

# Die Entwicklung des Schultergürtels und des Brustflossenskelettes der Forelle (*Trutta fario*).

Von

Dr. **Richard Vogel** aus Sonneberg S.-M.

Hierzu Tafel 39—41 und 5 Figuren im Text.

Im Sommer 1907 erschien in den Anatomischen Heften von MERKEL und BONNET eine Arbeit von AUREL VON SZILY (21), in welcher dem Ektoderm der Knochenfische (speziell bei *Salmo Salar*) die Fähigkeit zugesprochen wurde, Knochen zu erzeugen und dabei nicht nur vereinzelte Zellen, sondern ganze Zellzüge als Osteoblasten abzugeben. Dieser auffallende Vorgang sollte besonders auch in der Nähe des sekundären Schultergürtels, des Cleithrum, stattfinden.

Da diese Beobachtung, wenn sie richtig wäre, der Lehre von der Spezifität der Keimblätter zuwiderliefe, schlug mir Herr Professor Dr. H. E. ZIEGLER vor, eine Nachprüfung vorzunehmen und die histologischen Verhältnisse am sekundären Schultergürtel bei Forellenembryonen von neuem zu untersuchen.

Ich überzeugte mich bald, daß die Angaben von SZILY nicht richtig waren und daß in den von SZILY untersuchten Stadien keine Osteoblasten vom Ektoderm ihren Ursprung nehmen. Inzwischen nahm SZILY selbst seine früheren Behauptungen in den wesentlichsten Punkten zurück. Ich entschloß mich aber doch, meine einmal am Schultergürtel vorgenommenen Studien fortzusetzen und vor allen Dingen auch den primären Schultergürtel in die Untersuchung hineinzuziehen. Es schien das um so wünschenswerter, als ich zur Zeit, wo ich die Arbeit begann, keine völlig befriedigende Darstellung der Entwicklung des Schultergürtels bei einem Teleosteer vorfand. Am wichtigsten erschien mir die Arbeit von SWIRSKI (28) über die Entwicklung des Schultergürtels und der Brustflosse

beim Hecht. In neuester Zeit sind drei weitere wertvolle Arbeiten über den Schultergürtel und die Brustflosse bei Teleosteen erschienen, die von HALLER (10), von SWINNERTON (19) und von DERJUGIN (6), mit deren Resultaten ich in vielen Punkten übereinstimme.

Ich gebe zuerst einen Bericht über die Literatur, dann eine Darstellung der morphologischen Verhältnisse bei der Anlage des Schultergürtels und der Brustflosse der Forelle, mit Bemerkungen über die histogenetischen Vorgänge. Hieran schließe ich dann einen Abschnitt über die Entwicklung der Flossenstrahlen und die denselben vorhergehenden sog. Hornfäden (Elastoidinfäden).

Von einer vergleichenden Betrachtung des Schultergürtels der verschiedenen Ordnungen der Fische mußte ich absehen, da für eine solche noch zu wenige Grundlagen vorhanden sind. Ohne die zurzeit noch fehlende Kenntnis der embryologischen Entstehung des Schultergürtels und des Brustflossenskelettes von Polypterus, Amia und anderen Ganoiden sowie von Teleosteen der verschiedenen Familien läßt sich die Vergleichung nicht mit Sicherheit durchführen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor H. E. ZIEGLER, erlaube ich mir auch an dieser Stelle für den Beistand, welchen er mir im Verlaufe der ganzen Untersuchung gewährte, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

### Historischer Teil.

Bevor ich zu meinen eigenen Untersuchungen übergehe, ist es angebracht, über die wesentlichsten Ergebnisse der früheren Arbeiten, welche den Schultergürtel der Fische behandeln, zu berichten. Ich beginne mit den Untersuchungen GEGENBAURS (9), welcher auf vergleichend-anatomischen Wege den Schultergürtel der Teleosteer auf den der Störe, und den der Ganoiden auf denjenigen der Haifische zurückzuführen suchte.

Bei letzteren bildet der Brustgürtel einen ventral geschlossenen, dicht hinter den Kiemen gelegenen knorpeligen Bogen. Die ventrale Verbindung ist ontogenetisch anfangs noch nicht vorhanden, vielmehr besteht für jede Bogenhälfte im Embryo eine gesonderte Anlage in der Nähe der Verbindung des Schultergürtels mit der freien Extremität. An jeder Bogenhälfte kann man 2 oder 3 Abschnitte unterscheiden, einen unteren, welcher die mediane Verbindung vermittelt, einen mittleren Hauptabschnitt, welcher die freie Extremität trägt, und einen bisweilen fehlenden oberen Ab-

schnitt, welcher spitz ausläuft. Der mittlere Abschnitt besitzt Gelenkhöcker für die Brustflosse; oberhalb und unterhalb der Artikulationsstelle finden sich Durchbohrungen für die Nerven der Flossenmuskeln. Diese Nervenkanäle entstehen durch Umwachsung der Nerven von seiten des Knorpels, da dieselben ursprünglich neben diesem herziehen. Denselben Vorgang werden wir später in unseren Untersuchungen über die Bildung des Schultergürtels bei der Forelle wiederfinden.

Große Veränderungen zeigt der Schultergürtel der Ganoiden durch das Auftreten knöcherner Bildungen, welche mit dem von den Selachiern ererbten knorpeligen Schultergürtel in Verbindung treten; sie bilden den sogenannten knöchernen oder „sekundären Schultergürtel“.

Bei den Stören bleibt der primäre Schultergürtel zeitlebens knorpelig, aber ihm lagern sich zwei Hautknochen an, ein unterer vorderer, die „Clavicula“, welche an Stelle der aufgehobenen knorpeligen Verbindung jetzt die mediane Verbindung des Schulterapparates übernimmt, und ein hinterer und oberer, das „Cleithrum“, welcher dem gelenktragenden Teil des primären Schultergürtels eine Stütze bietet. Die Clavicula der Störe, welche den Teleosteen verloren gegangen ist, erhält sich nach GEGENBAUR in den höheren Vertebratenklassen. Ein dritter Hautknochen verbindet sich mit dem oberen, abgegliederten Stück des knorpeligen Schultergürtels und wird als Supra-Cleithrum bezeichnet; es vermittelt den Anschluß des Schultergürtelapparates an das Cranium.

Bei Dipnoern bleibt die ventrale Verbindung der knorpeligen Schultergürtelhälften bestehen, frei von Verknöcherung bleibt auch der gelenktragende Teil; dagegen treten Clavicula und Cleithrum als voluminös entwickelte Hautknochen mit dem unteren und oberen Teil des Schultergürtels in Verbindung.

Bei den Crossopterygiern erfährt der primäre Schultergürtel eine beträchtliche Reduktion, er bleibt aber entweder noch ganz knorpelig oder enthält zwei Ossifikationen (Scapula und Coracoid). Die mediane Verbindung wird durch die Clavicula hergestellt; die über ihnen liegenden, mächtig entwickelten Cleithra berühren sich auch beinahe in der Mittellinie (Polypterus).

Vom primären Schultergürtel bleibt bei Knochenganoiden und Teleosteen meist nur noch ein kleiner Teil knorpelig, der andere ossifiziert, wie bei Polypterus. Die ventrale Verbindung geschieht durch die schon bei den Crossopterygiern mächtig entwickelten

Cleithra. Hierdurch erklärt sich das Verschwinden der Clavicula, diese ist nicht einmal mehr ontogenetisch nachweisbar.

Das Cleithrum ist der größte paarige Knochen bei Knochenanoiden und Teleostern. Es trägt den Rest des primären Schultergürtels, welcher bei *Amia* noch ganz knorpelig ist, bei *Polypterus* aber bereits 2 Verknöcherungen aufweist, die auch bei den Teleostern erhalten bleiben und als *Scapula* und *Coracoid* gedeutet werden. Bei einem Teil der Physostomen verknöchert noch ein drittes Stück, das sog. Spangenstück.

Die *Scapula* hat meist eine Oeffnung für Nerv und Blutgefäß. Das *Coracoid* ist sehr mannigfaltig ausgebildet. Beide Knochen nehmen an der Verbindung mit den freien Gliedmaßen teil, jedoch fällt der größere Anteil an der Artikulation der *Scapula* zu, das *Coracoid* beteiligt sich häufig gar nicht daran.

Das *Coracoid* übernimmt hingegen in einigen Gattungen die mediane Verbindung und ersetzt somit zum Teil die Funktion des Cleithrum. Es wiederholt also hier der auf *Scapula* und *Coracoid* reduzierte primäre Schultergürtel durch das *Coracoid* die früher bei Selachiern durch den ventralen Abschnitt des Knorpelbogens bewirkte Verbindung.

Bei Ableitung der Brustflosse der Fische geht GEGENBAUR vom Archipterygium aus, aus diesem leitet er zunächst die Brustflosse der Selachier ab mit ihren am Schultergürtel artikulierenden Basalstücken, Pro-, Meso- und Metapterygium. Letzteres ist nach GEGENBAUR das phylogenetisch älteste Basalstück, es trägt die meisten Radien, welche oft biserial angeordnet sind (Archipterygium); es erhält sich auch bei Ganoiden und Teleostern. Durch Auftreten des Knochengewebes wird die knorpelige Brustflosse der Ganoiden gegenüber der der Haie erheblich reduziert. Bei Stören ist noch ein engerer Anschluß an letztere zu bemerken, indem noch Meso- und Metapterygium vorhanden sind. Bei *Amia* bleibt noch ein knorpeliges Metapterygium mit einzeiligem knöchernen Radienbesatz, auch dieses verknöchert bei *Lepidosteus*. Es trägt aber bei diesem nur noch einen Radius und übertrifft selbst die anderen Radien nicht an Größe. Die Abnahme des Knorpelskelettes der Brustflosse wird kompensiert durch Entwicklung der knöchernen Flossenstrahlen. Von diesen erlangt meist der äußerste eine mächtige Ausbildung, er verbindet sich bei Stören mit dem Rest des Mesopterygiums, bei *Amia* und *Lepidosteus* schließt er denselben in seiner Basis ein und artikuliert dadurch unmittelbar mit dem Schultergürtel.



Bei den Teleosteen bleiben 3—8, meist 5 Radien erhalten, die außer dem vom Hauptstrahl aufgenommenen äußersten Radius direkt mit dem primären Schultergürtel artikulieren. Den innersten, meist auch längsten Radius betrachtet GEGENBAUR als ein Homologon des Metapterygium. Zwischen den Radien und den Flossenstrahlen schieben sich noch eine oder zwei Reihen kleiner Knorpelstücke ein. Während bei den Physostomen die Radien noch dieselbe Form wie bei Knochenganoiden wahren, werden sie in anderen Unterordnungen der Knochenfische zu plattenförmigen Gebilden umgewandelt, welche durch feste Verbindung mit dem Schultergürtel ihre Selbständigkeit einbüßen.

Nachdem GEGENBAUR durch Vergleichung der ausgebildeten Skelettstücke den Schultergürtel und die Brustflossen der Teleosteer auf die entsprechenden Teile der niederen Fische zurückgeführt hatte, suchte man durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchung weitere Beweise für diese Anschauungen zu finden. Die erste Arbeit, die in diesem Sinne unternommen wurde, ist die von SWIRSKI (20) aus dem Jahre 1880. Dieselbe bezieht sich auf *Esox lucius*.

Als erste Anlagen der Extremitäten entstehen zunächst paarige Ektodermfalten; in diesen differenziert sich je eine Zellsäule, welche die Grundlage für das Knorpelskelett des Schultergürtels und der freien Flosse abgibt. Und zwar entsteht aus dem proximalen Abschnitt der Schultergürtel, aus dem distalen bilden sich die Radien und die äußersten kleinen Knorpelstücke. Der Prozeß der Verknorpelung schreitet von innen nach außen fort. Weiter nimmt SWIRSKI an, daß sich am proximalen Teil 3 Teile differenzieren, die er als Pars scapularis, coracoidea und procoracoidea bezeichnet. Ueber die Art der Entstehung dieser 3 Teile kommt man wegen der ungenügenden Abbildungen und der etwas verworrenen Schilderung nicht recht ins klare. Jedenfalls wird das ursprünglich umfangreiche, nach hinten gerichtete Stück, das Coracoid, später reduziert und von dem Procoracoid an Größe überflügelt. In letzterem erblickt SWIRSKI einen Neuerwerb der Teleosteer, während er in dem Coracoid den von den Selachiern ererbten Teil des Schultergürtels erblickt, welchem ursprünglich die mediane Verbindung zukam.

Aus dem distalen Teil der anfangs einheitlichen Skelettanlage entwickeln sich durch eine Art Einschmelzungsprozeß zunächst die Radien und später die äußersten Knorpelstücke, welche in 2 Reihen angeordnet sind.

Die Arbeit von SWIRSKI, aus welcher ich hier nur die haupt-

sächlichsten Ergebnisse anführe, ist von WIEDERSHEIM (22) einer eingehenden und berechtigten Kritik unterzogen worden; ich gehe nun zur Besprechung des wichtigen WIEDERSHEIMSchen Werkes, „Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere“ etc. über, werde aber nur den Teil berücksichtigen, welcher von der Entwicklungsgeschichte des Schultergürtels und der Brustflosse der Teleosteer 1) handelt.

WIEDERSHEIM bestätigt zunächst die Einheitlichkeit der Skeletanlage, aus welcher Schultergürtel und knorpeliger Teil der Brustflosse entstehen; er bestreitet dann aber die Annahme anderer Forscher, daß Muskelknospen direkt in die Brustflossenfalte eindringen. Weiter erwähnt er, daß, bevor die an der Peripherie beginnende Verknorpelung der Extremitätenplatte auch die Rumpfpattie ergreift, bereits die Ossifikationen beginnen. Nachdem er über deren Beziehung zum Knorpel gesprochen hat, geht er zur Betrachtung der vom primären Schultergürtel gebildeten Fortsätze über. Er unterscheidet deren zwei, einen längeren, nach hinten gerichteten, das Coracoid SWIRSKIS, und einen nach vorn gerichteten kürzeren, dessen Procoracoid. Während aber nach SWIRSKI sich das letztere weit nach vorn erstreckt, das Pericardium umschließend, wird nach WIEDERSHEIM der vordere Teil des Schultergürtels nicht durch einen selbständigen Abschnitt, sondern durch ein gesamtes Auswachsen der Schulterplatte nach vorn gebildet (p. 178 u. 179). Er nennt den vorderen Abschnitt, das Procoracoid SWIRSKIS, „Pars coracoidea“, da er „sowohl im topographischen als im morphologischen Sinne alle Bedingungen einer solchen erfüllt“. In dem nach hinten gerichteten Fortsatz hingegen, dem Coracoid SWIRSKIS, erblickt er einen Neuerwerb der Teleosteer, da derselbe weder bei Sturionen noch bei Amphibien ein Homologon besitzt. Nachdem er dann die drei im Schultergürtel befindlichen Nerven- bzw. Blutkanäle beschrieben und deren Homologie mit denen des Störs betont hat, wendet er sich zur Bildung der knorpeligen Teile der Brustflosse. Er stellt fest, daß die medianwärts liegenden Radien sich früher differenzieren als der nach außen liegende kurze aber dicke Radius, welcher den Hauptstrahl trägt, und daß die Radien früher an der Peripherie differenziert sind als proximalwärts.

Die Arbeit von WIEDERSHEIM bildete für längere Zeit den

---

1) Die embryologischen Untersuchungen WIEDERSHEIMS beziehen sich auf verschiedene Species, auch auf *Esox lucius*.

Abschluß, bis 1905 die beachtenswerte Arbeit von HALLER (10) erschien. Leider wurde mir dieselbe erst bekannt, nachdem meine eigenen Untersuchungen schon weit gediehen waren. Trotzdem beschloß ich, meine Arbeiten fortzusetzen, da ich einmal von jüngeren Stadien als HALLER ausging (dessen Untersuchungen erst dort einsetzen, wo der Knorpel schon vollständig differenziert ist und die Radien bereits abgegliedert sind) und andererseits HALLERS neue Gesichtspunkte zu weiteren Studien anregten.

Die wichtigsten Ergebnisse seiner Arbeit sind folgende: Auf Grund der Ontogenese bei *Salmo* hält er die Scapula für ein dem primären Schultergürtel ursprünglich fremdes Gebilde, das höchstwahrscheinlich einem Basale entspricht. Das Coracoid der Teleosteer sieht er mit GEGENBAUR als ein neu erworbenes Skelettstück an; als den „einzigsten Rest vom primären Schultergürtel“ betrachtet er „den Knorpel am ventralen Ende des Coracoides“. Hinsichtlich des sekundären Skelettes des Schultergürtels leitet er das Cleithrum von der Supracleithralanlage ab.

Als ich im Begriff war, meine Arbeit abzuschließen, erschien noch eine Abhandlung über den Schultergürtel der Teleosteer: „Entwicklung der Brustflosse und des Schultergürtels bei *Exocoetus volitans*“ von K. DERJUGIN (6). Die Arbeit zerfällt in zwei Abschnitte, deren erster die Bildung der somatopleuralen Verdickung, die Bildung der Ektodermfalte und der Muskelknospen in der Brustflosse von *Exocoetus* betrifft. Auf diesen ersten Teil will ich nicht näher eingehen; ich will nur erwähnen, daß DERJUGIN auch die Bildung der Muskelknospen aus den Urwirbeln behandelt und das Eindringen dieser Muskelknospen in die Ektodermfalte zur Bildung der Flossenmuskulatur beschreibt und abbildet<sup>1)</sup>.

1) DERJUGIN steht hier im Widerspruch zu HARRISON (11), welcher annimmt, daß die den Urwirbeln 2, 3 und 4 entstammenden ventralen Fortsätze den *Musc. coraco-hyoideus* liefern; der Fortsatz des 1. Urwirbels liefert nach ihm nur Mesenchym, der des Urwirbels 6 und der folgenden Bauchmuskulatur; das Schicksal des 5. Urwirbelfortsatzes ist ihm fremd geblieben. Jedenfalls bestreitet HARRISON, daß die Urwirbelfortsätze Muskelknospen für die Brustflossenmuskulatur abgeben. Diese differenziert sich nach ihm in der Ektodermfalte aus indifferentem Mesenchym. Dagegen steht die Beobachtung DERJUGINS im Einklang mit der schon vor HARRISONS Arbeit veröffentlichten Abhandlung CORNINGS (5), in welcher dargelegt wird, daß der 2., 3., 4., 5. und 6. Urwirbel Muskelknospen bilden, welche die Flossenmuskulatur liefern.

Die Bildungselemente des Skelettes des Schultergürtels und der Brustflosse führt DERJUGIN auf die Wucherung der Somatopleura zurück. Aus der Extremitätenplatte differenzieren sich, wie auch schon die vorher angeführten Autoren erkannt hatten, Scapula, Coracoid und die Radien; aus den übrigen Bindegewebszellen Horn- und Flossenstrahlen. Der äußerste kurze Radius entsteht in einer Knorpelmasse mit der Scapula, er verwächst sekundär mit dieser, so daß nur 4 Radien bleiben. Cleithrum und Supracleithrum entwickeln sich unabhängig voneinander.

Durch DERJUGINS Arbeit wurde ich schließlich noch auf eine etwas vor dieser erschienene Abhandlung von H. H. SWINNERTON gelenkt: A Contribution to the Morphology and Development of the Pectoral Skeleton of Teleosteans. Dieselbe bezieht sich auf *Salmo salar* und *Gasterosteus aculeatus*. Auf Grund seiner Untersuchungen unterscheidet SWINNERTON (19) scharf zwischen Teleosteern mit „Mesocoracoid“ (Spangenstein GEGENBAURS) und Teleosteern ohne solches. Er glaubt, daß letztere nicht von Teleosteern mit Stangenstück abzuleiten seien. Hinsichtlich des embryonalen Processus posticus der Teleosteer kommt er zu dem Schlusse, daß derselbe dem Metapterygium der Störe und Haie homolog ist, während bekanntlich GEGENBAUR in Ermangelung anderer sicherer Anhaltspunkte den innersten Radius als dessen Homologon ansah.

### Material und Methoden.

Ich benutzte zu meinen Untersuchungen Forellenembryonen (*Trutta fario*). Die Eier bezog ich aus drei Quellen. Den ersten Satz erhielt ich von Herrn Oberförster a. D. RÜHM in Scheibe, dem ich auch an dieser Stelle für sein freundliches Entgegenkommen meinen Dank ausspreche. Den zweiten Satz holte ich mir persönlich von der Firma Klopfleisch in Bad Sulza. Die letzten Eier und die später verarbeiteten größeren Tiere bezog ich von C. Arens Nachf., Inh. Max Kutta, Cleysingen bei Ellrich a/H. Ich verfehle nicht, allen, die Salmonideneier zu embryologischen Studien benützen wollen, diese Firma als gewissenhaft und preiswert liefernd zu empfehlen.

Zum Zwecke der Züchtung hatte ich mir im Erdgeschoß des Zoologischen Institutes eine kleine Anlage hergerichtet. Diese bestand in weiter nichts als in mehreren terrassenförmig übereinander



gestellten Glasschalen, auf deren Boden die Eier ruhten. Die oberste Schale empfing unmittelbar aus der Wasserleitung einen beständigen, gleichmäßigen Zufluß; das überfließende Wasser wurde auf die nächsttiefere Schale geleitet und so fort. Da die Temperatur des Wassers und der Kellerluft während meiner Züchtung keinen großen Schwankungen unterworfen war, entwickelten sich die eingesetzten Embryonen gleichmäßig. Die absterbenden Eier wurden sorgfältig entfernt. Die Zeit meiner Züchtung währte von Anfang Dezember 1907 bis Anfang Mai 1908. Meine ältesten Embryonen waren 117 Tage alt und 2,5 cm lang; bei ihnen war der Dottersack bis auf geringe Spuren ganz resorbiert (sie fraßen schon seit einiger Zeit Daphnien).

Zur Vergleichung hatte ich mir alle Stadien vom 35. bis 117. Tage nach der Befruchtung mit durchschnittlich 3-tägigen Lücken konserviert.

Um das Entwicklungsstadium des Embryo zu bezeichnen, wurde überall dessen Länge in Millimetern angegeben, da ja bekanntlich das Tempo der Entwicklung von der Temperatur des umgebenden Mediums abhängt und zwei Embryonen von gleichem Alter unter verschiedener Temperatur ganz verschieden entwickelt sind.

Außer der Forelle benutzte ich zu meinen Arbeiten noch junge Weißfische (*Leuciscus rutilus*), welche ich mir in den verschiedensten Stadien aus der Saale fing.

Ueber die angewandten Methoden bemerke ich folgendes: Flächenpräparate wurden bei jungen Embryonen hergestellt, um eine Uebersicht über die Lage der Brustflosse und des Schultergürtels zu den Nachbarorganen zu erhalten. Die in schwacher Chromsäure oder Sublimat fixierten Tiere wurden mit Boraxkarmin gefärbt, mit Alkohol gehärtet und in Kanadabalsam eingeschlossen.

Um ein Skelett der Brustflosse und des Schultergürtels kleiner Forellen zu erhalten, wurde der vordere Abschnitt des mit Sublimat fixierten und mit Alkohol gehärteten Tieres zunächst in laues Wasser gebracht und hier von der Epidermis, Muskulatur etc. befreit. Nachdem dann Schultergürtel samt Brustflosse herauspräpariert waren, kamen sie auf mehrere Tage in ca. 4-proz. Kalilauge, darauf wieder in laues Wasser. Hier wurden sie mit Pinsel und Pinzette gereinigt, bis die einzelnen Skelettstücke alle deutlich sichtbar wurden. Darauf wurde das Skelett in Boraxkarmin gefärbt, entwässert und in Kanadabalsam eingeschlossen.

Schließlich habe ich noch die für die Schnittmethode angewandten Fixierungs- und Färbungsflüssigkeiten zu erwähnen.

Die jüngsten Stadien fixierte ich nach der von ZIEGLER angegebenen Chromsäuremethode (s. ZIEGLER, Vergl. Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere, Teleosteer, Jena 1902, p. 2).

Für etwas ältere Stadien, in welchen die Embryonen schon lebhaft Bewegungen ausführen, benutzte ich die von VIRCHOW und KOPSCH ausgearbeitete Methode (Arch. f. mikr. Anat., Bd. LI, 1898, p. 184). Nach dieser werden die Embryonen mit Chromessigsäure (Chroms. 2 g, Aqua dest. 900 ccm, Acid. acet. glac. 100 ccm) vorfixiert; darauf gelangen sie auf kurze Zeit in 2‰ Chromsäurelösung, werden in 0,7—1,0-proz. Kochsalzlösung abgespült und nochmals in ein Fixierungsmittel gebracht, als solches wählte ich konzentrierte wässrige Sublimatlösung. Nachdem die Objekte hierin ca. 2 Stunden verweilt hatten, wurden sie mit destilliertem Wasser abgespült, in Jod-Alkohol gebracht, in steigender Alkoholreihe gehärtet, in Xylol übergeführt und in Paraffin eingeschlossen. Ich möchte bei dieser Gelegenheit dringend raten, die Objekte (wenigstens nach obiger Fixierung) in Paraffin aufzubewahren und nicht etwa in Zedernholzöl (wenigstens nicht mehrere Monate), da sie in demselben die Epidermis verlieren und in bezug auf die Gewebe leiden.

Ältere Tiere mit schon weit vorgeschrittener Knochenbildung wurden zuvor in 35-proz. Alkohol + 3-proz. Salpetersäure entkalkt. Die Säure wurde in fließendem Wasser ausgewaschen.

Gefärbt wurden die Schnitte mit Hämatoxylin-Ammoniumrubin pikrat oder mit Boraxkarmin-Bleu de Lyon. Die erstgenannte Doppelfärbung verdient den Vorzug, da sie besonders schön den durch Hämatoxylin blau gefärbten Knorpel gegen die durch Ammoniumrubin pikrat intensiv rot gefärbten Knochen hervorhebt.

Die letztgenannte Doppelfärbung bewährte sich auch zur Sichtbarmachung der Hornfäden, welche durch Bleu de Lyon einen prachtvollen hellblauen Seidenglanz annahmen und mit großer Deutlichkeit sich von der Umgebung abhoben.

Die Dicke der Schnitte schwankte je nach Alter des Embryo und anderen Beweggründen zwischen 7 und 30  $\mu$ . Die Schnitte wurden in allen 3 Dimensionen geführt, jedoch wurden meist Querschnitte vorgezogen.

Da es oft unmöglich war, sich nach den Schnitten eine klare körperliche Vorstellung von dem Schultergürtel mit seinen Fortsätzen und Löchern zu machen, sah ich mich genötigt, Platten-

modelle herzustellen. Sehr zu statten kam mir hierbei die langjährige Erfahrung des Herrn Prof. ZIEGLER, welcher mir bei der zwar etwas mühsamen aber fruchtbringenden Arbeit mit Rat und Tat behilflich war. Es wurden so 3 Modelle hergestellt, 2 jüngere, bei welchen der primäre Schultergürtel noch ganz knorpelig ist, und ein späteres, bei welchem schon einige Teile desselben verknöchert waren.

### Der Schultergürtel des Lachses im ausgebildeten Zustande.

Zum leichteren Verständnis des entwicklungsgeschichtlichen Teiles ist es wohl angebracht, erst einmal die ausgebildete Form ins Auge zu fassen und deren einzelne Teile kurz zu beschreiben und zu bezeichnen. Auf Fig. 1 (Taf. 41) wurde in nat. Größe der rechtsseitige Schultergürtel eines ausgewachsenen Lachses abgebildet, der in allen wesentlichen Punkten mit dem der Forelle übereinstimmt. Das Cleithrum wurde in der Zeichnung weggelassen.

Wir erkennen 3 Hauptteile an dem Gebilde, erstens die Grundplatte (*P*) oder sogenannte Scapula, welche die Radien trägt und in ihrer Mitte die große Nerven- und Blutgefäßöffnung für die ventrale Flossenmuskulatur besitzt. Die Grundplatte ist verknöchert, aber am medialen und vorderen Rande noch knorpelig. An die Grundplatte schließt sich in ihrem ventralen Rande das Coracoidstück an. Dieses ist schief nach unten und nach vorn gerichtet und stellt ein pflugscharähnliches Gebilde dar mit zwei breiten Knochenlamellen (*Lamina coracoidea*), von denen die innere große Durchbrechungen aufweist und nach hinten in einem spitzen Fortsatz ausläuft. Nur an dem Vorderende des Processus coracoideus findet sich noch Knorpel (Fig. 1).

Der dritte Teil ist das Spangenstück (*Sp, St*), welches sich nur bei einem Teil der Physostomen findet. Es bildet einen knöchernen Bogen, welcher einerseits durch eine schwache Spange mit dem cleithralen Rand der Grundplatte verbunden ist, andererseits durch eine breite Basis mit dem Coracoidteil zusammenhängt; hier besteht eine Strecke weit eine knorpelige Verbindung (Fig. 1). Außerdem besitzt das Spangenstück noch einen nach oben gerichteten und mit dem Cleithrum zusammenhängenden Fortsatz.

Vergleichen wir den ausgebildeten Schultergürtel der Forelle und anderer Teleosteer mit dem der Haie und Ganoiden, so ist es kaum möglich, ohne weiteres die verschiedenen Formen auf-

einander zu beziehen. Hingegen können wir dies leichter tun, wenn wir die Ontogenese des Schultergürtels zu Hilfe nehmen, während welcher sich primitivere Zustände zeigen. Ich gehe zur Beschreibung der Entwicklung des Schultergürtels der Forelle über.

### Die Entwicklung des Schultergürtels der Forelle.

#### 1. Stadium. Länge des Embryo 1 cm.

Dieses Stadium verdient unsere besondere Beachtung nach zwei Richtungen hin, einmal, weil sich in ihm die Vorknorpelanlage der vorderen Extremität in ihre zwei Hauptstücke, die eigentliche Schultergürtelanlage und die knorpelige Skelettanlage der Flosse zu sondern anfängt, dann, weil in ihm bereits die Bildung von Deckknochen beginnt, welche teils frei im Bindegewebe nahe an der Epidermis, teils nahe den knorpeligen Skeletteilen vor sich geht.

Ueber die histologische Differenzierung in diesem Stadium bemerke ich folgendes. Die Epidermis ist teils einschichtig, teils zweischichtig; es sind bereits Schleimzellen in ihr gebildet und außen liegt die aus vereinzelt abgeplatteten Zellen bestehende „Hornschicht“. In der vorderen Extremitätenanlage sind die Muskelbildungszellen im Begriff, die kontraktile Substanz auszuscheiden, hier und dort ist schon die Querstreifung zu erkennen. Die Ausbildung der Brustflossenmuskeln erfolgt erheblich später als die der Rumpfmuskeln (Myotome), und die Flossenstrahlen, an welche sie sich ansetzen, sind in diesem Stadium erst in dem Anfange ihrer Entwicklung.

Deutlich konnte ich ferner schon einen Nerven nachweisen, welcher die Abduktoren der Brustflosse versorgt und von welchem noch später die Rede sein wird.

Die Blutgefäße sind erst spärlich vorhanden und noch nicht stark verzweigt, wenigstens wenn wir sie mit denen vom Stadium 1,5 cm vergleichen.

Der Knorpel des Schultergürtels befindet sich noch im Zustande des sogenannten Vorknorpels.

Nunmehr wenden wir uns der genaueren Betrachtung der Skelettanlage der vorderen Extremität zu. Obwohl SWIRSKI bei *Esox lucius* den primären Schultergürtel schon ziemlich eingehend beschrieben hat, muß ich dessen Bildung hier noch einmal bei der Forelle besprechen, da ich auch die Entwicklung des sekun-

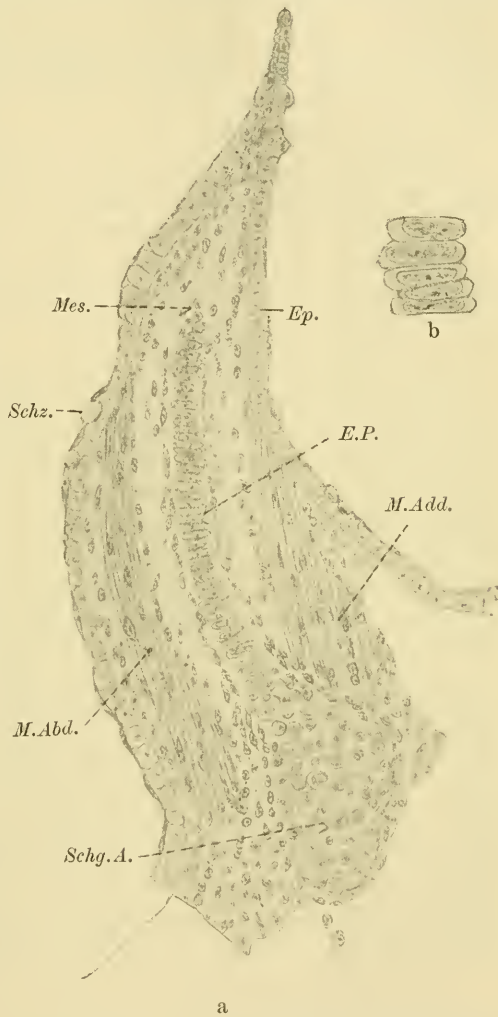


dären Schultergürtels verfolgen will und auch sonst verschiedene nicht unwesentliche Ergänzungen hinzuzufügen habe.

Auf einem Querschnitt durch die Mitte der Brustflossenanlage bietet sich uns ein Bild, wie es Textfig. 1 a und Fig. f (Taf. 39) zeigt.

In der Mitte der Epidermisfalte liegt ein etwa keulenförmiger

Zellkomplex; der schmalere aber längere Teil desselben ragt weit in die Mitte der Falte hinein, der dickere Teil liegt am Grunde der Flossenanlage. Das erwähnte Gebilde stellt in seinem distalen Abschnitt die Anlage der knorpeligen Teile der Brustflosse, in seinem proximalen Abschnitt die Anlage des primären Schultergürtels vor. Die Knorpelmasse ist rings von Mesenchymzellen eingefasst, welche mit ihrer Längsachse meist parallel zu dem Rande stehen und welche später das Perichondrium liefern. Zwischen den zuletzt erwähnten Mesenchymzellen und der Epidermis liegen nach innen die Adduktoren, nach außen die Abduktoren der Brustflosse. Die distalen Enden der Muskeln grenzen hart an



a

Textfig. 1 a. Querschnitt durch die Mitte der Schultergürtel- und Brustflossenskelettanlage einer 1 cm langen Forelle. *Ep.* Epidermis, *Mes.* Mesenchym, *E.P.* Extremitätenplatte, *Schg.A.* Schultergürtelanlage, *M.Abd.* Musculus Abductor, *M.Add.* Musculus Adductor, *Schz.* Schleimzellen. Zeiß Obj. D, Ok. 2, T. 0, Abbe. Textfig. 1 b. Zellen der Extremitätenplatte, stärker vergr. Zeiß Hom. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, T. 16 Abbe.

die Epidermis, und zwar an jener Stelle, die mit dem Ende des Knorpelstabes etwa auf einer Höhe liegt und oberhalb welcher später die Bildung der Flossenstrahlen vor sich gehen wird. Die proximalen Enden der Flossenmuskulatur andererseits suchen Anschluß an Teile des primären und sekundären Schultergürtels. Auf Fig. f (Taf. 39) treten die Muskelfaserenden der Adduktoren bereits mit den um den primären Schultergürtel gelagerten Mesenchymzellen in Verbindung.

Nachdem wir nun die Lage und Umgebung der Skelettanlage der Vorderextremität betrachtet haben, wollen wir jetzt deren histologischen Bau eingehender untersuchen.

Die Zellen des distalen Teiles besitzen eine stark abgeplattete Form (Textfig. 1 a u. b), die des proximalen eine mehr rundliche; die Zellkerne sind sehr chromatinreich, ihre Form ist meist der der zugehörigen Zelle ähnlich.

Sehr interessant und von den Autoren wenig beachtet ist die Anordnung der Zellen des distalen stabförmigen Teiles. Dieselben liegen nämlich, wenigstens im oberen Teile des Stabes, auf Querschnitten alle übereinander (nie liegen 2 nebeneinander), und zwar nehmen sie von der Spitze der Falte zu deren Basis hin kontinuierlich an Breite zu infolge einer beständigen Zunahme des Protoplasmas<sup>1)</sup>. Die am höchsten liegenden Zellen sind fast ganz vom Kern erfüllt, sie erscheinen infolgedessen bei Hämatoxylinfärbung sehr dunkel und sind den benachbarten Mesenchymzellen ähnlich. Es liegt daher die Annahme nahe, daß die Bildung des Knorpelstabes durch sukzessive Auflagerung von Mesenchymzellen von oben her erfolgt. Die an der Basis des Knorpelstabes liegenden Zellen der Skelettanlage wären demnach die ältesten Knorpelzellen; sie besitzen auch das reichlichste Protoplasma. Letzteres färbt sich bei Hämatoxylin-Ammonrubiinpikratfärbung schwach lila, ebenso ist bei dieser Färbungsmethode später die jüngste ausgeschiedene Zwischensubstanz gefärbt, während auf späteren Stadien das Plasma hell erscheint wie das der Epidermiszellen.

Der soeben besprochene Querschnitt war etwa die Mitte der Extremitätenfalte gelegt. Große Veränderungen treten uns nun entgegen, sowohl wenn wir von diesem Schnitt kaudalwärts, als wenn wir kopfwärts vorgehen. Betrachten wir zunächst die

1) Im vorderen Teil der Extremitätenplatte ist die Anordnung der Zellen keine so regelmäßige; vielmehr liegen hier die Zellen ziemlich regellos nebeneinander; sie sind hier auch nicht so stark abgeplattet, sondern vielfach rundlich.

kaudalwärts gelegenen Schnitte, so fällt uns eine schnelle Verminderung des proximalen Teiles der Skeletanlage auf, so daß bald nur noch der Knorpelstab mit seinen abgeplatteten Zellen übrig bleibt. Dieser wird zwar bei jedem Schnitt rückwärts schmaler, bleibt aber auch dann noch sichtbar, wenn die Extremitätenfalte auf den Querschnitten nicht mehr im Zusammenhange mit dem übrigen Körper steht, sondern isoliert getroffen wird (Fig. g, Taf. 39). Am oberen und unteren Ende des Knorpelstabes ist je ein Blutgefäß zu erkennen, das obere und größere verdient unsere besondere Aufmerksamkeit, da wir es in allen späteren Stadien wiederfinden und es zur Orientierung benutzen werden. Es liegt später in einer Oeffnung des 1. Radius (Randradius) und verläuft dann an der Basis der Knochenstrahlen, zwischen je zwei der letzteren ein Seitengefäß abgebend. Den distalen Teil der Extremitätenfalte, welcher keine Knorpelanlage enthält, sehen wir mit Mesenchymzellen erfüllt, welche in der Mitte zerstreut liegen und mit Ausläufern versehen sind, während hart an die Epidermis grenzend und mit dieser parallel laufend eine einschichtige epithelartig angeordnete Lage von Mesenchymzellen zu erkennen ist. Letztere zeichnen sich außerdem von den verästelten Zellen durch ihre meist kubische Form, ihre dunklere Kernfärbung und größeren Protoplasmagehalt aus. Vorausschickend will ich schon hier bemerken, daß die besprochene Zellenlage mit der Bildung der Flossenstrahlen in Beziehung steht<sup>1)</sup>.

Im vorliegenden Stadium erstreckt sich die Knorpelplatte, welche später die knorpeligen Teile des Brustflossenskelettes liefert, durch den größten Teil der Extremitätenfalte, während in der weiteren Entwicklung der Flossensaum erheblich wächst und folglich die Knorpelanlage nur noch im basalen Teil der Flosse zu finden ist. Man wird dieser Tatsache mit Recht phyletische Bedeutung beilegen.

Wenden wir uns noch einmal der Anlage des Schultergürtels zu. Verfolgen wir von dem Schnitt an, von welchem wir ausgingen (Fig. f, Taf. 39), die Schnitte kopfwärts, so bemerken wir, daß

1) Die von HARRISON beschriebenen Körnchen, welche im Inneren der Zellen der erwähnten Zellschicht vorkommen sollen, dann nach der Epidermis zu ausgeschieden werden und, in eine homogene Masse eingebettet, die Grundlage der Flossenstrahlen bilden, konnte ich in diesem Stadium nicht finden, vielleicht infolge der durch das Hämatoxylin bewirkten intensiven Färbung. Hingegen konnte ich überall gegen die Epidermis das Vorhandensein einer scharf abgegrenzten Basalmembran feststellen.

der proximale Abschnitt der Skeletanlage der vorderen Extremität etwas tiefer sinkt, und daß sich zwischen ihm und dem Knorpelstab immer mehr Mesenchymzellen eindringen, bis schließlich, wie Fig. e (Taf. 39) zeigt, beide Abschnitte ganz getrennt sind. Aus diesem unteren Abschnitt wird die medianwärts wachsende Spange des Schultergürtels, das Coracoid<sup>1)</sup>. Auf Fig. e (Taf. 39) sehen wir die Abduktoren mit diesem unteren Abschnitt in Verbindung treten, welche jetzt in ihrer vollen Länge getroffen werden, während von den Adduktoren nur noch wenig sichtbar ist. Diese verschwinden (3 Schnitte à 10  $\mu$ ) weiter nach vorn, wie Fig. d (Taf. 39) zeigt, vollständig. In Form und Lage der beiden knorpeligen Bestandteile hat sich sonst nichts geändert, nur haben sie an Volumen abgenommen.

Weit mehr nimmt ein Nerv unser Interesse in Anspruch, welcher, obgleich noch schwach entwickelt, so doch deutlich zu erkennen ist. Er tritt zwischen einem Myotom einerseits, der Chorda und der Aorta descendens andererseits hervor, biegt dann fast rechtwinklig nach außen um und verläuft dann zwischen den beiden knorpeligen Skeletteilen der Extremität hindurch in dem proximalen Teile der Abduktoren. Zwar liegt der Nerv näher dem distalen Teile des Knorpelstabes, aber er liegt noch vollkommen frei im Bindegewebe, während er später vom Knorpel umwachsen wird. Es ist dieses Verhältnis ebenso bei den Selachiern<sup>2)</sup>, bei welchen ebenfalls die Flossenmuskelnerven ursprünglich neben dem Knorpel her verlaufen und erst später durch Umwachsung in denselben aufgenommen werden.

Außer dem Nerven lenkt auf dem durch Fig. d (Taf. 39) wiedergegebenen Schnitt noch eine dichte Ansammlung von Mesenchymzellen unsere Aufmerksamkeit auf sich, welche sich unterhalb der Seitenlinie zwischen der Epidermis und einem großen Blutgefäß fast senkrecht nach unten erstreckt. Einige Schnitte weiter nach vorn erklärt sich diese Erscheinung, es zeigt sich nämlich, daß jene zusammengedrängten Mesenchymzellen mit der Bildung von Knochen im Zusammenhang stehen. Wir erkennen in der Mitte des Zellhaufens einen bei schwacher Vergrößerung homogenen, bei sehr starker Vergrößerung feinfaserig erscheinenden, intensiv gefärbten Streifen, um welchen eine meist einschichtige, epithelartig angeordnete Zellenlage gelagert ist. Die Zellen verraten ihren

1) Procoracoid nach SWIRSKI, Pars coracoidea nach WIEDERSHEIM.

2) GEGENBAUR, *Vergl. Anat.*, Bd. I, p. 468.



Charakter als Osteoblasten dadurch, daß sie alle nach dem homogenen Streifen zu Knochenbildungssubstanz ausscheiden. Die ganze Anlage ist von indifferentem Mesenchym umgeben (Fig. c, Taf. 39). Die besprochene Knochenlamelle erstreckt sich bis zu dem unteren Ende der Knorpelplatte herab, welche hier im Verschwinden begriffen ist. Auch von dem in die Tiefe gerückten knorpeligen Fortsatz des primären Schultergürtels selbst ist nichts mehr vorhanden, es ist aber noch ein sich diesem anschließender mesenchymatischer ovaler Zellkomplex sichtbar. Dieser enthält in der Mitte eine Osteoblastenschicht mit innerer Knochenlamelle, deren Längsachse mit der der oberen, vorhin besprochenen Knochenlamelle zusammenfällt. Verfolgen wir die Schnitte etwas weiter nach vorn, so sehen wir, daß die beiden Knochenlamellen sich einander nähern (Fig. b, Taf. 39) und schließlich an der Basis der Epidermisfalte ineinander übergehen (Fig. a, Taf. 39), mithin ein zusammenhängendes Gebilde, nämlich die Anfänge des GEGENBAURSCHEN Cleithrum, vorstellen. Da die früheren Autoren über die zeitliche Bildung des Cleithrums nur ganz allgemein angeben, daß es „sehr früh“ angelegt wird, halte ich es nicht für überflüssig, zu betonen, daß dessen Anlage so früher erfolgt, noch ehe sich echter Knorpelgebildet hat. Die Bildung des Knochens muß nach meinen Befunden bei ca. 8—9 mm langen Tieren einsetzen, da ich bei 7 mm langen noch keine Spur von Knochenbildung, bei 9 mm langen dagegen die ersten Anfänge derselben fand. Beachtenswert ist ferner, daß sich die Cleithrumanlage in ihrem unteren Teil bereits an den vorknorpeligen Schultergürtel anlehnt. Aus all diesem geht hervor, daß wir in der Bildung des Cleithrum einen cänogenetischen Vorgang zu erblicken haben, bei welchem durch frühere Differenzierung des neuerworbenen, vorteilhafteren Knorpelgewebes die Entwicklung des Knorpels unterdrückt wird.

Nach der Vereinigung der beiden Knochenleisten zu einer erstreckt sich diese noch ein Stück nach vorn. Der untere Teil der Knochenlamelle erstreckt sich bereits ziemlich weit nach vorn (Fig. b, Taf. 39), er verbindet sich später mit dem entsprechenden Stück der anderen Seite in der Medianlinie; dies tritt aber erst bei ca. 2,5 cm langen Tieren ein, bei welchen der Schultergürtel sich bereits der definitiven Form beträchtlich genähert hat.

Die Supracleithra sind noch nicht angelegt, wir werden sie erst im nächsten Stadium (1,5 cm) finden. Auch sonst fand ich im Körper noch nirgends Knorpelsubstanz ausgeschieden, sondern

nur Anhäufungen von Mesenchymzellen, so daß die Cleithra vielleicht die zuerst differenzierten Deckknochen sind.

Hinsichtlich der Entstehung des Cleithrum kann ich HALLERS Ansicht nicht teilen, obwohl dieselbe etwas Gewinnendes hat; nach dieser Meinung entstehe das Cleithrum durch das Auswachsen der Anlage des Supracleithrums. Vielmehr muß ich nach meinen Schnitten eine gesonderte Bildung der beiden Knochen annehmen, und zwar wird das Cleithrum früher differenziert als das Supracleithrum. Uebrigens bemerke ich, daß auch DERJUGIN bei *Exocoetus volitans* eine gesonderte Anlage der beiden Skeletteile konstatiert. Es wäre möglich, daß HALLER zu alte Embryonen für diese Frage benutzt hat; denn in dem Stadium, das ich meiner Beobachtung zugrunde lege, mißt der Embryo nur 1 cm, er befindet sich also noch in der Eihülle und noch längere Zeit vor dem Ausschlüpfen. (Meine aus dem Ei schlüpfenden Forellchen waren durchschnittlich 1,4—1,5 cm lang.) HALLERS Embryonen waren schon ca. 3 Wochen aus dem Ei; ich bedauere, daß der erwähnte Autor keine Längenangaben seiner Embryonen gemacht hat, da nur solche einen sicheren Anhaltspunkt zum Vergleich geben.

Wir haben nun noch die histologische Frage ins Auge zu fassen, ob das Ektoderm an der Bildung des sekundären Schultergürtels irgendwie beteiligt ist. Ich erwähnte oben schon, daß A. v. SZILY von einer Auswanderung von Osteoblasten aus dem Ektoderm gesprochen hat. Es ergibt sich aber aus meinen Schnitten, daß weder in der Zeit, wo die Schultergürtel angelegt werden (Stadium 1 cm), noch in der kurz voraufgehenden Zeit Zellen des Ektoderms aus ihrem Verbands ausscheiden und sich in Osteoblasten umwandeln. Vielmehr bleibt das Ektoderm stets durch eine scharfe Basalmembran von dem darunterliegenden Bindegewebe getrennt. Letztere tritt besonders scharf als eine kontinuierliche, stark lichtbrechende Grenzlinie hervor, wenn man die auf dem Objektträger aufgeklebten und gestreckten Paraffinschnitte durch das Mikroskop betrachtet, bevor man das Paraffin auflöst.

Zur Beurteilung der vorliegenden Frage wurden nur Schnitte, die senkrecht zur Epidermis geführt waren, herangezogen, da Tangentialschnitte uns leicht irreführen können. So kann man bei oberflächlicher Beobachtung, wenn man Hervorwölbungen der Körperfläche schneidet, leicht zu dem Trugschluß kommen, daß hier die Epidermis verdickt sei, während man sie in Wirklichkeit

nur tangential getroffen hat. Ferner bleibt noch eines zu beachten, daß die Epidermiszellen stets reichliches Protoplasma enthalten, wohingegen man bei den Mesenchymzellen nur wenig davon bemerkt. Man müßte somit, falls man eine Umbildung der Ektodermzellen in Osteoblasten annimmt, einen allmählichen Uebergang von protoplasmareichen zu protoplasmaarmen Zellen finden können, das ist aber im vorliegenden Stadium nicht der Fall.

Die wesentlichsten, aus dem Stadium 1 cm sich ergebenden Befunde sind also folgende:

1) Die vorknorpelige Skelettanlage des Schultergürtels und der Vorderextremität ist einheitlich.

2) Die Skelettanlage besteht aus einem proximalen und einem distalen, in die Extremitätenfalte ragenden Teil. Aus letzterem entwickeln sich die knorpeligen Elemente der Brustflosse; er besteht ursprünglich in seinem oberen Teil aus abgeplatteten übereinanderliegenden Zellen, welche wahrscheinlich durch Auflagerung von Mesenchymzellen von obenher einen Zuwachs erfahren. Der basale Abschnitt der Skelettanlage ist nach vorn, etwas nach unten und innen gerichtet, er wächst später zum Coracoid aus.

Der Processus posticus ist in diesem Stadium noch nicht nachweisbar.

3) Der zuerst auftretende Deckknochen des Schultergürtels ist das Cleithrum, es erstreckt sich etwa von der Seitenlinie senkrecht nach unten, ist leicht gebogen und berührt mit seinem unteren Ende den vorderen Fortsatz (Coracoidteil) der vorknorpeligen Schultergürtelanlage.

4) Eine Abgabe von Osteoblasten durch die Epidermis bei Bildung der Schultergürtelknochen ist nicht zu konstatieren.

Von der gesamten Skelettanlage der vorderen Extremität wurde ein Plattenmodell in 100-facher Vergrößerung hergestellt, welches auf Fig. 1 (Taf. 39) in der Ansicht von außen her abgebildet wurde. In die Figur wurde außerdem das Cleithrum und der große Nerv, welcher noch an der Skelettanlage vorbeiläuft, eingetragen. Da SWINNERTONS jüngstes Modell ein Tier von 1,55 cm Länge betrifft, bei welchem schon alle Fortsätze ausgebildet sind, dürfte das Modell vom Stadium 1 cm eine willkommene Ergänzung bieten.

Als die beiden wesentlichsten Bestandteile des rekonstruierten Gebildes erkennen wir den nach vorn und etwas nach innen gerichteten Coracoidteil (*c*) und die Radienplatte (*R.P.*). Zwischen

beide dringt von vornher eine Bucht (*B*) ein, in welcher der schon oben besprochene große Nerv (*N*) der Brustflossenmuskulatur verläuft. Sonst fällt an der Skelettanlage nur noch ein Knorpelwulst (*K.W*) auf.

## 2. Stadium. Länge des Tieres 1,5 cm.

Es handelt sich in diesem Stadium um seit 1—2 Tagen aus der Eihülle ausgeschlüpfte Tierchen, und es ist schon von vornherein zu erwarten, daß bei den nunmehr frei beweglichen Tieren die histologische Differenzierung gegen das vorige Stadium bedeutende Fortschritte gemacht hat. Die Epidermis ist jetzt überall zwei- oder dreischichtig und enthält an ihrer Oberfläche zahlreiche Schleimzellen, an deren Mündung man Sekret findet. Die Muskulatur, die jetzt in volle Tätigkeit tritt, Nerven und Ganglion sind vollkommen differenziert. Sehr große Aenderung hat aber das Vorknorpelgewebe seit dem vorigen Stadium dadurch erfahren, daß es Intercellularsubstanz ausgeschieden hat.

Untersuchen wir nunmehr das Skelett der Vorderextremität auf Querschnitten (von hinten nach vorn gehend). Gleich hinter der blinden Endigung des Urnierenganges (Fig. i', Taf. 39) wird die Brustflosse isoliert getroffen; sie enthält in der Mitte die aus dem vorigen Stadium bekannte Knorpelplatte, welche auf dem Querschnitt als Stab erscheint, und zu deren beiden Seiten die Brustflossenmuskulatur. Dieser Stab besteht aber nicht mehr aus einzelnen platten, übereinanderliegenden Zellen (Textfig. 1), sondern immer aus Etagen von 2—3 nebeneinanderliegenden rundlichen oder kubischen Zellen, welche rundliche Kerne besitzen und noch keine Zwischensubstanz ausgeschieden haben. Es geht daraus hervor, daß die 2 oder 3 kleinen nebeneinanderliegenden Zellen aus den großen platten Zellen des Stadium 1 hervorgegangen sind. Dieser Vorgang bereitet die Bildung der Knorpelradien der Brustflosse vor, welche im nächsten Stadium beginnt. Es ist auch begreiflich, daß solch ein zylindrisches, an den Enden kugeliges Gebilde, wie die Flossenradien, sich leichter aus kleineren runden Elementen formen kann als aus großen, platten. Leider konnte ich aus der mir zugänglichen Literatur nicht ersehen, ob bei Selachiern der Vorgang bei der Bildung der Strahlen ähnlich verläuft.

Außer dem Knorpelstab zeigt uns der Schnitt noch ein Stück vom Cleithrum (Fig. i', Taf. 39). Während sich dasselbe im Stadium 1 cm nur weit vorn zeigte, dem primären Schultergürtel



vorgelagert, ist es inzwischen beträchtlich nach hinten gewachsen, es erstreckt sich auch höher hinauf als im vorigen Stadium.

Gehen wir nun von dem zuletzt besprochenen Schnitt zu den weiter vorn gelegenen Schnitten über. Fig. h' des Stadiums 1,5 cm zeigt uns einen zweiten Deckknochen, das neu zum Schulterapparat hinzutretende Supracleithrum, dessen unteres Ende neben dem oberen Ende des Cleithrum liegt, und zwar nach außen von diesem. Die beiden Knochenenden liegen so dicht nebeneinander, daß die sie umgebenden Mesenchymhöfe sich berühren. Nur in dem unteren Teil der Supracleithrumanlage ist in diesem Stadium Knochensubstanz ausgeschieden; der obere Teil bildet einen schmalen langen Mesenchymstreifen, welcher etwa der Epidermis parallel läuft und fast die Höhe der Myotome erreicht.

Außer dem Knorpelstab erblicken wir auf Fig. h' (Taf. 39) noch ein unteres, durch Mesenchym von jenem getrenntes Knorpelstück, das einen nach hinten gerichteten Fortsatz des primären Schultergürtels, den Processus posticus WIEDERSHEIMS vorstellt. Derselbe ist jetzt noch relativ kurz, wir werden ihn später zu ansehnlicher Länge herangewachsen finden.

Der durch Fig. g' (Taf. 39) abgebildete Schnitt zeigt uns den Knorpelstab in kontinuierlichem Uebergang mit dem durch seine reichlichere Intercellularsubstanz deutlich unterschiedenen proximalen Teil der Skelettanlage.

Vom knöchernen Teil des Supracleithrum ist nichts mehr zu sehen; hingegen erscheint das Cleithrum länger als auf dem vorigen Schnitt; es erstreckt sich mehr in die Tiefe und erreicht fast die Umbiegestelle des Ektoderms (Fig. g', Taf. 39). Dies tritt auf dem folgenden Schnitt (Fig. f', Taf. 39) ein. Der primäre Schultergürtel hat hier bedeutend an Volumen zugenommen. In seinem unteren Teil bemerken wir eine Oeffnung, welche an jener Stelle liegt, wo sich der auf Fig. g' (Taf. 39) abgebildete Processus posticus an die Extremitätenplatte ansetzt. Ihrer Lage wegen vor dem Processus posticus möchte ich die Oeffnung Foramen posterius bezeichnen. Durch dieses treten mehrere Blutgefäße und ein Nerv zu der inneren Partie der Abduktoren; letzterer ist ein Seitenzweig der auf derselben Figur zu den Adduktoren tretenden Nerven.

Je weiter wir nach vorn gehen, desto höher hinauf erstreckt sich auf den folgenden Schnitten der primäre Schultergürtel. In Fig. e' (Taf. 39) hat er fast die Ektodermfalte erreicht und tritt

mit dem Cleithrum in Berührung; in diesem oberen Abschnitt geht der ausgebildete Knorpel allmählich von unten nach oben in Vorknorpel bzw. Mesenchym über. Dieser obere aus Vorknorpel bestehende Abschnitt ist die Anlage der späteren Scapula; sie erscheint jetzt auf Querschnitten als ein kurzes bogenförmiges Stück, welches später, wie HALLER näher ausführte, zu einem vollständigen Ring, durch welchen Blutgefäße und der große Nerv für die ventrale Brustflossenmuskulatur hindurchtreten, geschlossen wird. Dem scapularen Abschnitt sitzt oben, nach außen in die Ektodermfalte hineinragend ein Fortsatz auf, welcher ebenfalls aus Vorknorpel besteht und von dichtem Mesenchym umgeben ist (Fig. e' *RI*, Taf. 39). Derselbe stellt die Anlage des späteren äußersten Radius (I) vor, welcher also hier noch mit der Scapula eine einheitliche Masse bildet.

Nachdem der primäre Schultergürtel auf dem zuletzt besprochenen Schnitt seine größte Höhe oder, wenn wir ihn in die spätere normale Lage gedreht denken, „Breite“ erlangt hat, nimmt er in dieser Dimension nach vorn zu schnell ab. Schon 20  $\mu$  weiter nach vorn ist er nur etwa halb so breit (Fig. d', Taf. 39) wie vorher und zwar ist nur der untere Teil sichtbar, während der obere scapulare Teil samt der ihm aufsitzenden Vorknorpelkappe fast ganz verschwunden ist; nur in unmittelbarer Nähe des unteren Endes des Cleithrums sind Reste von ihm zu sehen. Durch die zwischen diesem Rest und dem senkrecht darunter liegenden Knorpelstück des Schultergürtels befindliche Lücke tritt quer hindurch der große, die Abduktoren innervierende Nerv, den wir schon auf Stadium 1 cm (Fig. d', Taf. 39) beobachteten. Hier ist er bedeutend dicker, er endigt etwa in der Mitte des Muskelbündels, wo er sich in Fasern auflöst. Ferner gibt uns der Schnitt Aufklärung über das große Blutgefäß, das wir ebenfalls schon im Stadium 1 cm immer dem distalen Ende der Knorpelplatte entlang laufend beobachteten. In Fig. e' (Taf. 39) Stadium 1,5 cm wurde dasselbe noch quergetroffen; einen Schnitt weiter nach vorn (Fig. d', Taf. 39) biegt es so um, daß es nun längsgetroffen wird. Es durchzieht dann die Region zwischen dem unteren Cleithrumende und dem primären Schultergürtel, in welcher später der erste Radius und das Scapularloch liegen, biegt weiter nach innen um, und verbindet sich mit dem großen ventralen Blutgefäß des Rumpfes.

Das Cleithrum und das untere Knorpelstück (der Coracoidfortsatz) sind durch einen dichten Mesenchymstrang verbunden, der, je

weiter wir nach vorn gehen, desto kürzer wird, indem die beiden Skeletteile sich nähern. Auf Fig. b' (Taf. 39) berühren sich beide Teile; es tritt also die zweimalige Verbindung des sekundären Schultergürtels mit dem primären schon in diesem Stadium ein, nämlich einmal mit dessen scapularem Teil (Fig. e', Taf. 39) und dann hier mit dem Processus coracoideus (Fig. b', Taf. 39). Knochen und Knorpel bleibt aber noch durch Perichondrium und Periost voneinander getrennt. Der Processus coracoideus erscheint schon von Fig. c' (Taf. 39), an auf Querschnitten oval oder rundlich und behält diese Form bis zu seinem Ende bei; er bildet also in Wirklichkeit einen stabförmigen Fortsatz. Im Stadium 1 cm sahen wir (Rekonstruktionsfigur zu diesem Stadium Fig. 1, Taf. 39) einen kurzen, stumpfen, nach vorn gerichteten Coracoidteil aus Vorknorpel. Der lang ausgezogene Coracoidfortsatz bildet sich, wie Zwischenstadien zeigen, erst dann, nachdem Knorpelzwischen-substanz ausgeschieden ist; er wird also nicht vorknorpelig angelegt.

Nach der Vereinigung des Cleithrums mit dem Coracoidfortsatz laufen die beiden Stücke unter beständiger Volumabnahme nach vorn, immer ersteres über letzterem, bis etwa zum Punkte b' auf dem zum Stadium 1,5 cm gezeichneten Maßstab. Hier schwindet das Knorpelstück, und der Knochenstab bleibt als ein feiner homogener Bezirk in dichtem Mesenchym- bzw. Osteoblastenlager; ihm liegt nach innen der Musculus hyocoracoideus an.

Wir sehen also hier, daß der knöcherne Teil des Schultergürtels seine definitive Lage bedeutend früher einnimmt als der knorpelige, wenn wir bedenken, daß erst bei etwa 2,5 cm langen Tieren die Coracoidfortsätze bei ihrer medianen Vereinigung die Enden der Cleithra erreichen. Freilich bilden diese im Stadium 1,5 cm und auch noch im Stadium 2,5 cm sehr schmale Spangen, ihr Wachstum in die Breite fällt erst in das spätere Alter.

Um einen Vergleich in der Längenausdehnung der einzelnen Teile des Schultergürtels zu gewinnen, sind auf dem zum Stadium 1,5 cm gehörigen Maßstab, welcher die Gesamtlänge = A—B der Skeletanlage angibt, die gezeichneten und besprochenen Schnitte in den Abständen, in welchen sie zueinander liegen, markiert. Es geht daraus folgendes Verhältnis hervor:

Das Cleithrum nimmt bereits die ganze Länge von A—B ein.

Der Hauptteil des primären Schultergürtels reicht nur von g'—d', der vom Hauptteil (der Grundplatte) ausgehende Coracoidfortsatz von d'—b'.

Die knorpelige Skeletanlage der Brustflosse reicht von a—e'.

Die wesentlichsten Befunde in der Weiterentwicklung des Schultergürtels im Stadium 1,5 cm sind folgende.

1) Zum sekundären Skelett tritt das Supracleithrum als zweiter Deckknochen hinzu.

2) Das Cleithrum ist bedeutend in die Breite und Länge gewachsen, es berührt den primären Schultergürtel zweimal, einmal in der Scapularegion, das andere Mal am vorderen Coracoidfortsatz, dem es entlang läuft.

3) Am primären Skelett ist beachtenswert die bedeutende Entfaltung des Processus coracoideus und die Bildung eines nach hinten gerichteten Processus posticus.

Während wir im Stadium 1 cm die Schultergürtelanlage als einen rundlichen Komplex mit einem nach vorn gerichteten Zapfen (dem späteren Coracoid) erkannten, finden wir im Stadium 1,5 cm, daß die Form des Schultergürtels sich mehr (Fig. e', Taf. 39) der für Teleosteer charakteristischen platten Form nähert.

### 3. Stadium. Länge des Tieres 2 cm.

Sowohl die knorpeligen wie die knöchernen Bestandteile des paarigen vorderen Extremitätenskelettes sind in diesem Stadium in der Entwicklung bedeutend fortgeschritten und zeigen uns eine allmähliche Annäherung an die definitive Form. Vom sekundären Skelett ist besonders die Ausbildung der knöchernen Flossenstrahlen zu erwähnen. Am knorpeligen Teil des Skelettes ist bemerkenswert, daß, nachdem derselbe bislang eine zusammenhängende Masse bildete, sich jetzt in seinem distalen Abschnitte, der Knorpelplatte, 5 Knorpelcentra herausbilden, die 5 Radien der Brustflosse, welche aber noch durch Vorknorpel untereinander verbunden bleiben.

Bei der Differenzierung der Radien ist (wie auch sonst bei Bildung von Knorpelzweischensubstanz) eine Veränderung an den Kernen und dem Protoplasma wahrzunehmen. Die Kerne werden größer und dunkler, ihre bisherige gleichmäßige Chromatinkörnung wird undeutlich und ist vielfach überhaupt nicht mehr zu erkennen, desgleichen der Mikronucleus. Die Knorpelhöhlen nehmen beträchtlich an Umfang zu.

Wenden wir uns nun der speziellen Betrachtung der gezeichneten Schnitte zu. Der am meisten kaudalwärts gelegene Schnitt, der durch Fig. n (Taf. 40) veranschaulicht wird, würde annähernd der Fig. h' (Taf. 39) des Stadium 1,5 cm entsprechen; auf beiden Schnitten sind die benachbarten Enden des Cleithrum



und des Supracleithrum zu sehen. Vom Knorpelskelett sehen wir in der isoliert getroffenen Brustflosse ein einheitliches Stück der Extremitätenplatte, die hier in einem kaudalen Teil noch aus ebenso wie im Stadium 1,5 cm angeordneten Zellen besteht. Wir haben in diesem Vorknorpel das Material vor uns, aus welchem sich später die kleinen, distal von den Radien gelegenen Knorpelstücke differenzieren.

Vom sekundären Skelett nehmen die oberhalb des Knorpelstabes liegenden Anlagen der Flossenstrahlen unser Interesse in Anspruch. Ueber diese Gebilde werde ich jedoch, damit die Form der Darstellung nicht unnötig verwickelt wird, am Schlusse der Arbeit einen besonderen Abschnitt schreiben.

Fig. m (Taf. 40) zeigt uns das Cleithrum und Supracleithrum voneinander entfernt, ersteres etwas in die Tiefe, letzteres etwas in die Höhe gerückt. Das knorpelige Brustflossenskelett erkennen wir nicht mehr wie auf Fig. n (Taf. 40) als einen einheitlichen Streifen gleichartiger Zellen, sondern wir sehen drei verdickte Stellen mit Knorpelzweischensubstanz. Die beiden unteren sind Querschnitte der beiden längsten Radien V und IV, sie sind schon vollständig gegen Vorknorpel abgegrenzt, während der kürzere Radius III noch nicht gegen den über ihm liegenden Vorknorpel abgegrenzt ist. Der distale Kopf des Knorpelstabes ist immer von dichtem Mesenchym umgeben, das teils zum Knorpel, teils zu den Flossenstrahlen und der zugehörigen Muskulatur gehört.

In Fig. l (Taf. 40) erscheint der primäre Schultergürtel senkrecht unter der Radienreihe in Form eines kleinen ovalen Stückes; es ist das der uns schon aus dem vorigen Stadium bekannte Processus posticus (Metapterygium SWINNERTONS), welcher inzwischen zu ansehnlicher Länge herangewachsen ist. Jetzt nach unten gerichtet, wird derselbe später, wenn der Dottersack schwindet und die bisher senkrecht zur Horizontalebene stehende Schulterplatte sich wagerecht stellt, medianwärts gedreht.

Von den Radien sind die drei unteren und längsten (III—V) getroffen, sie sind deutlich differenziert; auch in dem höher gelegenen Rest der Knorpelplatte zeigt sich bereits eine Einschnürung.

Vom sekundären Skelett interessiert besonders der obere Abschnitt des Supracleithrum, PARKERS Posttemporale, das sich von außen her an das obere Ende des unteren Abschnittes anlagert und der Epidermis parallel laufend nach oben strebt, um sich später durch häutige Verbindung dem Schädel anzuschließen.

Gehen wir zu den Verhältnissen auf Fig. i (Taf. 40) über. Hier ist der verbreiterte Processus posticus dicht an die Radien herangerückt. Von letzteren ist beachtenswert, daß Radius IV und V wieder zu einem aus charakteristischen Vorknorpelzellen bestehenden einheitlichen Stück verschmelzen, woraus hervorgeht, daß ihre Differenzierung an der Peripherie beginnt, worauf WIEDERSHEIM schon kurz hinwies. Deutlich abgegrenzt sind auf diesem Schnitt Radius II und III, während von Radius I erst Vorknorpel sichtbar ist.

Vom Supracleithrum ist nur noch der oberste Abschnitt geblieben. Das Cleithrum ist noch mehr in die Tiefe gerückt, es nähert sich dem oberen Teil des Knorpelstabes. Während es im kaudalen Teil auf Querschnitten eine längliche Form zeigte (Fig. m, Taf. 40) erscheint es jetzt auf solchen rundlich oder oval und behält auch diese Form bis an sein vorderes Ende. An jener Stelle, wo die Formveränderung auftritt, findet mithin eine starke Biegung des Cleithrums nach vorn statt (etwa auf Fig. l, Taf. 40).

Auf Fig. h (Taf. 40) verschwinden die drei unteren Knorpelradien, und wir sehen auf Uebergangsschnitten, wie deren Enden durch Vorknorpel hindurch kontinuierlich in den Knorpel der Schulterplatte übergehen.

Besondere Aufmerksamkeit verdient der oberste (vorderste) Radius (I); derselbe erschien bislang als ein rundlicher Vorknorpelknopf (Fig. i, Taf. 40). Jetzt verbreitert er sich außerordentlich und seiner äußeren Partie lagern die mächtigen Knochenleisten des Randstrahles auf, an deren Enden sich Flossenmuskulatur ansetzt.

Auf Fig. g (Taf. 40) erscheint der bereits im Stadium 1,5 cm besprochene kleine Knorpelkanal am unteren resp. später inneren Teil des primären Schultergürtels, das Foramen posterius (vergl. p. 465); er entspricht SWINNERTONS Foramen 4. Man sieht deutlich Kanal, Nerv und Blutgefäß zum proximalen Teil der Abduktoren verlaufen. Der Nerv entstammt, wie sich jetzt klar verfolgen läßt, dem großen, auf demselben Schnitt an die Adduktoren tretenden Nervenplexus.

Das Supracleithrum ist auf der zuletzt besprochenen Figur im Verschwinden begriffen; das Cleithrum ist ganz nahe an den knorpeligen Schultergürtel herangerückt.

Sehr lehrreich ist Fig. f (Taf. 40); auf ihr sehen wir den primären Schultergürtel in seiner ganzen Breite getroffen. Deutlich

kann man an ihm zwei Zonen des Knorpels unterscheiden. Die untere (später innere) Partie hat am meisten Zwischensubstanz ausgeschieden. In ihr liegen die Knorpelbildungszellen am weitesten auseinander, sie entspricht dem Coracoid. Die nach innen (oben) gerichtete Wölbung, die wir an ihr (Fig. f *Sp.St.*, Taf. 40) erkennen, bildet den Anfang der Entwicklung des Spangenstückes, auf das wir später noch zurückkommen werden. In kontinuierlichem Uebergang mit dem Coracoid sehen wir das etwas gekrümmte Stück (*sc*), welches sich mit dem Cleithrum verbindet und der Scapula GEGENBAURS entspricht. Es hat zwar auch schon in seiner ganzen Ausdehnung Zwischensubstanz ausgeschieden, die Bildungszellen liegen aber noch viel näher zusammen als im Coracoidteil, so daß man den bestimmten Eindruck gewinnt, es in der Scapula mit einem erheblich jüngeren Gebilde zu tun zu haben als in dem Coracoid.\*

Der konvexen Seite der Grundplatte sitzt der hier aus Vorknorpel bestehende Rest des Radius I in Gestalt eines niedrigen Kegelstumpfes auf, an dessen Spitze das große, den ersten Radius durchbohrende Blutgefäß der Brustflosse quergetroffen erscheint; letzteres wird von einem Nerven begleitet.

Fig. e (Taf. 40) zeigt uns keine wesentlichen Aenderungen; das knorpelige Brustflossenskelett ist ganz geschwunden. Scapula und Coracoid stellen ein einheitliches, nur histologisch unterschiedenes Stück dar. Im unteren Teil des Coracoids erblicken wir einen Blutgefäßkanal, welcher einige Schnitte weiter nach vorn die Knorpelplatte auf der äußeren (später ventralen) Seite durchbohrt. Auf der inneren Seite läßt sich der Kanal bis zu dem auf Fig. g (Taf. 40) abgebildeten Foramen posterius verfolgen.

Fig. d (Taf. 40) zeigt uns das relativ noch kleine Foramen anterius (Scapularloch) mit dem großen zu den Abduktoren tretenden Nerven (SWINNERTON f. n. 1—3). Ein wenig oralwärts von letzterem sehen wir noch eine Oeffnung des Schultergürtels, die nur einem Blutgefäße dient und etwa an der Grenze von Scapula und Coracoid liegt. Wegen ihrer vorderen Lage möchte ich sie Foramen coracoideum nennen. Nach dieser Durchbrechung nimmt der scapulare Teil schnell ab, so daß nur noch der auf Querschnitten runde oder ovale Coracoidfortsatz übrig bleibt. Es folgt nun zunächst eine Lücke zwischen diesem und dem Cleithrum, die sich jedoch nach vorn immer mehr verringert, bis sich beide Teile berühren. An einigen Stellen ist das sie trennende Perichondrium und Periost aufgelöst, so daß die Knochen-

substanz unmittelbar die Knorpelsubstanz berührt, wie Fig. 2 (Taf. 41) zeigt, und man keine scharfe Grenze zwischen den beiden Intercellularsubstanzen ziehen kann.

Diese Berührung der Zwischensubstanzen des Cleithrum und des Coracoidfortsatzes bleibt fast bis an das Ende des letzteren erhalten, hier dringt dann aber wieder trennendes Bindegewebe ein.

Da wir im Stadium 1 cm eine unabhängig vom Knorpel vor sich gehende Bildung des Cleithrum beobachtet haben, müssen wir annehmen, daß die die beiden Substanzen trennenden Schichten, das Perichondrium und das Periost, sekundär verdrängt oder aufgelöst werden.

Die vor Fig. c (Taf. 40) liegenden Schnittbilder, Fig. b und a (Taf. 40), zeigen uns den Coracoidfortsatz in beständiger Abnahme des Umfanges und immer von dem über ihm liegenden Cleithrum begleitet. Letzteres erstreckt sich ein wenig weiter nach vorn als die Coracoidenden, deren mediane Vereinigung in diesem Stadium noch nicht stattfindet.

Die wichtigsten Ergebnisse, welche wir in der Entwicklung des primären Schultergürtel- und Brustflossenskelettes im Stadium 2 cm fanden, sind folgende.

1) Es beginnt die Differenzierung der knorpeligen Radien aus der bis dahin einheitlichen Vorknorpelplatte; und zwar schreitet die Spaltung der Radien von der Peripherie nach innen zu fort.

2) Der Coracoidteil und die sog. Scapula sind deutlich auch histologisch gegeneinander abgegrenzt, letztere ist das jüngere Gebilde.

3) Das Spangenstück beginnt aus der Schulterplatte herauszuwachsen (Fig. f, Taf. 40).

4) Der Processus posticus hat gegen Stadium 1,5 cm bedeutend an Länge zugenommen, desgleichen die Coracoidfortsätze. Eine Vereinigung derselben in der Mediane findet aber noch nicht statt.

Hinsichtlich des sekundären Schultergürtel- und Brustflossenskelettes sind folgende Punkte hervorzuheben.

5) Die knöchernen Flossenstrahlen werden angelegt.

6) Oberhalb und nach außen vom Supracleithrum entsteht das Posttemporale, welches die Verbindung mit dem Schädel übernimmt.

7) Das Cleithrum lehnt sich in zwei Gebieten an den Schultergürtel an, einmal in der Scapularegion und weiter vorn an den Coracoidfortsatz. Hier tritt stellenweise eine Verdrängung oder Auflösung des Perichondrium und des Periostes ein, so daß die



Zwischensubstanzen des Knochens und des Knorpels unmittelbar ineinander übergehen.

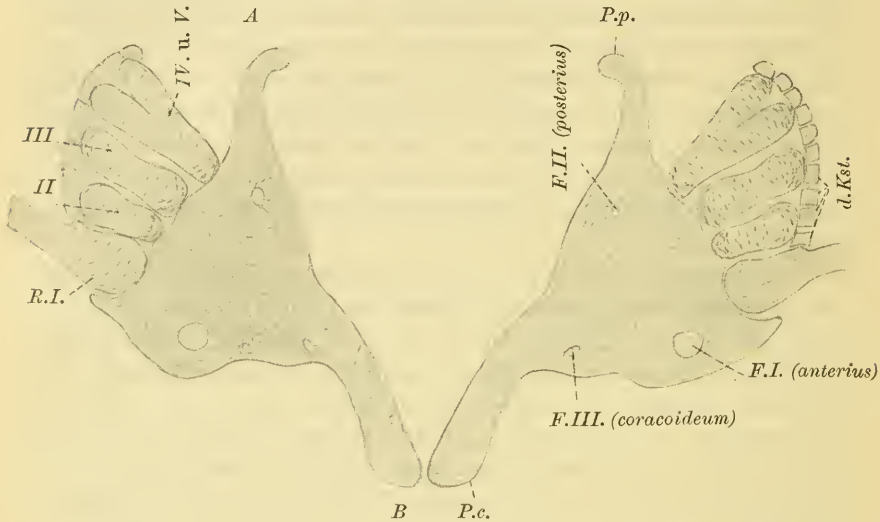
Auch zum Stadium 2 cm wurde ein Plattenmodell des Schultergürtels in 100-facher Vergrößerung angefertigt, das in Fig. 1 a (Taf. 40) von der Außenseite (später Ventralseite), in Fig. 1 b (Taf. 40) von der Innenseite abgebildet wurde. Ein Vergleich mit der Rekonstruktionsfigur im Stadium 1 cm ergibt, daß der Schultergürtel und das Flossenskelett inzwischen große Veränderungen erfahren hat, welche hauptsächlich in der Erwerbung des Processus posticus, der Bildung der Nerven- und Blutgefäßöffnungen und der beginnenden Differenzierung der Radien bestehen. Von letzteren bildet der erste oder Randradius einen mächtigen kugeligen Komplex auf der Ventralseite, während er auf der Dorsalseite schwächer entwickelt ist.

Trotz der großen Abweichungen können wir die Verhältnisse im Stadium 2 cm noch auf die des Stadium 1 cm zurückführen, insofern als die Radienplatte (*R.P.*) und der Coracoidteil (*P.c.*) in beiden Fällen die Hauptteile vorstellen; ferner erkennen wir in beiden Fällen eine nach vorn gerichtete Bucht (*B.*) zwischen Coracoidteil und Extremitätenplatte; der im Stadium 1 cm auf der Außenseite hervortretende Wulst (*K.W.*) bildet ferner wohl die Anlage des späteren Randradius (*R.R.*), da er die entsprechende Lage einnimmt.

#### 4. Stadium. Länge des Tieres 2,4 cm.

Von diesem Stadium, das sich nur wenig vom Stadium 2 cm unterscheidet, gelang es mir, ein brauchbares Mazerationspräparat herzustellen, dessen Verhältnisse Textfig. 2 wiedergibt. Der primäre Schultergürtel ist noch ganz knorpelig und mißt in seiner größten Länge vom Processus posticus-Ende bis zum Ende des Processus coracoideus (A—B) 0,14 cm. Seine Form nähert sich der ausgebildeten besonders dadurch, daß die Coracoidfortsätze sich in der Medianlinie dicht aneinander gelegt haben; die Knorpelenden verschmelzen aber nicht, sondern bleiben durch Mesenchym getrennt. Die Radien waren schon im vorigen Stadium alle 5 sichtbar; hier im Stadium 2,4 cm sehen wir nun unmittelbar an dem Präparat die Größen- und Formverhältnisse derselben. Klar sehen wir, daß der 4. und 5. Radius noch an der Basis und der Mitte ein einheitliches Knorpelstück bilden; ihre Trennung vollzieht sich relativ langsam, denn noch im Stadium 5,3 cm werden sie an der Basis zusammenhängend und erst bei

ca. 8 cm langen Tieren völlig isoliert gefunden. Auch die kleinen, distal von den Radien gelegenen Knorpelstücke sehen wir bereits angelegt; sie bestehen aber noch aus Vorknorpel oder haben erst wenig Zwischensubstanz ausgeschieden. Die Foramina für Nerven und Blutgefäße sehen wir jetzt schön in ihrer Lage zueinander. Von ihnen erhält sich dauernd das Foramen arterius (Scapular-



Textfig. 2. Mazerationspräparat der beiden primären Schultergürtelhälften und der zugehörigen Radien und distalen Knorpelstücke einer 2,4 cm Forelle. 70mal vergr. Wirkl. Länge von  $A-B=1,4$  mm. *F.I, II, III* = Foramen I, II, III. *I, II, III, IV, V* die Radien, *P.p.* Processus posticus, *P.c.* Processus coracoideus, *d.Kst.* distale Knorpelstücke.

loch). Das Foramen posterius, welches gerade unter dem fünften Radius nahe am Ansatz des Processus posticus liegt, erhält sich beim ausgewachsenen Tier nur als eine winzige, leicht zu übersehende Oeffnung, die bisweilen ganz fehlen mag. Die vorderste Oeffnung, die ich als Foramen coracoideum bezeichne und welche nur Blutgefäße führt, verschwindet bei dem später auftretenden Verknöcherungsprozeß gänzlich.

Fremdartig an dem ganzen vorliegenden Gebilde im Vergleich zur ausgebildeten Form erscheint uns aber der nach hinten gerichtete hornförmige Fortsatz, der Processus posticus WIEDERHEIMS (Processus ensiformis DUCRETS). Derselbe ist, wie alle Autoren berichten, ein rein embryonales Gebilde, das bei manchen Teleostern im Vergleich zu den übrigen Teilen des Schultergürtels außerordentlich große Dimensionen annimmt (beim Hecht nach

SWIRSKI, bei *Gasterosteus* nach SWINNERTON), um dann allmählich wieder in der übrigen Schulterplatte zu verschwinden. Die Deutung des rätselhaften Stückes ist auf verschiedenen Wegen versucht worden. SWIRSKI hielt es für das Coracoid und betrachtete es als den ursprünglichsten Teil des Schultergürtels; WIEDERSHEIM weist aber mit Recht darauf hin, daß der Fortsatz seiner Lage und Richtung nach kein Coracoid sein kann; er sieht in ihm eine Neuerwerbung der Teleosteer, da er bei Ganoiden kein Homologon desselben finden kann. SWINNERTON möchte es als Reste des Metapterygiums gelten lassen, einer Auffassung, welcher ich nicht beistimmen kann, einmal, weil das fragliche Stück immer mit der Schulterplatte kontinuierlich verbunden bleibt, und sich auch histologisch nicht von ihr unterscheidet, dann wegen seiner langgestreckten, nach innen konkaven Form, die es in gewissen Stadien zeigt und die, zumal sie frei von Strahlen (Radien) ist, wenig Aehnlichkeit mit einem Metapterygium besitzt.

Es ist also zurzeit noch nicht möglich, den *Processus posticus* auf ein bei Haien oder Ganoiden vorhandenes Skelettstück zurückzuführen, und es bedarf hierzu noch weiterer entwickelungsgeschichtlicher und vergleichend-anatomischer Studien<sup>1)</sup>.

Ich halte es vorläufig noch für das Wahrscheinlichste, daß der *Processus posticus* einen Neuerwerb der Teleosteer vorstellt; und zwar halte ich ihn für einen Auswuchs, der es ermöglicht, daß sich aus der ursprünglich spangenförmigen Schultergürtelanlage eine Platte formt, die das Hauptmerkmal des Teleosteerschultergürtels gegenüber dem der Haie und Störe bildet.

Das Spangenstück und die Deckknochen konnte ich in diesem Stadium nicht behandeln, da ich keine zu diesem gehörige Schnittserie besitze und man auf Flächenpräparaten allein diese Verhältnisse nur unvollkommen studieren kann.

##### 5. Stadium. Tiere von 4—8 cm Länge.

In diesen Stadien läßt sich der Schultergürtel leicht auf die Verhältnisse beim ausgewachsenen Tier zurückführen. Man braucht sich hierzu nur die mit fortschreitender Verknöcherung eintretende Verbreiterung des Spangenstückes und des Coracoides mit seinem Fortsatz zu vergegenwärtigen. Während letzterer früher ein stab-

1) Hinsichtlich der physiologischen Bedeutung des *Processus posticus* fand ich nur, daß er Teilen der Muskulatur eine Ansatzstelle bietet.

förmiges Gebilde von rundlich-ovalem Querschnitt war, bildet er mit dem Coracoid im definitiven Zustand ein kolossal verbreitertes, einer Pflugschar ähnliches Stück, das in seinem unteren und nach hinten gerichteten Teil zahlreiche Durchbrechungen aufweist und nur an seiner vorderen Spitze knorpelig bleibt, wie schon früher gesagt wurde (vergl. die zum Kapitel „Ausgebildeter Schultergürtel“ gehörige Fig. 1, Taf. 41).

Von dem 4 cm langen Tier habe ich die Gestalt des Schultergürtels nach Schnitten durch ein Plattenmodell dargestellt, von welchem uns Fig. 3 (Taf. 41) ein halbschematisches Bild der Dorsalseite gibt. Außerdem zeichnete ich eine Anzahl charakteristischer Querschnitte durch den Schultergürtel und trug deren Lage unter entsprechender Bezeichnung auf der Rekonstruktionsfigur als Linien ein.

Fig. a (Taf. 41) zeigt uns die vorderen Enden der Cleithra in ihrer medianen Verbindung. Sie liegen inmitten der Musculi coracohyoidei eingebettet; nach oben sind sie durch Bindegewebe mit dem Herzbeutel verbunden. Unmittelbar hinter der vordersten Spitze des Cleithrum und diesem eng angeschmiegt zeigen sich Reste des Knorpels des Processus coracoideus des Schultergürtels (Fig. b, Taf. 41). Die Knorpelstücke der beiden Seiten sind durch Bindegewebe verbunden. — Auf Fig. c und d (Taf. 41) sehen wir das Cleithrum vom Coracoidfortsatz abgerückt und der Epidermis genähert. Auf Fig. e (Taf. 41) liegt es bereits mit seiner ganzen Außenseite an der Epidermis und steht nicht mehr mit dem Processus coracoideus in Verbindung. Letzterer enthält aber keinen Knorpel mehr, sondern bildet auf den Schnitten einen knöchernen, im Inneren Blutgefäße und Mark enthaltenden Ring. Da früher der ganze Coracoidfortsatz knorpelig war, so folgt daraus, daß dessen Verknöcherung von hinten nach vorn fortschreitet und daß der im Inneren der Knochenhülse gelegene Knorpel resorbiert wird. Im vorliegenden Stadium (s. Rekonstruktionsfigur) ist noch ungefähr die Hälfte des Fortsatzes knorpelig.

Auf Fig. f (Taf. 41) erscheint wiederum Knorpel in Verbindung mit dem Cleithrum; es gehört dieser zum vordersten Abschnitt der Grundplatte (= Scapula). Letztere verbreitert sich, wenn wir nach rückwärts gehen, schnell und tritt auf Fig. g (Taf. 41) bereits mit dem knöchernen Coracoid in Verbindung.

Etwas weiter hinten sehen wir, auf Fig. h (Taf. 41), das Foramen anterius (Scapularloch) mit durchtretendem Nerv; in Fig. i (Taf. 41) ist dasselbe wiederum geschlossen und wir sehen außer-



dem, daß die Schulterplatte hinter dem Loch durch knöcherne Platten verstärkt ist; diese Verknöcherung ist wahrscheinlich eine Anpassung an den durch den ersten Radius auf die Platte ausgeübten Druck.

Ferner verdient das Spangenstück unsere Beachtung; es besteht in seinem basalen Teil aus einem nach außen und oben gerichteten, dicken, knorpeligen Fortsatz der Schulterplatte, welcher nach oben zu in einen Knochen übergeht, welcher letzterer wiederum mit dem Cleithrum zusammenhängt. Ursprünglich ist das ganze Spangenstück knorpelig angelegt. Wie aus den Arbeiten von WIEDERSHEIM, HALLER und SWINNERTON hervorgeht, bildet es einen knorpeligen Bogen, dessen stärkeres inneres Ende sich am längsten knorpelig erhält, während das von dem äußeren Teil der Scapula ausgehende schwächere Stück frühzeitig vom Cleithrum her verknöchert, welche Verknöcherung sich dann auch auf den übrigen Teil des Stückes ausbreitet. Das Spangenstück stellt eine festere Verbindung der Scapularplatte mit dem Cleithrum her, andererseits dient es, wie die Fig. i, k, l (Taf. 41) zeigen, der Flossenmuskulatur zum Ansatz, welche sich von allen Seiten her an dasselbe ansetzt.

Ich gehe nunmehr zum Studium der Radien und der nach außen vor diesen liegenden kleinen Knorpelstücke über; hierzu verwandte ich Präparate in toto und Flachschnitte durch die Brustflosse einer etwas älteren 5,3 cm langen Forelle, welche aber in den zu untersuchenden Verhältnissen keine erheblichen Abweichungen gegen das Stadium 4 cm aufweist.

Flachschnitte wurden benutzt, weil dieselben eine bessere Uebersicht über die vor den Radien liegenden kleinen Knorpelstücke gewähren.

Was den Bau und die Gelenkverbindung des 1. (Knorpelradius) Radius betrifft, so zeigt derselbe große Kompliziertheit. Zunächst erkennt man ganz im allgemeinen aus den Schnittbildern, daß er aus einem Knorpelkern besteht, der von der basalen Knochenmasse des ersten Flossenstrahles fast ganz eingehüllt ist, so daß nur an den Artikulationsstellen etwas Knorpel frei bleibt. Der Knorpelkern erscheint nur in seinem ventralen Teil auf den Flachschnitten als eine zusammenhängende Masse (Fig. o und p, Taf. 41), auf höher gelegenen Schnitten finden wir (Fig. m und n, Taf. 41) drei isoliert getroffene Stücke, welche sich freilich weiter oben wieder vereinigen und somit eine Durchbrechung bilden. Eines von den drei Stücken, das kleinste, bildet einen nach dem ersten

Flossenstrahl gerichteten Fortsatz. Die beiden anderen annähernd gleich großen Stücke bilden, wie Fig. m und 4 (Taf. 41) veranschaulichen, die kontinuierliche Fortsetzung der distalen Knorpelstücke, so daß man versucht sein könnte, sie für diesen gleichwertige Stücke zu halten, welche erst sekundär mit dem Hauptknorpel des 1. Radius verschmolzen sind.

An jener Stelle, wo die drei vorhin besprochenen Knorpelstücke verschmelzen, sehen wir (Fig. n, Taf. 41) eine Oeffnung, welche das große, an der Basis der Flossenstrahlen verlaufende Blutgefäß und einen dieses begleitenden Nerven enthält. Das innere der beiden gleichartigen, zuletzt erwähnten Stücke artikuliert in der Höhlung des ersten kleinen Knorpelstückes der distalen Knorpelreihe. Dieses Verhältnis fand ich auch beim jugendlichen Weißfisch (Fig. 5, Taf. 41) wieder.

Der im Vorhergesagten beschriebene Knorpelkern des 1. Radius wird nun, wie erwähnt, durch den ersten Knochenstrahl fast ganz eingehüllt, so daß nur an den Gelenken Knorpel sichtbar bleibt. In betreff der Morphologie des ersten Flossenstrahles wäre noch ein großer dorsaler Fortsatz desselben zu erwähnen, welcher auf den 2. Radius übergreift und auf denselben, wenn die Flosse vorwärts geführt wird, einen Druck ausübt. Aehnliche Verhältnisse finden wir bei Siluriden, deren Flossen- und Schultergürtelbau auch sonst dem der Salmoniden nahesteht, wieder, ich verweise auf GEGENBAURS Abbildungen der Brustflosse von *Silurus glanis* und *Pimelodon* (Fig. 8 u. 9, Taf. 8, „Unters.“ etc., Heft 2).

Hinsichtlich der Artikulation des 1. Radius mit dem primären Schultergürtel ist auffallend, daß derselbe nicht wie die übrigen Radien durch ein konvexes Ende sich der Schulterplatte anschließt, sondern dieselbe ein wenig von oben, sehr weit aber von unten her übergreift.

Wie schon erwähnt wurde, verknöchert die Scapula frühzeitig an der Artikulationsstelle mit dem 1. Radius infolge des starken Druckes, den sie hier auszuhalten hat. Die Verknöcherung erstreckt sich bis zur Artikulationsstelle des 2. Radius und von der Peripherie der Schulterplatte nach dem großen Nervenloch zu, wie die halbschematische Rekonstruktionsfigur zum Stadium 4 cm zeigt. Im Artikulationsgebiet der Radien III—V bleibt die Schulterplatte in diesem Stadium noch von Verknöcherung frei.

Beim Weißfisch weicht die Artikulation des 1. Radius mit dem Schultergürtel insofern von den soeben besprochenen Verhältnissen ab, als bei ihm der 1. Radius mit seiner konkaven

Endfläche auf einem vorspringenden Zapfen der Scapula artikuliert, so daß wir es hier mit einem Kugelgelenk zu tun haben.

Bezüglich der übrigen 4 Radien ergibt sich folgendes. Im Stadium 4 cm ist die Verknöcherung an den Radien III und IV schon ziemlich weit fortgeschritten, während sie beim Radius II soeben erst begann und Radius V noch ganz knorpelig ist. Im Stadium 5,3 cm sehen wir alle Radien in ihren mittleren Partien schon stark ver-



Textfig. 3. Ein Knorpelschaltstück zwischen dem 3. und 4. distalen Knorpelstück bei einer 5,3 cm langen Forelle. *d.Kst.* distales Knorpelstück. Zeiß Obj. D, Ok. 4, T. 0, Abbe.

knöchert und nur noch die Enden knorpelig. Beachtenswert bleibt, daß die Radien IV und V an ihrer Basis in diesem späten Stadium (5,3 cm) noch eine zusammenhängende Knorpelmasse bilden, eine Tatsache, die man zugunsten einer Auffassung des 5. Radius als Metapterygium gedeutet hat<sup>1)</sup>.

Ich wende mich nun zu den kleinen Knorpelstücken, welche distalwärts von den Radien liegen. Ihre Zahl beträgt bei der Forelle meist 10. Sie nehmen vom 1. zum 5. Radius allmählich an Höhe ab; nach dem 5. Radius zu gewinnen sie an Breite. Das innerste Stück ist gewöhnlich das breiteste und trägt mehrere Flossenstrahlen. Das äußerste bietet bei Salmoniden und bei Weißfischen (ob bei allen Cyprinoiden, habe ich nicht untersucht) dem Knorpelfortsatz des 1. Radius eine Gelenkgrube.

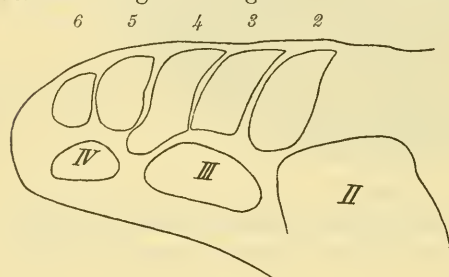
Die Anzahl der Knorpelstücke steht offenbar nicht in einer

1) Ich erinnere an die Radien der Brustflosse des *Lepidosteus* (GEGENBAURS *Unters.* II, Fig. 5, Taf. 8), bei welcher an der Basis des längsten inneren Radius noch 2 kürzere Radien hängen.

gesetzmäßigen Beziehung zu der Zahl der Flossenstrahlen. Bei relativ nahestehenden Formen, wie Forelle und Weißfisch, finden wir folgendes Verhältnis: Bei der Forelle kommen auf 4 Radien 10 Knorpelstücke und 13 Flossenstrahlen, beim Weißfisch auf 4 Radien 7 Knorpelstücke und 16 Flossenstrahlen usw.

Bisweilen findet man zwischen den regelrechten Knorpelstücken Schaltstücke oder man findet auch Fortsätze der Knorpelstücke. Textfig. 3 zeigt uns ein zwischen den Vorderenden des 3. und 4. Knorpelstückes liegendes Schaltstück, welches seine Selbständigkeit durch das es allseitig umhüllende Perichondrium zu erkennen gibt. Textfig. 4 zeigt uns einen Fortsatz des 4. Knorpelstückes, welcher in die Lücke zwischen den 3. und 4. Radius eindringt.

Ueber die Anlage und das Wachstum der Knorpelstücke mache ich noch folgende Angaben. Ihre Bildung erfolgt aus dem äußersten



Textfig. 4. Fortsatz des 4. distalen Knorpelstückes zwischen 3. und 4. Radius. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. 16 Abbe.

Randteil der Extremitätenplatte bei etwa 2,4 cm langen Forellen, sie besitzen hier schon annähernd die definitive Form, bestehen aber meist noch aus Vorknorpel (Textfig. 2). Zum Vergleich des Wachstums der Knorpelstücke habe ich die Fig. 6 a u. b (Taf. 41) gegeben, welche unter derselben Vergröße-

rung die beiden ersten Knorpelstücke eines 3,4 cm langen und eines 25 cm langen, also annähernd ausgewachsenen Tieres zeigen. Irgendwelche Verknöcherung der Stücke konnte ich in letzterem Stadium nicht nachweisen und wahrscheinlich bleiben dieselben dauernd knorpelig, was man auch aus ihrer Funktion, Gelenkpolster für die Flossenstrahlen abzugeben, erwarten darf.

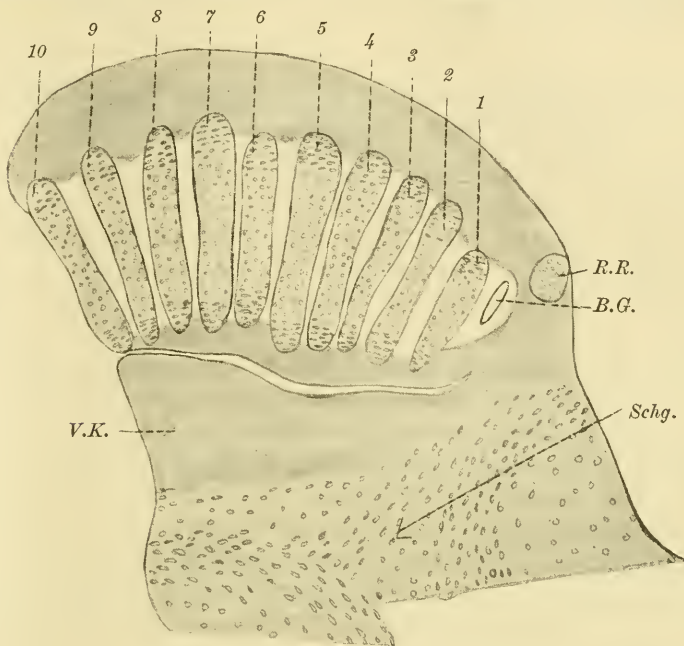
Ich teile nun noch einige Beobachtungen über die Radien und distalen Knorpelstücke mit, welche ich an anderen Teleostern machte.

Bei *Syngnathus*, welcher eine annähernd symmetrische Brustflosse besitzt, fand ich jeden Flossenstrahl auf einer Knorpelkugel sitzend.

Beim Aal (*Anguilla vulg.*), welcher ebenfalls eine annähernd symmetrische Brustflosse besitzt, ist zwar keine nähere Beziehung zwischen Flossenstrahlen und distalen Stücken zu erkennen, aber es



ist die vermehrte Zahl der Radien bemerkenswert. Wir finden beim Aal 8 oder 9 Radien, ja bei einem jungen Aal fand ich sogar 11 Radien, wenn man den hypothetischen Randradius mitzählt (Textfig. 5), während sonst bei Teleosteen 5 Radien das



Textfig. 5. Mazerationspräparat von der linken Brustflosse eines 7 cm langen Aales. 1—10 Radien. R.R. Randradius, B.G. Blutgefäß, Schg. Schultergürtel, V.K. Vorknorpel. Zeiß Obj. A, Ok. 4, T. 16, Abbe.

Maximum bilden<sup>1)</sup>. Außerdem ist sehr interessant und bisher noch nicht genügend beachtet, daß die Radien beim Aal nicht unmittelbar mit dem Schultergürtel artikulieren, sondern in einer eigentümlichen Vorknorpelmasse endigen, welche ihrerseits an den Schultergürtel anschließt. Ob es sich hier um Reste des GEGENBAURschen Metapterygium handelt, wie wir sie bei *Amia* finden oder ob wir

1) Außer beim Aal wurden meines Wissens bei Teleosteen nur noch bei *Gymnotus electricus* durch SAGEMEHL (18) mehr als 5 Radien, nämlich 8, konstatiert. In GEGENBAURs Vergl. Anatomie, Bd. I, 1898, p. 512 finden wir die SAGEMEHLsche Abbildung als zu „Malapterurus“ *electricus* gehörig bezeichnet, und auch in dem nebenstehenden Text wird gesagt, daß es sich um die Gruppe der Siluroiden handelt. So ist durch die Namensverwechslung eine falsche Deutung der Verhältnisse entstanden.

Reste der Knorpelplatte von *Polypterus* vor uns haben, wage ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls zeigt das Brustflossenskelett des Aales nahe Beziehungen zu den Ganoiden, und ich hoffe Gelegenheit zu finden, diese Verhältnisse näher auch entwicklungsgeschichtlich später zu untersuchen.

### Ueber die Entwicklung der Flossenstrahlen und der sog. Hornfäden in der Brustflosse der Forelle.

Während ich die Bildung des Schultergürtels bei der Forelle verfolgte, bearbeitete Herr E. BROHL auf Anregung von Herrn Prof. H. E. ZIEGLER im hiesigen Institut die Entwicklung der Hornfäden und der Flossenstrahlen, zu welcher Arbeit das von mir fixierte Material benutzt wurde. BROHLS Untersuchungen schließen sich an diejenigen von HARRISON an. Beide Autoren richteten mehr aus technischen Gründen ihr Hauptaugenmerk auf die unpaaren Flossen. Es schien mir daher wichtig zu sein, die entsprechenden Vorgänge bei der Brustflosse genauer ins Auge zu fassen, wozu meine Präparate gute Gelegenheit boten.

Die Ausscheidung von Knochensubstanz zur Bildung der Flossenstrahlen beginnt bei etwa 1,7 cm langen Forellen; meine nachfolgenden Untersuchungen sind an 7  $\mu$  dicken Querschnitten durch 2 cm lange Tiere gemacht, an denen man alle charakteristischen Stadien der Bildung der Flossenstrahlen findet; in der Spitze der Extremitätenfalte trifft man nämlich die jüngsten, nach der Basis zu die älteren Anlagen. Ganz im allgemeinen möchte ich noch unter Hinweis auf die Figuren n und m (Taf. 40) bemerken, daß die Flossenstrahlen als paarige, sich gegenüberliegende, nach außen schwach konvexe Knochenstäbchen angelegt werden. In der Mitte zwischen je zwei Paaren solcher Stäbchen verläuft immer ein Blutgefäß, welches ein Seitenzweig des großen, an der Basis der Flossenstrahlen verlaufenden Gefäßes ist.

Fig. 7 (Taf. 41) zeigt uns eine ganz junge Anlage zur Bildung der Flossenstrahlen, in welcher noch keine Knochensubstanz ausgeschieden ist. Wir erkennen zwei sich gegenüberliegende, der Epidermis zugewandte, epithelartig angeordnete Reihen von Mesenchymzellen (*ob*), welche Reihen in ihrer Mitte etwas gegen die Epidermis hervorgewölbt sind, während letztere eine entsprechende Vertiefung aufweist. Diese Vertiefung kommt dadurch zustande, daß an der betreffenden Stelle weniger, flachere und protoplasmaärmere Zellen liegen als in den Nachbargebieten, in

denen die Epidermis 3—4-schichtig ist und aus großen, meist kubischen, plasmareichen Zellen besteht; diese Verhältnisse zeigt besonders deutlich die Fig. 8 (Taf. 41).

Die Epidermis ist von dem unter ihr liegenden Mesenchym durch eine Basalmembran scharf abgegrenzt; von dieser ist nun eine Besonderheit zu erwähnen. Sie haftet nämlich fest an dem Osteoblastenlager und auch später an der von diesem ausgeschiedenen Knochensubstanz, wie auf den Figg. 7—10 (Taf. 41) dargestellt wurde, während sie in den Strecken zwischen je zwei Flossenstrahlen an der Epidermis haftet. Infolge hiervon geschieht es leicht, daß auf Querschnitten an jenen Stellen, wo die Befestigung der Membran an der Epidermis in die am Osteoblastenlager übergeht, ein künstlicher Spalt entsteht, der sich am anderen Ende des Osteoblastenlagers wieder schließt; ich verweise auf Fig. 7—10 *K.H.* (Taf. 41).

Ich bespreche nun die Weiterentwicklung der Flossenstrahlen. Fig. 8 (Taf. 41) zeigt uns, daß die Osteoblasten nach der Epidermis hin Knochensubstanz in Form einer zarten Lamelle ausgeschieden haben; letzterer liegt nach außen zu die Basalmembran fest an.

Wir haben es also hier zunächst mit einer einseitigen Abscheidung von Knochensubstanz zu tun, und ich vermag nicht zu sagen, ob diese Art der Knochenbildung bei anderen Hautknochen vorkommt; bei der Bildung der Schultergürteldeckknochen findet eine allseitige Abscheidung von Knochensubstanz statt. Im übrigen ist aber in der Struktur kein Unterschied zwischen den in der Anlage verschiedenen Gebilden zu finden.

Die Osteoblasten sind auf Fig. 8 (Taf. 41) erheblich kleiner gegen die in Fig. 7 (Taf. 41) geworden, wobei man noch berücksichtigen muß, daß Fig. 8 (Taf. 41) stärker vergrößert als Fig. 7 (Taf. 41) dargestellt wurde, und man kann auch weiterhin auf Fig. 9 und 10 (Taf. 41) mit der Weiterentwicklung des Flossenstrahles eine kontinuierliche Volumabnahme der Osteoblasten konstatieren.

Auf Fig. 8 (Taf. 41) sehen wir also nur eine einseitige Abscheidung von Knochensubstanz; auf späteren Stadien hingegen findet man auch auf der äußeren Seite an der Epidermis Osteoblasten liegen, welche, wie Fig. 10 (Taf. 41) lehrt, in ihrer Form und Größe ganz mit denen auf der Innenseite übereinstimmen.

Es entsteht nun die Frage, wie gelangen die Osteoblasten auf die Außenseite der Knochenlamelle, wo doch früher die Basal-

membran sich eng an diese anschmiegte; durchdringen die Osteoblasten die Basalmembran oder bilden sich gar Epidermiszellen zu Osteoblasten um? Die auf Fig. 9 (Taf. 41) abgebildeten Verhältnisse bringen uns der Beantwortung dieser Frage etwas näher. Wir sehen hier, wie von dem proximalen Ende der Flossenstrahlanlage her Osteoblasten vordringen und sich der äußeren Seite der Knochenlamelle anlegen. Es geht mit Deutlichkeit aus dem Bilde hervor, daß die letzteren keine eingewanderten Epidermiszellen sind, sondern aus dem proximalen Osteoblastenlager der Flossenstrahlanlage stammen; das zeigt die Form und Größe der Zellen sowie ihr kontinuierlicher Zug aus dem proximalen Osteoblastenlager. Ob die der Flossenstrahlanlage anliegenden Epidermiszellen bei der Bildung der Knochensubstanz eine Rolle spielen, ist schwer zu sagen. Wie schon oben erwähnt wurde, sind die Epidermiszellen in diesem Gebiet flacher und protoplasmaärmer als in den Nachbargebieten. Ob dies aber rein mechanisch durch den Druck der sich hervorbölbenden Flossenstrahlanlage und die dadurch hervorgerufene Spannung in der Epidermis bewirkt wird, oder ob die Epidermiszellen durch Osmose Stoffe nach innen zu abscheiden, vermag ich nicht anzugeben.

Sicher ist aber, daß die Epidermiszellen hier nicht aus ihrem Verbands ausschneiden.

Wie die Osteoblasten im proximalen Teil der Flossenstrahlanlage auf die Außenseite der Knochenlamelle gelangen, vermag ich mir vorläufig nicht anders zu erklären als durch die Annahme, daß die Basalmembran an der Knochenlamelle teilweise resorbiert wird (Fig. 9, Taf. 41), und daß dadurch den Osteoblasten Zutritt auf die äußere Seite der Knochenlamelle ermöglicht wird.

Aus den Fig. 9 und 10 (Taf. 41) geht nämlich hervor, daß die Basalmembran später nur noch an den Enden der Flossenstrahlanlagen deutlich erscheint und in diese übergeht, während ich sie nicht mehr an der ganzen Außenseite der Knochenspangen erkennen konnte, wie früher.

Aus meiner Darstellung ergibt sich, daß ich für die Entstehung der Flossenstrahlen in der Brustflosse die Beobachtungen bestätigen kann, welche BROHL bei der Schwanzflosse gemacht hat.

Nachdem ich die Bildung der Flossenstrahlen in ihren Hauptzügen beschrieben habe, möchte ich noch kurz unter Zugrundelegung der Fig. 7—10 (Taf. 41) auf die sog. Hornfäden (Elastoidinfäden nach BROHL) eingehen.



Wie aus Fig. 7 hervorgeht, liegen dieselben meist unmittelbar unter der Osteoblastenschicht, bisweilen in einem Hohlraum, welcher von Mesenchymzellen, wahrscheinlich den Substanzvermehrern der Hornfäden, umgeben ist. Sie liegen oft dicht perlschnurartig nebeneinander, und mir schien öfter, als ob sie durch feine Fortsätze verbunden seien; an anderen Stellen liegen sie wieder weiter auseinander. Außerhalb der Osteoblastenlage liegen sie dicht an der Epidermis und dies ist auch das ursprüngliche Verhalten aller Hornfäden, wie HARRISON schon fand. Bei 1,5 und 1,65 cm langen Tieren fand ich sehr feine quergetroffene Hornfäden in einer kontinuierlichen Reihe an der Epidermis liegend, ganz ebenso, wie sie in der Brustflosse junger Haie von E. BROHL abgebildet wurden; sie liegen hier wie dort ganz dicht aneinandergedrängt, viel dichter als HARRISON sie in seiner Fig. 13 darstellt.

Später, bei etwa 1,75 cm langen Forellen, sehen wir, wie sich an manchen Stellen Mesenchymzellen zwischen Epidermis und Hornfäden, diese in das Innere abdrängend, einschieben; diese einwandernden, epithelartig angeordneten Mesenchymzellen sind es, von welchen die oben beschriebene erste Anlage der Flossenstrahlen ausgeht.

Bevor die Flossenstrahlen angelegt werden, mithin bei Tieren, die kürzer als 1,7 cm sind, enthält die Brustflosse als periphere Stützelemente nur Hornfäden und steht daher der Haifischflosse nahe, bei weiterem Wachstum werden diese dann mehr und mehr durch die Flossenstrahlen verdrängt und erhalten sich nur noch im äußersten Teile der Flosse. Den Einschmelzungsprozeß von Hornfäden in die Flossenstrahlen, wie ihn BROHL bei der Schwanzflosse stellenweise beobachtete, habe ich bei der Brustflosse nicht verfolgt. Im übrigen passen meine Beobachtungen vollkommen zu denjenigen von HARRISON und von BROHL.

Jena, Zoologisches Institut, März 1909.

### Literaturverzeichnis.

- 1) BALFOUR, F. M., A monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878.
- 2) BOYER, E. R., The Mesoderm in Teleosts etc. Bull. of the Museum of Comp. Zool. Harv. Univ., Vol. XXIII, 1892, No. 2.
- 3) BRUCH, C., Vergl. osteol. Mitt. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XI, 1862.
- 4) BRAUS, HERMANN, Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. Aus SEMON, Zool. Forschungsreisen, letztes Kapitel, 1900.
- 5) CORNING, H. K., Ueber die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleosteer. Morph. Jahrb., Bd. XXII, Heft 1.
- 6) DERJUGIN, K., Die Entwicklung der Brustflosse und des Schultergürtels bei *Exocoetus volitans*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCI, 1908.
- 7) DUCRET, E., Contribution à l'étude du développement des membres pairs et impairs des Poissons Téléostéens. Lausanne 1894.
- 8) GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. II, 1865.
- 9) — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I, 1898.
- 10) HALLER, B., Ueber den Schultergürtel der Teleosteer. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, Bd. LXVII, 1905.
- 11) HARRISON, R. G., Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleosteer. Arch. f. mikrosk. Anatomie, 1895.
- 12) — Ueber die Entwicklung der nicht knorpelig vorgebildeten Skeletteile in den Flossen der Teleosteer. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XLII.
- 13) KOPSCH, FR., Die Entwicklung der äußeren Form des Forellenembryo. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. LI, 1897.
- 14) MOLLIER, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Das Ichthyopterygium. Anat. Hefte, Bd. III, 1893.
- 15) — Die Entwicklung der paarigen Flossen des Störs. Anat. Hefte von MERKEL und BONNET, 1897.
- 16) PARKER, W. K., A monograph of the structure and development of the Shouldergirdle and Sternum. London 1868.
- 17) v. RAUTENFELD, Morphologische Untersuchungen über das Skelett der hinteren Gliedmaßen von Ganoiden und Teleosteern. Inaug.-Diss. DORPAT, 1882.
- 18) SAGEMEHL, M., Beiträge zur vergl. Anatomie der Fische III. Morph. Jahrb., Bd. X, 1885.
- 19) SWINNERTON, H. H., A contribution to the morphology and development of the Pectoral Skeleton of Teleosteans. Quart. Journ. of Microsc. Science, Vol. II, 1906.

- 20) SWIRSKI, G., Untersuchungen über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skeletts der Brustflosse des Hechts. Inaug.-Diss. DORPAT, 1880.
  - 21) v. SZILY, AUREL, Histiogenetische Untersuchungen. I. Teil. Anat. Hefte 1907, Heft 100.
  - 21a) — Die einleitenden Vorgänge zur Bildung der knöchernen Flossenstrahlen in der Schwanzflosse bei der Forelle. Anat. Anz., Bd. XXXI, 1907.
  - 22) WIEDERSHEIM, R., Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.
  - 23) — Grundriß der vergl. Anatomie der Wirbeltiere, 4. Aufl. 1898, 7. Aufl. 1909.
  - 24) ZIEGLER, H. E., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena 1902.
  - 25) — Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. XXX, 1887.
  - 26) — Die embryonale Entwicklung von *Salmo Salar*. Inaug.-Diss. Freiburg i/Br., 1882.
  - 27) — Die sog. Hornfäden der Selachier und die Flossenstrahlen der Knochenfische. Zool. Anz., Bd. XXXIII, No. 22/23, p. 721—727.
-

### Erklärung der Tafelfiguren.

#### Verzeichnis der Abkürzungen.

<i>A.St.</i> Arterienstiel	<i>K.W.</i> Knorpelwulst
<i>B.</i> Bucht	<i>A.L.</i> äußere } Knochenlamelle des
<i>B.G.</i> Blutgefäß	<i>I.L.</i> innere } Coracoids
<i>B.m.</i> Basalmembran	<i>M.</i> Muskel
<i>B.S.</i> Blutsinus	<i>M.Abd.</i> Musc. abductor
<i>C.</i> Coracoid	<i>M.Add.</i> Musc. adductor
<i>Cl.</i> Cleithrum	<i>Mes.</i> Mesenchym
<i>d.Kst.</i> distale Knorpelstücke	<i>N.</i> Nerv
<i>Ep.</i> Epidermis	<i>Ob.</i> Osteoblasten
<i>E.P.</i> Extremitätenplatte	<i>Pr.p.</i> Processus posticus
<i>F.</i> Flossenstrahl	<i>Pr.c.</i> Processus coracoideus
<i>F.A.</i> Flossenstrahlanlage	<i>Pt.</i> Posttemporale
<i>F.a.</i> Foramen anterius ( <i>F.I</i> ), Scapularloch	<i>R.</i> Radius
<i>F.p.</i> Foramen posterius ( <i>F.II</i> )	<i>R.P.</i> Radienplatte
<i>F.c.</i> Foramen coracoideum ( <i>F.III</i> )	<i>R.R.</i> Randradius
<i>G.</i> Ganglion	<i>S.</i> Sehne
<i>G.P.</i> Grundplatte	<i>Sc.</i> Scapula
<i>H.</i> Herz	<i>Sch.g.</i> Schultergürtel
<i>Hf.</i> Hornfäden	<i>Sch.a</i> Schultergürtelanlage
<i>K.B.</i> Knorpelbogen	<i>S.Cl.</i> Supracleithrum
<i>K.G.</i> Kiemengefäß	<i>Sp.St.</i> Spangenstück
<i>K.H.</i> künstliche Höhlung	<i>Zb.</i> Zungenbein

#### Tafel 39.

Alle Figuren auf  $\frac{2}{3}$  verkl. Die Farben haben folgende Bedeutung. Knorpel (im Stadium 1 cm auch Vorknorpel) blau; Muskel: rot; Knochen: gelb; undifferenziertes Bindegewebe: hellgrau; Ektoderm: dunkelgrau.

Fig. a—g. Querschnittsbilder durch die rechte Schulter- und Brustflossenanlage einer 1-cm-Forelle, von vorn nach hinten fortschreitend. Zeiß Obj. A, Ok. 4, T. 16, Abbe.

Fig. a'—i'. Querschnittsbilder durch den rechten Schultergürtel und die Brustflosse einer 1,5-cm-Forelle, von vorn nach hinten fortschreitend. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. 0, Abbe.



Fig. 1. Ansicht der linken Schultergürtel- und knorpeligen Brustflossenskelettanlage einer 1-cm-Forelle von außen, dargestellt nach einem 100mal vergr. Plattenmodell.

Fig. 2. Maßstab der Ausdehnung des Schultergürtels einer 1,5-cm-Forelle.

## Tafel 40.

Knorpel: blau; Knochen: gelb; Muskel: rot; undifferenziertes Bindegewebe: hellgrau; Ektoderm: dunkelgrau.

Fig. a—n. Querschnittsbilder durch die Schultergürtel- und Brustflossenanlage einer 2-cm-Forelle, von vorn nach hinten fortschreitend. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. O, Abbe.

Fig. 1 a u. b. Rekonstruktionsfiguren des linken Schultergürtels einer 2 cm langen Forelle, nach einem ca. 100-fach vergr. Plattenmodell gezeichnet. a) Außenseite (= Ventralseite), b) Innenseite (= Dorsalseite).

## Tafel 41.

Alle Figuren auf  $\frac{1}{2}$  verkl. Die Farbenbezeichnung ist dieselbe wie in Taf. 36, nur wurden in Fig. 7—10 statt des fehlenden Knorpels die Hornfäden blau dargestellt.

Fig. a—l. Querschnittsbilder durch den rechten Schultergürtel einer 4-cm-Forelle, von vorn nach hinten fortschreitend. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. O, Abbe.

Fig. m—p. Flachschnitte durch die Brustflosse einer 5,3-cm-Forelle, von oben nach unten fortschreitend. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. O, Abbe.

Fig. 1. Rechter Schultergürtel mit Brustflossenskelett eines ausgewachsenen Lachses, von oben und innen gesehen. 2mal vergr.

Fig. 2. Die Berührung der Zwischensubstanzen des Coracoidfortsatzes und des Cleithrums bei einer 2-cm-Forelle. Zeiß homog. Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, Abbe.

Fig. 3. Halbschematische Rekonstruktionsfigur des rechten Schultergürtel- und Brustflossenskelettes einer 4-cm-Forelle nach einem ca. 65mal vergr. Plattenmodell. Ansicht von oben. Die zu dieser Figur gehörigen Schnitte a—l derselben Tafel wurden durch gleichbezeichnete Linien eingetragen.

Fig. 4. Brustflossenskelett einer 8-cm-Forelle. I, II etc. Radien. 1, 2, 3 distale Knorpelstücke. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. O, Abbe.

Fig. 5. Ein nach 4 Schnitten kombiniertes Bild vom Schultergürtel und knorpeligen Brustflossenskelett eines 3,7-cm-Weißfisches. Linker Schultergürtel von oben. Bezeichnung wie in Fig. 4. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. O, Abbe.

Fig. 6. Die beiden ersten Knorpelstücke der distalen Reihe. a) bei einer 2,5-cm-, b) bei einer 3,4-cm-Forelle. Zeiß Obj. A, Ok. 2, T. O, Abbe.

Fig. 7. Querschnitt von  $7\ \mu$  Dicke durch die Brustflosse einer 2 cm langen Forelle, das primäre Osteoblastenlager eines Flossenstrahles und die Hornfäden zeigend. Zeiß Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 2, T. 16, Abbe.

Fig. 8. Ein Bezirk des gleichen Querschnittes, auf dem die vom Osteoblastenlager der Flossenstrahlen ausgeschiedene Knochen- substanz sichtbar wird.

Fig. 9. Querschnitt derselben Serie. Vom proximalen Osteo- blastenlager der Flossenstrahlanlage dringen Osteoblasten auf die äußere Seite derselben vor.

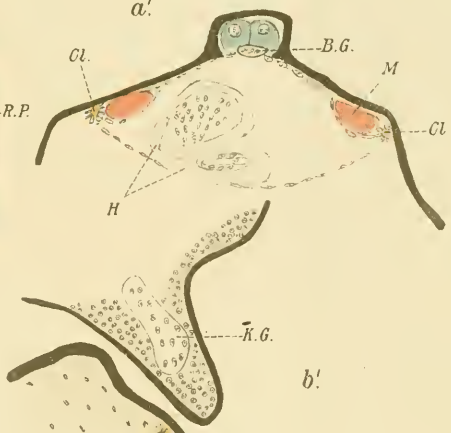
Fig. 10. Die Knochenlamelle des Flossenstrahles ringsum von Osteoblasten umgeben. Fig. 8—10 Zeiß Oel.-Imm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, T. 16.

g.

Fig. 1.



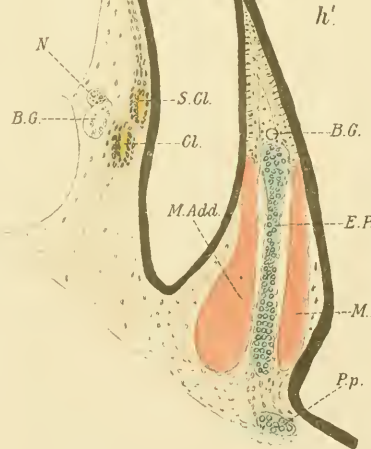
a'



b'



h'



i'

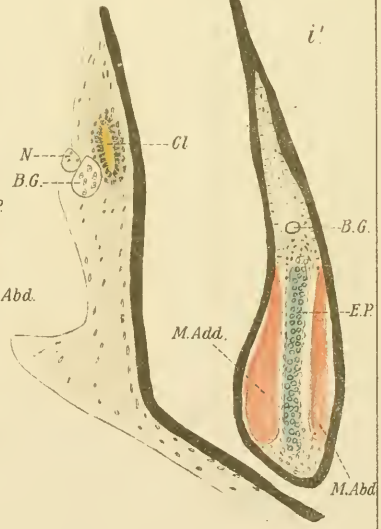


Fig. 2.

f' g' h' i' | A

100 fach vergrößert.







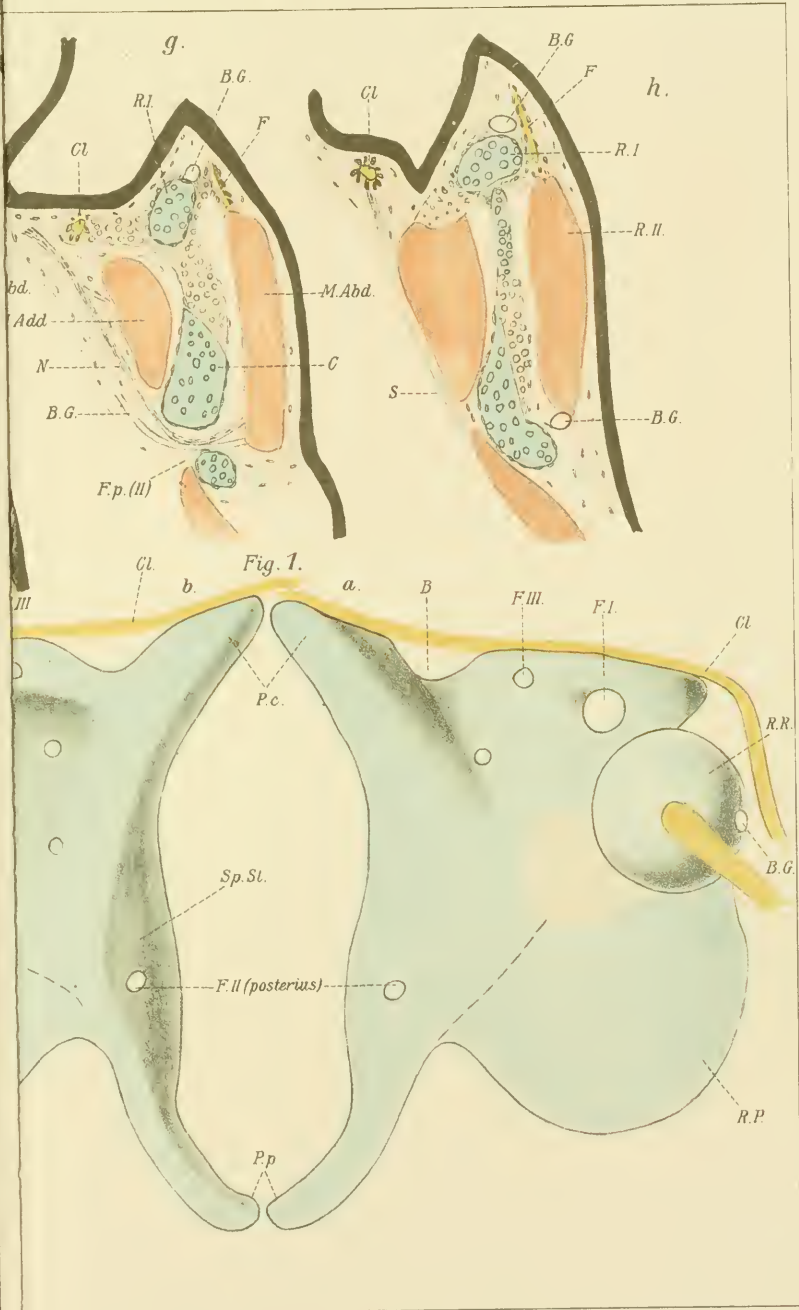
Maßstab für den Schultergürtel Stadium 1,5 cm. 100 fach vergrößert.

R Vogel gsz.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

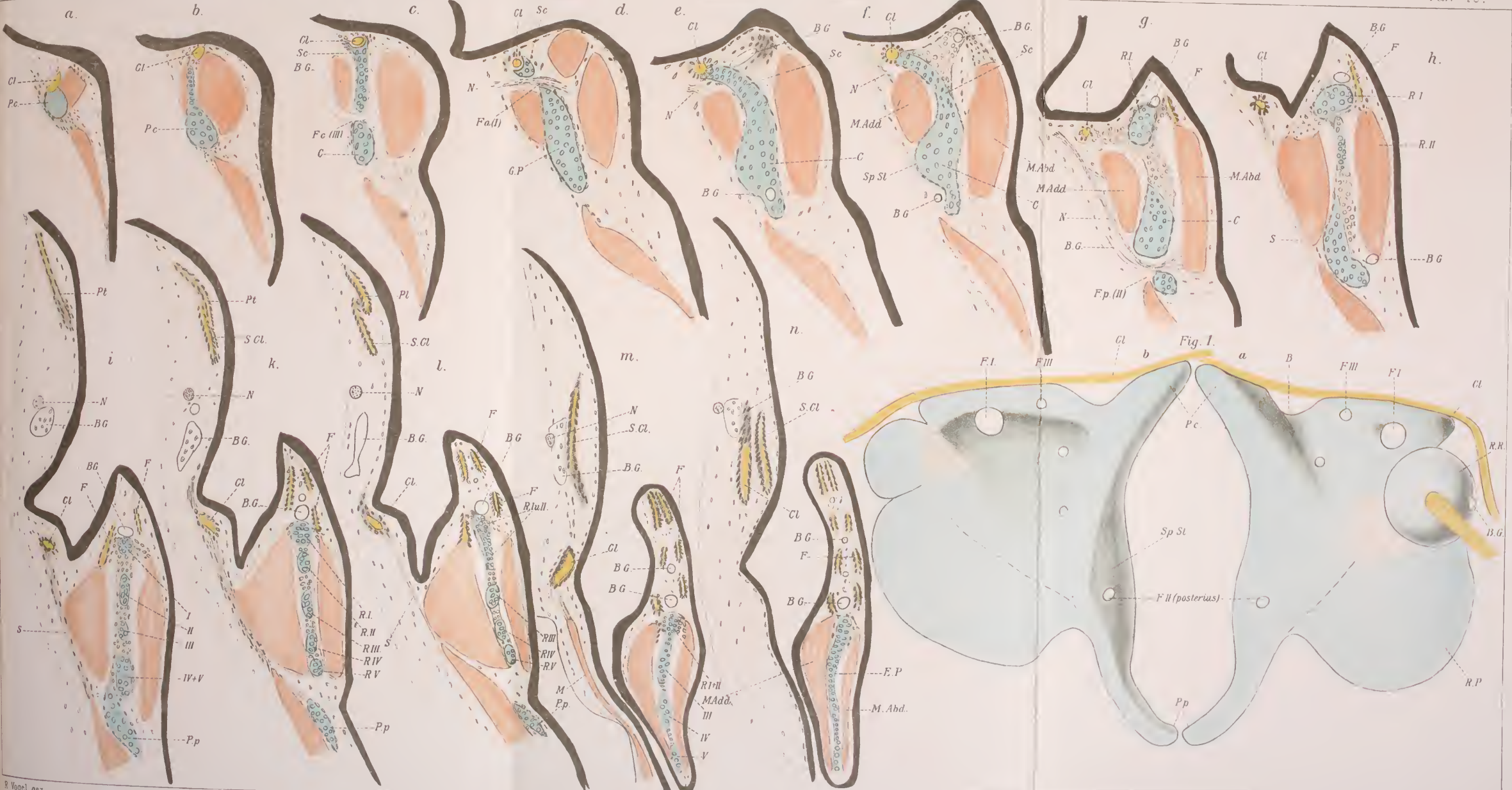
Lith. Anst v Johannes Arndt, Jena.







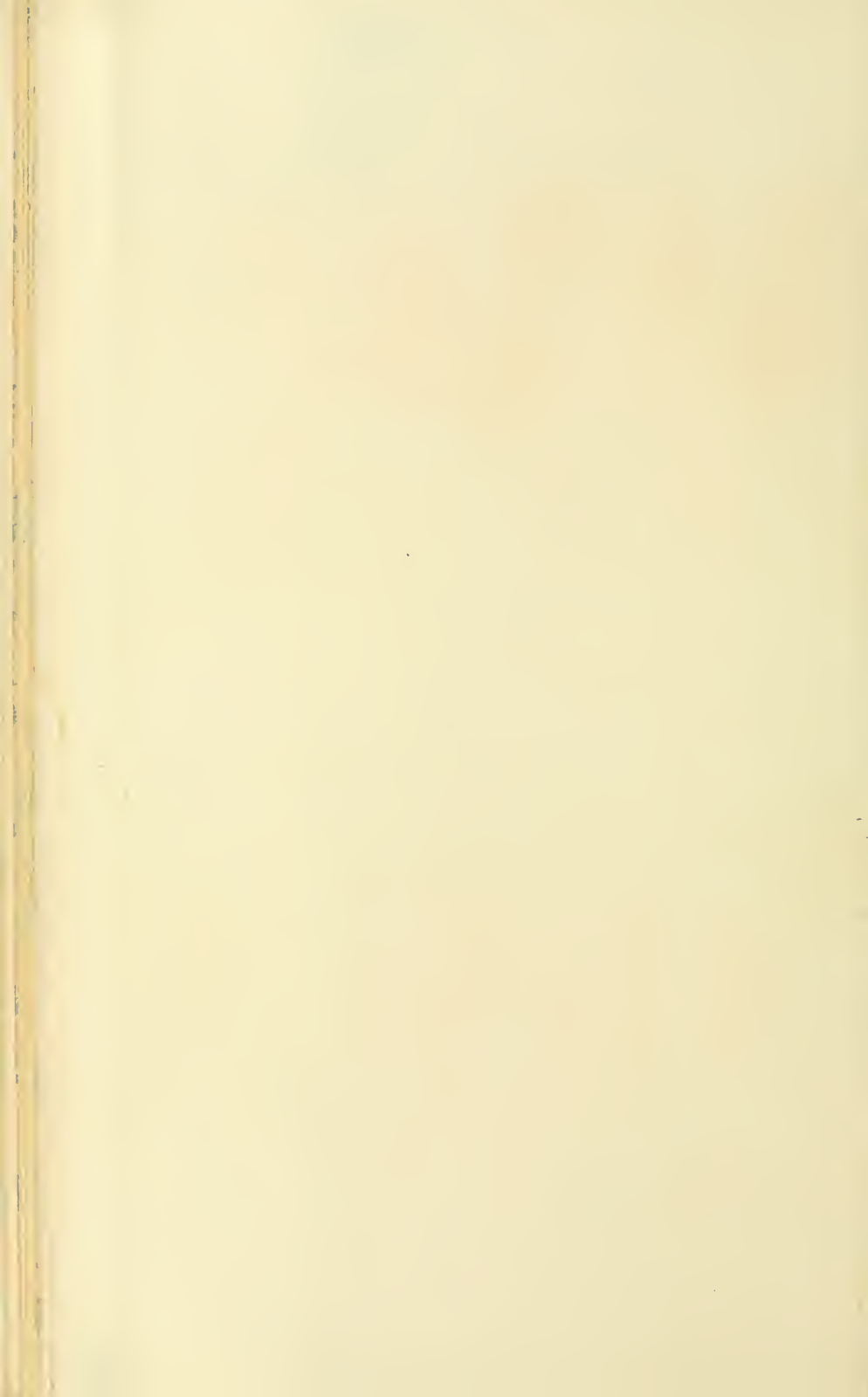




R Vogel gez

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith Anst v Johannes Arndt, Jena.





R.V.







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

Artikel/Article: [Die Entwicklung des Schultergürtels und des Brustflossenskelettes der Forelle \(Trutta fario\). 499-544](#)