1884, 1896.
- 31) STANNIUS, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere, 2. Aufl., 1854, p. 99.
- 32) SWIRSKI, Untersuchungen über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skeletts der Brustflosse des Hechts. Inaug.-Diss. Dorpat, 1880, p. 46.
- 33) SZILY, A. v., Histiogenetische Untersuchungen. Anat. Hefte, Bd. XXXIII, I. Teil, 1907, Heft 2.
- 34) — Die einleitenden Vorgänge zur Bildung der knöchernen Flossenstrahlen in der Schwanzflosse bei der Forelle, zugleich ein Beitrag zur Phylogenese dieser Hartgebilde. Anat. Anz., Bd. XXXI, 1907, p. 347—364.
- 35) V. LA VALETTE ST. GEORGE, Ueber den Bau der „Fettflosse“. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. XVII, 1880, p. 187—193.

- 36) VOGT, CARL, Embryologie des Salmones, Histoire naturelle des poissons d'eau douce de l'Europe centrale par AGASSIZ, 1842.
 - 37) WIEDERSHEIM, R., Ueber die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels. Anat. Anz., Bd. IV, 1889 und Bd. V, 1890.
 - 38) — Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892. (Mit Atlas.)
-

Erklärung der Tafelfiguren.

Mehrfach gebrauchte Bezeichnungen.

<i>Ep</i> Epidermis		<i>S</i> Cuticularsaum
<i>OE_p</i> oberflächliche	}	<i>E</i> Elastoidinfäden (Hornfäden)
<i>TE_p</i> tiefe		<i>F</i> Flossenstrahl
<i>Mes</i> Mesoderm		<i>Dz</i> Deckzelle
<i>OMs</i> obere Mesodermschicht		<i>Sz</i> Schleimzelle
<i>Sc</i> Skleroblasten		<i>Pz</i> Pigmentzelle.

Tafel 28.

Fig. 1. Querschnitt durch die Brustflosse von *Spinax niger*, Embryo 4,5 cm lang. Die Grenze zwischen Ektoderm und Mesoderm ist deutlich zu verfolgen. Starke Zellvermehrung in der oberen Mesodermschicht. Auftreten einer schmalen, bläulich gefärbten, homogenen Schicht zwischen Ektoderm und Mesoderm.

Fig. 2. Querschnitt durch die Brustflosse desselben Embryo, mehr basalwärts gelegen. Erstes Auftreten der Elastoidinfäden durch Differenzierung aus der homogenen Schicht. An der rechten Seite ist diese noch vorhanden.

Fig. 3. Querschnitt durch die Brustflosse desselben Embryo. Die homogene Schicht ist verschwunden. An ihrer Stelle findet sich eine kontinuierliche Reihe von Elastoidinfäden. Der Schnitt liegt noch mehr basalwärts als Fig. 2.

Fig. 4. Querschnitt durch die Brustflosse von *Acanthias vulgaris*, 5,5 cm lang. Durch sich vorschiebende Mesenchymzellen werden die Elastoidinfäden nach dem Inneren der Flosse zu verlagert.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Rückenflosse von *Spinax niger*, 10,5 cm lang, am peripheren Teil der Flosse. Dem Elastoidinfäden sind an der Innenseite Mesenchymzellen angelagert. Auftreten von Schleimzellen in der Epidermis.

Fig. 6. Längsschnitt durch die Rückenflosse von *Spinax niger*, 10,5 cm lang. Der nach dem Innern der Flosse zu verlagerte Elastoidinfaden ist beiderseits von Mesenchymzellen umgeben.

Fig. 7. Querschnitt durch die Brustflosse von *Spinax niger*, 4,5 cm lang. Die Elastoidinfäden sind links vollständig von Mesodermzellen umgeben und werden durch Mesenchym, welches vom Körper her in die Flosse vordringt, noch weiter vom Ektoderm abgedrängt.

Fig. 8. Querschnitt durch die Schwanzflosse einer Forelle, 0,8 cm lang. Dicht über der oberen Zellschicht des Mesoderms liegt eine etwas ungleichmäßig verlaufende dünne Schicht.

Fig. 9. Querschnitt durch die Schwanzflosse einer Forelle, 1,25 cm lang. Aus der dünnen Schicht haben sich zahlreiche Elastoidinfäden differenziert.

Tafel 29.

Fig. 10. Querschnitt durch die Schwanzflosse einer Forelle, 1,6 cm lang. In der Epidermis große Schleimzellen. Hügelartige Ansammlung kompakt gelagerter Mesodermzellen (sogen. „Corium-papillen“) an der Bildungsstelle eines Flossenstrahls.

Fig. 11. Querschnitt durch dieselbe Schwanzflosse, etwas weniger distal. Die Epidermis ist zum größten Teil vom Mesoderm losgelöst. Erste Anlage der Flossenstrahlen in Gestalt einer von Mesodermzellen ausgeschiedenen Grundsubstanz. Die Elastoidinfäden werden durch vordringende Mesodermzellen von ihrer Ursprungsstelle abgedrängt.

Fig. 12. Querschnitt durch dieselbe Schwanzflosse. Der Schnitt geht näher an der Basis der Flosse. Aufnahme von Elastoidinfäden in die Anlage des Flossenstrahls.

Fig. 13. Querschnitt durch die Schwanzflosse einer Forelle, 1,6 cm lang; Schnitt durch die Basis der Flosse. Aufnahme von Elastoidinfäden in die Anlage des Flossenstrahles. Elastoidinfäden und Flossenstrahlen werden durch sich zwischenschiebende Mesenchymzellen in die Tiefe verlagert.

Fig. 14. Querschnitt durch die Fettflosse einer Forelle, 4,5 cm lang. Eine Reihe von Elastoidinfäden ist gebildet. Zwischen Ektoderm und Mesoderm eine homogene Schicht, aus der sich Elastoidinfäden differenzieren; im Mesenchym zwei Pigmentzellen.

Fig. 15. Querschnitt durch die Fettflosse einer Forelle, 8 cm lang. In der Epidermis treten Schleimzellen auf. Die Elastoidinfäden sind durch vordringende Mesenchymzellen von ihrer Ursprungsstelle nach innen zu verlagert worden.

Fig. 16. Querschnitt durch die Fettflosse einer Forelle, 8 cm lang. Die Elastoidinfäden haben bedeutend an Größe zugenommen und sind weit in die Tiefe gerückt.

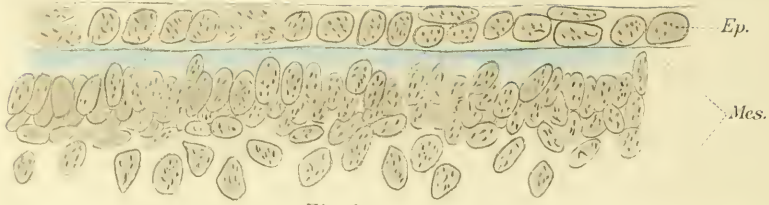


Fig. 1.

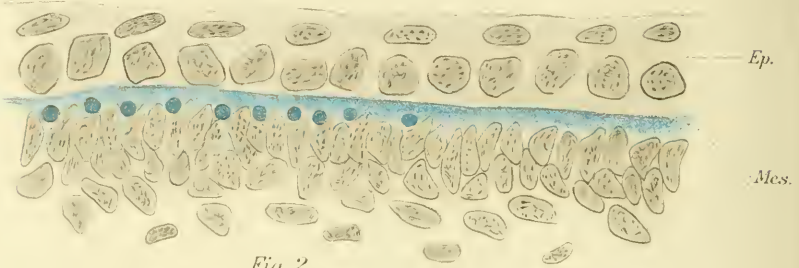


Fig. 2.

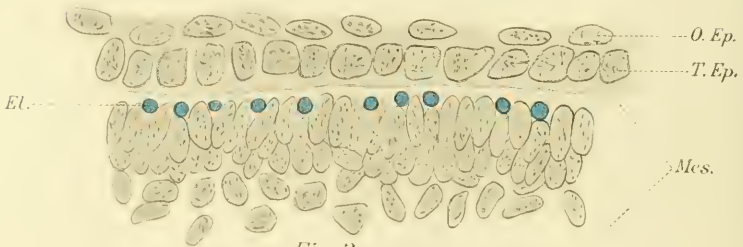


Fig. 3.

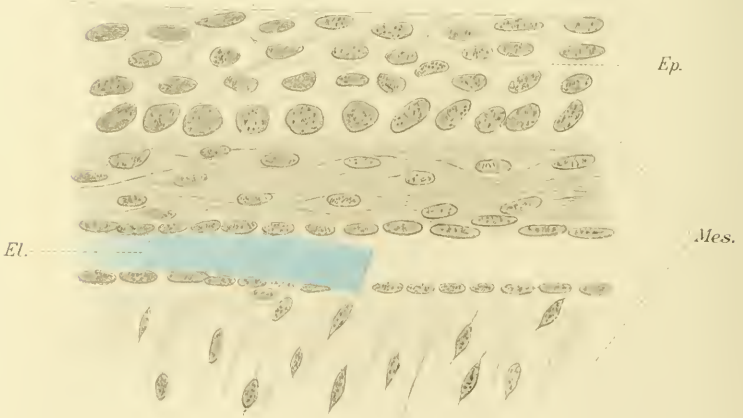


Fig. 6.

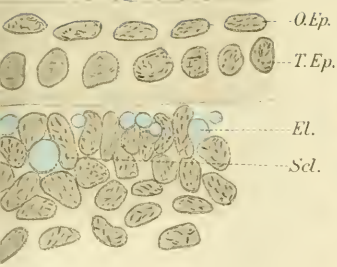


Fig. 4.

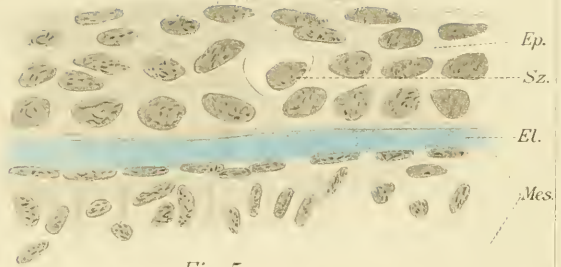


Fig. 5.

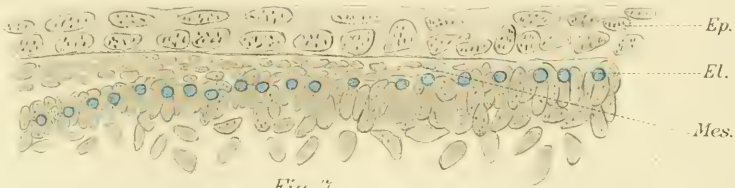


Fig. 7.



Fig. 8.

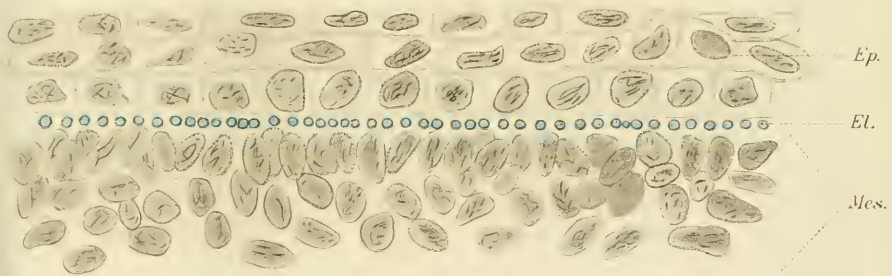


Fig. 9.

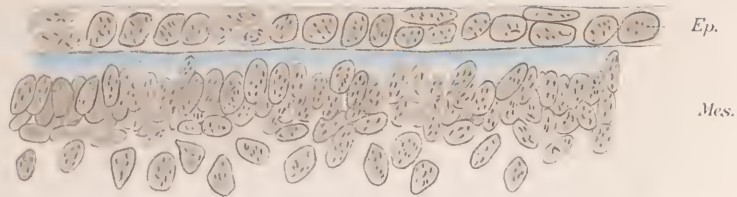


Fig. 1.

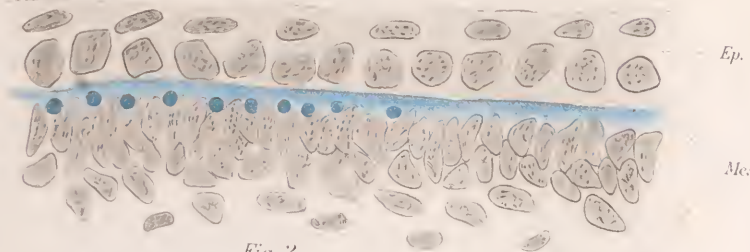


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 6.

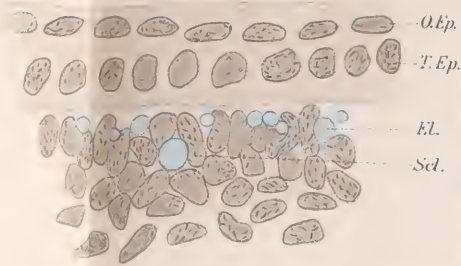


Fig. 4.

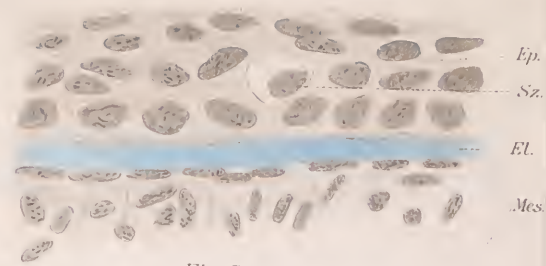


Fig. 5.

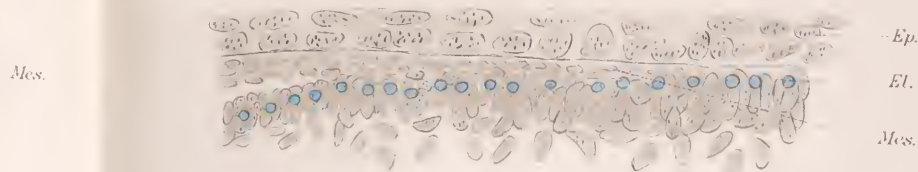


Fig. 7.

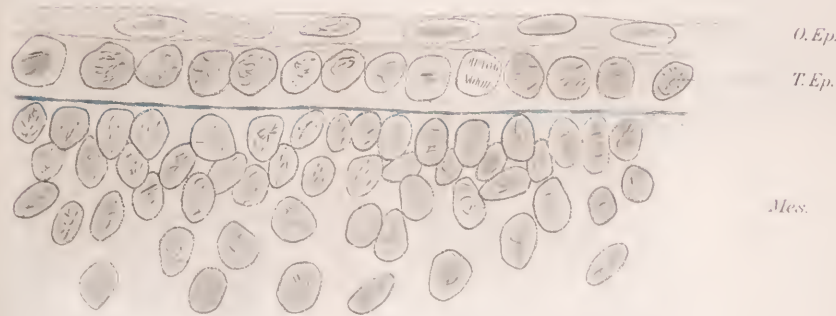


Fig. 8.

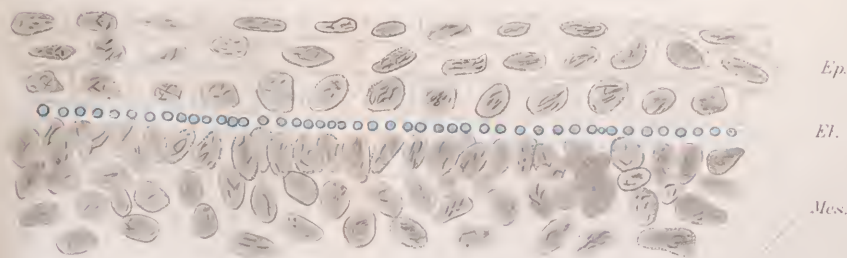
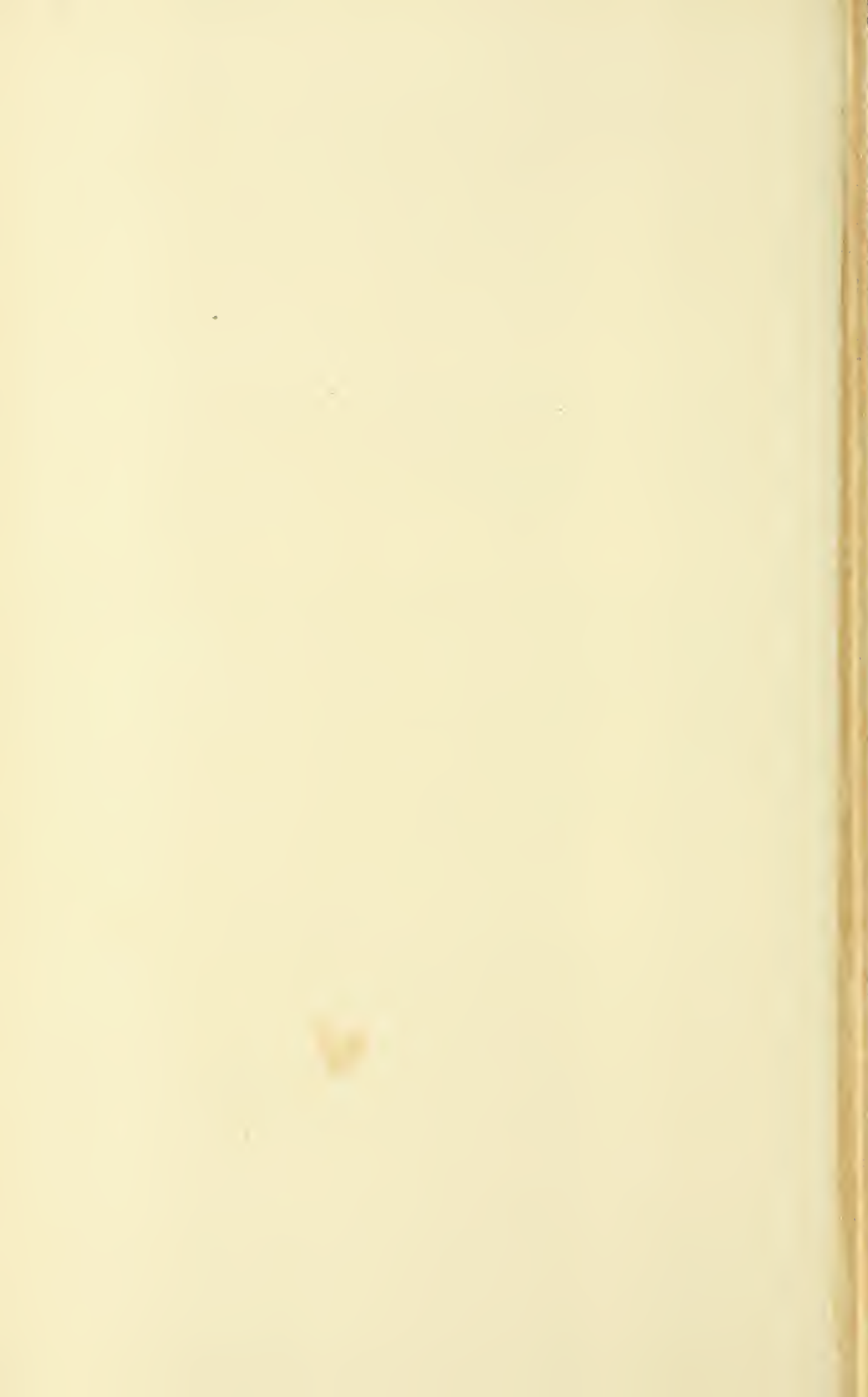


Fig. 9.



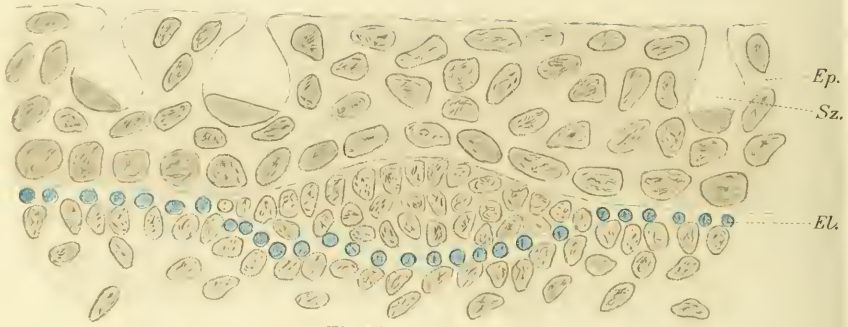


Fig. 10.

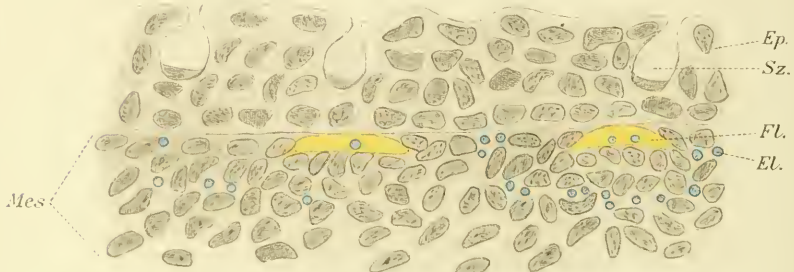


Fig. 12.

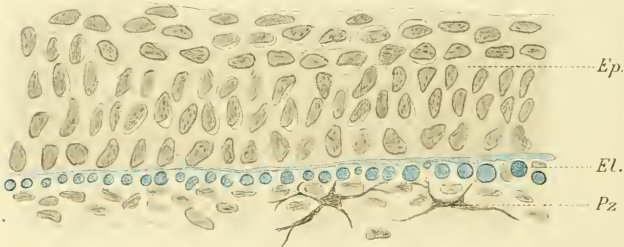


Fig. 14.

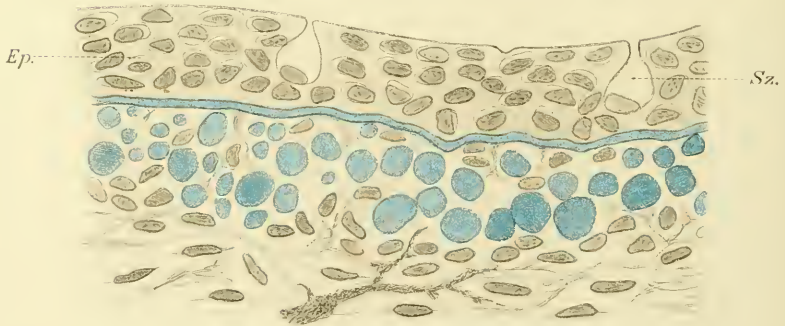


Fig. 15.

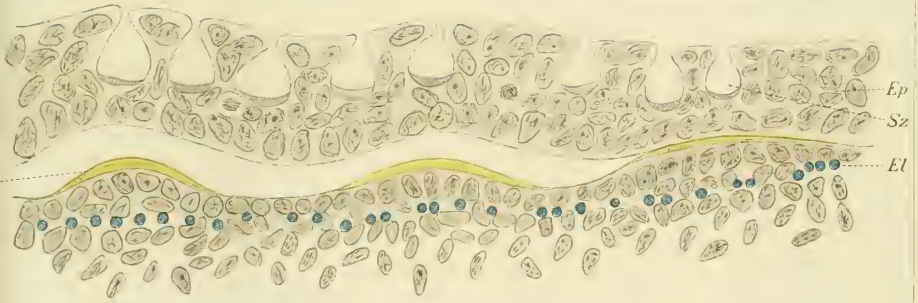


Fig. 11.

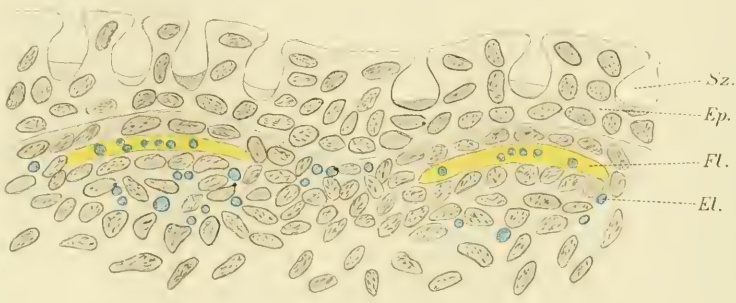


Fig. 13.

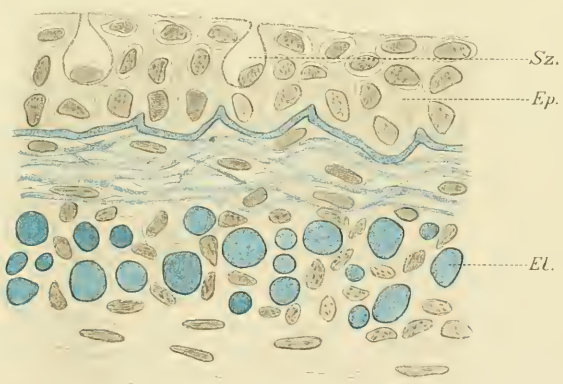


Fig. 16.



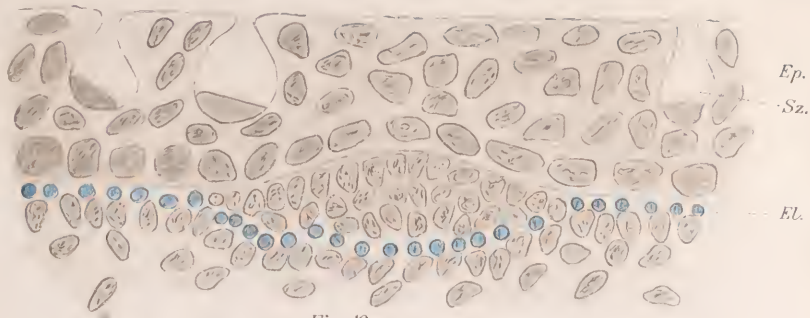


Fig. 10.

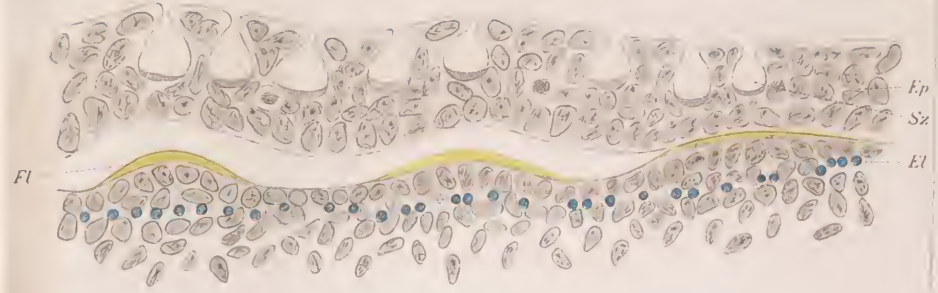


Fig. 11.

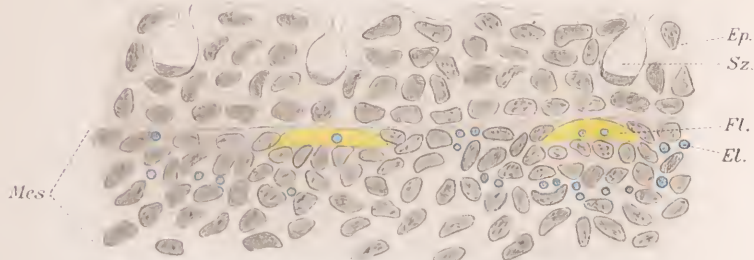


Fig. 12.

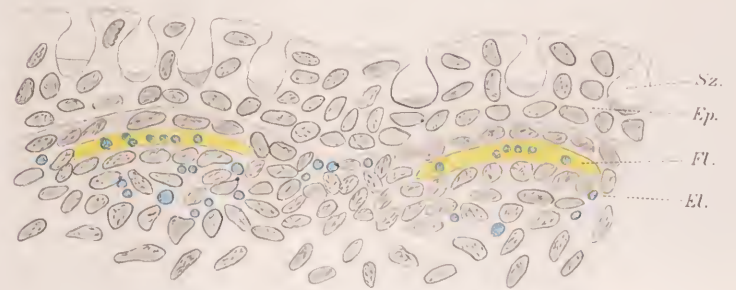


Fig. 13.

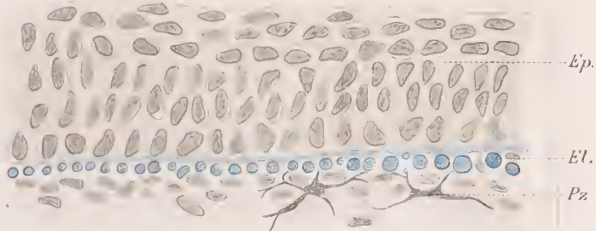


Fig. 14.

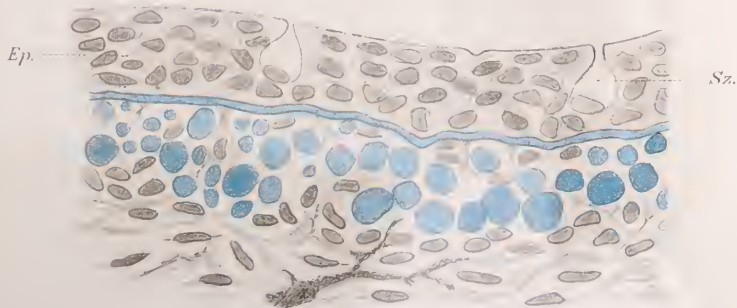


Fig. 15.

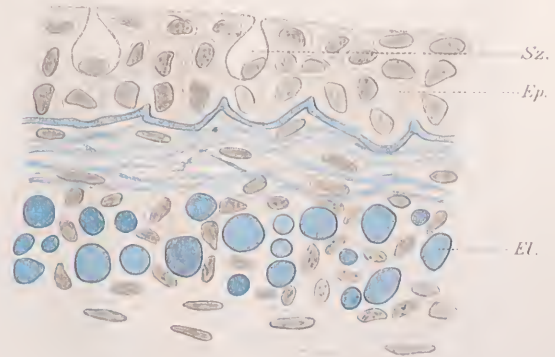


Fig. 16.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [NF_38](#)

Autor(en)/Author(s): Brohl Engelbert

Artikel/Article: [Die sogenannten Hornfäden und die Flossenstrahlen der Fische. 345-380](#)