

# Studien über das Integument von *Cyclopterus lumpus* L.

(Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Haut und  
des Hautskelettes von Knochenfischen.)

Von

Dr. Albrecht Hase, Jena.

Hierzu Tafel 9—16 und 37 Figuren im Text.

## A. Einleitende Bemerkungen.

### Theoretische Betrachtungen und allgemeine Literaturübersicht.

Mehrere Gründe veranlaßten mich, Untersuchungen wieder aufzunehmen über ein Thema, mit dem ich mich schon früher versucht hatte.

Neueren Datums ist die Erkenntnis, daß die Fischschuppen und damit auch das Schuppenkleid als Ganzes wertvolle Anhaltspunkte geben für biologische Untersuchungen, besonders nach der praktischen Seite hin. Für eine ganze Reihe höchst wichtiger Wirtschaftsfische stellte man die Verwertbarkeit der Schuppe zur Altersbestimmung fest, vorausgesetzt natürlich, daß die gemachten Beobachtungen richtig gedeutet werden. Den bahnbrechenden Arbeiten auf diesem Gebiete von HOFFBAUER (1899, 1901, 1904, 1905)<sup>1)</sup> [durchgeführt für Karpfen, Karausche, Forellenbarsch (Mikro-

---

1) Die Literaturzitate sind nach dem Erscheinungsjahr angeführt, bei Bedarf eventuell mit a, b, c ausgezeichnet. Auf die Richtigkeit der Quellenangabe legte ich großen Wert, besonders bei wörtlicher Wiedergabe von Textstellen. Von einem historisch-chronologischen Bericht der einschlägigen Literatur sehe ich absichtlich ab, da dies bei der sehr umfangreichen Ausdehnung zu weit führen würde und ein Bedürfnis nach dieser Richtung zurzeit nicht vorliegt. Die ältere Literatur über Schuppen hat BAUDELLOT (1873) ganz ausführlich dargestellt, die neuere ist bei BURCKHARDT (1906), GOODRICH (1907), TINS (1906), NUSSBAUM (1907), HASE (1907) behandelt. Die Arbeiten über Drüsen der Fischhaut besprechen größtenteils OXNER (1905) und STUDNÍČKA (1909), die über Corium,

pterus salmoïdes LAC.], Zander, Rotfeder (*Leuc. erythrophthalmus* L.), Dorsch, Döbel (*Leuc. cephalus* L.), Hecht und Kaulbarsch] ist schon eine ganz stattliche Reihe anderer Arbeiten gefolgt über dasselbe Thema, teils marine, teils Süßwasser-Formen betreffend. — Die Bestimmung des Alters und des Zuwachses in gewissen Zeitabschnitten nach der Schuppe hat den großen Vorteil vor der nach Otolithen und Knochenstruktur, daß das betreffende Individuum am Leben erhalten bleiben kann: für die Praxis und Theorie eine sehr wertvolle Tatsache, weil es dadurch möglich ist, bei später eventuell willkürlich abgeänderten Lebensbedingungen (z. B. Fütterungsversuche, andere Wasserverhältnisse) den Zuwachs zu kontrollieren im Vergleich zu Wildfischen. — Ich nenne der zeitlichen Folge nach die wichtigsten Abhandlungen und setze in [ ] die betreffenden Arten, bei denen eine Altersbestimmung mit Hilfe der Schuppen möglich ist: THOMSON (1904) [Gadiden und Pleuronectiden]; JOHNSTON (1904/07) [Lachs]; J. T. CUNNINGHAM (1905) [Gadiden und Pleuronectiden]; H. N. MAIER (1906) [Pleuronectes microcephalus und *Gadus morrhua*]; GEMZOË (1906) [Aal]; DAHL (1907) [Clupeiden]; BROCH (1908) [Clupeiden]; SELIGO (1908) [*Coregonus albula* L.]; DAMAS (1909) [Gadiden]; HAEMPEL (1910) [*Salmo hucho* L.].

Genannte Autoren gingen wie HOFFBAUER von der Erwägung aus, daß sicher Schuppenstruktur und -wachstum zum Alter in gesetzmäßigem Verhältnis stehe, ein Gedanke, der sich schon in der ältesten Schuppenliteratur findet, unter anderen bei RÉAUMUR (1716); LEUWENHOEK (1722); KUNTZMANN (1824/29); VOGT (1842) und SALBEY (1868), obwohl diese Autoren gemachte Beobachtungen ganz falsch verwerteten. BROWN (1903) und TIMS (1906) haben sich gegen die Möglichkeit der Altersbestimmung nach der Schuppe bei Gadiden ausgesprochen, allerdings mit Unrecht. DUNKER (1908) hat mit gutem Erfolge die Schuppe der Sygnathiden zu variationsstatistischen Untersuchungen benutzt, ein Beispiel, welches der Nachahmung wert ist und noch weiter ausgearbeitet werden muß auch für andere Formen.

Man geht wohl nicht fehl, wenn man annimmt, daß sich die Zahl der Arbeiten über obiges von HOFFBAUER erschlossene Gebiet

---

Bindegewebe, Zellverbindungen, Epidermis, Dentin, modifizierte Schuppen SCHUBERG (1903, 1907, 1908), RÖSE (1898), GOODRICH (1904), ENGEL (1910), STUDNIČKA (1907, 1909), MERKEL (1909), DISSE (1909).

in Kürze vermehren wird. Um so nötiger erachte ich es, daß einige in der Literatur noch nicht geklärte oder strittige Punkte baldigst einwandfrei dargelegt werden, damit sich Fehler nicht erst in die praktischen Methoden einschleichen. Jeder Beitrag zur Kenntnis der Hautverknöcherung der Fische wird also fördernd und klärend wirken und damit auch der Praxis Nutzen bringen.

Gleich an dieser Stelle möchte ich auf einen Irrtum hinweisen, der sich in einer ganzen Reihe von Lehrbüchern findet, nämlich den: erwachsene Aale besitzen keine Schuppen mehr. Bei WIEDERSHEIM (1909) l. c. p. 49 heißt es: „Bei manchen Teleostiern und Ganoiden fehlen Schuppen oder sie sind nur in Rudimenten vorhanden. Dahin gehören z. B. . . . und die aalartigen Fische. Daß es sich dabei um Rückbildungen handelt, beweist der Umstand, daß bei *Spatularia* und den Aalen in der Embryonalzeit Schuppen noch vorhanden sind.“ Auch MAURER (1895) hat diesen Fehler aus älterer Literatur (vielleicht von JOURDAIN [1880]) übernommen. L. c. p. 116 sagt er, die Schuppen des Aales seien rudimentäre Gebilde. — Erwachsene Aale besitzen sehr wohl ausgebildete Schuppen, nur in etwas abweichender Form (vgl. GEMZÖE 1906). Wir sehen aus diesen Proben, daß die Kenntnis der Fischeschuppen selbst bei häufigeren Formen noch nicht in dem Maße geklärt ist, wie es für die Praxis wünschenswert wäre. Viele Schuppen lassen sich nach meiner Meinung sicher für Alters- und Wachstumsbestimmungen verwenden, ebenso wie für variationsstatistische Untersuchungen, nur müssen wir uns erst gründlich mit der Schuppe und dem Schuppenkleid irgendeiner Form vertraut machen, und dies betrachte ich vornehmlich als die Aufgabe der Theoretiker.

Durch unsere Handbücher der vergleichenden Anatomie (GEGENBAUR, WIEDERSHEIM, VOGT und YUNG, SCHIMKEWITSCH, CAMBRIDGE Natural History), um nur die trefflichsten zu nennen, durch unsere Lehrbücher der Zoologie und selbst durch Spezialwerke zieht sich wie ein roter Faden der Passus: daß die Selachier — Placoidschuppen, die Ganoiden — Ganoidschuppen und die Teleosteer — Cycloid- resp. Ctenoidschuppen besitzen. Alle diese typischen Schuppenformen, heißt es dann ungefähr weiter, können innerhalb dieser Gruppen „eigenartige Umbildungen“ erfahren, die zur Ausbildung jener besonderen Hautpanzer Veranlassung geben, wie wir sie z. B. bei den Rajiden, Plectognathen, Lophobranchiern, Knorpelganoiden etc. etc. finden. — Zur Erläuterung dieser Ausführungen sind zumeist einige Abbildungen aus den klassischen

Arbeiten von O. HERTWIG (1876, 1879, 1882) wiedergegeben. Will man sich über diese modifizierten Hautskelette, insbesondere über die Entwicklung des Panzers in seiner Gesamtheit und über die der einzelnen Schuppen näher unterrichten, so stößt man bald auf recht fühlbare Lücken in all den obengenannten Werken. Immer findet man O. HERTWIG zitiert. Schlägt man die Originalarbeiten nach, so wird man wohl mit einer ganzen Reihe morphologischer Details vertraut gemacht, aber vermißt wird ein genaueres Eingehen auf die ontogenetische Entwicklung so gut wie ganz. Es fehlt an der lückenlosen Darlegung der Ontogenie auch nur eines dieser modifizierten Schuppenkleider. — Es soll dies durchaus nicht als Vorwurf gesagt sein. Im Gegenteil! Ich habe an anderer Stelle die große Bedeutung gerade dieser Arbeiten O. HERTWIGS besonders hervorgehoben. Vielmehr möchte ich dem Materialmangel die Schuld zuschreiben.

Will man sich weiterhin Kenntnis verschaffen über die Ableitung dieser modifizierten Schuppen von normalen, und bei welcher Form wir den Ausgangspunkt zu suchen haben, oder darüber, ob diese Gebilde nicht etwa ganz neue Erwerbungen sind, so stößt man auf so große Lücken in unserer tatsächlichen Kenntnis, daß ein sicheres Urteil schlechterdings zur Zeit unmöglich ist. — Wohl versuchten O. HERTWIG, und auf ihm zum größten Teil basierend, KLAATSCH (1890) und GOODRICH (1907) [den Versuch von TIMS (1906) halte ich für ganz ungenügend] eine Ableitung aufzustellen; aber die Autoren betonen, es müsse noch sehr viel Tatsachenmaterial gefördert werden, ehe diese Frage zu einem befriedigenden Abschluß gebracht werden könnte. Wir wissen noch viel zu wenig über die Morphologie, Struktur und Genese der modifizierten Schuppen; die theoretischen Erwägungen sind bis jetzt zu sehr Spekulationen ohne genügende Unterlagen.

Welche Lücken hier zu füllen sind, geht noch daraus hervor, daß z. B. in den teilweise recht umfangreichen Monographien von HOLLARD (1853, 1854, 1857) über Balistiden, Ostracioniden und Gymnodonten, von GARMAN (1892) über die Discoboli des Schuppenkleides und der Schuppe nur mit dürftigen Worten gedacht wird. Alle die merkwürdig bepanzerten Familien, wie: Panzerwelse, Gasterosteiden, Centrisciden, Amphisiliden, Sygnathiden, Pegasiden, Dactylopteriden, Trigliden, Agoniden, die ganze Ordnung der Pediculaten und Plectognathen, weitaus die größte Zahl der Rajiden, als Vertreter der Selachier, harren in dieser Hinsicht noch ihrer Bearbeiter.

Was ich fordere zum vollen Verständnis, ist nicht bloß eine Einzelbeschreibung der Schuppe, sondern, wie schon oben skizziert, eine lückenlose Darlegung der Entwicklung der Schuppe und des Schuppenkleides vom ersten Auftreten bis zum völlig ausgebildetem Panzer. Der Genese der angrenzenden Hautschichten (Epidermis und Corium) muß dabei gleichfalls gedacht werden. Wir werden dadurch sicher wertvolle Aufschlüsse erhalten, wie diese Gebilde phylogenetisch entstanden sind und welche histologischen Prozesse sich dabei abspielen. Vielleicht lernen wir ganz neue Typen von Hautstrukturen kennen? Außer O. HERTWIG hat sich genauer mit modifizierten Schuppen nur eine geringe Zahl von Autoren beschäftigt. So beispielsweise SCHAEFF (1886) mit Lophobranchiern. Die kleinen Arbeiten von HOYER (1901) über Hippocampus, KASANZEFF (1906) über Sygnathus und JUNGERSEN (1908) über *Centriscus* und *Amphisila* sind bei weitem nicht erschöpfend; so gibt ersterer nur eine kurze Beschreibung der Epidermis. KASANZEFF gelangt zum Ergebnis: die Schuppen der Sygnathiden stammen vom Ektoderm ab, eine Behauptung, die er längst nicht genügend begründet, in Anbetracht ihrer fundamentalen Bedeutung.

In dieses ganze hier betretene Gebiet gehören ferner die zweifelsohne als modifizierte Plakoidschuppen zu betrachtenden Gebilde, wie Stacheln, Dornen, Knochenplatten am Schwanz, Flossen und Körper der Haie, Rochen (und Störe). Das Studium dieser Ossifikationen ist, von ontogenetischen Gesichtspunkten aus betrachtet, gleichfalls recht vernachlässigt. Durch die klassischen Untersuchungen von WILLIAMSON (1849, 1851) wurde die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, und HANNOVER (1868) versuchte sie zuerst von allgemeineren Gesichtspunkten aus zu betrachten. Durch die leider vereinzelt dastehenden Arbeiten von MARKERT (1896), SOGRAF (1898), RITTER (1900), GOODRICH (1904) und in jüngster Zeit von ENGEL (1910) wurde mit Sicherheit erwiesen, daß die obengenannten Gebilde als modifizierte und nach der einen oder anderen Richtung hin spezifisch ausgebildete Plakoidschuppen anzusehen sind. Entsprechende Bearbeitungen der Teleostee fehlen, abgesehen von O. HERTWIGS Untersuchungen, so gut wie völlig. Von außerordentlich großem theoretischen Interesse wäre es nun, zu wissen, nach welcher Richtung, morphologisch und histologisch, sich die modifizierten Hautverknöcherungen der Teleostee entwickelt haben. Werden ganz neue Bahnen eingeschlagen, oder wiederholt sich ein bei Selachiern analoger Prozeß? Gibt es nicht

noch andere Schuppentypen innerhalb der Gruppe der Teleosteer als die ständig zitierten vier? Mangels genügender Kenntnis können wir zurzeit hier noch keine Antwort geben. — Aus diesen Ausführungen resultiert, wie sehr unsere tatsächlichen Kenntnisse einer Erweiterung bedürfen.

Ich möchte aber noch einiges anführen, was mit dazu beiträgt, eine Neuinangriffnahme dieses ganzen Themas gerechtfertigt erscheinen zu lassen.

Beim Studium der Literatur über Beschuppung der Fische kommt man bald zur Gewißheit, daß sich hier noch ein weites Kampffeld der Meinungen breitet. Wir sind wohl in großen Zügen unterrichtet über die Genese normaler Fischechuppen; aber bei weitem noch nicht genug. Es würden sich sonst nicht so verschiedene Ansichten gebildet haben. Ich meine hier die Frage: In welchem Verhältnis stehen die verschiedenen Schuppenschichten bei normalem Placoid-, Ganoid-, Cycloid- und Ctenoidschuppen zueinander? Wie hat sich der Umbildungsprozeß vollzogen? Die bisherigen Bearbeiter O. HERTWIG (1876, 1879, 1882), TIMS (1906), HOFER (1889), KLAATSCH (1890), GOODRICH (1907), NUSSBAUM (1907), HASE (1907) haben ganz abweichende Antworten gegeben, da die einzelnen Autoren die Schichten verschieden bewerteten. Oder in anderen Worten: wir kennen Endpunkte phylogenetischer Reihen (normale Placoid-, Ganoid-, Cycloid- und Ctenoidschuppen) ganz gut, aber nicht den Werdegang der einen Form zur anderen. Die Zwischenphasen sind noch recht unklar. Mein Gedankengang war folgender: Wäre es vielleicht möglich, durch eingehende Untersuchungen des gesamten Integumentes bei Arten mit modifiziertem Schuppenkleid Anhaltspunkte und Aufschlüsse zu gewinnen zur Lösung der oben skizzierten Fragen? Vielleicht wird unser Urteil darüber, welcher morphologische und histologische Wert den einzelnen Schichten zukommt, ein anderes, sichereres? Es wäre auch nicht undenkbar, daß die merkwürdigen Hartgebilde vieler Teleosteer konstant gewordene Zwischenstufen darstellen. Weiterhin wird durch derartige Untersuchungen eine alte Streitfrage hoffentlich endgültig klargestellt; nämlich die, ob den Fischechuppen überhaupt ein systematischer Wert zukommt und welcher? — Man hatte sie schon einmal in dieser Hinsicht überwertet.

Den ersten Teil der Frage können wir schon nach unserem heutigen Stand der Kenntnisse in bejahendem Sinne beantworten. Zweifelsohne muß die Beschuppung zur Trennung von kleineren Gruppen als Hilfsmittel mitherangezogen werden; nur darf man

nicht die gesamte Einteilung großer Gruppen darauf gründen. Inwieweit die Schuppen allein zur Trennung der Spezies verwendet werden dürfen, ist noch fraglich, da wir noch nicht wissen, wie großer Variabilität das Schuppenkleid unterworfen sein kann.

Haben wir alle in vorstehenden Zeilen angedeuteten Probleme endgültig gelöst, so muß der Spezialist auf diesem Gebiete den Rückweg suchen, um sich nicht in Einzelheiten zu verlieren. Alle diese Untersuchungen sollen in letzter Linie einen Doppelzweck erfüllen: erstens dem Praktiker brauchbare Merkmale zu suchen zur Alters- und Wachstumsbestimmung der Wirtschaftsfische nach den Schuppen; — zweitens dem Theoretiker weitere Winke und Anhaltspunkte zu geben (sei es im positiven oder negativen Sinn) für die Beurteilung der Verwandtschaftsgrade innerhalb der großen Gruppen rezenter wie fossiler Fische.

Besonders der Paläontologe wird aus den Resultaten derartiger Untersuchungen Nutzen ziehen, sind doch die Schuppen oft die einzig wirklich gut erhaltenen Reste höchst wichtiger Fischfossilien.

Beim Beginn dieser Arbeit erkannte ich, daß nur eine eingehendere Darlegung der gesamten Integumentverhältnisse in dem von mir angegebenen Sinne liegt. Von der großen Zahl der Teleosteer mit modifiziertem Hautpanzer wählte ich die in den deutschen Meeren häufige Form *Cyclopterus lumpus* L. Erstens verfügte ich bereits über Material, und zweitens hält es nicht schwer, fast zu jeder Zeit Jugendformen und erwachsene Individuen in beliebiger Konservierung zu erhalten, falls ein Materialmangel eintreten sollte. Ferner ist der Lump eine durch seine Hautossifikationen besonders markant ausgezeichnete Form, so daß ich mir von ihrem Studium mancherlei interessante Aufschlüsse versprach, und ich hoffte auch an diesem Objekt die schon so vielfach von anderer Seite (O. HERTWIG [1876, 1879, 1882], KLAATSCH [1890], GOODRICH [1907]) theoretisch postulierten Schuppenverschmelzungen endlich einmal lückenlos darzulegen und den Verlauf des Verschmelzungsprozesses in allen Einzelphasen zu verfolgen.

Ich bin mir wohl bewußt, daß noch manches für nachfolgende Bearbeiter dieses Objektes in ergänzender und berichtiger Weise zu tun sein wird. Die umfängliche, einigen wohl zu breit erscheinende Darstellung ergab sich ganz von selbst. Ich hätte daher die Arbeit eigentlich als eine Monographie des Hautpanzers von *Cyclopterus* bezeichnen sollen, was wohl richtiger gewesen wäre. Ich wollte aber durch den Titel mitangeben, daß ich stets

versuchte in Zusammenhang zu bleiben mit den oben erörterten Gesichtspunkten.

Zum Schluß möchte ich nicht versäumen, meinem verehrten Chef, Herrn Prof. PLATE (Jena), auch an dieser Stelle meinen besten Dank zu sagen für die große Bereitwilligkeit, mit der er mir die Mittel zur Beschaffung des nötigen Materials zur Verfügung stellte.

## B. Material und Methoden.

### 1. Material.

Zu meinen Untersuchungen stand mir ein reichliches Material zur Verfügung, das seiner Herkunft nach bis auf 2 Stücke bekannt war.

Gruppe A: 5 Exemplare aus dem Skagerak. Länge 20 cm (2 Stück), 22 cm (1 Stück), 25 cm (2 Stück), von mir selbst gesammelt anlässlich einer Fahrt auf einem Altonaer Fischdampfer im März 1907. Kons. Alk. 80-proz.

Gruppe B: Eine Kollektion von Jungfischen aus der Biologischen Station Helgoland. Kons. zum Teil Formol 4-proz. mit Ueberführung in Alk. 80-proz.; Sublimat konz. in Seewasser; Pikrinessigsäure und Osmiumsäure, sowie in Alk. abs. Zusammen 70 Stück in allen Größenstufen (vergl. Kap. II, 2). — 2 Exemplare zugesandt lebend frisch aus Helgoland nach Jena im Februar 1910. 36 cm ♂ und 46 cm ♀. Kons. Alk. 80-proz.

Gruppe C: 4 Exemplare aus Bergen (Norwegen). 19 cm, 20 cm, 25 cm, 35 cm. Von mir selbst gesammelt im August 1909 anlässlich meines Aufenthaltes an der Biologischen Station. Kons. Formol 4-proz. übergeführt in Alk. 80-proz.

Gruppe D: 1 Exemplar aus der Ostsee. 18 cm. Ich verdanke es der Liebenswürdigkeit von Herrn Prof. BRANDT (Kiel). In Alk.?

Gruppe E: 2 Exemplare unbekannter Herkunft, höchstwahrscheinlich beide auch aus der Nordsee. 15 cm und 50 cm. Das kleinere war dem Zoologischen Institut Jena von Frankfurt a. M. aus zugesandt worden. Das andere fand sich im Institute gestopft vor und war sehr gut erhalten.

Durchgängig war das Material gut brauchbar, besonders was Gruppe B anbelangt.

Der Wert der Kollektion bestand darin, daß ich über alle Entwicklungsstadien des Hautpanzers verfügte und diese auch histologisch verarbeiten konnte. O. HERTWIG (1882) [eigentlich der einzige Bearbeiter von *Cyclopterus* in dieser Hinsicht vor mir] sagt selbst, er habe nur über ein 4 cm langes Exemplar verfügt.

## 2. Technische Methoden.

Da die Form der Cyclopterrusschuppen eine ganz abweichende ist, so war es vorauszusehen, daß sich die Technik etwas schwieriger gestalten würde. Erst nach mancherlei Mißerfolgen gelang es mir, einige Hindernisse zu überwinden und einwandfreie Präparate herzustellen.

**Mazeration.** Um die äußere Form der Schuppen in toto kennen zu lernen, mußten sie von dem fest anliegenden Bindegewebe getrennt werden. Die Epidermis löste sich leicht los und konnte mechanisch durch Bepinselung mit einem harten, kurzborstigen Pinsel entfernt werden. Bei dem Corium hingegen versagten diese rein mechanischen Mittel (wie Zupfen, Pinseln etc.) völlig. Besonders an Schuppen, die der Bauch- und Rückenreihe entnommen waren, zeigte sich das Bindegewebe, selbst bei ganz frischen Tieren, die noch nicht im Alkohol oder Formol gelegen hatten, ganz außerordentlich zähe. Aus diesen Gründen mußte ich zur chemischen Mazeration meine Zuflucht nehmen. Ich wandte Kalilauge 2—10-proz. mit verschieden langer Einwirkung, kalt oder warm, an. Am besten bewährte sich eine mittelstarke Lauge, die kalt einwirkte. — Mazerationen mit kochendem Wasser, die mir früher so gute Dienste geleistet hatten, versagten völlig, da sich die Objekte total verkrümmten und knochenhart wurden. — Sehr langwierig war die Mazeration mit kaltem Wasser; selbst nach einmonatlicher Einwirkung löste sich das Corium fast gar nicht ab, erst nach etwa dreimonatlicher Wirkung ging es etwas besser, aber auch nie so vollständig wie nach Kalilauge-Mazeration. Infolgedessen kam diese auch fast ausschließlich zur Anwendung. — Die so vorbehandelten Stücke wurden dann sorgfältigst gewaschen, entwässert und entweder zu Dünnschliffen verwendet oder bis zur Rotglut allmählich erhitzt. Die noch anhaftende organische Substanz verbrannte und die morphologische Struktur des Stachels kam tadellos im schneeweißen Präparat zur Geltung. Die so ausgeglühten Stacheln lösten sich in Salzsäure völlig auf.

Färbemittel. Die Färbemittel, welche mir früher so gute Resultate geliefert hatten, wandte ich auch diesmal in ausgiebigem Maße an.

Zur Vorfärbung im Block wurde benutzt:

Hämatoxylin nach DELAFIELD — salzsaures Karmin nach P. MAYER — Alaunkarmin (wässrig) nach GRENACHER — Boraxkarmin (wässrig und alkoholisch) nach GRENACHER.

Zur Färbung der Schnitte verwandte ich:

Hämatoxylin nach DELAFIELD — salzsaures Karmin nach P. MAYER — Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN (24 Stunden Beizen in 3-proz. Eisenalaun; Färben 3—6 Stunden in Eisenhämatoxylin; Differenzieren je nach der Tiefe des Farbtones, der vom Material abhängig war).

Als Farbkombinationen kamen, nach verschiedenen Vorschriften, zur Anwendung:

DELAFIELD'Sches Hämatoxylin mit Eosin, Lichtgrün und Boraxkarmin — das VAN GIESONSche Farbgemisch — Eisenhämatoxylin mit Lichtgrün.

Zum Studium der Zellverbindung befolgte ich die Vorschriften von SCHUBERG (1903, 1907, 1908). Zunächst versagte seine Dahlia-Methode völlig. Nach mancherlei Versuchen fand ich eine Modifikation, die zum Resultate führte. SCHUBERG gibt an, 1903, l. c. p. 192: Dahlia (feste Substanz) 0,3—1,6 g + Essigsäure 15 bis 20 ccm + Aq. 80—85 ccm als Farbgemisch. Dieses wurde beibehalten und färbte nach etwa 5 Minuten schon sehr intensiv. Betreffender Autor empfiehlt eine Nachbehandlung mit 10-proz. wässriger Tanninlösung und nach dem Waschen eine solche mit 1-proz. wässriger Brechweinsteinlösung. Dieses starke Tanninwasser gerbte die Schnitte so stark, daß sie völlig unbrauchbar wurden. Ich habe bis 1 Proz. die Tanninlösung verdünnt und nur ganz kurz eingetaucht, dann nach Vorschrift weiterbehandelt. Mit dieser Abänderung erhielt ich brauchbare Präparate, sonst nicht. — Ich bin der Meinung, daß die Tanninlösung viel zu stark war für meine Objekte, das Corium ist an und für sich schon wie Leder beim Cyclopterus.

Entkalkung. Zur Entkalkung diente das ORTHSche Gemisch (Salpetersäure + Alk. abs. + Aq. dest. + Chlornatrium). In besagter Mischung blieben die Objekte 2—8 Tage, je nach der Dicke. Dann wurde in 60-proz. Alkohol sorgfältig ausgewaschen. Die Resultate waren nach dieser Methode sehr gute, vor allem

nahmen die Objekte nach dieser Vorbehandlung gut die Farbstoffe an.

Die Schnittdicke wechselte von 5—10—15—20  $\mu$  je nach Erfordernis. Von besonders harten und großen Stücken stellte ich mir zunächst Schnitte von 100  $\mu$  her. Diese Schnitte bettete ich um und schnitt sie nun nochmals, aber in einer zur ersten Schnittebene senkrechten Richtung. Auf diese Art konnte ich selbst von großen Blöcken Schnitte von 10  $\mu$  Dicke erhalten.

Dünnschliffe. Geschliffen wurde mit feinem Schmirgel, poliert auf Arkansasstein. Schliffe wurden quer und parallel zur Achse des Stachelkegels angefertigt. Eingebettet wurden sie in Kanadabalsam. Einen Teil der Schliffe behandelte ich 12 Stunden mit gelbem Kaliumchromat (1-proz.), dann spülte ich mit sehr schwacher Silbernitratlösung ab und ließ sie in  $\frac{1}{2}$ -proz. Silbernitratlösung 24 Stunden liegen. Der Schichtenbau wurde hierdurch noch deutlicher. Nachträglich schwärzten sich die Präparate leider vollkommen. Untersucht wurden die Schliffe wie ein großer Teil der Schnitte auch in polarisiertem Lichte.

## C. Spezieller Teil.

### Kapitel I.

#### Entwicklung und Struktur des Integumentes von *Cyclopterus lumpus* L.

LEYDIG (1895, p. 1) sagt in einer seiner letzten Arbeiten über das Integument der Knochenfische ganz zutreffend: „Jeder, welcher dieses Feld betreten, hat die Ueberzeugung, daß es noch der mitwirkenden Teilnahme vieler Beobachter bedarf, bis eine zusammenfassende und abschließende Darstellung sich ermöglichen läßt. Die Menge der Punkte, welche noch aufzuklären sind, übertrifft bei weitem die Zahl jener, über welche wir uns im Bisherigen einigermaßen zu unterrichten wußten“; und genau in demselben Sinne sprechen sich die neuesten Bearbeiter dieses Gebietes (NUSSBAUM 1907; STUDNIČKA 1909) aus. Wir können also hoffen, durch eine Beschreibung der normalen Hautdecke des *Cyclopterus* fördernd zu wirken, zumal darüber nur recht spärliche Angaben vorliegen.

Für nötig erachte ich es beim eingehenden Studium der Hautossifikationen, zunächst dem Bau und der Entwicklung der gewöhnlichen Hautstellen seine Aufmerksamkeit zu schenken.

Da nun die Hartgebilde im Integumente des Cyclopterus sowohl von der Cutis als auch von der Epidermis begrenzt werden, so müssen eben beide Schichten in Betracht gezogen werden. Ja um so mehr ist dieses nötig, da bekanntlich von verschiedenen Seiten (KLAATSCH 1890; SZILY 1907a, b; KASANZEFF 1906) der Versuch gemacht wurde, Hautossifikationen als Abkömmlinge der Epidermis zu betrachten. Erst wenn wir über die Genese und Struktur der Haut irgendeiner Species genugsam unterrichtet sind, erst dann werden wir ein sicheres und, ich hoffe, besseres Urteil über den Wert der Hautverknöcherung abgeben können als bisher.

Aus diesen Erwägungen heraus hielt ich es für geboten, eine Beschreibung der Hautdecke zunächst zu geben. Es liegen wohl über die Fischhaut viele Arbeiten vor, aber immer sind es wieder dieselben Formen, die beschrieben werden. In den eingangs zitierten Worten LEYDIGS liegt es mit darin, daß wir eben möglichst viel Species untersuchen müssen; je mehr dies geschieht, um so eher wird eine allgemeine Darstellung sich ermöglichen lassen. Selbst STUDNIČKA (1909) widmet in seiner großen Abhandlung der Epidermis der Teleosteer nur wenig Raum.

Ich beachte bei nachfolgender Beschreibung des Integumentes die Sinnesorgane nicht, da sie für meine Zwecke zunächst nicht in Betracht kommen; an anderer Stelle werde ich ihrer gedenken. Auch die Pigmentierung der Haut wird kürzer behandelt werden. — Mit den Resultaten anderer Autoren habe ich stets Fühlung behalten, glaube aber auf eine Darlegung ihrer Resultate in einem besonderen Abschnitte um so mehr verzichten zu können, als derartige Literaturreferate bereits vorliegen und Arbeiten über unser Objekt speziell fehlen.

## 1. Die Epidermis.

(Vgl. Textfig. 1—7; Fig. 1—17.)

In der Oberhaut unseres Cyclopterus konnte ich (abgesehen von den Gebilden, die nervöser Natur sind) zwei Zellarten unterscheiden: einmal die gewöhnlichen indifferenten Epidermiszellen, welche die Grundmasse bilden, ferner einzellige Drüsen, von denen ich wiederum zweierlei Arten vorfand. Wenden wir uns zunächst zu ersteren.

### a) Die einfachen Epidermiszellen.

Die jüngsten von mir untersuchten Cyclopterus hatten erst die geringe Größe von 5 mm erreicht, waren also kaum ausge-

schlüpft laut Angabe anderer Beobachter. So sagt z. B. CUNNINGHAM (1888) l. c. p. 104: „the young *Cyclopterus*, when first hatched, is 4 mm in length“. EHRENBAUM (1904) gibt die Länge der eben ausgekommenen Larven etwas größer an, l. c. p. 155 heißt es: „Die kaulquappenähnlichen Larven sind beim Ausschlüpfen 6—7 mm lang.“ — Die eigentümliche, kaulquappen-, „tadpole“-ähnliche Gestalt der jungen *Cyclopterus* hatte bereits CUNNINGHAM (1896) hervorgehoben. Mein Material stammte aus Helgoland, der geringe Größenunterschied ist wahrscheinlich auf die Wirkung der Konservierungsflüssigkeit zurückzuführen.

Die Epidermis besteht in diesem Jugendstadium aus einer Basalschicht von kubischen bis zylinderförmigen Zellen, welche an der freien Seite von 1—2 mehr plattenförmigen Zellagen überdeckt werden (Fig. 1). Im Embryonalleben stellt die Basalschicht die gesamte Hautdecke dar (MC INTOSH und PRINCE 1890). Wohl noch vor dem Ausschlüpfen beginnt eine immer lebhafter werdende Zellteilung in genannter Schicht, und zwar werden die neugebildeten Zellen nur nach der freien Oberfläche des Körpers zu abgegeben. Diese tiefste Epidermisschicht ist das *Stratum profundum* oder *germinativum*, auch *Matrix* der Autoren. In ihrer typischsten Ausbildung findet man sie allerdings erst bei *Cyclopterus* von ca. 15 mm Länge. In früheren Stadien zeigt sie im Vergleich zu späteren die Zellen noch etwas „unordentlich“ gelagert.

Für eine ganze Reihe von Formen wird angegeben, die basale Epidermisschicht sei nach dem *Corium* durch eine feine strukturlose Membran, sogenannte *Basalmembran*, abgegrenzt. So z. B. von JOSEPH (1900), NUSSBAUM und KULCZYCKI (1906) für *Amphioxus* und *Tinca*; HOFER (1889), KLAATSCH (1890), HASE (1907)<sup>1)</sup> für die Forelle; KASANZEFF (1906) für *Sygnathus*; HOYER (1901) für *Hippocampus*. — OXNER (1905) bildet in allen seinen Figuren eine solche *Basalmembran* als vorhanden ab, bei *Leptocephalus* ist sie sogar nach ihm sehr dick und zeigt welligen Verlauf<sup>2)</sup>.

SCHUBERG (1908) betont, daß der Begriff „*Basalmembran*“ recht unklar sei, und ich schließe mich ihm völlig an. MERKEL (1909) schreibt diesbezüglich l. c. p. 329: „In der Tat werden

1) Ich habe früher die Ansicht ausgesprochen, die *Basalmembran* sei bei der Forelle ein Abkömmling der Epidermis, möchte aber nach erneuter Prüfung diese Behauptung zurückziehen.

2) Weiteres über diesen Punkt siehe SCHUBERG (1903, 1907, 1908), STUDNIČKA (1909) und MERKEL (1909), ich zitiere nur einige Angaben über *Teleosteer*.

diese Membranen hier als ein Produkt des Bindegewebes, dort als eine Cutikularausscheidung der Epithelien aufgefaßt. Selbst eine Doppelentstehung aus beiden Quellen findet man für sie beschrieben.“ Diese divergente Auffassung hat auch die verschiedenen Meinungen über ihren histologischen Wert zur Folge. So geht aus NUSSBAUMS (1907) Ausführungen hervor, daß er die Basalmembran an sich der Epidermis zuschreibt; andererseits geben BYKOWSKI und NUSSBAUM (1904) an: *Fierasfer dentatus* besitze eine solche Grenzmembran, *Fierasfer acus* dagegen entbehre eine solche. Dieser angebliche Unterschied ist seltsam und läßt vermuten, daß verschiedene Gebilde (einmal epidermoidale, das andere Mal *Corium*-Abkömmlinge) für gleichwertig angesehen wurden. — Für *Leuciscus*- und *Cobitis*-Arten hatte schon früher Ussow (1897) die Basalmembran in epidermoidalem Sinne abgelehnt. Für *Cyclopterus lumpus* tue ich hiermit dasselbe, nichts konnte darauf hindeuten, daß die basale Epidermisschicht durch eine besondere, von ihr gebildete Schicht gegen das *Corium* begrenzt sei.

Ich glaube auch, daß die eingangs genannten Autoren die oberste Cutisschicht mit Basalmembran bezeichnen, ohne sich klar gewesen zu sein, woher ihre Basalmembran eigentlich stammt.

MERKEL (1909) schlägt vor, den bisherigen Ausdruck „Basalmembran“ für die den basalen Epidermiszellen nach innen eng anliegende, strukturlose Schicht, welche aber dem *Corium* angehört, fallen zu lassen und dafür „Grenzhaut, *Membrana terminans*“ (p. 329 l. c.) zu gebrauchen. Wir werden diesem Vorschlage zukünftig folgen. Es mag zunächst überflüssig erscheinen, einen besonderen Namen für ein Gebilde einzuführen, dessen Zugehörigkeit zu einem schon unzweideutig benannten Komplex mit Sicherheit erwiesen wurde. Allein das allem Anschein nach konstante Auftreten dieser ersten *Corium*lage im Jugendleben, lange vor der definitiven Cutisentwicklung, rechtfertigt meines Dafürhaltens das Vorgehen von MERKEL.

Unsere *Cyclopterus* von 7—13 mm Länge zeigen eine Epidermis von etwa 5 Zellagen, deren oberste in ganz geringem Maße verhornt zu sein scheinen, wie es NUSSBAUM und KULCZYCKI (1906) auch für die Schleie feststellten. Mit fortschreitendem Gesamtwachstum nimmt auch die Epidermis an Dicke zu und die spätere Sonderung in drei wohl unterscheidbare Schichten bereitet sich vor.

Die basale Schicht tritt immer stärker hervor (Fig. 2, 5, 9 bis 11), und es kommt zur Ausbildung von Zellbrücken zwischen ihnen sowie den obersten Cutiszellen, welche die Membrana terminans durchsetzen (hierüber vergl. Kap. I, 3).

Die darüber liegenden mittleren Zellagen werden mehr und mehr spindelförmig und stellen sich, durch die mächtig entwickelten Drüsenzellen zusammengedrückt resp. gleichsam aufgerichtet, mit ihrer langen Achse senkrecht zur freien Körperoberfläche (Fig. 3).

Die dritte Epidermisschicht schließt nach außen hin mit platten oder polygonalen Zellen ab.

Die Differenzierung der drei Epidermisschichten nimmt noch stetig zu, so daß wir bei älteren (ca. 30 mm) und völlig erwachsenen Individuen nachfolgende Verhältnisse finden:

α) Basale Schicht, aus einer Lage hoher, typischer Zylinderzellen bestehend, durch Plasmabrücken mit den Coriumzellen verbunden (Fig. 2, 6, 9, 10, 11).

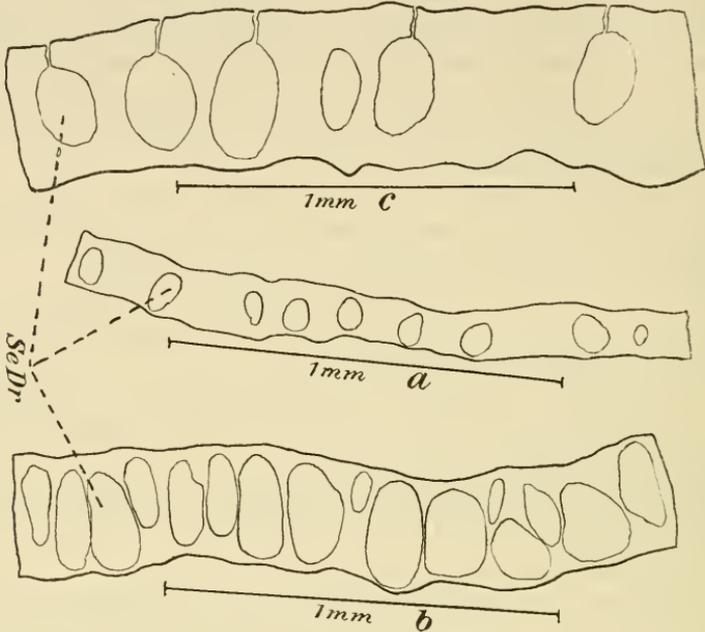
β) Mittlere Schicht, aus langgestreckten, spindelförmig zusammengedrückten Zellen bestehend, zwischen denen reichlich Vakuolen liegen (Fig. 3, 9, 10, 11).

γ) Oberste Schicht, aus polygonalen, ziemlich kompakt liegenden Zellen bestehend (Fig. 9, 11, Textfig. 4). Etwa 25—30 Zellagen bilden die gesamte Epidermis ( $\alpha + \beta + \gamma$ ).

Alle diese indifferenten typischen Epidermiszellen sind bei älteren Individuen durch sehr gut sichtbare Intercellularbrücken verbunden (Fig. 7), die besonders deutlich nach Hämatoxylinfärbungen bei Anwendung starker Systeme zu sehen sind. Von älteren Autoren haben diese Zellbrücken an verschiedenen Objekten unter anderen FLEMMING (1879, 1882), F. LEYDIG (1885), MAURER (1895), O. HERTWIG (1898), von neueren K. C. SCHNEIDER (1902), KWIETNIEWSKI (1906) [für Selachier], OXNER (1905), NUSSBAUM und KULCZYCKI (1906), NUSSBAUM (1907), SCHUBERG (1903, 1907, 1908) [für Amphibien] abgebildet oder beschrieben.

Die letzte Arbeit über dieses Thema stammt von STUDNIČKA (1909). Er behandelt diese Gebilde ganz ausführlich und gibt auch eine große Zahl von sehr instruktiven Abbildungen, ebenso wird die Literatur bei ihm gewürdigt. *Cyclopterus* kam leider nicht zur Untersuchung. — Da es mir mehr auf die morphologischen Verhältnisse der Haut ankommt, so kann ich mich hierüber nicht weiter verbreiten und verweise auf STUDNIČKAs schöne Arbeit. Bei meinem Objekte sah ich, trotz der Kleinheit der Epidermiszellen, die Zellbrücken sehr gut, namentlich nach

Hämatoxylinfärbung. Auch STUDNIČKA (1909) weist auf die geringe Größe der Epidermiszellen bei Teleostern ausdrücklich hin. Durch sie erhalten die Oberhautzellen ein sternartiges Aussehen (Fig. 7). Auf die reichlich vorhandenen Zelllücken namentlich in der mitt-

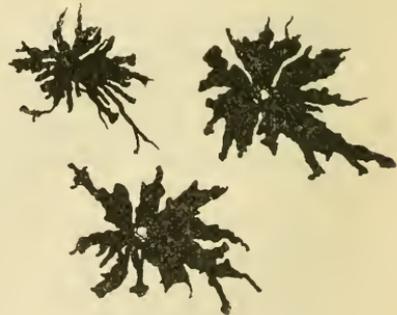


Textfig. 1. Frontalschnitte durch die Epidermis von drei Cyclopterus, um die Verteilung und Entwicklung der kolbenähnlichen, serösen Drüsen (*Se Dr*) in verschiedenen Altersstufen zu erläutern. Zeichenapparat. 225 : 1. a = 7 mm, b = 31 mm, c = 18 cm lang.



Textfig. 2.

Textfig. 2. Flächenbild von Chromatophoren aus der obersten Pigmentschicht (*pig*<sub>1</sub>). 225 : 1. Cyclopterus 16 mm. Zeichenapparat.



Textfig. 3.

Textfig. 3. Aus der mittleren Pigmentschicht (*pig*<sub>3</sub>). 225 : 1. Cyclopterus 16 mm. Zeichenapparat.

leren Schicht deutete ich bereits hin. Nicht unerwähnt möchte ich lassen, daß man vielfach, besonders nach Eisenhämatoxylinfärbung, Wanderzellen in der Epidermis findet, deren Rolle noch nicht geklärt ist.

Den einzelnen von mir verwandten Farben gegenüber verhielten sich die Epidermiszellen verschieden. Sehr gute Bilder gab das bewährte DELAFIELDSche Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin. Noch bessere fast die VAN GIESONSche Farbkombination.

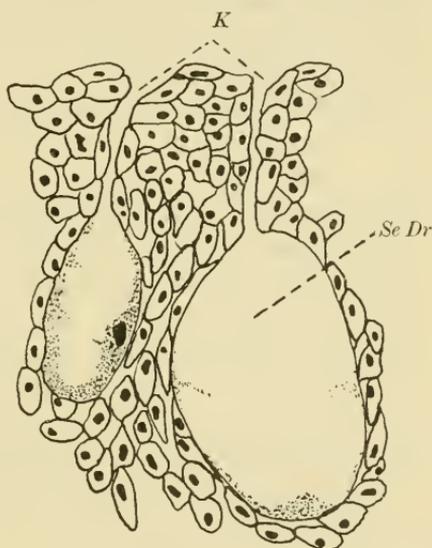
### b) Die Drüsenzellen der Epidermis.

Weit interessantere Verhältnisse als die einfachen Oberhautzellen bieten die aus diesen hervorgegangenen drüsigen Zellen dar, welche, zu enormer Mächtigkeit entwickelt, dem Schnittbilde der Haut ein charakteristisches Aussehen geben.

Nachdem besonders M. SCHULTZE (1861) und LEYDIG (1851, 1879, 1895), später MAURER (1895) in einer ganzen Reihe von trefflichen Arbeiten das Interesse auf diese Gebilde in der Fischhaut gelenkt hatten, sind in neuester Zeit wichtige Arbeiten auf diesem Gebiete erschienen, die die früheren Beobachtungen teils ergänzen und erweitern, teils berichtigen, so z. B. von NUSSBAUM und KULCZYCKI (1906), STUDNIČKA (1906, 1909) und OXNER (1905).

Letzterer studierte, ganz systematisch vorgehend, vor allem die Natur der Kolbenzellen von 39 verschiedenen Gattungen mariner und Süßwasserformen. Für die Gattung *Gobius*, welche der von mir untersuchten Form *Cyclopterus* am nächsten steht, noch stellte er fest, daß Kolbenzellen fehlen. *Cyclopterus* selbst kam bei ihm nicht zur Prüfung.

NUSSBAUM und KULCZYCKI (1906) haben in ihrer Abhandlung die Drüsen der Fischhaut von einem allgemeineren Stand-



Textfig. 4. Frontalschnitt durch die obersten Epidermislagen eines erwachsenen (21 cm) *Cyclopterus*. Zwei seröse Drüsen (*Se Dr*) mit Ausführungskanal. *K* Sekret hell, Plasma als Wandbeleg dunkler, granuliert. Kern (links) wandständig. 515:1. Zeichenapparat.

punkte aus behandelt und unterscheiden zwei Hauptformen: 1) Schleim- oder Becherdrüsen, 2) seröse Drüsen. Nach meinen Beobachtungen schließe ich mich ihnen an, ebendasselbe tut STUDNÍČKA (1906).

α) Die Schleim- oder Becherdrüsen (auch Becherzellen, *SchDr*) [vgl. Textfig. 7; Fig. 3, 9, 12].

Diese Gebilde finden wir schon bei ganz jungen Exemplaren, sie scheinen überhaupt früher als die später zu erwähnenden serösen Drüsen zur Entwicklung zu kommen. Zum wenigsten konstatierte ich, daß *Cyclopterus* von 5 mm relativ mehr Becherzellen als seröse Drüsen hatte. Sie liegen, wie dies schon LEYDIG angegeben, nach ihrer definitiven Ausbildung immer in der obersten Epidermisschicht. Bei jugendlichen Exemplaren gehen sie aus dem Stratum profundum hervor und rücken nach und nach an die freie Oberfläche. In älteren, 15—20 mm langen Tieren sah ich sie auch sich in den mittleren und tieferen Partien der obersten Epidermislagen entwickeln. Die Hauptbildungszone liegt bei erwachsenen Individuen in der obersten Schicht. Der Umbildungsprozeß ist etwa folgender. Der anfangs zentral liegende Kern rückt, je mehr sich zwischen dem Plasma helle Sekretvakuolen bilden, allmählich nach der Basis zu. Bei fertigen Becherzellen lagert er immer basal, wie dies auch von den gleichen Gebilden anderer Fische erwähnt wird (F. E. SCHULTZE 1867, LEYDIG 1895, MAURER 1895, STUDNÍČKA 1906, 1909, OXNER 1905, NUSSBAUM und KULCZYCKI 1906). Seine Gestalt ist sichelförmig (Fig. 3, 9).

Diese Becherzellen stehen nicht durch Plasmabrücken in Verbindung mit den Nachbarzellen. — Das Plasma zeigt Wabenstruktur und färbt sich tiefblau mit Hämatoxylin. Das Sekret erscheint heller und enthält viele Körnchen, wahrscheinlich abgestoßene chromatische Substanz des Kernes. Bei jungen Tieren fand ich fast immer auf der freien Oberfläche einen dichten, fast schwarz gefärbten Haufen (Fig. 3) über der Schleimzelle, den ich nicht für Sekret selbst halte, sondern für Zellinhalt, besonders Plasma, überhaupt. Es scheint mir dies ein Kunstprodukt zu sein, durch die Wirkung der Konservierungsflüssigkeiten entstanden, da bei älteren Tieren das Sekret immer nur schwach gefärbt wurde und bei jüngeren ebenfalls, in den Zellen, die sich noch nicht nach außen geöffnet hatten. Ohne jeden Kanal mündeten die Becherzellen direkt auf die Oberfläche und sind von ihren Nachbarzellen zwar dicht umgeben, aber doch scharf abgegrenzt.

Die Schleimdrüsen fand ich am ganzen Körper ziemlich gleichmäßig verteilt, nur in der Lippenhaut etwas spärlicher vertreten, sie bestimmen den Habitus des Schnittbildes der Oberhaut viel weniger als die nun zu erwähnenden serösen Drüsenzellen.

β) Seröse Drüsen. „Kolben“-ähnliche Drüsen. „Offene“ Kolben. (*SeDr.*) [Textfig. 1, 4, 7; Fig. 1, 2, 3, 9, 10—12.]

Verbreitung. Interessantere Verhältnisse bietet diese zweite Art von Drüsen dar. Zunächst werde ich auf diese Gebilde selbst eingehen und dann meine Befunde zu denen der anderen Autoren in Beziehung setzen. — Wie vorbeschriebene Becherzellen sind auch sie Abkömmlinge der basalen Schicht. Bei sehr jugendlichen Exemplaren noch spärlich vertreten, entwickeln sie sich im post-embryonalen Leben sehr rasch und geben der Haut bereits bei Jungfischen von 15—20 mm Länge ein charakteristisches Gepräge (Fig. 12). Was zunächst ihre Verbreitung auf der Körperfläche anbelangt, so fand ich folgende Verhältnisse:

Auf der Lippenhaut fehlen sie so gut wie ganz oder sind nur vereinzelt anzutreffen. Noch spärlich liegen sie in der Oberhaut auf der Innenseite der Brustflossen und in der Kehlgegend. An allen übrigen Hautstellen kann man sie, namentlich in der Afterregion, in enormer Menge treffen. Sogar die Epidermis der Flossen ist, vornehmlich längs der Strahlen, dicht mit ihnen durchsetzt.

Entwicklung. Der Entwicklungsmodus ist folgender. Die basalen Epidermiszellen, die zu serösen Drüsen werden sollen, unterscheiden sich in den Anfangsstadien durch eine stärkere Färbbarkeit. Weiterhin nimmt der Kern eine streng ovale Form an, während die gewöhnlichen Basalzellen mehr gestreckte Kerne besitzen. Die allererste, nur schwer sichtbare Sekretabsonderung findet wohl in nächster Nähe des Kernes selbst statt, und es erscheint, da das Sekret stark lichtbrechend und homogen ist, als kleiner heller Hof um den Kern (Fig. 1). Bald treten allenthalben im Plasma helle Sekretansammlungen auf, die zunächst durch feine Kanäle, dann durch breitere Brücken mit dem Sekrethof um den Kern in Verbindung treten. Nach und nach erscheint das Plasma vom Sekret mehr verdrängt zu werden und persistiert schließlich als dünner Wandbeleg (*pl* Fig. 2, 3, 9, 11). Der anfänglich zentral gelagerte Kern wird seltener an die Basis, meist an die Seite gedrängt. Nicht unerwähnt möchte ich lassen, daß er vielfach zwei Nukleolen aufweist und stark chromatinhaltig ist. Auch hier

scheint chromatische Substanz ins Plasma überzutreten und dieses zur Sekretbildung resp. Sekretumwandlung zu veranlassen. Anfänglich war die betreffende Zelle stark plasmahaltig, wofür ja auch die starke Färbbarkeit spricht. Nach Fertigstellung einer serösen Drüsenzelle erscheint diese völlig erfüllt mit sehr hellem Sekret; ich habe oft nur ganz geringe Plasmareste finden können.

Die Form ist eine länglich-ovale. Verbindungsbrücken haben auch diese Drüsenzellen genau so wie die vorigen zu keiner ihrer Nachbarzellen, auch sie erscheinen gegen die indifferenten Epidermiszellen scharf abgegrenzt, obwohl sie, besonders die der mittleren Schicht, sich ihnen eng anschmiegen.

Damit ist aber der Entwicklungsprozeß noch nicht abgeschlossen. Ich sagte bereits, daß die serösen Drüsen Abkömmlinge der Basalschicht sind. Wir müssen noch der merkwürdigen passiven Wanderung gedenken, die sie innerhalb der Oberhaut ausführen. Bei Jungfischen bis 50 mm etwa sitzen sie dem Stratum profundum auf, ja sie grenzen oft genug direkt an das Corium an (Textfig. 1 a; Fig. 1, 2, 3, 4, 9, 10). Allmählich aber schieben die von der Basalschicht ständig neugebildeten Zellen die Drüsen mehr nach der freien Oberfläche zu, so daß sie bei erwachsenen Individuen fast nur in der mittleren Epidermislage zu finden sind (Textfig. 1 c, 7; Fig. 11).

Vereinzelt bei jugendlichen Exemplaren, als Regel bei älteren öffnen sich die serösen Drüsen durch einen intercellularen Kanal nach außen (Textfig. 1 c, 4, 7; Fig. 11, 12). Von der Fläche betrachtet, sieht man bei größeren Cyclopterus diese Kanalöffnung sehr deutlich in der Mitte über der durchschimmernden Drüse liegen (Fig. 12 K).

Eingangs sagte ich, daß der Habitus der Epidermis nicht gleichmäßig durch die „kolben“-ähnlichen Drüsen beherrscht wird, und auch STUDNIČKA (1909) macht auf analoge Verhältnisse aufmerksam. In Textfig. 1 versuchte ich diese Verhältnisse bildlich wiederzugeben.

In der Mitte dieser Textfigur sehen wir die Haut eines 7 mm langen Cyclopterus. Die Drüsen sind nicht übermäßig ausgebildet und liegen noch verstreut in der Haut. Doch bald setzt eine Maximalperiode ihrer Entwicklung ein. Sie nehmen an Zahl wie Umfang enorm zu und durchsetzen als voluminöse Blasen völlig die Epidermis (Textfig. 1 unten; Fig. 3, 9). Die mittleren Epidermisschichten erscheinen oft ganz verquetscht, der Zellinhalt

ganz weggedrückt. Vor allem Tiere von 20–30 mm Länge zeigen dieses Stadium sehr schön.

Bei erwachsenen *Cyclopterus* erscheinen die Drüsen an Zahl wie Umfang etwas reduziert (Textfig. 1 c oben). Vielleicht auch läßt die mächtigere Entfaltung der indifferenten Epidermiszellen sie nicht mehr so stark hervortreten. Dann kommt noch hierzu, daß im allgemeinen der Umfang auf der passiven Wanderung etwas zurückgeht, wohl durch Diffusion, und daß zuletzt durch den Abführungskanal dem Sekret ein bequemer Ausweg geschaffen wird. Daß die serösen Drüsen in toto ausgestoßen werden, kann ich nicht finden, wohl aber werden sie, besonders in den aufgewölbten Epidermisflächen über den Hautverknöcherungen, ebenfalls verquetscht, ja ich möchte sagen direkt dadurch ausgequetscht (Textfig. 35–37).

Eine ständige Neubildung besteht für diese Gebilde nur in beschränktem Maße. Bei Individuen von etwa 40 cm Länge fand ich nur ganz wenig „kolben“-ähnliche Drüsen der Keimschicht angelagert. Das Maximum der Entwicklung zeigen 15–30 mm große Tiere.

Scharf unterschieden sind die serösen Drüsen vor den Schleimdrüsen durch ihr Verhalten gegen Farben. Während erstere sich im allgemeinen sehr wenig färben, verhalten sich letztere gerade umgekehrt, wie wir sahen. Am besten differenzierte die „kolben“-ähnlichen Drüsen Eisenhämatoxylin und das Farbgemisch von VAN GIESON. So erhielt ich mit erstgenannter Farbe schieferblaue Kerne mit tiefschwarzem Nucleus. Das Sekret blieb hell, wie auch nach VAN GIESONS Färbung, das Plasma bekam einen bräunlichen bis bläulichen Ton. Blaue Kerne und schwach rötliches Plasma lieferte die zweite Farbkombination.

Schöne Bilder gab auch das salzsaure Karmin nach P. MAYER insofern, als seröse Drüsen ganz hell, Schleimdrüsen aber recht dunkel tingiert wurden. Bei der Kombination von Eosin mit Hämatoxylin wurden die serösen Zellelemente gerötet, die Becherzellen gebläut.

γ) Vergleich der Befunde mit denen früherer Autoren.

Die unter Absatz α beschriebenen Becherzellen stimmen in ihrem Bau und Verhalten mit den gleichnamigen Gebilden anderer Knochenfische überein. Ich konstatiere also ihr Vorhandensein auch für unsere *Cyclopterus*. — Schwieriger wird es, die zweite

Art von Drüsenzellen ( $\beta$ ) einzureihen. Ich spreche mich dahin aus: die von mir gefundenen serösen Drüsenzellen halte ich für weiterentwickelte Kolbenzellen und will weiter unten meine Ansicht begründen. Zunächst möchte ich noch auf etwas anderes hinweisen. — Am besten gleichen die serösen Drüsen der Epidermis von *Cyclopterus* denen, welche *STUDNIČKA* (1906) für *Lepadogaster* beschrieben hat, unter dem Namen „sackförmige, seröse Drüsenzellen“. Einmal ist der Entwicklungsmodus ein ähnlicher. Vor allem aber kommt der so charakteristische Ausführungskanal (Textfig. 1, 4; Fig. 11 u. 12) sowohl bei *Lepadogaster* als auch beim Lump vor. Der Kanal ist so übereinstimmend typisch bei beiden Formen ausgebildet, daß die Zusammengehörigkeit dieser Drüsen mir nicht zweifelhaft ist. *STUDNIČKA* zählt die von ihm bei *Lepadogaster* gefundene Drüsenart gleicherweise zu den serösen Drüsen von *NUSSBAUM* und *KULCZYCKI* (1906). Ich muß jedoch erwähnen, daß meine Befunde mit denen *STUDNIČKAS* etwas differieren. Dieser Autor betont, der Kern habe bei völlig entwickelten Drüsen stets nahe der Ansatzstelle des Kanals gelegen; für *Cyclopterus* trifft dies nicht zu; ich fand ihn lateral oder basal, bisweilen auch zentral gelagert. Dann sah er die Ansatzstelle des Abführungskanals (l. c. 1906, p. 140) „von einem leistenförmigen, mit Eisenhämatoxylin ‚schwer‘ (muß natürlich ‚schwarz‘ heißen, so wie er es auch abbildet, *HASE*) schwarz sich färbenden Ringe umgeben. Die Annahme ist sehr berechtigt, daß es sich da um einen Ringmuskel (!) handelt, der die enge Oeffnung der sackförmigen Drüse zu schließen die Aufgabe hat, der sich vielleicht nur auf einen besonderen (nervösen?) Impuls zu öffnen fähig wäre.“ Dieser Schluß *STUDNIČKAS* ist wohl etwas zu spekulativ; ich sah bei meinem Objekte nichts dergleichen.

Es bleibt mir noch die Begründung zu geben übrig, was mich veranlaßt, diese Art von Drüsen beim *Cyclopterus* den „kolbenförmigen“ Gebilden = „Kolben“ (nach der Definition von *M. SCHULTZE* 1861, *OXNER* 1905) anzureihen. Ich schlage vor, diese Art von Drüsen „offene Kolben“ zu nennen.

*OXNER* (1905) betont ausdrücklich, daß Kolbenzellen bei nahe verwandten Familien fehlen resp. vorhanden sein können. Hat er bei *Gobius* (als mit der meinigen Form am nächsten verwandt) keine Kolben gefunden, so ist dies noch kein Ausschließungsgrund. Echte Kolben sind gleichfalls seröser Natur, dieses Merkmal kommt also beiden zu. Ferner spricht die Verteilung über die Haut-

oberfläche dafür, z. B. ihr beiderseitiges Fehlen in der Lippenhaut. Für die Zusammengehörigkeit führe ich weiterhin ins Feld: die Größe und Häufigkeit, das Verhalten gegen Farbstoffe, ihre Herkunft aus der Basalschicht und last not least das allmähliche Vorrücken gegen die freie Epidermisoberfläche unter Volumenabnahme. — (Die echten geschlossenen Kolben nehmen an Größe ab durch Abgabe von Sekret durch Diffusion — die „kolben“-ähnlichen Drüsen des *Cyclopterus* tun, solange sie noch geschlossen sind, dasselbe.)

OXNER (1905) spricht den Kolben auch eine Stützfunktion zu, und ich schließe mich dem vollkommen an, möchte sogar sagen, daß diese Gebilde vielleicht als elastisches Polster gleichzeitig dienen. Die Betrachtung eines Schnittbildes der Oberhaut (Textfig. 1; Fig. 3, 9, 11) drängt diesen Gedanken geradezu hervor. Das Corium ist in diesen Lebensstadien verhältnismäßig noch wenig entwickelt, und ein Schutzbedürfnis ist um so mehr vorhanden, als sich in diesen Lebensphasen die ersten Verknöcherungsprozesse in der Lederhaut abspielen. — Es sei zum Schluß ein spekulativer Gedanke erlaubt. Mir ist nicht undenkbar, daß die von mir beschriebenen „offenen Kolben“ (= seröse Drüsen = sackförmige seröse Drüsen [STUDNIČKA 1906]) modifizierte (ehemalige geschlossene) Kolben darstellen. Beim *Cyclopterus*, wohl phylogenetisch ziemlich jung, sind die ursprünglichen Kolben nicht völlig geschwunden, sondern das Sekret, welches erst durch Diffusion entleert wurde (und noch wird) und zu irgendeinem Stoffwechselprozeß nötig war, wird im Alter unnötig (vergl. völliges Schwinden echter Kolben), und es entleert sich nun durch einen durchbrechenden Kanal als überflüssig nach außen. Daß die „offenen Kolben“ des *Cyclopterus* im Alter nicht mehr so unbedingt nötig sind, dafür spricht ihr Verquetscht- und Ausgequetschtwerden in der Epidermis über Schuppenanlagen (Textfig. 7; 35—37).

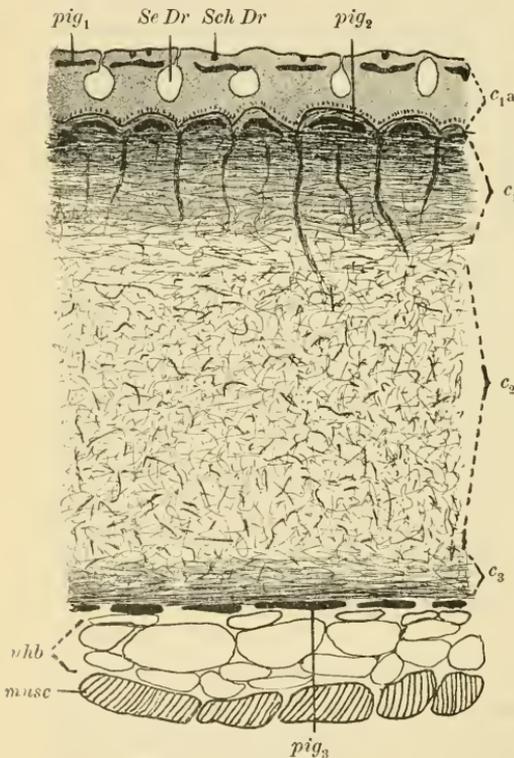
#### δ) Zusammenfassende Schlußbetrachtung.

Wir haben bei *Cyclopterus* eine Oberhaut mit drei gut unterscheidbaren Schichten indifferenter, typischer Epidermiszellen (verbunden durch Zellbrücken) gefunden. Drüsenzellen ließen sich zweierlei Arten feststellen: einmal gewöhnliche Becherzellen, ferner „offene“ Kolben = „kolben“-ähnliche Drüsen. Der Entwicklungsmodus letzterer bringt eine starke morphologische Umlagerung der Haut mit sich, es ist also die Möglichkeit vorhanden, daß sich die Epidermiszellen gleichsam gegeneinander verschieben; eine, ich

möchte sagen, „innere“ Wanderung findet statt. — Bei all diesen Umlagerungsprozessen die, wie wir sahen, recht beträchtlich sind, konnte ich trotz bestehender Verbindung der basalen Epidermiszellen

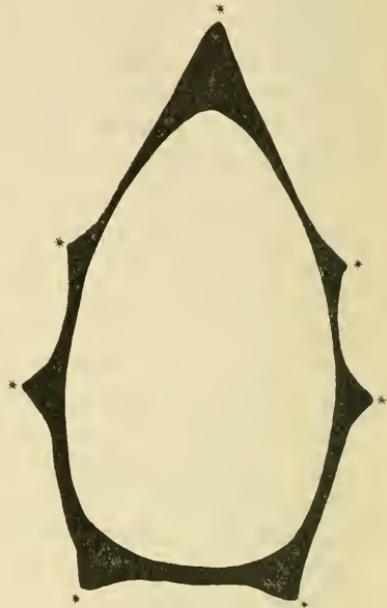


Textfig. 5.



Textfig. 7.

serösen Drüsen (*Se Dr*) und Schleimdrüsen (*Sch Dr*). — Corium aus drei Schichten bestehend;  $c_1$  und  $c_3$  geschichteter,  $c_2$  netz-filzartiger Teil.  $c_1$  mit senkrechten Faserzügen und mittlerer Pigmentschicht ( $pig_2$ ). Zwischen  $c_3$  und dem Unterhautbindegewebe (*uhb*) die innerste Pigmentschicht ( $pig_3$ ). *musc* = Muskulatur.  $pig_1$  hat Chromatophoren wie Textfig. 2,  $pig_2$  und  $pig_3$  solche wie sie Textfig. 3 zeigt. ca. 70mal vergrößert.



Textfig. 6.

Textfig. 5. Frontalschnitt durch die oberste Coriumlage ( $c_1$ ) eines alten Cyclopterus (50 cm). Äußerste Schicht und senkrechte Bündel sehr dick. Die horizontalen Schichten vielfach durch schräge Züge verbunden. 515: 1. Zeichenapparat.

Textfig. 6. Transversalschnitt durch die Lederhaut eines 36 cm langen Cyclopterus, um die wechselnde Dicke des Coriums zu zeigen. Bei den Stachelreihen (\*) ist sie am größten.  $\frac{1}{2}$  natürliche Größe.

Textfig. 7. Idealbild durch die gesamte Haut eines 50 cm großen Cyclopterus. Frontalschnitt. *ep* = Epidermis mit äußerster Pigmentschicht ( $pig_1$ ),

zu den obersten Coriumzellen nichts finden, was sich als eine Abgabe epidermoidaler Zellen an das Bindegewebe hätte deuten lassen.

## 2. Die Cutis.

(Vergl. Textfig. 5, 6, 7, 29—37; Fig. 1—6, 8, 10—17.)

### a) Struktur und Genese.

Obwohl die Literatur über das Bindegewebe eine fast unübersehbar große ist, so haben wir genauere Angaben über Knochenfische nicht viel, und sie sind sehr zerstreut. Ueber das Corium unseres *Cyclopterus* konnte ich eigentlich nur eine Arbeit finden, die schon recht alten Datums ist und welche ich unten zitieren werde.

Ueber Bindehautgenese bei Knochenfischen liegen Angaben von NUSSBAUM (1907) vor, auf welche ich noch zu sprechen komme, und der neueste Bearbeiter dieses Themas, MERKEL (1909), sagt, er habe Fische zu seinen Untersuchungen mitberangezogen, gibt aber leider nicht an, welche, und bildet auch nichts davon ab. Sehr wichtig ist noch die einen eigenen Standpunkt vertretende Arbeit von STUDNÍČKA (1907). — An der Hand meiner Befunde werde ich auf die der anderen Autoren hinweisen.

Unser einziger Gewährsmann RATHKE (1822) berichtet, nachdem er sich über den Hautpanzer des *Cyclopterus* verbreitet, in betreff des Coriums p. 498 u. ff.:

„Das MALPIGHISCHE Gewebe ist ziemlich dick, zieht sich auch in die Höcker hinein (an deren inneren Fläche es fest anliegt), ist auf der Lichtseite des Tieres grünlich, auf der Schattenseite dagegen entweder ungefärbt oder blaßrosenrot. Das Corium zeigt nichts weniger als ein Zellgewebe, sondern ist ganz dicht, härtlich, schlüpfrig anzufühlen und besteht aus einer Colla, welche sich im kochenden Wasser vollkommen auflöst. Die Dicke derselben ist sehr verschieden nach den verschiedenen Körperstellen, jedoch nimmt es im allgemeinen gegen die Bauchfläche allmählich ab, so daß hier die Lederhaut nur als ein ganz dünnes Blatt erscheint. Dagegen ist diese am Hinterkopfe bei einem 6" 8''' langen Individuum fast 2''' , und an der sogenannten Fettflosse, welche auch nur aus Colla besteht, sogar 8''' dick. Man könnte daher wohl annehmen, es vertrete diese Masse zugleich auch die Fetthaut höherer Tiere. Nur möchte ich dagegen bemerken, daß sich zwischen ihr und den Muskeln des Körpers als Verbindungsglied noch eine weiche, dünne und schwarzgrauliche Hautlage befindet, welche beim Anziehen einen gallertartigen Bau annimmt und wohl mehr noch der Fetthaut entsprechen dürfte.“

RATHKE mischt Wahres und Falsches durcheinander, und wir können aus seinen Angaben nichts Sicheres entnehmen. Ich gehe deshalb sofort zu meinen Befunden über.

Cyclopterus von 5 und 7 mm zeigen dicht unter der Epidermis eine struktur- und zellenlose Schicht, die schon vorerwähnte erste Coriumlage oder Membrana terminans = Grenzhaute (MERKEL 1909) [fälschlich als epidermoidale Basalmembran bisweilen von verschiedenen Seiten angesprochen, siehe oben]. Fig. 1 *mt*. Die Genese dieser zarten Coriumlage konnte ich leider nicht verfolgen, da mir entsprechende Stadien fehlten. Sie erfolgt aber sicher noch vor dem Ausschlüpfen.

Dieser zarten Membran ist ganz eng eine flache Zellschicht des Coriums innen angelagert. HATSCHKE hat sie als Grenzepithel bezeichnet, ein Name, den ich schon früher als irreführend abgelehnt hatte, HASE (1907), p. 28. Ich möchte auch die von mir vorgeschlagene Bezeichnung äußere (und entsprechend innere) „Grenz“-Schicht tilgen, da sich gezeigt nach erneuter Prüfung, daß diese Coriumzellen gar keine „Grenze“ im eigentlichen Sinne vorstellen, ein besonderer Name ist eben überflüssig. SCHUBERG (1903, 1907, 1908) und MERKEL (1909) betonen für ihre Objekte gleicherweise, die erste Coriumlage sei zunächst strukturlos.

Als Bildungsherd für die erste Coriumlage (Grenzhaute) möchte ich die darunterliegende Zellschicht verantwortlich machen, denn epidermoidalen Ursprunges ist sie ja nicht, wie wir bereits sahen, und ein selbständiges Entstehen aus einer lebendigen Grundsubstanz lehne ich auch ab, wie ich unten ausführen werde. Die erste Cutisschicht ist strukturlos; warum? Weil eine mechanische Inanspruchnahme noch nicht erfolgt bei ihrer Anlage im Embryonalleben. Erst wenn das Tier Bewegungen ausführt, beginnt die von den Bindegewebszellen abgeschiedene Grundsubstanz sich in Fasern zu differenzieren. Die Anordnung der Fasern in Kreuzstreifung (fibrilläre Kreuzstreifung) ist eine sekundäre Folge der mechanischen Inanspruchnahme.

Der strukturlose Zustand wird demnach nicht lange beibehalten, und tatsächlich finden wir bereits bei 11 mm langen Cyclopterus diese Schicht in ganz feine Lamellen zerfallen, welche besonders Eisenhämatoxylin und VAN GIESON-Färbung gut hervortreten lassen. Jede Lamelle selbst zeigt auf Schnitten keine Struktur, wohl aber, von der Fläche betrachtet, nach Osmiumsäurebehandlung. Wir sehen dann, wie jede aus außerordentlich feinen, zueinander parallelen Fasern besteht (ähnlich Fig. 8),

MERKELS Bezeichnung *Membrana terminans* darf also nur so lange angewandt werden, als der lamellöse kreuzstreifige Zerfall der Membran noch nicht eingetreten ist, was, wie ich bereits betonte, nur im Embryonalleben und in den frühesten Jugendstadien der Fall ist.

Die *Membrana terminans* wird somit zur äußersten Coriumlage im engeren Sinne. Ihr lagert eine Schicht langgestreckter Cutiszellen an, analog dazu ordnen sich andere Zellen des Coriums ebenfalls in Lagen an (Fig. 2, 3), sind aber nach der Muskulaturseite hin gelegen. Zwischen beiden kommt es zu keiner so regelmäßigen Zellanordnung, und aus dieser Mittelschicht resultiert die spätere mittlere Cutisschicht.

Um es kurz zusammenzufassen: a) wir haben *Membrana terminans* + eng anliegender Zellschicht, aus beiden geht die definitive äußere Coriumschicht hervor ( $c_1$  Textfig. 7), ich möchte beide als Bildungszone der äußeren Cutisschicht bezeichnen. b) Mittellage netzartig geordneter Zellen; aus ihnen geht die filzartig verflochtene mittlere Coriumlage ( $c_2$  Textfig. 7) hervor. Diese Zellen stellen also die Bildungszone der mittleren Schicht dar. c) Anordnung von Zellen in einheitlicher Lage benachbart der Muskulatur; aus ihnen bildet sich die gleichfalls lamellös geschichtete innere Coriumlage ( $c_3$  Textfig. 7). Diese Zellen sind resp. werden die Bildungszone von  $c_3$ .

Diese Sonderung in drei wohl unterscheidbare Bildungszonen geht bereits bei Jungfischen von 11—13 mm vor sich (vgl. Fig. 2 u. 3  $c_1$ ,  $c_2$ ,  $c_3$ ).

Die weitere Entwicklung ist folgende.

α) Die äußere Coriumlage ( $c_1$ ). Zunächst möchte ich erwähnen, daß unsere ursprüngliche *Membrana terminans* an Dicke zugenommen hat. Aber wodurch? Ich glaube sicher durch „Mitwirkung“ der ihr eng anliegenden Bindegewebszellen. Wir berühren damit die Frage nach der Entstehung der kollagenen Fasern überhaupt, welche in letzter Zeit so heftig und von verschiedenen Standpunkten aus diskutiert worden ist. (Näheres bei MERKEL [1909], STUDNIČKA [1907].) Ich möchte mich auf den folgenden Standpunkt stellen, besonders nach meinen Befunden bei der Bildung der Hartelemente in der Cycloptershaut. Alle Zellen des Bindegewebes stehen durch gröbere und zum größten Teil sehr feine Plasmastränge in Verbindung, sie bilden somit eine lebendige Einheit (Fig. 2, 3, 4, 6). Ueberall da, wo kollagene Fasern oder

Faserbündel entstehen sollen, wandelt sich ein Teil des Plasmas in eine, zunächst amorphe, Grundsubstanz um, die noch unter dem direkten Einfluß des Zellplasmas steht, und unter diesem Einfluß formt sich in ihr die kollagene Faser. Die Bindegewebszelle ist also nicht völlig ausgeschaltet bei der Faserbildung, wie eine Richtung (MERKEL [1909] u. a.) will, sondern mehr passiv beteiligt. Diese lebendige Grundsubstanz mit einem besonderen Namen zu bezeichnen, kann ich mich nicht entschließen. Daß die Bindegewebszelle bei der kollagenen Faser- und Faserbündelbildung sehr wohl beteiligt ist, geht aus der Entwicklung der Hautverknöcherung des Cyclopterus (für dieses Objekt zum mindesten) hervor. Die Bindegewebsfibrillen entstehen nicht spontan in der selbständig lebendigen Grundsubstanz, sondern immer treten erst Zellen in bestimmter Anordnung, nämlich in der, wie die zu bildende Substanz geformt werden soll, zusammen und wandeln ihr Plasma zum Teil in Grundsubstanz um, die sich zu Fibrillen differenziert. Wenn die kollagenen Fasern und die Faserbündel ohne Zellbeteiligung entständen, so wäre es mir ganz unklar, warum bei der Hautstachelbildung des Cyclopterus die Bindegewebszellen erst eine so charakteristische Umlagerung und Anordnung erfahren. Warum bilden sich diese Gebilde (sie bestehen auch aus kollagenen Fibrillen, um es gleich hier zu bemerken) nicht ebenfalls spontan? Die Beteiligung von Zellen ist für sie nicht abzustreiten. Man wird mir wohl einwenden: den Zellen komme hier nur die Aufgabe zu, den Verkalkungsprozeß zu bewirken; demgegenüber sei betont, daß die ersten, schon sehr deutlich geformten Stachelanlagen noch unverkalkt sind (vgl. Fig. 36—38).

Noch eines möchte ich erwähnen. Da, wo die kollagenen Fibrillen in Lagen und Schichten geordnet sind, da, wo wir sie netz- und filzartig verflochten finden, da haben die Bindegewebszellen die entsprechende Anordnung, ebenso wie bei der oben genannten Entstehung besonders geformter Coriumgebilde (Fig. 2, 3, 6, 10, 14—17).

Nach diesem Exkurs zurück zur Cutisentwicklung. Zuletzt sagte ich, die Membrana terminans habe an Durchmesser durch Zellentwicklung zugenommen, durch mechanische Wirkung sei die fibrilläre Kreuzstreifung bewirkt worden.

In die erste Coriumschicht wandern Bindegewebszellen von unten her ein, ein Vorgang, den ich an Exemplaren von 15 bis 17 mm Länge (Fig. 4) beobachten konnte. Die Bestätigung

dafür geben auch andere Beobachter (SCHUBERG [1903, 1907/08], NUSSBAUM [1907]). Diese eingedrungenen Zellen breiten sich zwischen den feinen Lamellen mehr und mehr aus und spalten nach innen zu eine Schicht Lamellen ab. Dieser Vorgang wiederholt sich des öfteren, immer mehr Lamellenlagen werden abgespalten, sowohl von der zuerst gebildeten äußersten Lage als auch von den bereits abgetrennten gleichsam proximal verschobenen Schichten (Fig. 5, 6). Diese lamellosen Lagen nehmen an Dicke zu und ergeben so die definitive Schichtung der äußersten Coriumlage ( $c_1$  Textfig. 5 u. 7; Fig. 5, 6). Begrenzt sind diese Schichten beiderseitig von Zellen resp. deren Plasmafortsätzen, was besonders Dahliapräparate sehr gut zeigen (Fig. 6  $c_1$ , Fig. 10  $c_1$ ). Der Bau des Coriums ist bisher also folgender: Es sind Schichten in reichlicher Zahl parallel zueinander und zur Körperoberfläche vorhanden, jede besteht aus feinen Lamellen, die eine gekreuzte fibrilläre Struktur zeigen. Sehr konstant zeigt sich die direkt unter der Epidermis liegende Schicht, es ist gewissermaßen die bedeutend vergrößerte und umgewandelte Membrana terminans. Ihr angelagert (nach innen zu) finden wir Pigmentzellen, welche ebenfalls erst in diese ursprünglich einheitliche Schicht eingedrungen sind (Fig. 6  $pig_2$ , Fig. 10  $pig_2$ ).

Es ist der Bildungsprozeß der äußersten Coriumlage  $c_1$  damit noch nicht abgeschlossen. Anschließend an das Eindringen von Zellen entwickeln sich vielfach senkrecht zur Körperoberfläche verlaufende, also aufsteigende Faserzüge, welche in die parallelen Schichten eindringen und sich daselbst fächerartig ausbreiten und so mit ihren Faserbündeln am äußeren distalen Ende denen der Lamellen parallel laufen. Das innere (proximale) Ende verliert sich fein aber unregelmäßig zerfasert in der mittleren Cutisschicht  $c_2$ . Diese senkrechten Faserbündel können sowohl in die alleräußersten (und dies ist meistens der Fall) als auch in tieferliegende Lagen eindringen (Fig. 5, 13 a u. b, Textfig. 5).

Weiterhin ist vielfach zu beobachten, daß die Abspaltung von Coriumschichten nicht völlig vor sich geht, sondern nur auf eine gewisse Strecke hin. Es kommt hierdurch zur Bildung von schräg (allerdings in sehr spitzem Winkel [Fig. 13 a, Textfig. 5 zeigen die Verhältnisse schon etwas übertrieben]) verlaufenden Verbindungsschichten zweier Parallelschichten.

Namentlich die senkrechten Faserzüge, zuerst beobachtete ich sie bei 22—26 mm großen *Cyclopterus*, die immer bei ihrer Ausbildung von Plasma umgeben sind, stützen mit meine Ansicht,

daß die kollagenen Faserbündel indirekte Zellprodukte sind. Nach der mittleren Coriumschicht zu wird die Anordnung der Lagen mehr und mehr unregelmäßig, ich möchte sagen unordentlich (Textfig 5, 7; Fig. 5), und das Corium  $c_1$  geht so nach und nach in die Schicht  $c_2$  über.

$\beta$ ) Die mittlere Coriumlage  $c_2$ . Sie verdankt ihre Entstehung netzartig verbundenen Bindegewebszellen. Fig. 2, 3, 6, 17 zeigen uns, daß außerordentlich feine, zum Teil weit verästelte Zellen sie allenthalben durchsetzen. Entsprechend ist ihre Struktur netz-, besser filzartig (Textfig. 7; Fig. 14—16). Wir sehen bei stärkerer Vergrößerung ein unentwirrbares Geflecht von dickeren bis zu den feinsten Faserbündeln, dazwischen reich und aufs feinste verästelt die Bildungszellen (Fig. 17). Senkrechte Züge fehlen, dafür sind Blutgefäße und Nerven sehr oft zu konstatieren. Eine sichere Grenze nach der proximalen und distalen Seite hin läßt sich nicht ziehen, die Schicht geht eben nach und nach in  $c_1$  und  $c_3$  über. An Mächtigkeit überragt sie ihre Schwesterschichten bei weitem, ich habe sie bis zu 3 cm dick gefunden. Auch RATHKE macht bereits darauf aufmerksam, und wenn er sie als „ganz dicht, härtlich, schlüpfrig“ bezeichnet, so gebe ich ihm völlig recht. Sie erweist sich außerordentlich fest und widersteht Wassermazerationen und schwacher kalter Lauge sehr lange. Im Wasser habe ich sie nach monatlicher Einwirkung noch unverändert gefunden. Fig. 14—16 zeigen uns drei Entwicklungsstadien in ihrer typischen Ausbildung von einem 26 mm, 19 cm und 46 cm langen Exemplare. In der ausgeschiedenen Grundsubstanz liegen allenthalben die feineren oder dickeren Faserbündel wirr und regellos durcheinander geflochten.

$\gamma$ ) Die innere Coriumlage  $c_3$ . Ueber sie kann ich mich kurz fassen, da ihr Bau von dem der äußeren Coriumlage nur insofern abweicht, als sie keine senkrechten Faserzüge aufweist. Auf der Innenseite liegt ihr eine Lage epithelartig angeordneter Zellen an, so wie ehemals der Membrana terminans eine sich anschmiegte. Auch Coriumlage  $c_3$  durchsetzen senkrechte und horizontale Plasmaausläufer (Fig. 6). Eine bestimmte Grenze nach der mittleren filzartigen Lage ist ebensowenig erkennbar wie für  $c_1$ . Denkt man sich die senkrechten Faserzüge weg, so könnte Fig. 5 ebenso gut den Uebergang von  $c_1$  zu  $c_2$  wie  $c_3$  zu  $c_2$  darstellen. Was die innere Cutislage von der äußeren noch unterscheidet, ist die geringere Mächtigkeit der

parallelen Schichten, ihrer absoluten Zahl wie relativen Dicke nach verglichen.

δ) Allgemeiner Habitus des Coriums. (Textfig. 5, 6, 7; Fig. 5, 6, 13 a, b, 14—16.) Wie schon unser alter Gewährsmann RATHKE (1822) angibt, ist die Lederhaut bei *Cyclopterus* nicht überall gleichmäßig dick. Diese Ungleichheit ist eine Folge der Entwicklung des Hautpanzers. Da, wo die großen Hautdornen in Reihen angeordnet sind, kommt es zu viel stärkerer Ausbildung der mittleren ( $c_2$ ) Lage als an den anderen nicht oder schwach bedornen Hautstellen, doch konnte ich, selbst unter ganz kleinen Hautstacheln, immer eine Tendenz zur Verdickung der filzartigen Lage feststellen. Der Zweck, der hierdurch erreicht wird, ist ein doppelter: einmal wird ein elastisches Polster für den Hautdorn geschaffen, ferner eine feste „Fassung“ für denselben hergestellt. Nicht die geschichteten Coriumteile befestigen die Hautverknöcherung, sondern die wirt durcheinander geflochtenen, die auch das Innere des Stachelhohlkegels völlig erfüllen. — Kombiniert man Textfig. 6 mit Textfig. 37, so treten diese Beziehungen sofort zutage. Textfig. 6 zeigt uns die wechselnde Cutisdicke eines 36 cm großen *Cyclopterus* in halber Größe. Von 1,5 mm und 2 mm schwankt sie bis 14 und 16 mm. In der Nähe der Reihe 1 erreicht sie ihren Maximalwert von 22 mm. Bei 46 cm großen Exemplaren habe ich sogar bis 35 mm gemessen. Dieses Verhalten resp. dieses Mitwachsen des Coriums mit den Hautdornen ist es auch, was die Deformierung des Querschnitts mithervorrufft.

Anhangsweise muß ich noch erwähnen, daß sich zwischen Muskulatur und echte Lederhaut bei älteren Tieren (30 mm) ein blasiges Unterhautbindegewebe einschiebt (Textfig. 7 u. 35—37 *uhb*), welches aber zu den Hautossifikationen keinerlei Beziehungen hat. RATHKE (1822) spricht sich dahin aus, daß dieses Unterhautbindegewebe der Fetthaut höherer Tiere entspräche. Ich kann seinen Befund insofern bestätigen, als ich tatsächlich viel Fett in dieser Schicht angetroffen.

Als Färbemittel für das Bindegewebe habe ich verschiedenerlei verwandt. Einmal *Dahlia* in modifizierter Zusammensetzung nach SCHUBERG (1903), welches ein „Negativ“ liefert, da es alles färbt, nur die Bindegewebsfasern nicht, ferner Eisenhämatoxylin, welches sehr schön den lamellosen Bau der Schichten differenzierte, und VAN GIESONS Farbkombination. Eisenhämatoxylin mit Lichtgrün

lieferte auch gute Resultate. Eigentlich mit die besten Bilder gab die gewöhnliche Borax- und salzsaure Karminfärbung.

ε) Zusammenfassung und Vergleich der Befunde. Das Corium unseres Cyclopterus besteht im erwachsenen Zustande aus drei Lagen ( $c_1$ ,  $c_2$ ,  $c_3$  Textfig. 7). Nur der äußersten Lage kommen senkrechte Faserzüge zu; nur der äußersten und innersten Lage kommt geschichtetes Corium zu. Die mittlere Lage ist filzartig verflochten und setzt sich in die Hautstacheln fort. Die Genese der drei Lagen läßt sich weit rückwärts verfolgen:  $c_1$  wird am frühesten, bereits im Embryonalleben (als Membrana terminans noch strukturlos) angelegt,  $c_2$  und  $c_3$  fast gleichzeitig bei 11—13 mm langen Individuen. Senkrechte Faserzüge treten bei 22—26 mm großem Cyclopterus auf.

Vergleiche ich meine Resultate mit denen anderer Autoren, so finde ich eine ziemliche Uebereinstimmung mit denen von KLAATSCH (1890), besonders was das geschichtete Corium anbelangt. NUSSBAUM (1907) hat die Cutisbildung leider nicht weiter verfolgt bei seinem Objekte (*Salmo irideus* W. GIBB., Regenbogenforelle), als in den ersten Stadien: „Die sehr feinblättrige Schichtung der zuerst homogenen Cutislamelle (gemeint ist die Membr. terminans) entspricht noch nicht der definitiven Faserbildung.“ „Die echten Bindegewebsfasern, sowohl die kollagenen wie elastischen, verdanken erst den in die Cutislamelle eindringenden Zellen ihre Entstehung.“ „Die in der Cutislamelle hervortretende primitive fibrilläre Schichtung, die äußerst fein ist und nur bei starken Vergrößerungen beobachtet werden kann, darf nicht der echten, faserigen Intercellularsubstanz des Bindegewebes gleichgestellt werden und ist lediglich als eine feine Strichelung anzusehen, bedingt durch gewisse, rein physikalische Veränderungen in der Grundsubstanz.“

Dem kann ich mich nicht ganz anschließen. Was das Einwandern von Zellen anbelangt, so stimmen unsere Beobachtungen überein. Ich halte die kreuzweise Faserung für echte Bindegewebsfasern, einmal nach ihrem färberischen Verhalten, und dann zeigen die tiefer liegenden Coriumschichten genau dieselbe fibrilläre Streifung. Warum soll beides, da die Bildungszellen dieselben sind, etwas Verschiedenes sein? Welche „rein physikalischen Veränderungen“ meint NUSSBAUM? 13—15 mm lange *Salmo irideus*, sogar 20—27 mm große, zeigten noch keine Zelleinwanderung, Cyclopterus schon bei 17 mm.

Für den Karpfen gibt er nur zwei Cutislagen, die obere mehr locker, die untere kompakter an. Auch sah er bei seinem Objekte (Forelle) nicht die so auffälligen starken, senkrechten Faserzüge. Sehr ähnelt die Lederhaut des *Cyclopterus* derjenigen vom Amphibien, die nach SCHUBERG (1903, 1907, 1908) auch ein dreifach geschichtetes Corium besitzen, sowie ein Unterhautbindegewebe. Auch in der ganzen Genese habe ich mancherlei Uebereinstimmung finden können. Nur läßt SCHUBERG die innere Coriumlage  $c_3$  aus der zuerst abgespaltenen Schicht der äußeren  $c_1$  hervorgehen. Ich fand für *Cyclopterus* dies nicht, sondern konstatierte, daß sich das geschichtete Corium der Innenseite neu aus Bindegewebszellen bildet.

Mit SCHUBERG (1908) und DISSE (1909) halte ich die kollagenen Fasern für indirekte Zellprodukte, die aus einer zunächst von der Zelle gebildeten Grundsubstanz (Präkollagen [SCHUBERG], Prädentin [DISSE]) hervorgehen.

### 3. Zellverbindungen zwischen Epidermis- und Cutiszellen.

(Hierzu Fig. 1, 2, 3, 4, 6, 8, 10.)

Die gesamte Literatur, für und wider, bespricht SCHUBERG (1903, 1907, 1908) in seinen drei ausgezeichneten Arbeiten, so daß ich auf diesen Punkt gar nicht eingehen will. In neuester Zeit hat seine Befunde STUDNIČKA (1909) für *Petromyzon Planeri* bestätigt. Damit ist erwiesen, daß diese Zellverbindungen nicht auf Amphibien beschränkt sind, sondern auch in anderen Wirbeltierklassen vorkommen. Für die zwischen Cyclostomen und Amphibien stehende Klasse fehlte die entsprechende Bestätigung bisher. Es war also aus diesem und einem zweiten Grunde nötig, sein Augenmerk auf etwaige Verbindungsbrücken zwischen Zellen verschieden gearteter Gewebe bei unserem Objekte zu richten. — Von verschiedener Seite (KLAATSCH 1894, 1895; MAURER 1895; SZILY 1907 a, b; KASANZEFF 1906) wurde bekanntlich der Versuch gemacht, die Skleroblasten aus dem Ektoderm abzuleiten. Der Gedanke, solche Zellverbindungen seien eben die erste Stufe des Uebertrittes der basalen Epidermiszellen ins Mesoderm, liegt ja nahe, aber SCHUBERG hat ihn mit aller Schärfe zurückgewiesen. Ich habe die Skleroblastenfrage bei meinem Objekte nochmals geprüft (vergl. Kap. III, 2) und bin zu dem Resultate gekommen, daß trotz bestehender Zellverbindungen keinerlei Zellüberwanderungen von der Epidermis ins Mesoderm stattfinden.

SCHUBERG betont für seine Objekte, daß bei den kleinsten Larven (7,5 mm) noch keine Verbindungen zwischen Corium- und Epidermiszellen bestünden. Genau das Gleiche fand ich bei Cyclopterus von 5 und 7 mm Länge. Diese Verbindungen werden erst später hergestellt. Die Veranlassung hierzu geht, soviel ich beobachten konnte, nun gerade von den Coriumzellen aus, und zwar von den senkrecht zur Oberfläche in die Membrana terminans eindringenden Zellen (Fig. 4). Sobald diese Einwanderung beginnt, strecken die basalen Epidermiszellen ihnen kleine Fortsätze gleichsam entgegen. Bei älteren Cyclopterus (30 mm, Fig. 8, 36 mm, Fig. 6 u. 10) sind die senkrechten Verbindungsbrücken schon völlig ausgebildet. Daß es sich tatsächlich um Durchbohrungen der aus der Membrana terminans hervorgegangenen äußersten Coriumschicht handelt, zeigen Flächenpräparate (Fig. 8) sehr gut. Wir sehen zwischen den kreuzstreifigen Lamellen ganz feine ringähnliche Gebilde, die ich mit SCHUBERG für die Durchtrittsstellen halte. Nachdem wir gesehen haben, daß plasmatische Ausläufer der Coriumzellen auch senkrecht die Cutisschichten durchsetzen (Fig. 4, 6, 10), ist es gar nicht so wunderbar, daß auch in der äußersten Coriumschicht solche Zellausläufer sich finden und mit den Epidermiszellen in Verbindung treten, die ja ebenfalls untereinander durch Plasmabrücken verbunden sind.

Ich glaube sicher, derartige Zellverbindungen sind viel häufiger als bisher bekannt, und nicht für unwichtig halte ich es, ihr Vorkommen bei Knochenfischen festgestellt zu haben, was meines Wissens bisher noch nicht der Fall gewesen ist. — Aber nirgends konnte ich Verhältnisse entdecken, die für ein Ueberwandern aus der Epidermis ins Corium gesprochen hätten. Die Zellen beider Gewebearten bewahren streng ihre Spezifität. — Die Zellbrücken selbst sind sehr fein, und man muß starke Systeme anwenden, um sie deutlich zu sehen. Ich möchte, wie SCHUBERG, ebenfalls vor einem Beobachtungsfehler warnen, nämlich den, senkrechte Faserzüge für besagte Zellverbindungen zu halten. Dieser Irrtum ist um so leichter möglich, da diese auch von Plasma umgeben sind (Fig. 6), welches aber dem in der Lamelle fächerartig ausstrahlendem Faserbündel eine Strecke folgt. — Besagte Zellverbindungen dienen wohl vornehmlich dem Stoffwechsel und zur Befestigung der Epidermis an der Cutis, die ja ihrerseits wieder durch das Unterhautbindegewebe mit der Muskulatur verbunden ist. — Es wäre interessant, bei anderen Objekten, besonders Sela-chiern, eine entsprechende Prüfung auf Zellverbindungen vorzu-

nehmen, denn nach diesen Objekten (*Mustelus*, *Spinax*, *Heptanchus*, *Hexanchus*) ist die Behauptung aufgestellt worden, daß Zellübertritte ins *Corium* beständen. Sollte dies tatsächlich der Fall sein, so müßte erst eine Verbindung, dann ein allmähliches Hineinwandern in die *Cutis* mit SCHUBERGS trefflicher Dahliamethode unzweifelhaft zu konstatieren sein.

#### 4. Die Verteilung des Pigmentes in der Haut (*pig*<sub>1, 2, 3</sub>).

(Vgl. Fig. 2, 3, 5, 6, 9—11; Textfig. 2, 3, 7.)

Ich kann das Kapitel über das Integument nicht schließen, bevor ich nicht der Pigmentverteilung gedacht habe. Die Pigmentzellen an sich, ihre Bildung besonders, haben ja für uns weniger Interesse, und ich habe letztere auch nicht verfolgt. Wie aus den Arbeiten von CUNNINGHAM (1896), EHRENBAUM (1904), MC INTOSH und PRINCE (1890), MC INTOSH und MASTERMAN (1897) zu ersehen ist, geht sie schon sehr früh vor sich. Die Jungfische sind beim Ausschlüpfen schon stark pigmentiert, und es herrscht eine außerordentliche Variabilität betreffs der Farbe. Ich sah im Sommer 1910 in Helgoland junge *Cyclopterus* in ziemlicher Zahl, und kaum zwei stimmten in der Färbung überein. Alle Töne, grüne, braune, rötliche, schwärzliche usw. usw., waren vertreten. Ueber die Form der Pigmentzellen möchte ich nur so viel sagen, daß ich mit großer Konstanz deren zwei angetroffen (Textfig. 2, 3). Die erstere, lang und netzartig, oft anastomosierend verästelt, findet sich als konstante Lage in der obersten Epidermisschicht (Textfig. 7, Fig. 3, 9, 11 *pig*<sub>1</sub>). Die zweite Art von Chromatophoren ist mehr massiv, sternförmig und ebenfalls oft anastomosierend verästelt (Textfig. 3). Letzte Art ist in ihrer Lagerung für uns wichtig, da sie bei Jungfischen an zwei *Cutis*stellen stets zu finden ist. Einmal in der Tiefe, zwischen innerer *Corium*lage *c*<sub>3</sub> und dem Unterhautbindegewebe (*uhb* Textfig. 7) als Grenzschicht (*pig*<sub>3</sub>); ferner aber ständig in der äußeren *Corium*lage (*pig*<sub>2</sub> Textfig. 7) und hier wieder unter der äußersten *Corium*schicht. Die der Epidermis anliegende Schicht selbst zeigt keine Pigmenteinlagerung (Textfig. 7, Fig. 3, 5 *pig*<sub>2</sub>). — Die Schuppenbildung geht nun unter der ersten *Corium*schicht vor sich und drängt das geschichtete *Corium* nach innen vor, was man am Verhalten des Pigmentes eben genau verfolgen kann (Fig. 34—40). Die Pigmentzellen aber wandern mit zunehmender Schichtenbildung nach der distalen *Cutis*fläche hin, die schon gebildeten horizontalen Schichten

senkrecht durchbohrend (Fig. 5, 6, 10 *pig*<sub>2</sub>). Daher kommt es, daß auf den großen Hautdornen später auch innen und außen Pigment liegt. Die Chromatophorenschicht *pig*<sub>2</sub> wird sonach in zwei gespalten, eine ursprünglich unter dem Schuppenkegel resp. innen anliegende und eine über demselben (Fig. 49, 50).

Vereinzelte, gewissermaßen verirrte Pigmentzellen finden wir auch bei erwachsenen Tieren in den mittleren Epidermis- und Coriumschichten (Fig. 11, 49, 50).

## Kapitel II.

### Der Hautpanzer von *Cyclopterus lumpus* L.

#### 1. Der Hautpanzer als Ganzes betrachtet.

(Vgl. Fig. 18—33; Textfig. 8—23.)

##### a) Literarischer Rückblick. Stellung im System.

Es erscheint mir nicht unangebracht, zunächst eine Uebersicht über die Literatur zu geben, soweit Angaben über den Hautpanzer des *Cyclopterus* vorliegen<sup>1)</sup>. Teilweise sind es immer dieselben Angaben, die wir finden, teilweise widersprechen sich die Autoren. Man findet alle möglichen Bezeichnungen für die Hautstacheln, so z. B. Schuppen, Knochenhöcker, Warzen, Erhöhungen (tubercle) etc. etc. Einige Literaturproben sollen dies dartun. Von der älteren Literatur zitiere ich vor allem RATHKE (1822), da er seine Untersuchungen auch auf das Corium (vgl. p. 241) ausgedehnt hat. Betreffs des Panzers schreibt er l. c. p. 498, wobei Wahres und Falsches bunt gemischt ist:

„Die Epidermis dieses Fisches ist an der ganzen Lichtseite des von Schuppen entblößten Körpers, zumal am Kopf und am Rücken, so fest, daß man beim Durchschneiden derselben einen bedeutenden Widerstand findet. Eine weit geringere Festigkeit dagegen zeigt sie an der unteren Körperfläche. Hier ist sie glatt anzufühlen, indes sie an der Lichtseite allenthalben von einer unendlichen Menge kleiner, rundlicher und mit einer scharfen Spitze

---

1) Die älteste und ältere Literatur über *Cyclopterus* hat GARMAN (1892) zusammengestellt. Es ist mir nicht möglich gewesen, alle zitierten Werke einzusehen, die zum Teil sehr schwer zu erhalten sind, zum Teil nur rein faunistische Aufzählungen enthalten. Betreffs der neueren Literatur wurde möglichste Vollständigkeit angestrebt, doch habe ich sicher die eine oder die andere Arbeit übersehen resp. nicht bekommen können und bitte daher um Nachsicht betreffs dieser Lücken.

ausgehender Erhöhungen versehen ist, welche nichts weiter als vorspringende Erhärtungen von ihr sind. Außer diesen Vorsprüngen oder Höckern bemerkt man noch eine Menge andere, die zu einer weit bedeutenderen Größe gelangt sind, bald mehr eine runde, bald mehr eine elliptische Grundfläche haben und sich an den verschiedensten Stellen der Hautfläche, wie in BLOCHS Naturgeschichte der preußischen Fische (Bd. III, p. 104) umständlicher angegeben ist, vorfinden. Auch sie sind weiter nichts, als die hier stark erhärtete Oberhaut, wovon man sich beim Durchschneiden derselben, oder wenn man die Haut etwas kocht, überzeugen kann, in welchem letzterem Falle nämlich das Corium schwindet, und bloß die Epidermis mit dem MALPIGHISCHEN Netze überbleibt.

Bei einer näheren Betrachtung der durchs Kochen behandelten Höcker wird man übrigens gewahr werden, daß selbige inwendig hohl sind, mit einem sehr dünnen und fein gezähnten Rande, der sich manchmal auch ganz loslöst, anfangen und sich gegen ihre Spitze allmählich verdicken, ferner, daß sich an der Binnenfläche dieser Höcker eine Menge von Leisten erhebt, welche von der Mitte derselben gegen den Rand verlaufen, in diesem Verlaufe sich immer mehr verzweigen und untereinander durch Querleisten unregelmäßig verbinden. Je zwischen zwei dieser Leisten, in dem Winkel, den sie miteinander bilden, befindet sich eine Vertiefung, der eine stärkere und schärfer ausgedrückte Erhöhung auf der Außenfläche des Höckers entspricht, wodurch dann dieser sich hier ganz rauh darstellt.“

Trotz ganz grober Fehler von seiten RATHKES sind seine und O. HERTWIGS (1882) Beobachtungen noch die genauesten, welche wir über die Panzerung des *Cyclopterus* besitzen. — Ferner nenne ich nur namentlich HEUSINGER (1823), KNER (1861), BAUDELLOT (1873), BORCKERT (1889), CUNNINGHAM (1888), MC INTOSH und PRINCE (1890), GRIEG (1894/95), AL. AGASSIZ (1882), GUITEL (1896), GILL (1908), BOULENGER (1904). — Von einer Reihe Autoren zitiere ich den Text, der für uns in Betracht kommt, wieder wörtlich.

GUENTHER (1861), p. 154 ff.: „Skin vicous, tubercular.“ „Body tubercular, with four series of larger rough tubercles, one along the base of the anterior dorsal fin, the second from above the eye, the fourth along the side of the belly.“

BENNECKE (1881), p. 116: „Lump, Cycl. lumpus. An den Kanten des im Querschnitt siebeneckigen Körpers stehen Reihen kegelförmiger Warzen, die von hohlen Knochenkapseln bedeckt sind. Kleinere Warzen mit Knochenüberzug sind in größerer Zahl über den Körper zerstreut.“

LEUNIS-LUDWIG (1883/86), p. 691: „Körper fünfkantig, jederseits mit 3—4 Längsreihen kegelförmiger Knochenhöcker, dazwischen mit vielen kleinen Knochenhöckern.“

O. HERTWIG (1882), p. 100 ff.: „Der Körper ist bei Cyclopterus auf jeder Seite mit 4 Längsreihen stacheliger Höcker besetzt. Die erste Reihe verläuft jederseits dicht neben der Rückenlinie, sie ist sehr kurz, da sie nur vom Ende der ersten bis zum Anfang der zweiten Rückenflosse reicht, die zweite und zugleich längste Reihe beginnt oberhalb des Auges und dehnt sich bis zum Anfang der Schwanzflosse aus, in kurzer Entfernung unter ihr folgt die dritte etwas kürzere Reihe und endlich die vierte, welche die Bauchwand von der Seitenwand des Körpers abgrenzt. Daran schließt sich noch eine unpaare Reihe von Höckern, welche den vorderen Rand der ersten Rückenflosse garniert. Die dazwischen gelegenen Hautstrecken sind nur mit kleinen kaum wahrnehmbaren Höckerchen bedeckt, so daß sie ziemlich glatt erscheinen.“

GUENTHER (1886), p. 343 ff.: „Cyclopterus. Körper dick, kurz, mit einer klebrigen, höckrigen Haut bedeckt.“ p. 344 idem. „Die Haut ist mit rauen Höckern bedeckt, von denen die größeren in 4 Reihen längs jeder Seite des Körpers angeordnet sind. Bei jungen Exemplaren fehlen diese Höcker“

GARMAN (1892), p. 23: „Skin thickly sown with small irregular subconical tubercles, the sides of which are roughened with small conical protuberances. On older individuals larger longitudinally compressed tubercles form a vertebral series from the nape over the first dorsal; a series of three other stands at each side of the space between the dorsals; a row of larger ones extends from the supraorbital region along the flank to the upper part of the tail; a series, starting a little above the pectoral, passes to the lower portion of the tail; and a third lateral series reaches along each edge of the lower surface from the side of the disk to the anal.“

CUNNINGHAM (1896), p. 349: „The massive shape, marked with longitudinal ridges and rough tubercles are characteristic of this fish. The first dorsal fin is entirely buried in a fleshy ridge in the back, the edge of which is armed with a row of tubercles.“ „There are three rows of large tubercles on each side, besides numerous minute ones all over the skin.“

AL. AGASSIZ (1882), MC. INTOSH und MASTERMAN (1897), sowie EHRENBAUM (1904) werden an anderer Stelle zitiert (Kap. II, 2b), ich führe sie deshalb absichtlich nur namentlich an.

JORDAN und EVERMANN (1898, Part II, p. 2096) wiederholen genau wörtlich die Angaben von GARMAN (1882), so daß ein nochmaliges Zitat überflüssig ist.

PLEHN (1907), p. 124: „sieben Schuppenhöckerreihen“, „die so stark hervorspringen, daß der Querschnitt des Rumpfes polygonale Gestalt bekommt“.

Aus diesen Proben geht hervor, wie sich immer dieselben Angaben wiederholen. Der nächstfolgende Autor zitiert immer dem Sinne nach, mal mit kleinen Zusätzen und Aenderungen, die

Beobachtungen des vorübergehenden, ohne selbst eine gründliche Untersuchung vorgenommen zu haben.

Am meisten wunderte mich dies bei GARMAN (1892), welcher eine sonst sehr eingehende Studie über die Discoboli verfaßt hat und eigentlich dazu gedrängt wurde, die Hautossifikationen vom Lump näher zu untersuchen und zu beschreiben, zumal er die Trennung der Genera und Species mit danach durchführt. GARMAN stützt sich größtenteils auf AGASSIZ (1882).

### Die Stellung des *Cyclopterus* im System.

An dieser Stelle möchte ich der systematischen Stellung des *Cyclopterus lumpus* L. mit kurzen Worten gedenken und einige allgemeine Bemerkungen einflechten.

Betreffs des Systems bin ich GARMAN (1892), JORDAN und EVERMANN (1898), vor allem BOULENGER (1904) aufs engste gefolgt: *Cyclopterus lumpus* L. — Gattung *Cyclopterus* (ARTEDI) — Gruppe *Cyclopterina* (GUENTHER) — Familie *Cyclopteridae* — Div. *Scleroparei* — Unterordnung *Acanthopterygii* — Ordnung *Teleostei*. Innerhalb der ganzen Abteilung der *Scleroparei*, ja schon innerhalb der Gruppe der *Cyclopterina*, treffen wir eine große Mannigfaltigkeit in der Beschuppung an, so daß sie sich gut mit zur Trennung der Gattungen und Species eignet<sup>1)</sup>. Nach GARMAN (1892) und JORDAN und EVERMANN (1898) löst sich die Gruppe *Cyclopterina* in 4 Gattungen auf, die betreffs der Panzerung recht voneinander abweichen: l. c. p. 20 und l. c. p. 2095.

#### *Cyclopterinae*:

I. Spinous dorsal present, sometimes concealed in adult.

a) Barbels none; disk anterior, below the head.

α) Skin armed with large tubercles.

---

1) In der Einleitung wurde gesagt, es sei noch unsicher, ob wir nach den Schuppen allein die Species trennen dürften. Hier ist ja die Panzerung nicht allein ausschlaggebend. Ich wollte mit erster Bemerkung dem Ausdruck geben, daß es nach meiner Meinung verfrüht erscheint, wenn bei Aufstellung neuer Species z. B. folgendermaßen verfahren würde: Form A und B in allen Merkmalen übereinstimmend, außer in der Dichte der Beschuppung beispielsweise. Deshalb sind A und B als zwei getrennte Arten zu betrachten. Es kann sich ja ebenso gut um Varianten handeln; aber bequemer ist es freilich, rasch zwei Species „zu machen“, als erst einmal nachzuforschen, ob den beobachteten Abweichungen wirklich der Wert eines Artmerkmals zukommt.

- 1) Larger tubercles on body in rows well separated; spinous dorsal fin obsolete with age *Cyclopterus* (ART.).  
C. lumpus L.
- 2) Larger tubercles not in rows, crowded closely together; spinous dorsal fin usually not disappearing with age  
*Eumicrotremus* (GILL.).
  - $\alpha\alpha$ ) Body rather elongate, the depth  $2\frac{1}{2}$  in length; tubercles large . . . . . *E. spinosus* (MÜLL.)
  - $\beta\beta$ ) Body short and deep, the depth  $1\frac{1}{2}$  in length; tubercles smaller . . . . . *E. orbis* (GUENTH.).
- $\beta$ ) Skin naked or with scattered, slender spines, no lateral line . . . . . *Lethotremus* (GILBERT).
  - $\alpha\alpha$ ) Dorsal rays, VII, 11; anal 10. — Skin perfectly smooth . . . . . *L. muticus* (GILBERT).
  - $\beta\beta$ ) Dorsal rays, V, 7; anal 6. — Skin prickly. . . . . *L. vinolentus* (JORD. u. STARKS).
- b) Barbels present about the mouth; disk below the abdomen; tubercles on sides minute . . . *Cyclopterooides* (GARMAN).  
C. gyrinops GARMAN.

## Liparopsinae:

## II. Spinous dorsal wholly wanting.

- a) Skin wholly smooth; without bony tubercles . . . . .  
*Cyclopteroichthys*.
- b) Skin with bony tubercles . . . . . *Liparops*.

Ich gebe die systematische Charakterisierung deshalb wieder, um zu zeigen, wie sich innerhalb einer Gruppe, hier Cyclopterinae in erster Linie, der Hautpanzer nach zwei Extremen hin ausbilden kann. — Ganz ähnlich übrigens bei derjenigen der Liparopsinae. — Innerhalb erstgenannter Gruppe ordnen sich die Species nach der abnehmenden Dichte des Panzers, wie folgt:

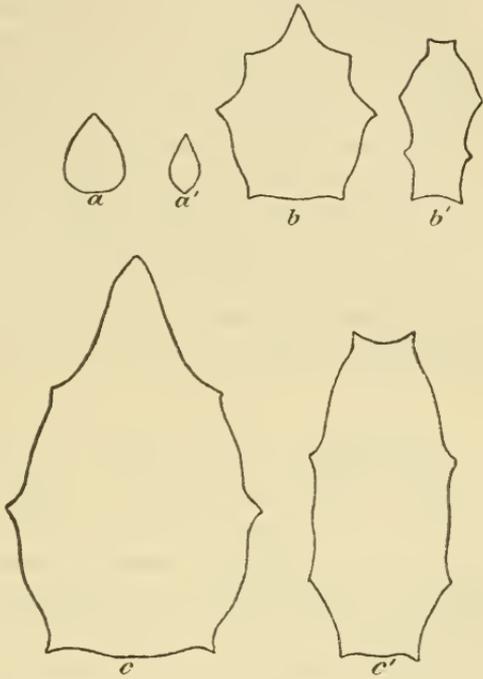
- 1) *Cyclopterus lumpus*
- 2) *Eumicrotremus spinosus*
- 3) *Eumicrotremus orbis*
- 4) *Cyclopterooides gyrinops*
- 5) *Lethotremus vinolentus*
- 6) *Lethotremus muticus*.

No. 1 ist besonders im Alter dicht gepanzert. Es besteht die Tendenz, die Panzerung ständig zu verstärken. No. 6 ist völlig glatt, ein Panzer kommt nicht mehr zur Ausbildung. — Aber welches ist nun die Ausgangsform? — Wir kennen von No. 2—5 die Onto-

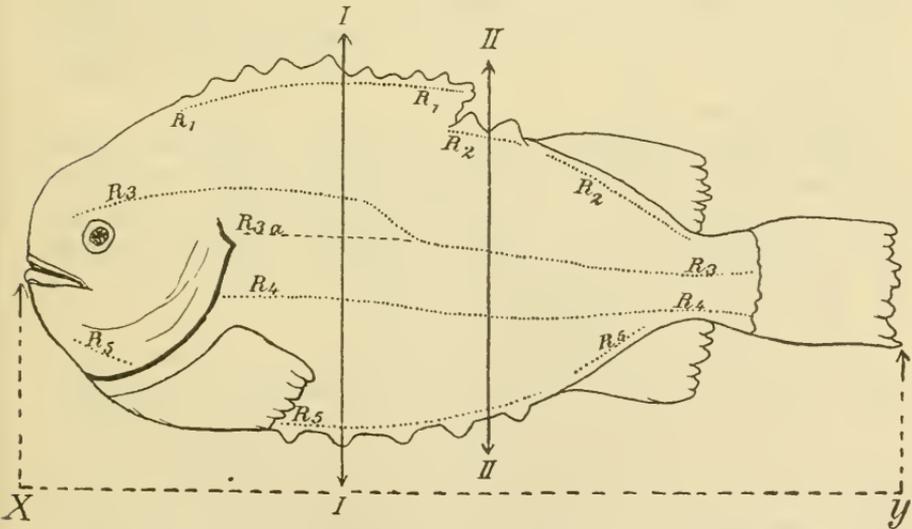
genie des Integumentes nicht, und es ist daher überflüssig meines Dafürhaltens, Spekulationen anzustellen.

Würden wir eine, sagen wir die Familie der Cyclopteridae, auf angegebene Weise untersuchen, so erhielten wir sicher Einblicke in die phylogenetische Entwicklung.

In der Einleitung habe ich ja schon betont, daß ich Schuppenuntersuchungen aus diesem Grunde für ein



Textfig. 8. Transversalschnitte durch drei verschiedene alte *Cyclopterus*. a, b, c in der Höhe der Rückenflosse (Textfig. 9 I). a', b', c' zwischen erster und zweiter Rückenflosse (Textfig. 9 II). aa' = 23 mm, bb' = 40 mm (nat. Größe), cc' = 35 cm.  $\frac{1}{2}$  nat. Größe.



Textfig. 9. Schematisches Bild eines erwachsenen *Cyclopterus*. Verlauf der 5 Dornenreihen (R1—R5). Lage der Querschnitte von Textfig. 8. Die Strecke X—Y gibt die bei allen Größenangaben gemessene Länge in Millimeter oder Zentimeter an. Es wurde niemals die Größe ohne die Schwanzflosse gemessen.

wichtiges Hilfsmittel der Systematik rezenter und noch mehr fossiler Fische halte.

Innerhalb der Unterordnung Acanthopterygii treffen wir überhaupt die am heterogensten ausgebildeten Hautverknöcherungen; so bei den Scorpaniden, Cottiden, Agoniden, Trigliden, Dactylopteriden, um nur die bekanntesten zu nennen.

Wie bei unserem Lump, greift bei vielen die Beschuppung auf die Kopfreion über (z. B. Labriden). Andere wieder (ich nenne nur beispielsweise *Eupomacentrus flavilatus* (GILL.), *Abudefduf saxatilis* L., *Microspathodon chrysurus* (CUV. u. VAL.) aus der Familie Pomacentridae; — *Clepticus parrae* (BLOCH u. SCHN.) aus der Familie Labridae) zeigen analog der Panzerung des *Cyclopterus* Hautverknöcherungen auf der Flossenoberseite.

#### b) Allgemeiner Habitus.

*Cyclopterus lumpus* gehört zu derjenigen Gruppe von Fischen, die durch ihre Hautossifikation ein ganz charakteristisches Aeußere erhalten. Die Bepanzerung der Haut erstreckt sich nicht nur auf den Rumpf wie bei den meisten normal beschuppten Teleostern, sondern sie greift auch auf die Kopfreion und die Flossen über; eine Eigentümlichkeit, welche *Cyclopterus lumpus* mit vielen Elasmobranchiaten, Ganoiden und Dipneusten teilt. So z. B. den meisten rezenten Selachiern und Batoideiden: u. a. mit *Holoptychius* (Devon); *Acipenseriden* (rez.); *Dapedius* (Jura); *Lepidosteus* (rez.); *Aspidorhynchus* (oberer Jura); *Dipterus* (Devon); *Neoceratodus* und *Protopterus* (rez.).

Die äußere Körperform wird durch die eigentümliche Beschuppung eckig (Fig. 18, 19; Textfig. 8), das Aussehen des ganzen Tieres, welches ja an und für sich nicht durch graziösen Körperbau ausgezeichnet ist, wird geradezu „monströs“, eine Bezeichnung die ich selbst aus dem Munde von Laien wiederholt gehört, als sie den „Lump“ zum ersten Male sahen.

Das Hautskelett beeinflusst den Habitus des ganzen Tieres. Klar tritt dies zutage, wenn man in verschiedenen Altersstadien, in denen die Hauptstacheln verschieden weit entwickelt sind, Querschnitte durch das Tier legt. Textfig. 8 gibt 6 solcher Querschnitte wieder, und zwar wurden die Schnitte a, b und c durch die Mitte der ersten Rückenflosse geführt. Die Schnitte a' b' und c' liegen zwischen der ersten und zweiten Rückenflosse; in Textfig. 9 bezeichnen die Senkrechten I und II die Lage der Schnittebenen. Textfig. 8a und a' zeigt uns den Transversalschnitt durch einen

jungen Cyclopterus von 23 mm Länge. Schuppen sind noch nicht entwickelt, und wir haben das typische Oval eines Fischquerschnittes. Ganz andere Verhältnisse dagegen zeigt uns ein Schnitt durch ein Individuum von 40 mm mit völlig ausgebildetem Hautpanzer (Textfig. 8 b und b'). Die Körperform ist völlig eckig geworden. Die Figur des ersten Querschnittes ist ein Siebeneck, die des zweiten sogar ein Achteck. Im LEUNIS' „Synopsis“ etc. wird gesagt, der Körper sei fünfkantig. Ich kann dem nicht beipflichten. BENNECKE (1881) und PLEHN (1907) geben ebenfalls 7 Körper-ecken an, genau so wie RATHKE (1822). Ich sagte, das ursprüngliche Oval ist völlig deformiert. Gerade in diesem Stadium treten die Stacheln außerordentlich stark hervor und bestimmen durch ihre reihenweise Anordnung den Habitus. Im Alter wird dieses Extrem wieder etwas ausgeglichen (Textfig. 8 c und c'). Das Eckige bleibt zwar bestehen, tritt aber nicht mehr so scharf hervor, da die Größe des Individuums zu derjenigen der Hautossifikationen in ein anderes Verhältnis gerückt ist. Auf diese Eigentümlichkeit werde ich unten noch näher zu sprechen kommen.

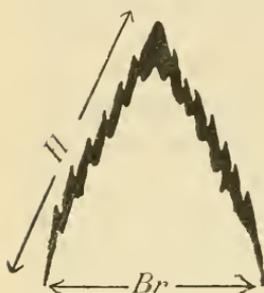
Wir haben also in Cyclopterus einen Teleosteer vor uns, der durch sein Hautskelett in verschiedenen Altersstadien ein ganz anderes Aussehen erhält. Es fehlen uns leider Beobachtungen dieser Art an anderen Teleosteen, welche im Alter ebenfalls einen vieleckigen Körperquerschnitt zeigen — ich erinnere an Loricaria, Hippocampus, Sygnathus, Ostracion und noch viele andere — völlig.

Auf Längsschnittbildern tritt die Deformierung der Körperformen lange nicht so zutage. Nur die auf der ersten Rückenflosse sich erhebenden großen unpaaren Hautverknöcherungen verändern das Bild des Medianschnittes etwas.

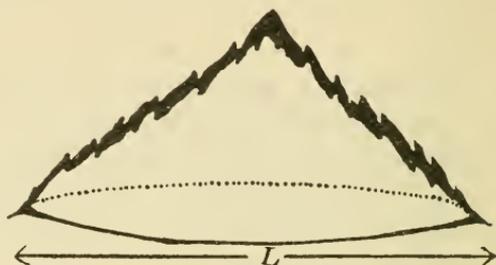
#### c) Größenunterschiede der einzelnen Hautverknöcherungen.

Cyclopterus ist ein Vertreter derjenigen Teleosteer, deren Schuppen untereinander (selbst bei völlig erwachsenen Tieren) recht erhebliche Differenzen in der Größe aufweisen. Er teilt diese Eigentümlichkeit mit noch einer ganzen Reihe von Formen, von Süßwasserbewohnern nenne ich nur den Stichling. Ganz analoge Verhältnisse zeigt bei den Ganoiden die Gruppe der Störe. Nun sind Schuppenmessungen immer mit Fehlern behaftet, mögen sie nun an konservierten, frischen oder gestopften Exemplaren vorgenommen werden. Bei letzteren sind sie aus leicht einzu-

sehenden Gründen am erheblichsten. Ich habe an Individuen recht verschiedener Größe und da wieder an verschiedenen Exemplaren Messungen vorgenommen und glaube damit (bis  $\pm 1$  mm Fehler bei erwachsenen Tieren bis  $\pm 0,3$  mm Fehler bei jungen Exemplaren) der Wahrheit nahegekommen zu sein. Auf welche Weise ich die Maße ermittelt, veranschaulicht Textfig. 10 und 11. Als Höhe  $H$  habe ich immer die Seitenlinie des Kegels gemessen, wodurch der Wert etwas zu hoch wird. Der Grund hierfür ist aber ganz klar, da ich nicht alle Stacheln aus der Haut herauspräparieren konnte. Die Höhe wird allerdings etwas größer, aber nur um ein Unbedeutendes. Diese ganzen Zahlen sollen ja nur als Verhältniszahlen dienen.



Textfig. 10.

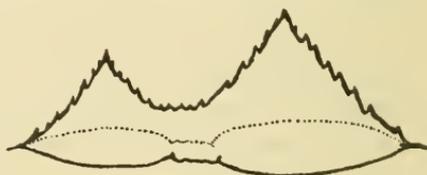


Textfig. 11.

Textfig. 10 und 11. Idealschnitte durch große Hautdornen erwachsener Cyclopterus, um die gemessenen Strecken zu demonstrieren. Textfig. 10 transversal, Textfig. 11 frontal geschnitten aus R 4. —  $H$  = Höhe,  $Br$  = Breite,  $L$  = Länge.



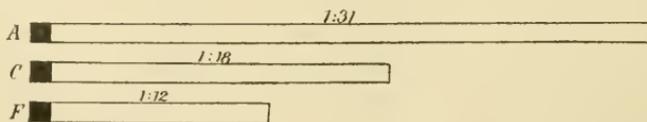
Textfig. 12.



Textfig. 13.

Textfig. 12 a und b. a ein ganz einfaches kegelförmiges Hautzähnenchen. Aus Verschmelzung dieser (Textfig. 12 b) gehen die definitiven Hautverknöcherungen (Textfig. 10 und 11) hervor.

Textfig. 13. Textfig. 13 zeigt zwei benachbarte Knochenhöcker aus R 1, die ihrerseits sekundär verschmelzen. Vergrößert.



Textfig. 14. Verhältnis der Länge der größten Knochenhöcker zur Körperlänge in dreifacher Ueberhöhung.  $A$  = Cyclopterus 50 cm,  $C$  = Cyclopterus 18 cm,  $F$  = Cyclopterus 36 mm.

Zunächst fand ich, daß sich ziemlich ungezwungen 4 Größenstufen der Dornen aufstellen lassen, streng durchzuführen natürlich nur bei größeren Exemplaren. Ich gebe eine tabellarische Uebersicht der ermittelten Maße in Millimetern.  $\alpha$  = Länge,  $\beta$  = Breite,  $\gamma$  = Höhe. (Textfig. 10 und 11  $H$  = Höhe,  $L$  = Länge,  $Br$  = Breite.)

A. Cyclopterus 50 cm		B. Cyclopterus 46 cm	
	$\alpha : \beta : \gamma$		$\alpha : \beta : \gamma$
I. Größe	16,0 : 8,0 : 7,0	I. Größe	15,0 : 8,0 : 7,0
II. "	8,0 : 6,0 : 5,0	II. "	7,0 : 5,5 : 4,5
III. "	3,0 : 2,0 : 1,0	III. "	3,0 : 2,0 : 0,7
IV. "	1,0 : 0,4 : 0,3	IV. "	0,7 : 0,3 : 0,3
C. Cyclopterus 18 cm		D. Cyclopterus 15 cm	
	$\alpha : \beta : \gamma$		$\alpha : \beta : \gamma$
I. Größe	10,0 : 5,0 : 5,0	I. Größe	8,0 : 4,0 : 4,0
II. "	4,0 : 3,0 : 2,0	II. "	2,0 : 2,0 : 1,0
III. "	1,0 : 0,7 : 0,4	III. "	1,0 : 1,0 : 0,5
IV. "	0,3 : 0,2 : 0,1	IV. "	— : — : —
E. Cyclopterus 40 mm		F. Cyclopterus 36 mm	
	$\alpha : \beta : \gamma$		$\alpha : \beta : \gamma$
I. Größe	3,0 : 2,0 : 2,0	I. Größe	3,0 : 1,0 : 2,0
II. "	1,0 : 1,0 : 1,0	II. "	0,5 : 0,3 : 0,2
III. "	0,3 : 0,3 : 0,2	III. "	— : — : —
IV. "	— : — : —	IV. "	— : — : —

Ich brauche wohl nicht erst hinzuzufügen, daß natürlich auch die Dornen I. Größe auch erst als solche II., III. oder IV. Größe erscheinen, wenn man die Zahlen absolut nimmt. Die Größenstufen sind ja für unsere Zwecke relativ zur jeweiligen Größe des betreffenden Tieres zu nehmen. Obige Zahlenwerte bedürfen noch einer Interpretation. Zunächst bemerken wir, daß die Dornen I. Größe in bezug auf Länge zur Breite am extremsten stehen, d. h. sie sind im Verhältnis zu ihrer Länge relativ schmal. Länge zu Breite gibt den Wert 2 : 1. Die Stacheln II.—IV. Größe weichen davon ab, Länge zu Breite verhält sich wie 1 : 1, welches Verhältnis am besten bei den kleinsten Dornen der erwachsenen Tiere eingehalten wird.

Mit zunehmendem Alter wird die runde Umrissform verlassen und eine mehr ovale angestrebt. Was wir hier auf rein zahlenmäßigem Wege gefunden, ergibt sich auch durch eine anatomisch-morphologische Untersuchung, nämlich daß die stärkste Anlagerung neuer Verknöcherungen in der Längsachse des Tieres erfolgt.

Nun noch einige Worte über die Abstufung der 4 Gruppen bei den verschiedenen großen Exemplaren. Bei Individuen vom Größentyp A und B tönen sich die Gruppen derartig ab, daß die nächsthöhere Gruppe annähernd den zweifachen Wert umspannt in bezug auf die Länge, z. B.:

$$16 : 8 : 3 : 1$$

$$15 : 7 : 3 : 0,7.$$

Bei großen Dornen, gehörig den Cyclopterus-Exemplaren vom Typus C—F, wird annähernd der dreifache Wert erzielt, z. B.:

$$10 : 4 : 1 : 0,3$$

$$8 : 2 : 1 : —$$

$$3 : 1 : 0,3 : —$$

$$3 : 0,5 : — : —$$

Schwankungen und Uebergänge finden sich natürlich allenthalben. Es sind dies ja keine absoluten starren, sondern fluktuierende Maße.

Ich kann diesen Abschnitt nicht beschließen, ohne noch auf einiges hingewiesen zu haben, was mit der Größe der Hautossifikationen im engsten Zusammenhang steht, vor allem um Mißverständnissen vorzubeugen. — Angelegt wird jeder Dorn als einfacher Zahn (Fig. 25, Textfig. 12 a) von etwa 0,1 mm Größe. Von diesen einfachsten Gebilden verschmelzen oft an 100 und bilden in ihrer Gesamtheit den typischen Knochenhöcker des Cyclopterus (Fig. 51, 52, 53; Textfig. 10 u. 11). Obige Maße gelten natürlich für diese eigentlich, ich will sagen, „primär“ zusammengesetzten Gebilde.

Nun verschmelzen aber (vergl. Kap. III, 5) besonders in den Reihen 1—5 (s. p. 307) oft die typischen Knochenhöcker zu noch größeren, und zwar ist häufig zu beobachten, daß sowohl Dornen I. Größe mit denen II. Größe oder Dornen I. Größe mit I. Größe und solche II. Größe mit Stacheln II. Größe verschmelzen, vorzugsweise aber bloß bei recht großen Individuen. Derartige, ich möchte sagen, „sekundär“ entstandenen größten Höcker, ich will sie als Doppelhöcker bezeichnen (Textfig. 13), sind nicht zu obigen Messungen herangezogen worden, sie erreichen beide zusammen gemessen eine Länge bis 30 mm. Wollte man diese sekundär verschmolzenen Gebilde als eine Einheit betrachten, so müßte man bei manchen Exemplaren die ganze Reihe 1 oder Reihe 2 als einem einzigen Hautstachel ansehen. Ontogenese und Morphologie sprechen direkt dagegen (Kap. II, 2; III).

d) Ueber das Verhältniß der Körperlänge zur Länge der Hautdornen I. Größe in den verschiedenen Lebensstadien.

Betont wurde bereits oben, daß die Mächtigkeit der Entwicklung des Hautpanzers bei Cyclopterus in den verschiedenen Altersstadien verschieden ist. Mit anderen Worten: die Beschuppung beeinflußt den Habitus des Tieres ungleichmäßig (Textfig. 14).

Am besten können wir uns dies darstellen, wenn wir entsprechende Proportionen aufstellen unter Zugrundelegung der im vorhergehenden Abschnitt angegebenen Zahlen.  $x =$  Körperlänge :  $y =$  Schuppenlänge in Millimetern (sonst  $L = \alpha$ , p. 261).

A. Cyclopterus 50 cm

	$x : y = m : n$
I. Größe	500 : 16 = 31 : 1
II. „	500 : 8 = 62 : 1
III. „	500 : 3 = 166 : 1
IV. „	500 : 1 = 500 : 1

B. Cyclopterus 46 cm

	$x : y = m : n$
I. Größe	460 : 15 = 30 : 1
II. „	460 : 7 = 65 : 1
III. „	460 : 3 = 153 : 1
IV. „	460 : 0,3 = 657 : 1

C. Cyclopterus 18 cm

	$x : y = m : n$
I. Größe	180 : 10 = 18 : 1
II. „	180 : 4 = 45 : 1
III. „	180 : 1 = 180 : 1
IV. „	180 : 0,3 = 600 : 1

D. Cyclopterus 15 cm

	$x : y = m : n$
I. Größe	150 : 8 = 18 : 1
II. „	150 : 2 = 75 : 1
III. „	150 : 1 = 150 : 1

E. Cyclopterus 40 mm

	$x : y = m : n$
I. Größe	40 : 3 = 13 : 1
II. „	40 : 1 = 40 : 1
III. „	40 : 0,3 = 130 : 1

F. Cyclopterus 36 mm

	$x : y = m : n$
I. Größe	36 : 3 = 12 : 1
II. „	36 : 0,5 = 72 : 1

Die in Kolumne III und IV ( $m : n$ ) stehenden Verhältniszahlen lassen eine gewisse Gesetzmäßigkeit nicht verkennen, und zwar insofern, als mit dem Sinken der Körpergröße die Größe der Schuppe konstant bleibt = 1. Mit anderen Worten: die kleinsten Cyclopterus haben verhältnismäßig die größten Schuppen, vergleicht man aber die gleichen Größenstufen verschiedener Individuen zueinander, so ergibt sich gewisse Konstanz, z. B.:

$$\begin{aligned} A I \quad m I : B I \quad m I &= 31 : 30 \\ A II \quad m II : B II \quad m II &= 62 : 65 \\ B IV \quad m IV : C IV \quad m IV &= 657 : 600. \end{aligned}$$

Zur Veranschaulichung obiger Verhältnisse dient noch die graphische Darstellung in Textfig. 14, die Länge der größten ge-

messenen Dornen ist  $n = 1$  und im Verhältnis dazu die  $m$ -mal größere Körperlänge gesetzt. Für Individuum A  $= \frac{1 : 31}{n : m}$ ; C  $= \frac{1 : 18}{n : m}$ ; F  $= \frac{1 : 12}{n : m}$ .

Um einen Maßstab zu anderen Teleostern zu haben, gebe ich die entsprechenden Zahlen für *Perca fluviatilis* L. Leider standen mir nicht genau die entsprechenden Größen zur Verfügung, aber immerhin wird die Sonderstellung unseres *Cyclopterus* noch deutlicher. Gemessen wurden ebenfalls die größten Schuppen beim Barsch (an 4 Individuen Pa—Pd). Pa = 26,5 cm, Pb = 16,0 cm, Pc = 14,0 cm, Pd = 40 mm.

$$\begin{aligned} x : y &= m : n \\ \text{Pa} & 265 : 7 = 38 : 1 \\ \text{Pb} & 160 : 4 = 40 : 1 \\ \text{Pc} & 140 : 3 = 46 : 1 \\ \text{Pd} & 40 : 1 = 40 : 1 \end{aligned}$$

Recht lehrreich ist nun eine Zusammenstellung dieser Verhältniszahlen von *Cyclopterus* und *Perca* nach folgendem Modus.

Berücksichtigen wir zunächst die Länge der Dornen I. Größe resp. die größten Schuppen beim Barsch und stellen wir unter Angabe der jeweiligen Größe der Exemplare die Proportionen zwischen Schuppen und Körperlänge zusammen, wobei die Länge der Schuppe immer = 1 gesetzt wird, so erhalten wir:

	Größe der Individuen	Verhältnis der Länge der größten Schuppe zur Körperlänge $n : m$
Cyclopterus	A 500	1 : 31
	B 460	1 : 30
	C 180	1 : 18
	D 150	1 : 18
	E 40	1 : 13
	F 36	1 : 12
Perca	Pa 265	1 : 38
	Pb 160	1 : 40
	Pc 140	1 : 46
	Pd 40	1 : 40

Diese Tabelle sagt uns, daß bei *Perca* das Schuppenwachstum viel mehr mit dem Körperwachstum Schritt hält als beim Lump. Die Verhältniszahlen schwanken lange nicht so stark (um 6) wie bei letzterem (um 19), oder, was dasselbe besagt, es kommt hierdurch wieder zur Geltung, was wir schon früher gefunden, daß *Cyclopterus* in der Jugend durch die Ausbildung der Hautver-

knöcherungen viel mehr deformiert wird als im Alter und als entsprechende Jugendstadien anderer Teleosteer. Die Schuppen werden gleich sehr groß angelegt und bleiben dann beim allgemeinen Wachstum zurück.

Alle diese eben erörterten Verhältnisse gelten zunächst für Individuen, die schon zeitig ihren Panzer erhalten (bei 25 mm etwa). Es ist eine interessante Tatsache, daß es auch *Cyclopterus* gibt, bei denen zunächst die Anlage der Panzerung verzögert wird aus völlig unbekanntem Gründen. Wir können unterscheiden normale Jungfische (mit Panzer) und anormale Jungfische (mit verzögerter Entwicklung der Hautdornen).

Im Kap. II, 2<sup>1)</sup> über die Entwicklung des Hauptpanzers zitierte ich eine Angabe EHRENBAUMS betreffs der Variabilität dieser Verhältnisse. Dieser Autor berichtet, es habe ein Exemplar von 32 mm Länge (im offenen Meer gefangen) einen bei weitem schon weiter ausgebildeten Panzer besessen als Fische von 40 mm, vor Helgoland gefangen. — Diese Notiz bestätigt die von mir gemachten Beobachtungen. Der Hautpanzer von *Cyclopterus* ist, wie es scheint, in frühester Jugend einer beträchtlichen Variabilität unterworfen und gerade, weil er variabel ist, lockt er zur näheren Untersuchung. So hatte auch ich zwei Individuen von 38 mm Länge mit noch sehr schwach entwickeltem Panzer, dagegen ein solches von 36 mm und 40 mm mit schon sehr gut ausgebildetem Panzer.

An der Hand viel ausgedehnterer Messungen (die meinigen sollen ja nur andeuten, nach welcher Richtung hin sie meines Erachtens angestellt werden müssen) werden wir vielleicht sehr interessante Einblicke in die Biologie dieses auch sonst sehr merkwürdigen Fisches erhalten.

Ich wollte nur, ebenso wie EHRENBAUM (1904), betonen, daß Individuen von derselben Größe betreffs der Stachelentwicklung bisweilen beträchtlich voneinander abweichen, aber nur graduell, wohl zu verstehen nicht prinzipiell. — Die von mir gewählten Beispiele sollen eine Erläuterung dazu geben, daß als Norm in der Jugend das Panzerkleid die Körperform des *Cyclopterus* viel mehr beeinflusst als bei anderen Teleosteen.

Die Sache ist die: ein Individuum von 30 mm Länge kann schon einen viel stärker entwickelten Hautpanzer besitzen als ein

---

1) Vgl. Fußnote Kap. II, 2 p. 284, die betreffenden Textstellen decken sich zum Teil und sind inhaltlich nicht zu trennen.

anderes von ebensolcher Größe oder größeres. Diese erreichen das Stadium eben erst bei 35—40 mm Länge. Was die Verzögerung bewirkt, können wir heute nur vermutungsweise aussprechen, bis genauere Untersuchungen vorliegen. Mir lag es daran, auf die Variabilität in der Beschuppung überhaupt einmal hinzuweisen. Die starke Ausprägung der Dornen in der Jugend ist wohl in erster Linie Schutz- und Schreckmittel.

Messungen und Untersuchungen nach Art der vorstehenden sind bei normal geschuppten Teleostern eigentlich nur von HOFFBAUER (1899, 1900, 1905) ausgeführt. Leider hat HOFFBAUER die Längenmaße seiner Fische etwas anders ermittelt; er mißt von der Schnauzenspitze bis zur Wurzel der Schwanzflosse (1905, l. c. p. 113), nach meiner Messung (Textfig. 9) sind seine Werte also zu niedrig, eine Differenz, die besonders bei Jugendstadien zu stark sein dürfte, um seine und meine Resultate zu vergleichen. — Ich habe deshalb am Flußbarsch entsprechende Messungen vorgenommen, um den für *Cyclopterus* ermittelten Zahlen Vergleichswerte normal beschuppter Teleosteer gegenüberstellen zu können (vgl. Tabelle p. 264). Man vergleiche die Zahlen dieser Tabelle aufmerksam!

#### e) Anordnung der Hautstacheln.

##### α) In Reihen.

Zeigte ich im vorhergehenden Abschnitt, wie durch die Panzerung der Habitus ein charakteristischer wird, so muß ich nun auf die Anordnung der einzelnen Knochenhöcker noch näher eingehen. Zunächst fällt es uns an erwachsenen Exemplaren auf, daß wir Dornen von ganz verschiedener Größe vor uns haben, von winzigen nur mikroskopischen Stacheln an bis zu recht ansehnlichen Gebilden von etwa 2 cm Länge und 1,5 cm Höhe.

Die größten Hautverknöcherungen sind, wie sofort zu erkennen, in konstant auftretenden Reihen angeordnet. Diese Eigentümlichkeit erwähnen die Autoren, welche sich mit *Cyclopterus* beschäftigt haben, gleichfalls (vgl. Literatur, Abschnitt a). O. HERTWIG (1882), der am ausführlichsten die Panzerung des Lump beachtet, zählt im ganzen 4 Reihen größter Dornen. Ich folge seinem Beispiel nicht, sondern schlage vor, deren 5 zu zählen (vgl. Taf. 10, Textfig. 9). Verfolgen wir den Verlauf der Reihen.

Reihe 1 (R 1) unpaarig; verläuft längs der Rückenlinie, aber nur auf der ersten Rückenflosse. Diese erste Reihe zählt

O. HERTWIG (1882) nicht mit, sondern führt sie als besondere unpaare Reihe an, wodurch seine Vierzahl herauskommt.

Reihe 2 (R2) paarig; verläuft von dem Ende der ersten bis zum Ende der zweiten Rückenflosse. Meistens zeigt sie die größten Hautverknöcherungen, aber nur in ihrem vorderen Teil, der von dem Ende der ersten bis zum Beginn der zweiten Rückenflosse reicht. Nur bei alten Exemplaren findet sie ihre Fortsetzung rechts und links der zweiten Rückenflosse. Daß R2 sich bei alten Exemplaren nach rückwärts zu fortsetzt, davon sagt O. HERTWIG nichts. Dies ist wohl darin begründet, daß ihm ein erst 4 cm großes Individuum zur Untersuchung diente. Derselbe Autor zählt meine R2 als erste Reihe.

Reihe 3 (R3) paarig; in ihrer Ausdehnung ist sie die längste, da sie sich vom oberen Augenrand bis zum Beginn der Schwanzflosse ausdehnt. Ihre Stacheln erreichen allerdings nicht die Größe wie diejenigen der R1 z. B., sind aber immer noch recht ansehnliche Gebilde. Merkwürdig ist bei dieser Reihe, daß sie in ihrer Mitte eine auffällige, starke Knickung nach unten zu aufweist. An jungen Individuen, bei welchen die Bildung des Panzers sehr lebhaft ist, sieht man vielfach, daß parallel den Anlagen der R3 im vorderen Teil noch kleinere, d. h. jüngere in Reihen gestellte Anlagen auftreten, welche aber nicht zu eben derselben Größenentfaltung wie die anderen Anlagen dieser Reihe kommen. In Textfig. 9 habe ich den Verlauf angedeutet. Welche Deutung wir dieser, ich will sagen problematischen, Reihe geben sollen, ist mir unsicher. Ist früher hier eine Reihe entlang gezogen? Oder bildet sich eben jetzt erst eine Parallelreihe aus?

Reihe 4 (R4) paarig; in ihr treffen wir im vorderen Teil die größten Hautverknöcherungen an. Diejenigen des hinteren Teiles kommen denen der R3 an Größe gleich. Der Verlauf ist geradlinig vom Ende des Kiemendeckels bis zum Beginn der Schwanzflosse.

Reihe 5 (R5) paarig; diese Reihe setzt sich aus drei deutlich getrennten Teilen zusammen. Der mittlere Abschnitt schließt die Bauchwand von der Seitenwand ab und erstreckt sich zwischen Haftscheibe und Afterflosse derart, daß er nicht ganz bis an beide Körperanhänge heranreicht. Dieser Teil zeigt auch die größten Hautdornen. Kaudalwärts setzt sich R5 rechts und links der Afterflosse fort (analog R2 zur zweiten Rückenflosse). Der vordere Abschnitt dieser Reihe liegt in der Kopfregion zwischen

der Mundöffnung und der Kopffurche ebenfalls an der unteren Kante des Körpers.

Ich bin mir allerdings nicht ganz sicher, ob ich diese paarige Reihe zur R5 rechnen, soll oder ob wir nicht eine selbständige Reihe vor uns haben. Das erstere scheint mir aber das Wahrscheinlichere.

Diese 5 Dornenreihen (eine oberste R 1 unpaar und 4 paarige R2—R5) zu unterscheiden, berechtigen uns verschiedene Gründe. Einmal ihr konstantes Auftreten bei erwachsenen Exemplaren, ferner ihr konstanter Verlauf, weiter die gleiche bedeutende Größe der so angeordneten Schuppen und endlich ihr ontogenetisch gleiches Alter. Durch eben diese 5 Reihen wird der Körperquerschnitt und Habitus von *Cyclopterus* ein so typischer, wie ich im vorhergehenden Abschnitte dargetan habe.

Damit ist aber die reihenweise Anordnung von Schuppen beim *Cyclopterus* noch nicht erschöpft. In deutlichen Reihen finden wir Dornen noch längs der Flossenstrahlen, und zwar bei jüngeren Exemplaren bis zu 20 cm die Stacheln nur auf den Flossenstrahlen; selbst ein oder zwei, eventuell mehrere nebeneinander geordnet. Bei alten Tieren kommen auch auf den Verbindungshäuten der Flossenstrahlen Hautossifikationen zur Ausbildung, aber nur im basalen Teil der Flosse (Fig. 20 a). Man kann bei diesen Reihen, von der Basis des Flossenstrahles an ausgehend, nach dem Ende zu alle Entwicklungsstadien der Dornen finden.

Sogar an denjenigen Stellen der ersten Rückenflosse, wo eigentlich die Flossenstrahlen sichtbar sein müßten (sie sind aber durch die mächtige Entfaltung der mittleren Coriumlage  $c_2$  fast ganz verdrängt), stehen bei nicht zu alten Tieren die Dornen zunächst in Reihen, bis dann durch die immer lebhaftere Ausbildung von neuen eng benachbarten Verknöcherungen die ursprüngliche Ordnung gestört erscheint. In einem deutlichen Ring findet man oft die Schuppen direkt um das Auge angeordnet (Fig. 20 b).

β) In Feldern (Fig. 18, 19, 20 b, 21 a—c, 22 a—c).

Die übrigen Teile der Körperoberfläche sind nun gleichfalls mehr oder minder dicht verknöchert.

Ich bezeichne diese Hautflächen als Stachelfelder im Gegensatz zu den im obigen Abschnitt beschriebenen Stachelreihen und werde in Zukunft von Reihen- resp. Felderdornen sprechen. Waren nun in den Reihen (abgesehen von denen auf den Flossenstrahlen)

die Hautossifikationen von annähernd derselben Größe und vor allem von fast gleichem Alter ontogenetisch, so ist dies bei den Felderdornen gerade umgekehrt. Sie sind in Größe und Alter ganz verschieden. Ferner erreichen diese Gebilde auch nie eine solche Ausdehnung wie diejenigen der Reihen. Bei jüngeren Exemplaren ist die Bepanzerung der Hautfelder nur spärlich; mit zunehmendem Alter wird sie immer dichter. Auch treten hier die Stacheln ganz allgemein in der ontogenetischen Entwicklung viel später auf als die der Reihen.

γ) Stark und schwach bepanzerte Hautstellen.

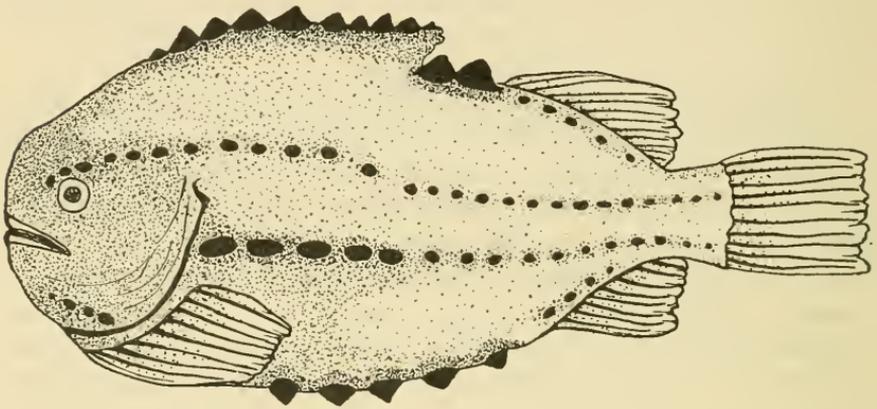
Nicht alle Hautfelder zeigen bei unserem Objekte eine gleichmäßige Verteilung von Ossifikationen. Im Gegenteil, dieselbe ist eine recht ungleichartige, so daß wir stark und schwach verknöcherte Bezirke unterscheiden können.

Völlig nackt, d. h. frei von allen Hautverknöcherungen sind nur ganz wenige Stellen, und zwar folgende: erstens die ganze Innenseite der Brustflossen (längs der Flossenstrahlen so gut wie auf den sie verbindenden Zwischenhäuten). Auch mikroskopisch konnte ich auf Schnittserien selbst bei großen Individuen hier keinerlei Anlagen entdecken. Diese Tatsache ist um so bemerkenswerter, da die Körperhaut unter dem oberen Abschnitt dieser Flossen recht reichlich gepanzert erscheint. Wir haben wohl eine gegenseitige Anpassung darin zu sehen, da bei gegenüberliegender Bedornung eine ständige Reibung die Epidermis verletzen würde. Ferner ist ganz nackt die Bauchscheibe und ein etwa 1 cm breiter Ring um dieselbe (Textfig. 16), der sich nach vorn bis zu den Brustflossen, nach oben bis etwa zur Hälfte unter diese, immer in gleicher Breite, fortsetzt.

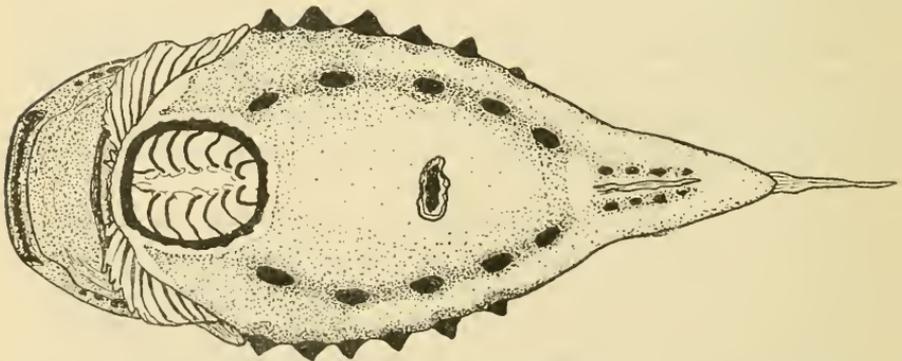
Völlig frei von Hautstacheln fand ich dann noch die Brücken zwischen den Flossenstrahlen an den Spitzen der Flossen. In der Mehrzahl der Fälle konnte ich einen nackten querovalen Fleck vor der Afterflosse konstatieren, doch war dieser bisweilen bei Männchen spärlich mit Dornen besetzt.

Ob beim *Cyclopterus* Männchen und Weibchen in der Beschuppung sexuellen Dimorphismus aufweisen, kann ich nach meinem Material nicht entscheiden. Daß ein solcher in obiger Hinsicht überhaupt besteht, hat GEMZOË (1906) für den Aal festgestellt. Vielleicht sind die Befunde von DUNKER (1896) bei Schollen ebenfalls in dieses Gebiet zu rechnen. Wir sehen wiederum, daß uns genügendes Tatsachenmaterial mangelt.

Alle übrigen Teile der Haut sind mit Verknöcherung versehen, aber nicht alle Regionen des Körpers sind gleich dicht gepanzert. Geradezu gepflastert fand ich einmal die Kopfregion und ferner die den großen Dornen der Reihen direkt benachbarten Teile. Weniger dicht besetzt sind die Felder zwischen R 1 bis R 3, R 3 bis R 4 und R 4 bis R 5 im vorderen Teil. Kaudalwärts nimmt in eben bezeichneten Feldern die Dichte noch mehr ab, sie wird in der Nähe einer Transversale von der zweiten Rückenflosse zur Afterflosse im Vergleich zur Dichte am Kopf sehr spärlich. — Fig. 20—22 gibt einige Photographien zur besseren Erläuterung dieser Verhältnisse; gewählt wurde ein weibliches Exemplar von 50 cm Länge, nach dem auch Textfig. 15 u. 16 gezeichnet sind.



Textfig. 15. Textfig. 15 zeigt einen völlig erwachsenen Cyclopterus von 50 cm Länge. Durch die verschiedene Punktierung soll die wechselnde Dichte der Hautbepanzerung zur Darstellung gebracht werden. Auch auf die Flossen geht dieselbe über.



Textfig. 16. In Textfig. 16 kommen dieselben Verhältnisse zur Darstellung, das Objekt von unten gesehen. Vergleiche hierzu die Photographien Fig. 18—22.

Verhältnisse, wie die soeben erläuterten, sind meines Wissens noch bei keinem anderen Teleosteer eingehender geschildert oder analog untersucht worden. Alle Exemplare von *Cyclopterus* weisen in der absoluten Dichte sowie in der Verteilung eine ziemliche Variabilität auf, und wenn man hier eine Vermutung aussprechen darf, so ist es mir wahrscheinlich, daß die Gattung *Cyclopterus lumpus*, nach diesem Gesichtspunkte hin untersucht, sicher eine ganze Reihe von interessanten Varietäten und Lokalrassen zeigen wird. Die „relative Dichte“ der Beschuppung in den Feldern ist überall dieselbe, was ich nochmals betonen möchte.

δ) Distanz der Hautossifikationen.

Bei Teleosteen mit normaler Beschuppung decken sich bekanntlich diese Gebilde dachziegelartig, von einer Distanz der einzelnen Schuppen ist also nicht die Rede; man kann höchstens die Entfernung der Schuppenzentren voneinander abschätzen und so den Grad der Ueberdeckung feststellen. Anders bei anormal beschuppten Knochenfischen. Der möglichen Fälle sind zwei, entweder die Schuppen berühren sich nur mit den Rändern, oder sie sind wie bei *Cyclopterus* in der Regel völlig voneinander getrennt; letzteren Zustand zeigt unser Objekt und teilt ihn unter anderen mit vielen Selachiern und einem Teil der Ganoiden (*Acipenseriden*) [allerdings nur, was die Hartgebilde in den Feldern anbelangt].

αα) Distanz in den Reihen.

Diejenigen Schuppen, welche in Reihen (R 1 bis R 5) angeordnet sind, halten in ihrer gegenseitigen Entfernung gewisse Maße ein, aber diese Maße sind Schwankungen im Lauf des Lebens unterworfen.

Bei sehr jungen Exemplaren bis 5 cm Größe etwa sind alle Stacheln noch voneinander getrennt. Sie stehen in einer Entfernung von 1—2 mm, vom Rand aus gemessen.

Wesentlich anders liegen diese Verhältnisse bei Individuen bis zu 20 cm Größe. Eine Uebersicht der gefundenen Verhältnisse gibt am besten eine Tabelle wieder:

R 1	Berührung;	Distanz =	0	mm
„ 2	vorderer Teil, Berührung	„ =	0	„
„ 2	hinterer „ . . . . .	„ =	3—4	„
„ 3	vorderer „ „ oder	„ =	1—2	„
„ 3	hinterer „ . . . . .	„ =	3—5	„
„ 4	vorderer „ „ oder	„ =	1—2	„
„ 4	hinterer „ . . . . .	„ =	3—5	„

R 5 vorderer	„	„	(selten) Distanz = 3—5 mm
„ 5 hinterer	„	„	= 3—4 „
„ 5 Kopffregion, meist Berührung	„	„	= 1—3 „

Es haben sich in der Wachstumsperiode die Hautossifikationen bedeutend vergrößert. In R 1, R 2 und R 4 im vorderen Teil kommt es fast stets zu einer direkten Berührung. In R 3 rücken vorzugsweise die Dornen der Kopffregion sehr nahe aneinander, bis zur Berührung gelegentlich, obwohl diese hier nicht wie bei den eben genannten Reihen die Regel ist. In R 5, in R 2, R 4 und R 3 (im hinteren Teil) findet normalerweise eine gegenseitige Berührung nicht statt.

Diese Lagebeziehungen verschieben sich bei noch älteren Exemplaren nochmals. Untersucht man 30—50 cm große Cyclopterus, so findet man, daß sich wohl in R 1 und R 2, sowie in R 3 und R 5 (Kopffregion) die Hautdornen an der Basis bisweilen berühren. In allen anderen Reihen sind dieselben mehr oder weniger weit auseinandergerückt, die Entfernungen betragen 1—3—5 cm. Die Entfernung der reihenweise angeordneten Stachelgebilde auf den Flossenstrahlen läßt sich mit wenig Worten abtun, da sie erst im späteren Alter entstehen. Ihr mittlerer Abstand beträgt 2—3 mm.

Durch diese so verschiedenen Entfernungen gerade der größten Knochenhöcker in den einzelnen Lebensphasen kommt der so wechselnde Habitus unseres Objektes wesentlich zustande, worauf ich schon früher hingewiesen habe (p. 259). Das dicht gedrängte Panzerkleid, vor allem in der Jugend (Fig. 18, 19), ändert ja auch das ursprüngliche Oval des Transversalschnittes in ein Sieben- resp. Achteck. Vergleichen wir den Cyclopterus in dieser Hinsicht mit den allernächst verwandten Formen Eumicrotremus, Lethotremus und Cyclopteroideus, so wird die Sonderstellung unseres Objektes noch klarer.

#### *ββ*) Distanz in den Feldern.

Alle jene zahlreichen Hautverknöcherungen, die nicht reihenweise geordnet sind, entwickeln sich erst später. Ihre gegenseitige Entfernung beträgt bei Exemplaren bis zu 20 cm etwa 2 mm. Die Stacheln selbst, es sind solche III. Größe, haben meist einen Durchmesser von 1—1,5 mm. Alle Regionen sind gleichmäßig dicht gepflastert; die Ungleichmäßigkeit in der Dichte bildet sich erst bei völlig erwachsenen Tieren aus, und zwar folgendermaßen.

An den Stellen, an welchen die Ossifikationen nach definitiver Ausbildung des Panzers am dichtesten zusammenstehen, schieben sich nämlich mit fortschreitendem Wachstum zwischen die Dornen III. Größe andauernd solche IV. Größe neu ein, so daß die gegen-

seitige Entfernung auf 0,5—2 mm heruntergeht. An Stellen, die keine so dichte Bedornung aufweisen, ist die Zahl der neu hinzukommenden eben geringer. Da nun die Haut an diesen Stellen gleichfalls stark gedehnt wird, so erweitert sich die ursprüngliche Entfernung von 2 mm auf meist 5—10 mm, und nur ganz winzige Hautzähnnchen IV. Größe füllen den Zwischenraum sehr zerstreut aus.

Wir haben also folgende Verhältnisse: Jugendliche Exemplare bis 20 cm (Fig. 18, 19), Felderstacheln 1—1,5 mm ca. im Durchmesser gleichmäßig verteilt über den ganzen Körper, gegenseitige Entfernung an der Basis etwa 2 mm.

Erwachsene Exemplare von mindestens 30—50 cm. Felderstacheln 0,5—2—2 $\frac{1}{2}$  mm im Durchmesser ungleichmäßig verteilt über den Körper, gegenseitige Entfernung an dicht gepanzerten Stellen  $\frac{1}{2}$ —1—2 mm, eventuell Berührung, an weniger dichten Stellen 5—10 mm. Die Zwischenräume werden vielfach durch ganz kleine, höchstens 0,25 mm große Hautzähnnchen zerstreut ausgefüllt.

Nachdem wir so die Distanz in den Feldern und Reihen an unserem Objekte im Detail kennen gelernt haben, läßt sich zusammenfassend sagen: Bei jüngeren Tieren sind die Reihenstacheln und Felderstacheln dicht gedrängt, letztere überall gleichmäßig verteilt. Bei alten Exemplaren rücken die Reihendornen auseinander, die Felderschuppen sind dicht benachbart stets in der Nähe der Reihen und in der Kopfregion, an anderen Stellen kann ihre Dichte stark variieren.

Sehr dicht gedrängt sind die Verknöcherungen III. Größe am Kopf bei dem in Fig. 21 abgebildeten Exemplar. Die zunehmende Dichte in der Nähe der Reihen demonstriert Fig. 21c; die schwache Bedornung dagegen Fig. 22a—c.

#### e) Zahl der Hautossifikationen.

##### $\alpha\alpha$ ) In den Reihen.

An vorigen Abschnitt schließt sich dieser eng an. Zunächst erscheint es eine müßige Arbeit, Schuppenzählungen beim Lump vorzunehmen. In bezug auf die kleineren und kleinsten Hautzähnnchen wäre dieses Beginnen auch sicher unfruchtbar. Anders dagegen verhält es sich, wenn wir nur die Dornen I. und II. Größe beobachten und auf ihre numerische Verteilung unser Augenmerk richten. Vor allem nach zwei Seiten hin.

Einmal müssen wir versuchen festzustellen, wieviel derartige Gebilde ursprünglich angelegt werden, oder mit anderen Worten: welches ist die durchschnittliche Normalzahl in den Reihen; ferner:

welche Schwankungen treten im Spiegelbild auf, wenn man sich die Medianebene durch das Objekt gelegt denkt. Der Uebersichtlichkeit wegen will ich die Ergebnisse nach den einzelnen Reihen ordnen. Zunächst zum ersten Teil der Fragestellung: welches ist die durchschnittliche Zahl?

Zahl der Stacheln I. und II. Größe bei erwachsenen Tieren  
in den Reihen

R 1	I. Größe	5—6—8	R 4	I. Größe	5—6
	II. „	3—5		II. „	10—15
R 2	I. Größe	2—3	R 5	I. Größe	5—6
	II. „	4—6		II. „	3—6
R 3	I. Größe	8—10	R 5	Kopfregion	I. Größe
	II. „	24—30			II. „

} 3—5

Obige Zahlen sind aus Zählungen bei erwachsenen Tieren gewonnen. Wie ersichtlich, haben wir in bezug auf die Schuppen I. Größe eine ziemliche Konstanz. Am wenigsten schwanken die Zahlen in R 2, R 4 und R 5 für Stacheln I. Größe. Ich gebe nun noch einige bestimmte Zahlenangaben, um zu zeigen, wie, spiegelbildlich betrachtet, diese histologischen Komplexe variieren können. Die in Tabelle p. 274 u. 275 senkrechte Linie soll die Medianebene durch das Objekt darstellen, rechts und links davon sind die absoluten Zahlen für die Dornen I. und II. Größe den Reihen nach geordnet eingetragen.

Cyclopterus 34,5 cm ♂		Cyclopterus 36,0 cm ♂	
links	rechts	links	rechts
R 1	I. Größe 8	R 1	I. Größe 5
	II. „ 2		II. „ 2
R 2	R 2	R 2	R 2
I. Größe 3	I. Größe 3	I. Größe 2	I. Größe 2
II. „ 5	II. „ 4	II. „ 4	II. „ 4
R 3	R 3	R 3	R 3
I. Größe 9	I. Größe 10	I. Größe —	I. Größe —
II. „ 16	II. „ 12	II. „ 24	II. „ 25
R 4	R 4	R 4	R 4
I. Größe 5	I. Größe 5	I. Größe 5	I. Größe 5
II. „ 13	II. „ 10	II. „ 14	II. „ 13
R 5	R 5	R 5	R 5
I. Größe 5	I. Größe 6	I. Größe 5	I. Größe 5
II. „ 3	II. „ 4	II. „ 4	II. „ 5
Kopfregion	Kopfregion	Kopfregion	Kopfregion
I. Größe —	I. Größe —	I. Größe —	I. Größe —
II. „ 4	II. „ 3	II. „ 3	II. „ 2

Cyclopterus 46,0 cm ♀			Cyclopterus 50,0 cm ♀		
links		rechts	links		rechts
R 1	I. Größe 6		R 1	I. Größe 6	
	II. " —			II. " 2	
R 2		R 2	R 2		R 2
I. Größe 2	I. Größe 2	I. Größe 2	I. Größe 3	I. Größe 3	I. Größe 3
II. " 6	II. " 3	II. " 3	II. " 1	II. " —	II. " —
R 3		R 3	R 3		R 3
I. Größe 10	I. Größe 8	I. Größe 8	I. Größe 16	I. Größe 14	I. Größe 14
II. " 15	II. " 19	II. " 19	II. " 9	II. " 8	II. " 8
R 4		R 4	R 4		R 4
I. Größe 6	I. Größe 5	I. Größe 5	I. Größe 6	I. Größe 5	I. Größe 5
II. " 14	II. " 10	II. " 10	II. " 12	II. " 12	II. " 12
R 5		R 5	R 5		R 5
I. Größe 5	I. Größe 6	I. Größe 6	I. Größe 5	I. Größe 5	I. Größe 5
II. " 4	II. " 3	II. " 3	II. " —	II. " —	II. " —
Kopfgregion	Kopfgregion	Kopfgregion	Kopfgregion	Kopfgregion	Kopfgregion
I. Größe —	I. Größe —	I. Größe —	I. Größe 1	I. Größe 1	I. Größe 1
II. " 5	II. " 3	II. " 3	II. " 1	II. " 2	II. " 2

Meine Zahlen gelten für erwachsene Tiere. Bei jungen Individuen stimmen sie mit obigen außerordentlich überein, was die symmetrische Verteilung betrifft; besonders die Dornen I. Größe treffen wir gleichfalls in denselben Zahlenverhältnissen. Nur diejenigen II. Größe sind, absolut gerechnet, in geringerer Anzahl vorhanden, was leicht erklärlich, da sie sich ja erst nach und nach entwickeln. So findet man z. B. in R 2 wohl jederseits 2 Dornen I. Größe, aber noch keine solchen II. Größe. Ganz analog liegen die Verhältnisse bei R 5.

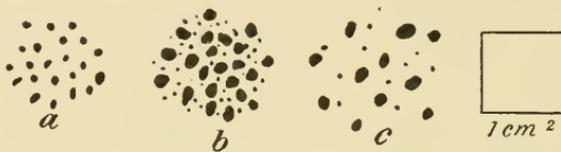
Untersuchungen wie vorstehende hat HOFFBAUBER (1899) am Karpfen, DUNKER (1908) an Sygnathiden vorgenommen, bei allen übrigen Gruppen dürften sie wohl völlig fehlen. Kurze Angaben dieser Art gibt HOLLARD (1853, 1854, 1857), wie früher schon SCHAEFFER (1761).

ββ) In den Feldern.

Unsicherer wird eine zahlenmäßige Feststellung bereits bei den Schuppen II. Größe, und bei denen III. und IV. Größe hat eine absolute Zählung gar keinen Zweck mehr, wir müssen zu anderen Mitteln greifen, um ein Bild von der Dichteverteilung dieser Hautossifikationen zu erhalten. Ich wähle dazu die Flächeneinheit, das Quadratcentimeter, und die Fragestellung wird nun:

Wieviel Dornen III. und IV. Größe zusammen kommen auf 1 qcm? — a) bei kleineren bis 20 cm langen Exemplaren; b) bei großen mindestens 30 cm langen Exemplaren;  $\alpha$ ) an dicht,  $\beta$ ) an dünn bedornen Hautstellen.

Ganz junge Cyclopterus kann man zu derartigen Zählungen nicht verwenden, weil bei ihnen 1 qcm Fläche oft die Hälfte der Vorderseite einnimmt und auf die Reihen übergreift. Für obiges Schema ermittelte ich (vgl. Textfig. 17 a—c): a) Cyclopterus bis 20 cm mit annähernd gleich dichter Panzerung pro Quadratmeter 10—15 Dornen III. Größe (Fig. 17 a). — b) Cyclopterus von mindestens 30 cm,  $\alpha$ ) an dicht gepanzerten Hautstellen 12 bis



Textfig. 17. Verschieden dicht gepanzerte Hautstellen. a = gleichmäßig dicht, b = sehr dicht, ungleichmäßig, c = sehr dünn, ungleichmäßig. Rechts die Maßeinheit 1 qcm.

15 Dornen III. Größe, 15 Dornen IV. Größe (Textfig. 17 b),  $\beta$ ) an dünn gepanzerten Hautstellen ca. 5 Dornen III. Größe und ca. 5 Dornen IV. Größe (Textfig. 17 c).

Das Maßquadrat legte ich stets so an, daß je 2 Ecken ins Zentrum von 2 Höckern III. Größe zu liegen kamen; gezählt wurden dann alle Dornen, die die Grenzlinie durchschnitten oder innerhalb lagen.

Was ich soeben ausführlich erörtert, wurde durch Figuren zu erläutern versucht, die naturgetreu wiedergegeben sind. Ich wählte absichtlich teilweise die Photographie, da sie am unparteiischsten die Tatsachen wiedergibt<sup>1)</sup>.

Manchen werden meine Ausführungen vielleicht zu breit erscheinen. Mir lag es jedoch daran, zu zeigen, nach wie vielerlei Richtungen hin die Bepanzerung eines Knochenfisches überhaupt bearbeitet werden kann. Da nun unser Cyclopterus Teleosteer

1) Herrn Geh. Rat Prof. LINCK, Direktor des Mineralogischen Institutes, bin ich für die lebenswürdige Ueberlassung des mikrophotographischen Apparates zu großem Danke verpflichtet. — Herrn Dr. J. FELSCH sage ich für seine tätige Hilfe bei der Herstellung der Photographien auch an dieser Stelle meinen besten Dank.

mit modifiziertem Hautskelett vertritt, so wollte ich gleichsam ein Paradigma geben, wie meines Dafürhaltens in Zukunft vorgegangen werden muß, wenn wir wirklich zu einer befriedigenden Lösung der in der Einleitung skizzierten Probleme gelangen wollen. Mit bloßen Diskussionen ohne Unterlagen kommen wir eben nicht weiter, und diskutiert ist hierüber bald mehr als genug.

## 2. Die ontogenetische Entwicklung des Hautpanzers (einschließlich Bemerkungen betr. die Bildung von Schuppenkleidern bei Fischen — Teleostomen und Elasmobranchiaten).

### a) Literarischer Rückblick. Befunde an anderen Fischen.

Wie schon in der Einleitung betont, ist die Entwicklung der einzelnen Schuppe mehrfach der Gegenstand von Untersuchungen gewesen. In welcher Art und Weise aber sich das Schuppenkleid als solches ausbildet, darüber sind unsere Kenntnisse schon bei Formen mit normal beschuppter Haut (z. B. Cypriniden) recht lückenhaft; bei denjenigen Teleostern aber, die modifizierte Schuppen aufweisen, noch viel mangelhafter. Hier und da findet man eine kurze, um nicht zu sagen dürftige Notiz. Man vermißt eine zusammenhängende Darstellung der Bildung des Schuppenpanzers vom ersten sichtbaren Auftreten bis zur definitiven Fertigstellung, d. h. die gesamte Ontogenie des Schuppenkleides.

Meines Dafürhaltens ist eine Kenntnis dieser Verhältnisse gerade deshalb wichtig, weil sie uns wohl mancherlei Aufschlüsse und Fingerzeige geben wird, in welcher Weise diese eigentümlichen Hautpanzer phylogenetisch entstanden sind; d. h. wir müssen festzustellen versuchen, ob die Ontogenese nicht auch hier den Schleier lüftet, der noch über der Phylogenese ruht. Da ich in der Literatur keine Zusammenstellung fand, in welcher Größe bei den verschiedenen Arten die Schuppenbildung beobachtet wurde, so stelle ich zum Vergleich einige Befunde zusammen, die ich aus der Literatur mit ziemlicher Mühe herauslesen konnte.

Im allgemeinen scheint bei Selachiern (und Ganoiden?) die Schuppenbildung früher einzusetzen als bei Teleostern. Ich konnte anlässlich meines Aufenthaltes in Bergen 1909 feststellen, daß bei noch nicht geborenen *Acanthias vulgaris* von 15 cm und *Spinax niger* von 16 cm die Hautzähne schon völlig ausgebildet makroskopisch zu bemerken waren. *Mustelus laevis*-Embryonen des

Zoologischen Institutes Jena mit Plakoidschuppen maßen 20 cm. Nimmt man den Augenblick der Geburt als Nullpunkt, so erhalten diese Vertreter also ihr Schuppenkleid sehr früh. O. HERTWIG (1874) und KLAATSCH (1890) geben an, daß sie bei *Acanthias vulgaris* von 8 cm und *Scymnus* sp.? von 17 cm die Schuppen in Entwicklung gefunden haben. — Von Ganoiden berichten BALFOUR und PARKER (1882), die betreffenden Objekte (*Lepidosteus osseus*) hätten 11 cm gemessen bei der Schuppenbildung. Ein 18 cm großer *Lepidosteus* hatte nach KLAATSCH (1890) bereits sein Schuppenkleid. Ich fand am selben Objekt von 12,5 cm Schuppen makroskopisch noch nicht, konnte es auch leider nicht mikroskopisch bearbeiten. Ein Exemplar von *Amia calva* von 35 mm hatte schon völlig ausgebildete Beschuppung; ein zweites von mir daraufhin untersuchtes Individuum von 21 mm zeigte makroskopisch noch keine Schuppen. Für die Formen *Acipenser sturio* und *Acipenser ruthenus* sind die entsprechenden Maßzahlen nach O. HERTWIG (1876) 12 cm, in welcher Größe aber die Schuppen ihre Ausbildung noch nicht abgeschlossen hatten.

Wo die ersten Schuppen sich zeigten, geht aus seinen Darlegungen leider nicht hervor. Der Größe nach müssen die Tiere schon ein ziemliches Alter erreicht haben.

Etwas reichlicher sind die Daten für Teleosteer. VOGT (1842) berichtet uns, daß die Salmoniden erst spät die Beschuppung erhielten, und zwar im dritten Lebensmonat, und BEAUDELLOT (1873) gibt für den Aal 7 cm an. KLAATSCH (1890) beobachtete, daß Forellen von 2 cm noch unbeschuppt waren, erst zwischen 3 bis 6 cm Größe kommt das Schuppenkleid zur Anlage und zwar zunächst im Bereich der Seitenlinie, von wo aus die Bildung kaudal-, ventral- und dorsalwärts fortschreitet. Dasselbe gibt NUSSBAUM (1907) vom gleichen Objekt an. Beider Befunde bestätigte ich (HASE 1907). *Gasterosteus aculeatus*, die ich daraufhin untersuchte, zeigten bei 15—17 mm noch keine Panzerung, 21 mm große Exemplare entwickelten lebhaft ihre Knochenplatten. Für die *Cobitis*-Arten (*taenia*, *barbatula*, *fossilis*) berichtet USSOW (1897) über einen der Forelle analogen Entwicklungsmodus. Die Größe der *Cobitis*exemplare betrug etwa 4 cm.

Vertreter der Gadiden (*G. callarias*) untersuchte TIMS (1906); an welchen Körperstellen Schuppen zuerst auftreten, gibt er leider nicht an, nur die Größe der betreffenden Tiere bis 3—4 cm. Um beträchtliches kleiner waren die Exemplare von *Mullus barbatus* L., welche LO BIANCO (1908) zum Studium dienten. Schon bei 20 mm

hatten sie Schuppen, und bei 38 mm waren dieselben typisch ktenoid entwickelt. Notizen, an welcher Körperstelle sie am frühesten zur Anlage kommen, fehlen aber auch bei ihm sowohl wie bei KASANZEFF (1906). Letzterer untersuchte *Sygnathus acus* und fand, daß bereits 9 mm lange Jungfische lebhaft die Panzerung ausbildeten.

Für *Perca fluviatilis* habe ich bei ganz kürzlicher Untersuchung gefunden, daß die Schuppenentwicklung bei 20 mm einsetzt. Sehr zeitig erhalten auch die Pleuronectiden (besonders Solea) das Hautskelett. 31 mm große Exemplare waren nach meinen Befunden schon völlig ktenoid beschuppt.

Es ist sehr leicht möglich, daß sich in der zahlreichen embryologischen Literatur über Fische noch Angaben finden; ich konnte aber unmöglich alle Arbeiten daraufhin untersuchen. Obige Zusammenstellung macht deshalb keinen Anspruch auf Vollständigkeit.

Mir lag daran, zu zeigen, daß die Schuppenkleidentwicklung nicht nach einem Schema vor sich geht und genauerer Nachforschung wert ist.

#### b) Die Panzergenese beim *Cyclopterus*.

Nun zu unserem *Cyclopterus*! Die Frage lautet: Kommt in analoger Weise wie bei den Salmoniden z. B. die Ausbildung dieses modifizierten Hautskelettes zustande? Sind bei dieser Art gleichfalls gewisse Körperstellen bevorzugt betreffs der zeitlichen Folge der Schuppenentwicklung, wo liegen dieselben oder besteht eine solche Analogie nicht?

Beim Durchforschen der den *Cyclopterus* betreffenden Literatur erhielt ich keine genügende Auskunft. AL. AGASSIZ (1882) gibt über die Entwicklung des Hautpanzers nur einige kurze Notizen, und GARMAN (1892) bringt sie unverändert zum Abdruck. Daß letztgenannter Autor in seiner großen Monographie „*The Discoboli*“ gar nicht darauf eingeht, wundert mich. AL. AGASSIZ schreibt l. c.:

„The young in the stages of Plate V, Figs. 1, 2, do not as yet show any traces of the prominent rows of spiny tubercles formed in the adult. These were developed to a slight extent in young *Lumpus*, measuring 34 mm in length (Plate V, Figs 3, 4): a line commencing to form along the anterior slope of the anterior dorsal, a less prominent horizontal row on a level with the line of the orbits close to the eyes, a third lateral one along the body at the level of the upper extremity of the operculum. This, the

most prominent of the rows, consisted a large elliptical protuberances, through which spiny processes projected (Plate V, Figs 3 a, 3 b), and a last row of somewhat smaller tubercles along the median line of the abdomen behind the ventrals.“

CUNNINGHAM (1896), dem auch Jungfische vorgelegen haben, bemerkt folgendes über das Hautskelett: „The are, however, no tubercles in the skin, the surface is smooth and the shape more like that of a „tadpole“ than of the parent fish“ (l. c. p. 349).

Die kaulquappen-(tadpole-)ähnliche Gestalt — nebenbei bemerkt, EHRENBAUM (1904) hebt sie gleicherweise hervor — kommt aber nur sehr jungen Stadien zu, und solche hat also CUNNINGHAM vor sich gehabt. Zur Erläuterung seiner Ausführungen gibt er das Bild eines jungen Lump ohne Hautpanzer, das er AL. AGASSIZ (1882) entnommen, wieder.

Etwas reichlicher sind die Angaben von MC. INTOSH und MASTERMANN (1897, l. c. p. 187). Individuen von 18 mm Länge zeigen nach beiden Autoren schon 4 Reihen von einfachen Papillen, die ja der Bildung der Verknöcherungen voraufgehen. (Ich setze zur leichteren Orientierung die von mir angewandte Bezeichnung der Reihen [vgl. Kap. II, 1] in ihren weiteren Ausführungen ein.) Es treten Hautstacheln gleichzeitig in R 1, R 2, R 3, R 4 und R 5 auf. — R 1 und R 2 wird als eine Reihe gezählt. Auf diesem Stadium hat die größten Papillen R 4, und zwar normalerweise fünf. Letztere Beobachtung bestätige ich. Nachdem so die Reihen festgelegt sind, beginnt die Entwicklung von Verknöcherung in den Hautfeldern zwischen R 3 und R 1 und greift bald auf die Kopfreion über. Ihr Material maß 31 und 32 mm.

EHRENBAUM (1904), dem wir die neuesten Beobachtungen verdanken, schreibt, vielleicht in Anlehnung an obige Autoren: „Die den ausgebildeten Fischen eigentümlichen Skulpturen der Haut pflegen erst bei 18—24 mm Körperlänge aufzutreten.“ Und weiterhin: „Die eigentümlichen Skulpturen der Haut, welche den ausgewachsenen Fisch charakterisieren, treten erst ziemlich spät auf, obwohl dies sehr variabel zu sein scheint. Ich finde bei 40 Jungfischen, welche am 23. Januar bei Helgoland gefangen wurden und, trotzdem sie fast 1 Jahr alt waren, konserviert nur 22—40 (im Mittel 27—28) mm maßen, daß bei einigen der kleinsten noch keine Spur von Papillen sichtbar ist, bei den größeren dagegen mehr oder weniger, aber auch bei den größten bei weitem nicht in dem Maße wie bei einem 32 mm langen Exemplar, welches kurze Zeit darauf mitten in der offenen nörd-

lichen Nordsee gefangen war, 59° 30' n. Br. und 2° ö. L., welches vielleicht von der norwegischen Küste herstammte. Dieses zeigte schon ziemlich vollkommen die Bewaffnung des ausgewachsenen Fisches.“

Nach dem Bericht und den Abbildungen von AL. AGASSIZ (1882)<sup>1)</sup> kann man sich von der Ausbildung des Panzerkleides noch kein richtiges Bild machen, er erwähnt vor allem gar nichts von den kleinen, weißen Papillen, welche die ersten Vorläufer der Hautstacheln sind, und sie gerade sind wichtig, da man an ihnen ein sicheres Kennzeichen hat, an welcher Stelle einst ein Stachel stehen wird. MC INTOSH und MASTERMANN (1897) sowie EHRENBaum (1904) heben diese kleinen Papillen ausdrücklich hervor. O. HERTWIG (1882) sagt darüber nichts. Nach seiner Abbildung (l. c. Taf. II, Fig. 5) ist aber zu vermuten, daß er sie gleichfalls beobachtet hat. Außer bei oben zitierten Autoren fand ich nichts, was uns Aufschluß über die Bildung des Schuppenkleides bei *Cyclopterus* gibt.

Nach diesem literarischen Rückblicke gehe ich zu den eigenen Befunden über. Meine Ausführungen erläutere ich durch eine Anzahl halbschematischer Textfiguren (No. 18—23). Es taucht zunächst eine Vorfrage auf. Nämlich die: Haben wir ein makroskopisch sichtbares Merkmal, um mit Sicherheit sagen zu können, an dieser Stelle ist ein Hautstachel in Entwicklung begriffen? Die Frage ist bejahend zu beantworten. An jenen Stellen nämlich sieht man (schon bei 20-facher Vergrößerung) winzige weiße Kegel von etwa 0,2 mm Durchmesser und ebensolcher Höhe. Es sind dies die besagten Papillen (Fig. 23). Daß es sich bei diesen Papillen wirklich um Bildungsherde von Hautverknöcherungen handelt, läßt sich leicht durch Schnittserien feststellen. Man findet dann stets im Corium die Skleroblasten. Die weißliche Farbe der Papillen rührt zum guten Teil daher, daß das darüberliegende Pigment ( $pig_1$ ) zur Seite gedrängt wird. Ich füge hier noch hinzu, daß die Epidermis bei jungen Exemplaren von 30 bis 50 mm sehr leicht verloren geht und aus diesem Grunde jene Papillen besonders deutlich zu sehen sind. Aber auch an Individuen, die ihre Epidermis noch haben, kann man sie bei genauer Untersuchung mit Sicherheit feststellen.

---

1) GARMAN (1892) und CUNNINGHAM (1896) kopieren die Bilder von AL. AGASSIZ (1882), nur in anderer technischer Ausführung.

Man muß sich aber vor einem Irrtum hüten, in den, wie ich glauben möchte, MC INTOSH und MASTERMANN (1897) verfallen sind. Nach ihnen setzt die Schuppenentwicklung bereits bei 18 mm Länge ein, und EHRENBAUM (1904) gibt wohl im Anschluß an beide Autoren diese Zahl mit an, betont aber ausdrücklich, daß er an so jungen Exemplaren eine Papillenbildung nicht habe konstatieren können. Die Sache verhält sich wohl folgendermaßen. Besonders in der Kopffregion (vorzüglich an den Wangen und über den Augen), aber auch verstreut über den Körper zeigen sich ebenfalls kleine weiße Kegel, ganz ähnlich den Schuppenpapillen. Bei Anwendung von stärkerer, etwa 50-facher Vergrößerung erweisen sie sich an der Spitze durchbohrt. Wir haben es hier mit Ausführungskanälen von Sinnesorganen unter der Haut zu tun. Auf Schnittserien (sagittal und transversal) kann man sich sofort davon überzeugen, daß es kleine Hohlzylinder sind, nicht, wie bei den echten Papillen, Vollkegel. MC INTOSH und MASTERMANN haben diese Sinneskanäle wohl mit für Stachelpapillen gehalten. Ich konnte bei keinem Exemplar von so geringer Größe Bildung von Hautverknöcherungen beobachten. In Fig. 23 ist eine typische Papille abgebildet, die Epidermis fehlt. — Am Auftreten jener weißen Vollkegel haben wir also sicherste Zeichen, wo sich Verknöcherungen im Integumente bilden. Und da diese mit fortschreitender Entwicklung der Bepanzerung an Umfang zunehmen, so sind wir in der Lage, von Stufe zu Stufe den Werdegang des Hautpanzers zu verfolgen. Hat der sich innerhalb einer Papille bildende Stachel eine gewisse Größe erreicht, so durchbricht er das Corium und dringt mit der Spitze in die Epidermis ein (vgl. Kap. III, 4; Fig. 41, 42, 43 a).

Nun sind die fertigen typischen Verknöcherungen von Cyclopterus kein einheitliches Gebilde, sondern stellen von frühester Jugend an verschmolzene Komplexe dar, wie ich dies in einem anderen Kapitel des näheren erläutert habe. Nach der Zahl der einzelnen Komponenten (d. h. hier der einzelnen einfachsten kegelförmigen Dornen) kann man einen ganz sicheren Entscheid dahin geben, welches Gebilde das ontogenetisch ältere ist. Nämlich dasjenige wird jünger sein, welches sich erst aus wenigen Einzelgebilden zusammensetzt.

Mein Arbeitsmaterial, an dem ich die Ontogenie des Hautpanzers verfolgen und feststellen wollte, umfaßte insgesamt 90 Exemplare. Ich stelle es, der Größe nach geordnet, nochmals zusammen (Angaben in Millimetern).

A. Größe der Individuen	B. Zahl der vorhandenen Individuen	A. Größe der Individuen	B. Zahl der vorhandenen Individuen
5	8	28	2
6	1	30	3
7	2	31	5
11	5	32	1
12	4	36	1
13	5	37	1
14	2	38	2
15	5	40	1
16	2	55	1
17	2	150	1
18	2	180	1
19	2	190	1
21	1	200	3
22	4	220	1
23	1	250	2
24	3	350	1
25	3	360	1
26	4	460	1
27	3	500	1

Besonders von den Stadien, in welchen die Entwicklung am lebhaftesten ist (20—40 mm), hatte ich recht gut konservierte Exemplare von der Kgl. Biologischen Station in Helgoland erhalten. Aber auch von älteren Tieren stand mir ein einwandfreies Material zur Verfügung.

Bei erwachsenen Tieren finden wir alle Körperregionen mit Hautdornen bedeckt. Die erste Frage lautet daher: Treten sie auch alle gleichzeitig auf oder sind, analog wie bei anderen Teleostern, gewisse Stellen hierin bevorzugt? Die Antwort fällt im zweiten Sinne aus. Es sind einzelne Hautregionen insofern bevorzugt, als in ihnen die Verknöcherungen viel früher auftreten. Diese Stellen sind, wie leicht zu vermuten war, die Reihen. Aber nicht alle Strecken sind gleichmäßig beteiligt, d. h. innerhalb der Reihen selbst legt sich ein Teil früher, ein anderer erst später an.

Es besteht also, bei *Cyclopterus* wenigstens, als Vertreter einer Gattung mit modifiziertem Hautskelett, eine Analogie in diesem Sinne mit Formen, welche ein normales Schuppenskelett aufweisen. Bei beiden treten die Schuppen nicht gleichzeitig am ganzen Körper auf. Der Hautpanzer der Fische verhält sich hierin ähnlich dem der Saurier, dem Federkleid der Vögel und dem Haarkleid der Säuger.

Ich halte diese Erscheinung für ein wichtiges Moment in bezug auf die Weiter- resp. Umbildung normaler Schuppen überhaupt. Eine Schuppe, die früher als die andere entsteht, kann sich ungehindert nach allen Seiten entfalten. Es wird so ein Gebilde resultieren, welches zunächst nur größer ist, aber im histologischen Bau noch dieselbe Struktur aufweist. Später treten dann Modifikationen auf, die im Zusammenhang mit der räumlichen Zunahme bald die eine, bald die andere Schicht mehr zur Ausbildung bringen, bis eine Form entsteht, die von der typischen Ausgangsform stark abweicht. [Von großem Interesse wäre es, nach dieser Richtung hin die Entwicklung des Schuppenkleides und der Schuppe beim Spiegelkarpfen zu kennen, der ja diese Verhältnisse in typischster Weise zeigt<sup>1)</sup>].

Ehe ich auf die Ontogenese des Hautpanzers von *Cyclopterus* selbst zu sprechen komme, möchte ich nicht verfehlen, erst auf eine Tatsache hinzuweisen, die mir schon früher auch von normal beschuppten Teleostern bekannt wurde und die ich gleicherweise bei meinem jetzigen Objekte beobachtet habe<sup>2)</sup>.

Nicht alle Individuen gleicher Größe zeigen ein Schuppenkleid von gleich weiter Ausbildung. Ich habe z. B. Forellen von 5 und 3 cm untersucht, ebenso *Leuciscus* von 3—8 cm und stellte fest, daß z. B. ein Individuum von 5 cm bereits ein viel deutlicher ausgebildetes Schuppenkleid besitzen kann als ein solches von bereits 8 cm. — Das nämliche gilt für *Cyclopterus*. Man kann Tiere derselben Größe mit schon stark entwickeltem Panzer von solchen mit erst schwach ausgebildetem unterscheiden<sup>3)</sup>. Ich hatte unter anderem 4 Individuen von 31 mm Länge, und jedes zeigte ein anderes Entwicklungsstadium. Oder ein Tier von 26 mm Länge hatte schon einen Hautpanzer wie ein solches von 38 mm. Dann endlich ein solches von erst 26 mm zeigte einen viel stärker ausgebildeten Panzer als ein anderes, welches bereits 38 mm erreicht hatte.

Wie erklären wir diese Erscheinung? Mir schwebt ein Gedanke vor, von dem ich nicht loskomme, obwohl ich seine Richtigkeit nicht exakt beweisen kann. Ich glaube, daß wir die lange

1) Erst nach mancherlei Mühe erhielt ich brauchbares Material zu einer entsprechenden Untersuchung, die zurzeit in die Wege geleitet wird.

2) Vergl. Fußnote Kap. II, 1, p. 265.

3) Genau dieselbe Beobachtung liegt von EHRENBAUM (1904) vor (Kap. II, 1).

Dauer der Laichperiode (Januar—Juni)<sup>1)</sup> heranziehen müssen als Erklärungsgrund.

Der Spielraum ist ungefähr 6 Monate. Wenn EHRENBAUM (1904) sagt (vgl. Text p. 280 unten), die Jungfische seien alle „ein Jahr“ alt, so ist dies streng genommen nicht richtig, der Unterschied ist  $\pm 3$  Monate. Nach MC INTOSH und PRINCE (1890) maß ein *Cyclopterus* von 26 Tagen 4 mm. Ganz grob gerechnet, hätten dann 40 mm große Individuen 260 Tage gelebt. Gegenüber der Rechnung von EHRENBAUM gibt dies aber eine Differenz von 100 Tagen, d. h.  $\pm 3$  Monate. — Wir kennen das absolute Alter der betreffenden Jungfische leider nicht, und deshalb läßt sich nichts Bestimmtes aussagen. Ich möchte aber folgende Erwägungen anheimstellen. Sicher glaube ich, daß die Variabilität des Auftretens und der verschiedenen Ausbildung des Stachelkleides mit der späteren oder früheren Geburt des betreffenden Individuums zusammenhängt. Dann sind eine Menge von Kombinationen möglich, davon ich einige anführen möchte, um zu zeigen, in welcher Weise meines Erachtens die Beschuppung zu biologischen Untersuchungen und Feststellungen in Zukunft verwertet werden könnte, z. B. bei unserem Objekte.

Bezeichnen wir der Kürze wegen 1) a) jugendliche Individuen mit schon stark entwickelter Panzerung als + (Plus)-Formen, b) mit noch schwach entwickelter Panzerung als — (Minus)-Formen; 2) a) Tiere gleicher Größe mit X, b) Tiere ungleicher Größe mit Y; 3) a) Tiere gleichen Alters als A-Formen, b) Tiere ungleichen Alters als B-Formen; 4) a) im Januar oder Februar geborene Tiere mit  $\alpha$ , b) im März oder April geborene Tiere mit  $\beta$ , c) im Mai oder Juni geborene Tiere mit  $\gamma$ , so erhalten wir unter anderem nachfolgende Kombinationen.

---

1) Ueber die Dauer der Laichperiode bei *Cyclopterus* schreiben:  
 a) CUNNINGHAM (1888 u. 1896): Laichzeit Januar und Februar.  
 b) MC INTOSH und PRINCE (1890), l. c. p. 674: „The spawning period of *Cyclopterus* extends from February to the end of May, and occasionally a little later.“  
 c) GARMAN (1892), l. c. p. 23: „In March and April the Lump are said to approach the shore for the purpose of depositing the eggs.“  
 d) EHRENBAUM (1904), l. c. p. 157: „Daß die Laichzeit des Lumpfisches bei Helgoland in die Monate Januar bis April — hauptsächlich Februar und März — fällt, während das Ausschlüpfen der Jungen meist im April und besonders im Mai und Juli, bisweilen auch schon im März und Ende Februar vor sich geht“.

## I. Ausgehend von den bekannten Faktoren +- und --Formen.

- 1)  $\pm A X \alpha$ ;  $\pm A X \beta$ ;  $\pm A X \gamma$
- 2)  $\pm A Y \alpha$ ;  $\pm A Y \beta$ ;  $\pm A Y \gamma$
- 3)  $\pm B X$
- 4)  $\pm B Y$ .

## II. Ausgehend von den bekannten Faktoren X = gleicher, Y = ungleicher Größe:

- 1)  $X \pm A \alpha$ ;  $X \pm A \beta$ ;  $X \pm A \gamma$
- 2)  $X \pm B$
- 3)  $Y \pm A \alpha$ ;  $Y \pm A \beta$ ;  $Y \pm A \gamma$
- 4)  $Y \pm B$ .

Wenn wir festgestellt, welche Kombinationen jeweilig auftraten, so werden sich auch Rückschlüsse ziehen lassen, welche äußere Bedingungen geherrscht und nach welcher Weise hin sie auf den Habitus des Tieres gewirkt haben. Ist die spätere oder frühere Geburt die primäre Ursache resp. sekundäre, d. h. z. B. alle frühgeborenen Individuen erhalten erst bei bedeutenderer Größe ihren Panzer, oder spätgeborene Tiere erhalten schon bei geringerer Größe den Panzer. Das Umgekehrte wäre auch möglich, nämlich: die frühere oder spätere Geburt ist belanglos für die Panzerentwicklung. Nach bestimmtem absoluten Alter erhalten die Tiere die Hautstacheln, die spätgeborenen sind aber rascher gewachsen als die frühgeborenen.

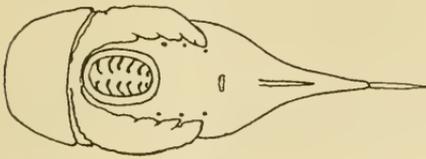
Wir könnten der Möglichkeiten noch viele diskutieren, was aber keinen Zweck haben dürfte. Mir lag es daran, zu zeigen, nach welcher Richtung hin Schuppenuntersuchungen dienstbar gemacht werden können.

Trotz alledem konnte ich den Modus der Entwicklung des Hautpanzers bei Cyclopterus feststellen. Bei allen Tieren, mochten sie gleich groß oder verschiedener Größe sein, war kein prinzipieller, nur ein gradueller, zeitlicher Unterschied in der Ontogenese des Schuppenkleides zu finden. Man muß eben die Befunde nur richtig kombinieren. Nach diesen allgemeinen Erörterungen gehe ich auf die Bildung des Hautpanzers bei unserem Objekt ein und veranschauliche meine Ausführungen an der Hand von Textfig. 18—22.

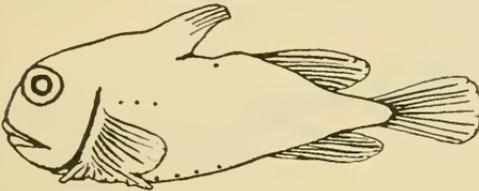
## I. Stadium (Textfig. 18). Cyclopterus 22 mm.

Die Vermutung, daß bei unserem Objekt gewisse Hautpartien viel früher Schuppenanlagen zeigen als die übrigen Stellen, bestätigte sich. Der naheliegende Gedanke, daß dies die Schuppen

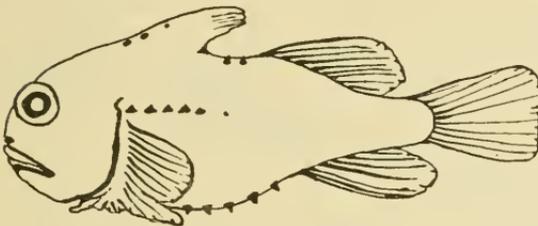
in den Reihen R 1 bis R 5 sein würden, war richtig. Die Frage war nun, welche Reihe ist die älteste? Wie uns Textfig. 18 zeigt, ist es R 5. — Soviel ich feststellen konnte, treten an diesen Stellen die allerersten Hautverknöcherungen auf. Ich hatte aller-



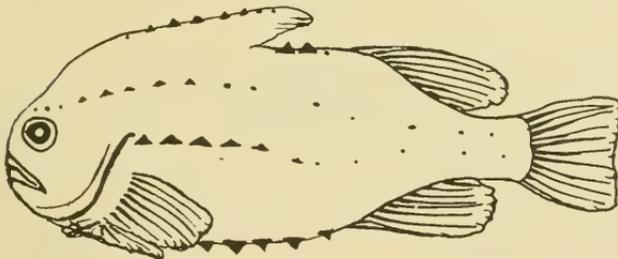
Textfig. 18. *Cyclopterus* 22 mm. Bauchseite mit den ersten Papillen (jederseits 3) der R 5. I. Stadium der Entwicklung des Hautpanzers. Textfig. 18–23 etwa  $2\frac{1}{2}$ mal vergrößert.



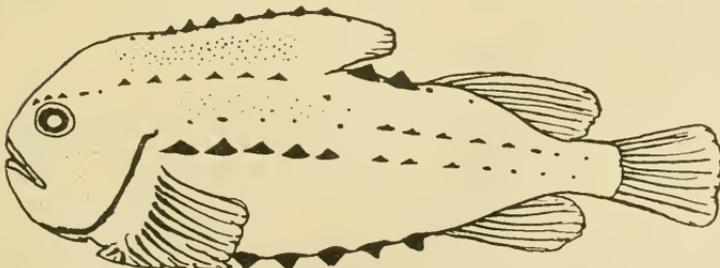
Textfig. 19. *Cyclopterus* 24 mm. Papillen in den Reihen R 5, R 4 und R 2. II. Stadium.



Textfig. 20. *Cyclopterus* 27 mm. Erste Hautverknöcherungen in den Reihen R 5, R 4, R 2 und R 1. III. Stadium.



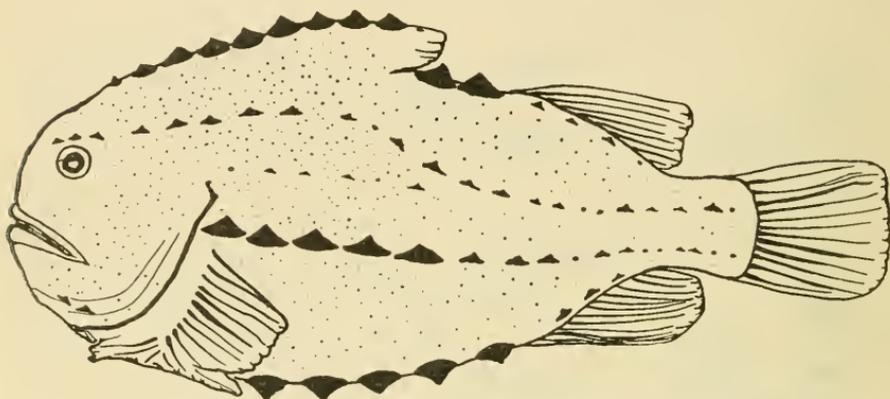
Textfig. 21. *Cyclopterus* 31 mm. Weitere Ausbildung der Reihen R 5, R 4, R 2, R 1. Neu hinzu kommt R 3. Alle Reihen sind angelegt. IV. Stadium.



Textfig. 22. *Cyclopterus* 37 mm. Erstes Auftreten der Felderschuppen zwischen R 1, R 3, R 4 und am Kopf. V. Stadium.

dings zunächst geglaubt, R 4 würde die ersten Anlagen zeigen, da hier die Hartgebilde die bedeutendste Größenentwicklung zeigen. Mit meiner Angabe befinde ich mich etwas im Widerspruch zu MC INTOSH und MASTERMANN (1897). Genannte Autoren geben an, daß alle Reihen gleichzeitig ihre Verknöcherungen anlegen. Sollte es sich hier vielleicht um Varianten handeln?

Nun werden aber, wie dies auch in der Abbildung zum Ausdruck kommt, nicht alle definitiven (meistens 5) Hautossifikationen gleichzeitig angelegt. Fast stets kommen zunächst die drei frontalwärts gelegenen zum Vorschein, die beiden kaudalwärts liegenden



Textfig. 23. *Cyclopterus* 55 mm. Alle Reihen völlig entwickelt. Hautstachelbildung am ganzen Körper. VI. Stadium.

etwas später. Unbedeutende Abänderungen treten hierbei bisweilen auf, z. B. konnte ich beobachten, daß auf einer Seite 4, auf der anderen nur 3 gleichzeitig sichtbar wurden. Alle Anlagen treten zunächst als weiße Papillen auf, wie sie schon im vorhergehenden beschrieben wurden (Fig. 23).

Stadium I läßt sich folgendermaßen kurz charakterisieren:

Bildung der Ossifikationen nur in R 5. Ihre ersten Anlagen sind als kleine, weiße Papillen sichtbar, die hier später durchbrechenden Stacheln sind noch nicht entwickelt.

II. Stadium (Textfig. 19). *Cyclopterus* 24 mm.

Nur wenig jünger als die Schuppen der R 5 sind diejenigen von R 4 und R 2. Analog dem Entwicklungsmodus der ventralen Reihe treten in diesen beiden auch die frontalwärts gelegenen Hautstacheln zuerst auf. Zunächst immer in der Zwei- oder Dreizahl gleichzeitig in R 4. Die R 2 bringt meistens erst eine Anlage hervor jederseits, bald ist die vordere, bald die hintere die onto-

genetisch jüngere. Eine bestimmte Gesetzmäßigkeit ließ sich nicht feststellen. Auch in diesen Reihen kommt es zunächst zur Ausbildung von kleinen Papillen. Der weitere Schritt zur Ausbildung des Hautpanzers ist nun der, daß sich in den Papillen die ersten Stacheln bilden, und zwar zunächst natürlich in denen der R 5. Während dieses Vorganges bilden sich neben den ersten Papillen gleichzeitig noch weitere benachbarte aus. Vielfach konnte ich in diesem Stadium beobachten, daß die ältere Papille bereits den künftigen Schuppenstachel durchscheinen ließ, während in der jüngeren davon noch nichts zu bemerken war (vgl. Fig. 24--26).

#### Charakterisierung von Stadium II:

Schuppenbildung in den R 5, R 4 und R 2. In R 5 treten in den Papillen die ersten, zunächst noch einfachen Hartgebilde in Stachelform auf. Auftreten von Doppelpapillen.

#### III. Stadium (Textfig. 20). *Cyclopterus* 27 mm.

In diesem III. Stadium können wir bereits konstatieren: Die älteste R 5 hat ihre Schuppen auf die gewöhnliche Normalzahl (5 jederseits) gebracht. Ebenso sind in R 4 alle Schuppen I. Größe (gleichfalls meistens 5) schon vorhanden. Die zwischen der ersten und zweiten Rückenflosse gelegene R 2 zeigt uns die Anlage des zweiten großen Dornes mehr oder minder weit entwickelt. Hierzu kommen noch die Keime der R 1, welche bekanntlich längs der ersten Rückenflosse verläuft. Die älteren Schuppenanlagen der Reihen R 5, R 4 und R 2 sind schon recht gut entwickelt (Fig. 31, 32). Aus den Doppelpapillen (Fig. 26, 27) des II. Stadiums haben sich multiple Papillen gebildet (Fig. 30). Die älteren sind bereits von Hautstacheln durchbohrt (Fig. 28), während die jüngeren alle Uebergangsstadien von der einfachen Papille bis zu einer solchen mit einem oder mehreren Stachelanlagen zeigen können (Fig. 29, 30).

#### Charakterisierung von Stadium III:

Stachelbildung in R 5, R 4, R 2, R 1. Die Doppelpapillen der älteren Schuppen haben sich bedeutend vergrößert und sind zu multiplen Papillen geworden, die von mehr oder minder weit entwickelten Stacheln durchbrochen sind.

#### IV. Stadium (Textfig. 21). *Cyclopterus* 31 mm.

Die noch fehlende R 3 wird in diesem IV. Stadium angelegt. Dabei ist merkwürdig, daß bei R 3 die frontalwärts und kaudalwärts liegenden Papillen fast zu derselben Zeit auftreten. Die ersteren erscheinen nur um ein wenig früher; keinesfalls ist ein

so großer Unterschied in der Folge zu bemerken, wie es bei den Reihen R 5 und R 4 (vor allem) die Regel ist. In den übrigen Reihen R 4 und R 1, eventuell auch in R 2 haben sich währenddessen die Anlagen noch beträchtlich vermehrt, und der Verknöcherungsprozeß ist so weit fortgeschritten, daß man auch jetzt noch alle möglichen Entwicklungsstufen zu bequemem Studium entnehmen kann (vgl. Fig. 30—33).

Charakterisierung von Stadium IV:

Stachelbildung in sämtlichen Reihen vorhanden. Die dazwischenliegenden Hautfelder zeigen noch keine Verknöcherungsanlagen.

V. Stadium (Textfig. 22). Cyclopterus 37 mm.

Bisher hatten wir nur Anlagen von Hartgebilden in den Reihen bemerken können. Diese sind also, ontogenetisch betrachtet, zweifellos älter. Stadium V zeigt uns zum erstenmal Hautdornen in den dazwischenliegenden Feldern. Aber nicht auf der ganzen Körperoberfläche kommen Papillen gleichzeitig zur Entwicklung, sondern auch wieder (analog der Entwicklung in den Reihen) sind einige Stellen zeitlich bevorzugt. Zuerst treten Keime auf zwischen R 1 und R 3, zwischen R 3 und R 4, sowie in der Kopfreion. In der zugehörigen Textfig. 22 sind die betreffenden Parteien durch Punktierung markiert. Besonders beachtenswert erscheint es mir, daß in der Bauchregion noch gar keine Verknöcherungen zu bemerken sind (selbstredend abgesehen von R 5). Man sollte meinen, gerade hier müßten solche sehr zeitig zu sehen sein, da im Hinblick auf die frühe Anlage von R 5 eine Tendenz zur Verknöcherung in diesen Hautstellen eigentlich vorhanden ist.

Auf die Lage von einer Anzahl Stachelkeime möchte ich, da in diesem Stadium besonders gut zu beobachten, noch ausdrücklich hinweisen. Wie in Kap. II, 1 betont wurde, scheint R 3 noch eine parallele Reihe zu R 4 und dem jetzigen Vorderende von R 3 auszubilden, und diese neue zukünftige Reihe hat die Tendenz, kaudalwärts mit dem Hinterende von R 3 zusammenzulaufen. Diese Vermutungen erhalten eine Stütze durch folgende Beobachtungen. Ich sah bei einer ganzen Anzahl von Individuen, daß Stachelanlagen (meistens waren sie auch ein klein wenig größer als die übrigen der Felder) den hinteren Teil der R 3 nach vorn zu (parallel zu R 4) serial geordnet fortzusetzen scheinen. Textfig. 9, 22 und 23 bringen diese Verhältnisse durch die etwas stärkere Zeichnung der in Frage kommenden Papillen deutlich zum Ausdruck. Besagte Anlagen müssen wir aber jetzt noch zu den

Felderschuppen rechnen, da sie erst dann auftreten, wenn sämtliche Reihen bereits in ihrem Verlauf festgelegt sind. Auch in diesem Stadium ist wiederum festzustellen, daß die frontalwärts gelegenen Hautpartieen gleichfalls früher Verknöcherungen anlegen wie die kaudalwärts liegenden.

#### Charakterisierung von Stadium V:

Stachelbildung in den Reihen R 5, R 4, R 2, R 1 und R 3. Beginn der Ossifizierung in den frontalwärts sich erstreckenden Hautfeldern, zwischen R 1 und R 3, R 3 und R 4 sowie in der Kopfreion.

#### VI. Stadium (Textfig. 23). *Cyclopterus* 55 mm.

Die Hautverknöcherungen der R 1 bis R 5 sind schon mächtig entwickelt und beeinflussen die Körperform insofern, als sie dem Tier ein eckiges, monströses Aussehen verleihen (vgl. Kap. II, 1).

Die Weiterentwicklung der Felderpanzerung schreitet nun recht rasch vorwärts, an Dichte allerdings ventral- und kaudalwärts etwas abnehmend. In der zugehörigen Textfig. 23 habe ich dies ebenfalls durch verschieden starke Punktierung wiederzugeben versucht. Am spärlichsten treffen wir die Anlagen zwischen der zweiten Rückenflosse und der Schwanzflosse einerseits, sowie der ersteren und der Afterflosse andererseits. Ich habe diese Hautstellen manchmal fast ganz nackt gefunden (exkl. R 3 und R 4 natürlich). In diesem letzteren Entwicklungsstadium, welches dem völlig ausgebildeten Panzer schon sehr nahekommt, treten auch am Bauch Anlagen von Hautverknöcherung auf, zunächst noch in geringer Zahl. Den bei Stadium V näher besprochenen hypothetischen Verlauf von R 3 kann man auch jetzt noch verfolgen. Mit zunehmender Ausbildung des Hautpanzers wird er aber mehr und mehr verwischt.

Endlich wäre noch zu erwähnen, daß nun auch unterhalb der zweiten Rückenflosse und oberhalb der Analflosse die Reihen R 2 und R 5 durch größer ausgebildete Knochenhöcker ihre Fortsetzung erhalten, ebenso wie die erstere an der Ventralseite des Kopfes noch eine Fortbildung erfährt (vgl. Textfig. 9, 15, 16, Fig. 19). Im ganzen betrachtet, macht der Panzer in diesem Stadium einen fast fertigen Eindruck und die weitere Ausgestaltung erstreckt sich nur noch auf Details. Prinzipiell Neues wird nicht mehr angelegt.

#### Charakterisierung von Stadium VI:

Hautdornen in sämtlichen Reihen vollzählig vorhanden. Stachelbildung hat in allen Hautfeldern begonnen.

Vergleichen wir am Schlusse die Entwicklung des Hautpanzers von *Cyclopterus lumpus* mit derjenigen anderer Teleosteer (soweit bekannt), so finden wir, daß beide Gruppen in folgendem übereinstimmen:

Die frontalwärts liegenden Hautpartien zeigen im allgemeinen die Tendenz, früher zu verknöchern als die kaudalwärts sich erstreckenden.

Eigentümlich für *Cyclopterus* ist es, daß die Ventralseite wiederum gegen die Dorsalseite hierin einen Vorzug hat, ebenso wie *Cyclopterus* durch die auffallend frühe Verknöcherung der Haut in gewissen Längslinien ausgezeichnet ist, wodurch die charakteristischen Reihen (R1 bis R 5) zur Ausbildung kommen. Letztere Eigentümlichkeit teilt unser Lump wiederum mit Selachiern und Ganoiden (SOGRAF 1887, RYNBERK 1908, KOSCHKAROFF 1906).

Formen mit ähnlichem Hautpanzer wie unser Objekt, z. B. *Caranx*, *Gasterosteus*, *Trigla* etc. etc., in dieser Weise zu untersuchen und miteinander zu vergleichen, wäre zweifelsohne recht fruchtbringend und interessant. Aus Materialmangel war es mir aber leider nicht möglich, entsprechende Untersuchungen vorzunehmen. Ich behalte sie mir vor, bis ich genügendes Material gesammelt habe.

Um keinen Irrtum aufkommen zu lassen, möchte ich zum Schluß nochmals betonen, daß bei allen *Cyclopterus* die Ontogenese des Hautpanzers im Prinzip dieselbe ist. Nur kann sie zeitlich verzögert resp. verfrüht erscheinen, wenn man die Größe der betreffenden Tiere als Altersstufen rechnet.

Während andere, die normal beschuppten Teleosteer, z. B. Cypriniden, ihr Schuppenkleid derartig anlegen, daß eine nennenswerte Zunahme der Dichte nicht mehr möglich ist, kommt der Panzer unseres *Cyclopterus* zunächst so zur Ausbildung, daß immer noch Hautstellen frei bleiben für später sich entwickelnde Verknöcherungen. Die Dichte nimmt also ständig zu, die Tendenz zu Verschmelzungen einzelner Hautstacheln erhöht sich hierdurch wesentlich. *Cyclopterus* bildet also nicht nur einmal in seinem Leben, nein, wie viele Selachier und nur wenig Teleosteer, ständig Hautverknöcherungen. (BROWNS [1903] Beobachtungen an Gadiden, welche unmittelbar nach dem Laichen ihr Schuppenkleid wechseln sollen. Der Ersatz ist auf die Zeit der Laichfähigkeit beschränkt. (Eine Nachkontrolle dieser höchst merkwürdigen Erscheinung müßte doch nochmals vorgenommen werden. D. Verf. HASE.)

## Kapitel III.

**Entwicklung der Hautstacheln des *Cyclopterus lumpus* L.****1. Orientierende Bemerkungen.**

Nachdem wir im ersten Kapitel uns mit der Struktur und Genese des Integumentes überhaupt vertraut gemacht, nachdem wir im zweiten die Panzerung in allen Einzelheiten kennen gelernt, wenden wir uns nun zunächst zur ontogenetischen Entwicklung der einzelnen Knochenhöcker, deren merkwürdige Anordnung uns ja jetzt geläufig ist. — Ich habe Hautstacheln aus allen Reihen und Regionen auf die Entstehung hin von der ersten Papille an untersucht und fand, daß alle morphologisch wie histogenetisch gleichwertig sind. *Cyclopterus* hat nur Hautverknöcherungen von einem histologischen Typ, der allerdings in der Größenentfaltung sehr variabel sein kann (Stacheln I.—IV. Größe, Kap. II, 1).

Wir sind (in Kap. I) der Genese der Hautschichten mit aus folgenden Erwägungen nachgegangen: es lag mir sehr daran, alle histologischen Elemente der normalen Hautstrecken zunächst zu kennen, um gleichsam eine Basis zu haben für die Beurteilung der diese normalen Verhältnisse umbildenden Vorgänge.

Ich hielt es für unbedingt nötig, über eine ganze Reihe von Vorfragen (siehe unten) orientiert zu sein, ehe mit Erfolg und unter Vermeidung alter Fehler die uns hier interessierende Kardinalfrage angeschnitten werden könnte. — Um nicht in Fehlbeobachtungen zu verfallen, habe ich die Bildung der Hautverknöcherungen immer bis zu den allerersten Anfängen zurückverfolgt, bis zu dem Punkt, wo eine Differenzierung in der normalen Haut eben erst einsetzt, und wo die Abänderungen noch so geringfügig sind, daß eine Mißdeutung nicht gut möglich ist. — Die benachbarten normalen Integumentstrecken geben uns (da ihre Genese und Struktur bekannt) den Maßstab zur Beurteilung der einzelnen Entwicklungsstufen eines Hautstachels. Durch oben skizziertes Vorgehen hoffte ich, daß es mir gelingen würde, die Genese der Hautverknöcherungen unseres Objektes einwandfrei darzulegen.

**2. Ueber die Herkunft der Skleroblasten.**

Skleroblasten nannte KLAATSCH (1890) diejenigen embryonalen Zellen, welche die Fischschuppen (also Hartschubstanz) bilden. Der Ausdruck ist im Gegensatz zu Osteoblasten [GEGENBAUR] (Knochensubstanz bildend) und Odontoblasten [WALDEYER]

(Zahnbein bildend) gut gewählt. Die Bezeichnung KLAATSCHS für die Schuppenbildner ist auch in die Literatur übergegangen (GEGENBAUR [1898], GOODRICH [1904], BURCKHARDT [1906], KWIETNIEWSKI [1906], HASE [1907], NUSSBAUM [1907], WIEDERSHEIM [1909] u. a. mehr).

Einige Jahre später (1894/95) stellte derselbe Autor die Behauptung auf, die Skleroblasten seien Abkömmlinge der Epidermis und da im Anschluß an Hautsinnesorgane („Neuro-Skleralanlagen“, 1895, p. 133) entstanden. Alle Hautverknöcherungen (die Deckknochen gleichfalls) sind als ursprünglich ektodermale Gebilde aufzufassen, die erst später ins Mesoderm übertreten. — Die Bedeutung dieser Theorie, in Rücksicht auf die Spezifität der Keimblätter, liegt auf der Hand. Sofort wurde KLAATSCH energisch widersprochen von RABL (1894), RÖSE (1897), KEIBEL (1894), R. G. HARRISON (1895), während sich GEGENBAUR (1898) der Ansicht seines Schülers teilweise anschloß (l. c. p. 155 und 156). Für Heptanchus müßte allerdings eine Nachprüfung noch geschehen. — Eine ganz ähnliche Behauptung wie KLAATSCH hatte schon VAILLANT (1875) aufgestellt. Er leitete die Zähnnchen (aber nur diese) am Hinterrande der Ctenoidschuppen (z. B. beim *Gobius niger*) von der Epidermis ab; und merkwürdig, ihm trat KLAATSCH (1890) selbst heftig entgegen; l. c. p. 193 schreibt er: „Von einer Beteiligung der Epidermis an der Bildung der Spinules (dies sind besagte Zähnnchen — der Ausdruck „spinules“ stammt von BAUDELLOT [1873]. Anm. vom Verf.) ist gar nichts vorhanden, wie man sich bei *Perca* leicht überzeugen kann. Die VAILLANTSchen völlig unbegründeten Schlüsse haben kein Recht, überhaupt diskutiert zu werden.“ — KLAATSCH selbst läßt nun später nicht bloß die Zähnnchen, sondern die ganze Schuppe vom Ektoderm herstammen. — In neuerer Zeit diskutierte die Frage GOODRICH (1904); l. c. p. 469 heißt es: „My own observations are directly opposed to KLAATSCH's interpretation. Sections through embryos of *Scyllium* or *Acanthias* properly preserved, and treated with appropriate stains (such as borax carmine and picro-nigrosin) show conclusively that a continuous and definite basement membrane separates the epidermis from the mesoblastic tissues over the whole surface of the animal. At what stage this membrane first makes its appearance I am unable to say; but there can be no doubt that it is formed very early indeed.“ — Auch KWIETNIEWSKI (1906), BURCKHARDT (1906), NUSSBAUM (1907), HASE (1907) wandten sich gegen die Auswanderungstheorie der Skleroblasten.

Jüngst wurde die KLAATSCHSche Ansicht neu von SZILY (1907 a) verfochten; ausgewanderte Epidermiszellen sollen nach ihm die Bildung der Flossenstrahlen, der sogenannten Horn-(Elastoidin-)Fäden und des sekundären Schultergürtels (Cleithrum) veranlassen. SZILY (1907 b) zog einen Teil der Behauptungen selbst zurück, völlig widerlegt wurden sie durch BROHL (1909) für die Flossenstrahlen und durch VOGEL (1909) für das Cleithrum. (Dafür hatte SZILY [1907 b] selbst seine Beobachtungen korrigiert.) — In einer ganz kurzen Arbeit beschreibt KASANZEFF (1906) die Entwicklung des Hautpanzers von *Sygnathus acus* und will gefunden haben, daß (analog wie bei KLAATSCH) epidermoidale Zellzüge die Basalmembran ( $c_1$ ) verdrängen und ins Mesoderm übertreten. Dort liefern sie primäre Verknöcherungen, die mit anderen sekundär im Bindegewebe entstandenen Verknöcherungen verschmelzen.

KASANZEFF ist zur Ueberzeugung gekommen, „daß der Anfang der Prozesse, welche später zur Bildung des Hautskelettes führen, nicht im mesodermalen Teile des Integumentes, der Cutis, sondern im Ektoderm, der Epidermis seinen Sitz hat“ (l. c. p. 854). — Dieser bemerkenswerte Vorgang geht nach KASANZEFF etwa folgendermaßen vor sich. Die aus wenigen Zellschichten bestehende Epidermis differenziert sich in eine obere und eine basale Schicht, letztere mit großen, senkrecht zur Oberfläche gestellten Kernen. Die obere Schicht bleibt unverändert. Zwischen beiden Schichten „wird ein enger, spaltförmiger Raum bemerkbar“ (l. c. p. 855) — solche „Spalten“ hatten auch KLAATSCH und SZILY bemerkt —. Die Trennung durch den Spalt ist keine vollkommene, so daß differenzierte untere und nicht differenzierte obere Schicht an der Randpartie zusammenhängen. Unter der basalen Epidermisschicht ist eine helle, kern- und zellfreie Grenzzone (gemeint ist die Membrana terminans); aber unter den oben beschriebenen differenzierten Stellen ist die Basalmembran nach seinen Angaben nicht nachzuweisen. In der Basalmembran hat er aber doch manchmal spärlich Zellen finden können unter den eben differenzierten Zellzügen der Epidermis, die er für abgewanderte Epidermiszellen hält. Aber nicht nur diese dringen in das Corium ein, sondern auch die durch den „Spalt“ abgetrennten Epidermisbezirke. Andererseits hatte er auch in der Cutis, unter der Basalmembran, kubische Zellen gesehen, die allemal an den Stellen liegen, wo darüber in der Epidermis sich die Sonderung vollzieht. Ueber ihre Bedeutung ist KASANZEFF sich unklar. — Die so in das Corium

eingewanderten Epidermiskomplexe sondern sich in zwei Lagen, und dazwischen bildet sich die erste Hartschubstanzplatte. Eingewandertes Bindegewebe hat aber den ganzen Schuppenkeim von seinem Mutterboden, der Epidermis, abgedrängt, „so daß die Hartschubstanzplatten samt den ihnen anliegenden ektodermalen Zellen in die tiefsten Schichten des Unterhautbindegewebes eingebettet erscheinen“. Diese Platten sind zellfrei und parallel zur Oberfläche geschichtet. Weiter heißt es nun l. c. p. 861, „daß der definitive Hautpanzer von *Sygnathus* der Hauptsache nach aus zellhaltigem Knochengewebe besteht und nur die tiefste Schicht vollkommen zellenlos ist“. Diese „tiefste Schicht“ ist aber die, deren Bildung von abgespaltenen Epidermiszellen ausgeht. „Die Hauptmasse des definitiven Hautpanzers wird also von Knochengewebe gebildet, welches in dem Bindegewebe zwischen den eingesenkten ektodermalen Anlagen und der Epidermis entsteht. Zum Schlusse möchte ich noch einmal ausdrücklich betonen, daß die oben geschilderten Vorgänge auf die erste Hartschubstanzbildung sich beziehen und daß in späteren Stadien überall im Bindegewebe Verknochungen entstehen, welche mit den primären Hartschubstanzbildungen in Verbindung treten.“

Hierzu sei bemerkt: KASANZEFF stellt also die Behauptung auf, die obere Schubbstanzschicht liegt unter der unteren, so paradox es klingt. Angenommen: bei *Sygnathus* wäre, analog der Schmelzbildung in Placoidschuppen und Zähnen, die Epidermis wirklich noch beteiligt bei der Schuppenentwicklung, so müßten diese Komplexe doch wenigstens distal liegen, d. h. näher der Epidermis ihrer Matrix und nicht proximal unter später gebildetem Knochengewebe, dies wäre ja zu seltsam. KASANZEFFS Bilder sind durchaus nicht überzeugend. Er ist sich wohl gar nicht klar darüber gewesen, welche fundamentale, doppelte Bedeutung einem solchen Vorgange zukommt.

Ich habe *Sygnathus* nicht studiert daraufhin, kann also nicht direkt behaupten, daß KASANZEFF sich irrt, aber sehr zweifelhaft erscheint mir sein Bericht. Er erinnert mich zu sehr an die Bilder von KLAATSCH und SZILY. — Eine Nachprüfung ist also dringend erwünscht.

Wir sehen, daß für jeden, der sich mit der Genese von Fischschuppen beschäftigt, die Frage nach der Herkunft der Skleroplasten eigentlich die Kardinalfrage ist. Bei unserem Objekte mußten wir mit großer Vorsicht vorgehen und alle Altersstadien berücksichtigen, wie dies auch geschehen ist.

Ich möchte noch eins hervorheben. In Kap. I, 3 habe ich Zellverbindungen beschrieben zwischen Epidermis- und Cutiszellen. Es ließe sich nun nach der Ansicht von KLAATSCH leicht folgern: Die Zellen treten erst durch Plasmabrücken in Verbindung, um schließlich ganz überzuwandern. Die Verbindung ist eben die erste Vorstufe des Uebertrittes, einfacher kann ja der Vorgang gar nicht sein. — Dieser Interpretation gegenüber verwahre ich mich streng, und SCHUBERG (1907, 1908) tut das Gleiche. (Er richtet sich in seiner diesbezüglichen Polemik besonders gegen KLAATSCH, MAURER und SZILY.) — Trotz bestehender Verbindungen habe ich nichts gefunden, was für eine Deutung im Sinne von KLAATSCH, SZILY und KASANZEFF spräche. Ich sagte bereits im ersten Kapitel, daß sich die basalen Epidermiszellen wohl lebhaft teilen, aber sie geben die neugebildeten Zellen nur nach der Oberfläche hin ab, sie schieben ja die serösen Drüsen gleichsam vor sich her (siehe daselbst). Ferner wandern die Cutiszellen auch immer nach der Epidermis hin; die Zellverschiebungen im Integument erfolgen also in distaler Richtung, nicht umgekehrt.

Nun zurück zu unserem *Cyclopterus*. Woher stammen bei ihm die Skleroblasten? Wir müssen da auf ein voriges Kapitel zurückgreifen, I, 2. Gesagt wurde dort, daß die Coriumzellen der  $c_1$  in Schichten geordnet seien, daß aber immer zwischen der Epidermis und ihnen eine einheitliche Bindegewebsschicht liegen bleibt, die zwar von Zellfäden durchbohrt ist, aber ihren Zusammenhang immer bewahrt. Man könnte sie gewissermaßen als persistierende Membrana terminans bezeichnen, wenn man von der Kreuzstreifigkeit absieht. In ihrer Funktion wirkt sie als solche. Wir wollen sie in Zukunft als  $c_{1a}$  bezeichnen, um die Zugehörigkeit zur äußeren Coriumlage  $c_1$  auszudrücken. Es ist  $c_{1a}$  die am meisten distalwärts liegende Schicht der  $c_1$  (vgl. Textfig. 5, 7; Fig. 5, 6, 10, 13 a, b, 24, 34 u. ff.). Unter dieser so typisch ausgeprägten Coriumschicht  $c_{1a}$  finden wir nun allenthalben Bindegewebszellen, ebenso wie zwischen den tieferen Schichten der  $c_1$ . (Fig. 5, 6 bz. In Fig. 5 wurden nur die Kerne eingezeichnet aus anderen Gründen.) Ein Teil dieser Zellen liefert durch seine indirekte Tätigkeit die kollagenen Fibrillen (Kap. I, 2), ein zweiter scheint aber vorläufig mehr embryonalen Charakter zu bewahren. Diese letztere Art wird zu den Skleroblasten, sie unterscheidet sich von den anderen Bindegewebszellen, die schon ihre Rolle übernommen haben, gleichsam durch die mehr ovale, nicht so langgestreckte Gestalt. An allen den Stellen, wo Hautverknöcherungen auftreten

sollen, findet eine lebhaftere Vermehrung besagter Zellen statt. Der gebildete Zellhaufe liegt zunächst nur unter der  $c_{1a}$ . Er wölbt sie ein wenig auf und bildet so die schon mehrfach erwähnte Papille, die der Stachelbildung vorhergeht (Kap. II, 2) (Fig. 23, 34—36).

Der so gebildete Zellhaufen ist, um es nochmals zu betonen, aus Bindegewebszellen hervorgegangen, die nicht mit zu der kollagenen Faserbildung herangezogen werden, sondern den embryonalen Charakter bis zu dem Zeitpunkte bewahren, wo die Ausbildung des Hautpanzers einsetzt. — Sie vermehren sich dann lebhaft (die Möglichkeit der Verknöcherung besteht ja für fast alle Hautstrecken), häufen sich zusammen und werden zu den Skleroblasten der Cycloptershaut. — Ihre Sonderaufgabe berechtigt uns, sie mit besonderen Namen zu signieren. Wir haben also zu unterscheiden a) gewöhnliche Bindegewebszellen, die kollagene Fasern liefern; b) modifizierte Bindegewebszellen, die später die Hautverknöcherungen liefern. a) und b) sind im embryonalen Leben und auf jüngsten Stadien (Fig. 1—3) noch nicht zu unterscheiden. Ein Teil scheidet gleich Bindesubstanz ab, ein zweiter (später Skleroblasten) bleibt zunächst embryonal und liefert erst später Bindesubstanz, aber nicht kollagene sondern verkalkte. — Ich glaube durch obige Ausführungen meinen Standpunkt betreffs der Herkunft der Skleroblasten für Cyclopterus klarer zu haben. Die Skleroblasten sind ihrer Natur nach mesodermale Zellelemente. Sie liegen von allem Anfang in der Cutis, die Grenze zur Epidermis hin ( $c_{1a}$ ) wird stets eingehalten.

Wir haben in Kap. I, 1 den Bau und das gesamte Verhalten der Epidermis kennen gelernt und nichts gefunden, was im Sinne von KLAATSCH, SZILY und KASANZEFF gesprochen hätte. Von einem Austreten einzelner Zellen sowohl wie ganzer Zellzüge war nichts zu bemerken. Wir lernten in Kap. I, 2 die Genese und den Bau des Coriums kennen, sahen, wie scharf die Schichten gegen die Epidermis hin abgegrenzt sind, welche Umformungen wohl eintreten, wie es aber immer nur bindegewebige Elemente waren, die jene hervorbrachten.

### 3. Ordnung, Form, Funktion und Schicksal der Skleroblasten.

(Textfig. 24—37; Fig. 44 a—h, 34—42.)

War der vorige Abschnitt der Frage nach der Herkunft der Skleroblasten gewidmet, so wollen wir in diesem auf die Gebilde etwas näher eingehen, um uns nicht später wiederholen zu müssen.

Die erste Anordnung der Skleroblasten (*scbl*) geschieht in Form eines flachen Zellhaufens direkt unter der  $c_{1a}$  (Fig. 34, 35). Dieser Haufe vergrößert sich, behält aber zunächst die länglich-gewölbte Form noch bei. Erst später wird eine mehr kugelige Anordnung angestrebt (Fig. 36), welche endlich einer kugelförmigen Platz macht. Doch damit kommt es schon zur Bildung von Hartsubstanz, und wir wollen nicht vorgreifen.

Die Form der Skleroblasten ist anfänglich die der übrigen Bindegewebszellen, nur etwas rundlicher, nicht so stark in die Länge gestreckt. Man kann am Rande einer Papille gar keine scharfe Grenze ziehen und sagen: dies ist schon ein Skleroblast, dies ist noch keiner (Fig. 34 u. 35). — Aber bald tritt eine so typische Differenzierung ein, daß ein Entscheid wohl möglich ist. — Waren die ersten Skleroblasten zunächst gar nicht (wie die übrigen Bindegewebszellen), später schwach (Fig. 34, 35) gegenseitig abgegrenzt, so beginnt nun eine deutliche Sonderung der einzelnen Skleroblasten (Fig. 44). Ihre Form, anfangs unbestimmt, wird eine ganz typische, so markante, wie es uns die Figg. 36—42, Textfig. 25 zeigen.

Die Zelle grenzt sich gegen ihre Schwesterzellen deutlich ab, außer an der Stelle, wo Hartsubstanz gebildet werden soll, der Kern rückt an das eine Ende, die Form wird eine zylindrisch hohe. Fig. 44 a, b und c geben solche fertig ausgebildete, in voller Funktion begriffene Skleroblasten wieder bei starker Vergrößerung (gezeichnet nach verschiedenen gefärbten Präparaten, siehe Figurenerklärung). — Wenn wir nicht wüßten, daß wir es mit Skleroblasten zu tun hätten, so würde der Unbefangene wohl diese Gebilde für echte Odontoblasten halten. Ich möchte ausdrücklich betonen, daß die Gestalt der Skleroblasten tatsächlich derjenigen von Dentinbildnern aufs Haar gleicht. — Die Bilder von Odontoblasten, wie sie unter anderen HEINCKE (1873), O. HERTWIG (1874), CARLSON (1895), FRIEDMANN (1897), RÖSE (1898), RITTER (1900) und erst kürzlich ENGEL (1910), DISSE (1910) geben, gleichen denen der *Cyclopterus*-Skleroblasten ganz außerordentlich. [Diese typische Gestalt behalten sie aber nur während der Funktion.]

Abgesehen von Selachiern und Ganoiden sind sie noch von keinem Autor in dieser Form bei einem Teleosteer beschrieben worden und dort liefern sie — Dentin. Auf das Bedeutungsvolle dieses Befundes komme ich im allgemeinen Teil zu sprechen.

Bei allen in Funktion begriffenen Skleroblasten sah ich an ihrer Basis (d. h. an der dem Kern abgewandten Seite) eine helle,

fein granuliert Schicht (Fig. 44 b, c *gz*), die der Bildung der eigentlichen Hartschubstanz vorausgeht. Letztere selbst war gegen die granulöse Schicht scharf abgesetzt. An allen den Stellen, wo der Hautstachel am lebhaftesten in Bildung begriffen ist, ist diese Grenzzone am dicksten.

Mit fortschreitender Verkalkung und Ausbildung des Hautdornes nehmen die Skleroblasten an Höhe und Umfang ab, gleichsam als wenn sie sich erschöpft hätten. Sie legen sich mehr und mehr dem Stachel an, und die im hoch zylinderförmigen Stadium ganz ovalen Kerne werden flach und scharf zugespitzt, so wie wir es bei den gewöhnlichen Bindegewebszellen nach der Faserbildung sehen. Auch die helle, anfänglich stärkere Grenzzone (*gz*) nimmt an Ausdehnung ab und erscheint zuletzt als ganz feiner heller Streifen (Fig. 44 h *gz*). Die Figg. 44 a—h zeigen uns den Verlauf der Umbildung, welche die Skleroblasten erfahren. NUSSBAUM (1907) spricht sich dahin aus, die außer Tätigkeit getretenen Skleroblasten würden völlig resorbiert. Ich fand, selbst bei ganz großen Hautstacheln, die Skleroblasten immer noch vor, wenn auch in modifizierter Form. Nur die frei herausragende Oberfläche ist frei davon, aber hier sind sie wohl mechanisch abgestoßen worden.

Ich möchte mich dahin aussprechen, daß den Skleroblasten keine Neubildung von Hartschubstanz in dem modifizierten Zustande mehr zukommt, dies besorgen die in voller Funktion bleibenden an der Basis, sondern daß sie die ständige Dickenzunahme der schon gebildeten Hartschubstanz veranlassen durch Abgabe von Kalksalzen an die Fibrillenlagen. Hierfür spricht einmal ihr ständiges Vorkommen, ferner das fortgesetzte Dickenwachstum der schon gebildeten Hartschubstanz und das stärkere Verkalktsein der älteren, d. i. der Spitzenteile. Letzteres kann man auf optischem Wege leicht feststellen. Ich möchte nicht glauben, daß die Skleroblasten im späteren Alter völlig funktionslos geworden sind, welche Rolle ich ihnen zuschreibe, sagte ich ja oben schon. — Auf eines will ich noch hinweisen. Die Skleroblasten des Cyclopterus haben im Alter die langgestreckte Form, wie sie diejenigen anderer Teleosteer (Forelle, Cobitis-Arten) gleich beim Beginn der Papillenbildung besitzen. In der Jugend kommt den Skleroblasten des Cyclopterus die Odontoblastenform des Placoidorganes zu! Ich halte dies für bedeutungsvoll und werde darauf zurückzugreifen haben. — Was die Bildung der Hartschubstanz selbst angeht, so bin ich der Ansicht: Die Skleroblasten wandeln einen Teil des Plasmas in eine zunächst homogene Grundsubstanz um, die bei den benachbarten

Zellen an der Basis zusammenfließt. In dieser entstehen die Fibrillen des späteren fertigen Hautstachels, welche mehr oder minder stark verkalken, d. h. die älteren sind am stärksten verkalkt. — Eine direkte Umwandlung der Skleroblasten zu Hartsubstanz sah ich nicht, immer lag die helle Grenzzone (*gz*) zunächst dazwischen. Allmählich verbraucht sich das Plasma bei der Grundsubstanzbildung bis auf geringe Reste, die aber deutlich nachweisbar sind <sup>1)</sup>.

#### 4. Die Entwicklung eines einzelnen Hautstachels.

(Fig. 34—42, 43 a, b; Textfig. 24—28.)

Nachdem wir Herkunft, Form und Funktion der Bildungszellen der Hautverknöcherungen kennen gelernt, gehen wir auf die Entwicklung der Hautstacheln selbst ein. Ich glaube, im Interesse der Uebersichtlichkeit ist es besser, erst die Ontogenie eines einzelnen einfachen Hautdornes zu verfolgen, so wie in Fig. 43 a u. b zwei derselben abgebildet sind. Beim Verschmelzungsprozeß wiederholen sich dann diese Vorgänge, und prinzipiell Neues tritt nicht auf.

Die Einleitung zur Stachelbildung ist das Anhäufen der Skleroblasten in einer erst rundlichen (Fig. 34), dann länglichen Papille (Fig. 35), die die oberste Coriumschicht  $c_{1a}$  ein wenig vorwölbt. Waren die Skleroblasten erst unregelmäßig zusammengeballt (Fig. 35) und Grenzen zwischen ihnen noch nicht ausgebildet, so ist der weitere Schritt der, daß die Skleroblasten hohe Zylinderform annehmen, ihren Kern an das (negative) Ende verschieben und sich in Kugelform anordnen (Fig. 36, Textfig. 24). In diesem Stadium beginnt auch bereits die Umwandlung des Zellplasmas in die amorphe, hyaline Grundsubstanz, welche in sich die Fasern des späteren Stachels entstehen läßt <sup>2)</sup>. Ein 4. Stadium gibt uns Fig. 37 wieder. Die kugelige Form des Skleroblastenhaufens wird aufgegeben, die ganze Anlage zieht sich mehr in die Länge und springt scharf gegen die Epidermis vor, aber immer, ebenso wie die vorhergehenden Stadien, im Corium liegend (Fig. 37). Weiterhin erfolgt eine sanfte Neigung der Stachelanlage nach rückwärts zu mit der distalen Spitze, wobei die Basis etwas breiter wird, und

1) Betreffs der Dentinbildung ist zurzeit ein lebhafter Streit entbrannt, besonders was die Art der Faserbildung anbelangt. Vergl. STUDNÍČKA (1907, 1909), v. EBNER (1909), DISSE (1909), v. KORFF (1910).

2) Auf Schnittbildern erscheint diese Kugelform des Skleroblastenhaufens natürlich in Form eines Sternes.

jetzt bemerken wir, wie in der Grundsubstanz sich der erste kleine Stachel gebildet hat, der aber zunächst noch nicht verkalkt ist. Daß es jetzt zu wichtigen Differenzierungen innerhalb der Papille gekommen ist, geht aus dem Verhalten gegen Farben hervor. Der Spitzenteil färbt sich intensiv, während die Basis ihren hyalinen Charakter bewahrt hat (Fig. 38). Genau das gleiche gilt auch fernerhin. An der proximalen Basis aller, auch der größten Hautverknöcherungen findet ein immerwährendes Wachstum, d. h. Anlagerung neuer Grundsubstanz statt, welche dann fibrillär zerfällt. — Bisher war die Basis des kleinen Stachels noch einheitlich (Fig. 38), allmählich aber bilden sich (auf dem Schnitt als solche sichtbar) Zacken aus, die lebhafter wachsen (Fig. 38). In Wirklichkeit ist es ja der ganze Rand, welcher nun mit lebhafterem Wachstum einsetzt. Es wird hierdurch die Hohlkegelform des Hautdornes hervorgerufen. Die Verkalkung schreitet weiter fort, und dementsprechend beginnen die Skleroblasten an der distalen Spitze des Kegels bereits sich zurückzubilden resp. haben sich schon erschöpft (Fig. 39).

Im nächsten, 7. Stadium, bemerkt man folgende Verhältnisse. Der junge Stachel hat sich in einen massiven, distalen, oberen Teil und einen hohlen, proximalen, unteren Teil differenziert. Im Schnittbilde (Fig. 40) erscheint letzterer als lang heruntergezogener Zacken, der ganz dicht von den hohen Skleroblasten umgeben ist. An der sich immer mächtiger entwickelnden Spitze sind die Skleroblasten wohl noch zu bemerken, aber schon stark modifiziert.

War im Stadium 1 und 2 (Fig. 34 u. 35) der Stachelkeim direkt unter der  $c_{1a}$ -Schicht gelegen, so beginnt aber bald eine lebhaftere Entwicklung von unregelmäßigen, d. h. nicht geschichteten Faserbündeln, die Anlage allseitig zu umhüllen (Fig. 36—40), welche auf der obersten Coriumlage  $c_1$  gleichsam aufsitzt. Diese selbst wird hierdurch etwas nach innen eingebogen, ein Vorgang, der besonders deutlich durch den Verlauf der Pigmentschicht ( $pig_1$ ) wird. Die ganze Anlage liegt bisher noch völlig in der Cutis, zu einem Durchbruch des Spitzenteiles durch die  $c_{1a}$ -Schicht ist es noch nicht gekommen. — Dieser Durchbruch vollzieht sich im 8. Stadium (Fig. 43). Der kräftig ausgebildete Hohlstachel hatte in der Papille nicht mehr Raum genug und bohrt sich deshalb durch die  $c_{1a}$  in die Epidermis zunächst ein, dann durch diese selbst hindurch und ragt frei über die Oberfläche der Epidermis (Fig. 42 = 9. Stadium).

Die Epidermis verhält sich dem eindringenden Stachel gegenüber ganz passiv, d. h. es kommt zu keinerlei Schmelz- oder Schmelzkäppchenbildung.

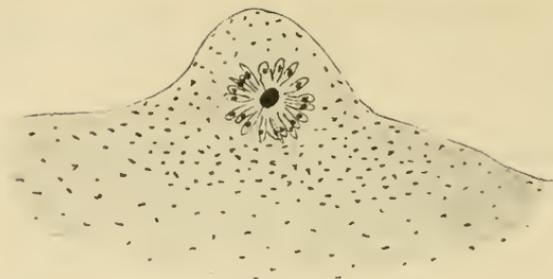
Etwas in Mitleidenschaft gezogen wird das Corium. Die immerhin bedeutende Volumzunahme des Hautstachels brachte zunächst eine lebhaftere Bildung von nicht geschichtetem Corium mit sich, die den Stachel von der äußersten Schicht  $c_{1a}$  mehr abdrängte und so gleichsam in die Tiefe verlagerte. Recht interessant ist es, woher die Bildungszellen dieser Faserzüge stammen. Jede Papille wird zunächst aus mehr Zellen gebildet, als zur Stachelbildung eigentlich nötig sind. Bei dem Zusammentreten in Kugelform finden daher eine ganze Menge „keinen Platz“ mehr, um es vulgär auszudrücken. Diese, ich will sagen, passiv bleibenden Skleroblasten gehen zur gewöhnlichen Faserbildung über und geben mit anderen eingewanderten Bindegewebszellen das filzige, die junge Anlage von der  $c_{1a}$ -Schicht abdrängende Corium. Ein weiterer Beweis für die wahre, mesodermale Natur der Skleroblasten.

Der basale Teil des Stachels durchbricht aber nicht die  $c_1$ -Lage, sondern schiebt sie zunächst vor sich her in das netzartige Geflecht der  $c_2$ -Lage.

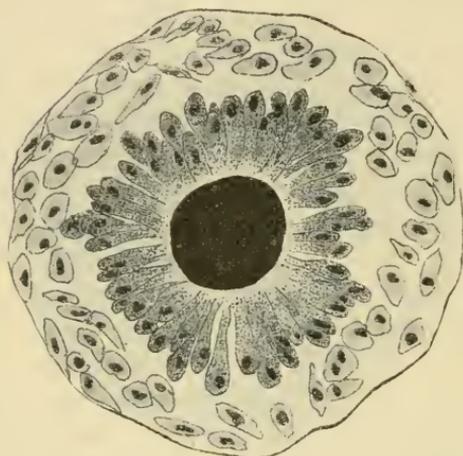
Bei Stadien, wie sie Fig. 41 und 42 zeigen, lockern sich dann einmal die Schichten derjenigen  $c_1$ -Strecken, die unter dem Hohlkegel liegen, etwas auf und suchen teils mit ihren alten, teils mit neu angelegten Zügen in mäßigen Bögen die Stachelhöhlung zu erfüllen; ferner füllt die Hauptmasse des Stachelinneren ein sehr festes, filzig verflochtenes Fasergeflecht aus, das genau so strukturiert ist wie dasjenige der Lage  $c_2$ . Ueber, d. h. an der Außenseite des Dornes bildet sich nun gleicherweise ein filziges Corium aus zwischen der  $c_{1a}$ -Schicht und dem Stachel, doch bald kommt es auch hier vielfach zur Entwicklung von vereinzelt geschichteten Faserzügen. Fig. 41, 42 dienen zur Erläuterung meiner Ausführungen.

Die bisherigen Schnittbilder waren durch Frontal- und Transversalserien erhalten. Um nach allen Seiten hin gerecht zu werden, habe ich auch in der Sagittalebene geschnitten (Textfig. 24–28).

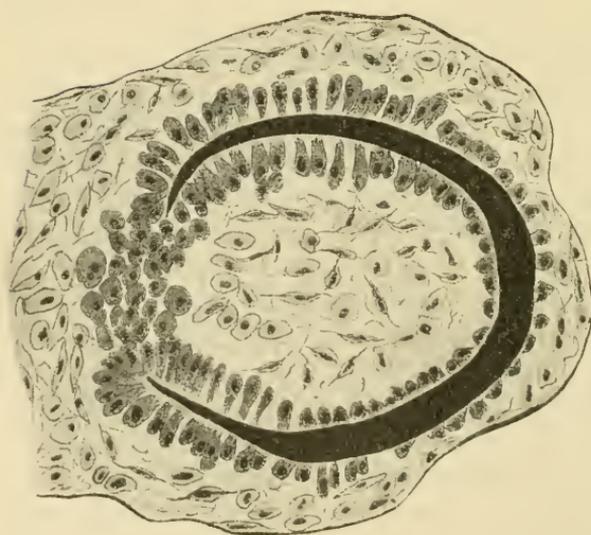
Daß die erste Sonderung der in Tätigkeit befindlichen Skleroblasten wirklich in kugeligter Form vor sich geht, wird hierdurch völlig erwiesen. In Textfig. 24 ist eine sagittal geschnittene Stachelanlage zu sehen, die genau das gleiche Bild zeigt wie Fig. 36. — Die Textfig. 25 gibt einen Sagittalschnitt durch eine



Textfig. 24. Cyclopterus 28 mm. Papille aus R 3 im Transversalschnitt. Halbschematisch. Hierzu vgl. Fig. 36.

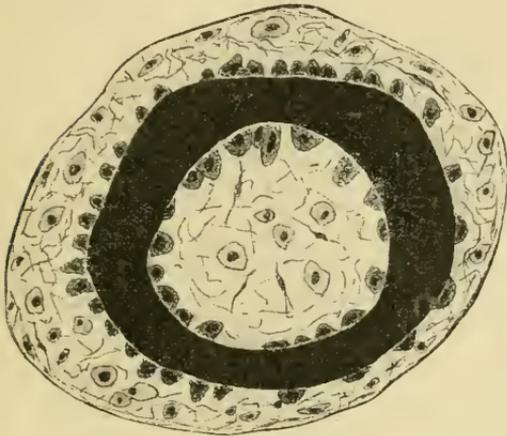


Textfig. 25. Cyclopterus 31 mm. Papille aus R 3. Sagittalschnitt. 515 : 1. Zeichenapparat. Die Hartschubstanz ganz dunkel gehalten, genau so wie in Textfig. 26—37. Hierzu vgl. Fig. 37.



Textfig. 26. Cyclopterus 31 mm. Papille mit erstem Stachel, R 1. Schnitt parallel zur Körperoberfläche. 515 : 1. Zeichenapparat. Hierzu vgl. Fig. 42. In Textfig. 26—37 sind die Skleroblasten in dunklerer Schattierung gehalten.

weit hervorgewölbte Papille, so wie sie in Fig. 37 (frontal geschnitten) abgebildet ist, wieder. — Textfig. 26 korrespondiert der Fig. 40 oder 41; es ist der zur Längsachse des Stachels quer geführte Schnitt. Was in Fig. 40—42 als Zacken des Stachels gleichsam erschien, ist die nun ringförmig erscheinende Basis. Textfig. 27 ist ein Querschnitt, welcher die Mitte eines Dornes getroffen hat; da dieser ein Hohlkegel ist, so muß das Querschnittsbild natürlich als Ring erscheinen. In Textfig. 28 endlich ist ein Dorn nahe der Spitze geschnitten, die selbst schon aus dem Corium in die Epidermis ragt. Außen kann natürlich kein Bindegewebe mehr liegen.



Textfig. 27.

Textfig. 27. *Cyclopterus* 26 mm, R5. Sagittalschnitt. Der Stachelquerschnitt erscheint als Ring. 515:1. Zeichenapparat. Vgl. Fig. 42.



Textfig. 28.

Textfig. 28. *Cyclopterus* 31 mm, R3. Sagittalschnitt. 515:1. Zeichenapparat. Vgl. Fig. 42.

Ich möchte gleich hier erwähnen, daß die Spitze des Stachels bald mehr massiv (Fig. 40, Textfig. 29, 31, 34), bald mehr ausgehöhlt sein kann (Fig. 42, Textfig. 30, 32, 37). In welcher Höhe die Schnittebenen der Textfigg. 25—28 ungefähr liegen, ist in den Figg. 36, 37, 42 angegeben. — In Fig. 43 a und b, Textfig. 12 a sind zwei einfache Stacheln abgebildet, die dem Schnittbilde von Fig. 42 entsprechen würden. Die Basis des Dornes kann manchmal ein wenig ausgebogen, seitlich horizontal laufend erscheinen. Auch sieht man bei diesen ganz kleinen Stacheln peripher bisweilen feine Ringe, die wohl als Zuwachsstreifen zu deuten sind, denn nur an dieser Stelle findet man die funktionierenden Skleroblasten.

Zu noch besserem Verständnis vergleiche man die makroskopischen Bilder mit den entsprechenden mikroskopischen Schnitten in folgenden Figuren:

$$\left. \begin{array}{l} 23 \\ 26 \text{ links} \\ 30 \text{ rechts} \end{array} \right\} \text{ mit } \left\{ \begin{array}{ll} 34 & 24 \\ 35 & 26 \text{ rechts} \\ 36 & 27 \\ 37 & 28 \text{ links} \\ & 30 \text{ links} \end{array} \right\} \text{ mit } \left\{ \begin{array}{ll} 38 & 25 \\ 39 & 28 \text{ rechts} \\ 40 & 30 \text{ Mitte} \\ & 31 \text{ links} \end{array} \right\} \text{ mit } \left\{ \begin{array}{l} 41 \\ 42 \end{array} \right\}$$

Wir haben durch obige Darlegungen den Werdegang eines einzelnen Hautdornes vom ersten Anfang an kennen gelernt. Eine Summe von solchen ist nun die typische Hautverknöcherung des Cyclopterus. Damit eine solche zustande kommt, müssen, da ja prinzipiell neue Prozesse nicht mehr auftreten, Verschmelzungen stattfinden, denen der nächste Abschnitt gewidmet ist.

### 5. Der Verschmelzungsprozeß einfacher Hautstacheln zum typischen Knochenhöcker in der Cyclopterus-Haut.

(Fig. 45—48; Textfig. 29—37.)

Theoretisch postuliert wird bei fast allen Autoren, die sich mit dem Studium der Fischschuppen beschäftigt haben, ein Verschmelzungsprozeß einfacherer Hautossifikationen zu komplizierteren. Ich nenne unten nur die Namen der betreffenden Autoren<sup>1)</sup>, um zu zeigen, welche stattliche Reihe sie bilden; aber nirgends fand ich eine genaue Darstellung des Verschmelzungsprozesses selbst unter Rücksichtnahme auf die Rolle, welche hierbei doch notwendigerweise die Skleroblasten spielen müssen. Denn daß die fertigen Schuppen (als Hartgebilde) nicht von selbst verschmelzen, ist wohl so selbstverständlich, daß ich es wohl kaum erst hervorzuheben brauche. Die Bilder von TIMS (1906), welche die Verschmelzung von Zähnen der Gadidenschuppe mit der Basalplatte darstellen sollen, sind so ungenügend, daß sie besser gar nicht vorhanden wären. Man kann daran gar nicht sehen, was eigentlich dargestellt werden soll. Derartige Bilder sollten vom Autor nicht publiziert werden.

Ich selbst habe mich früher (HASE 1907) auch dahin ausgesprochen, daß zweifelsohne Schuppen im Laufe phylogenetischer

1) RATHKE (1882); HANNOVER (1868); VAILLANT (1881); SOGRAFF (1887); O. HERTWIG (1874, 1876, 1879, 1882); HOFER (1889); KLAATSCH (1890); NICKERSON (1893); KASANZEFF (1906); GOODRICH (1907); M. TIMS (1906); NUSSBAUM (1907). — GUENTHER (1886); GEGENBAUR (1889); BRIDGE (1904).

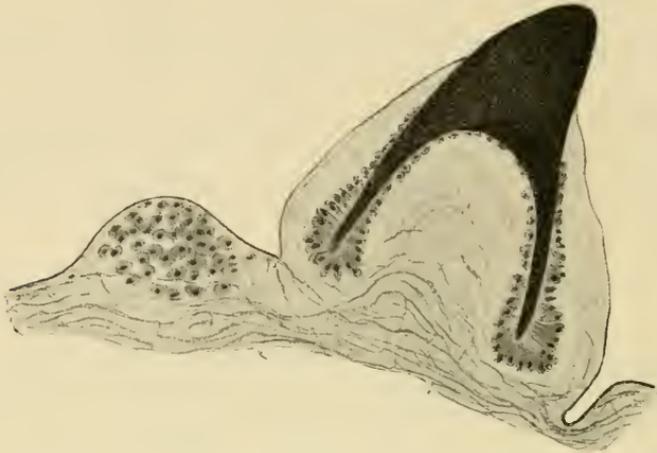
Reihen verschmolzen sind, konnte aber aus Materialmangel den Verschmelzungsprozeß selbst an rezenten Formen nicht verfolgen. In unserem *Cyclopterus* habe ich einen Vertreter entdeckt, wo wir besagten Vorgang in jeder nur wünschenswerten Klarheit verfolgen können.

Gehen wir von einfachen Stacheln wieder aus resp. von einem Doppelstachel, wie ihn uns Fig. 45 zeigt. Wie ist dieses Gebilde entstanden resp. verschmolzen? In einem vorhergehenden Abschnitte sagte ich, daß überall in den obersten Coriumschichten Bindegewebszellen sich finden, die mehr embryonalen Charakter bewahren, d. h. die Möglichkeit zur Papillenbildung ist immer vorhanden.

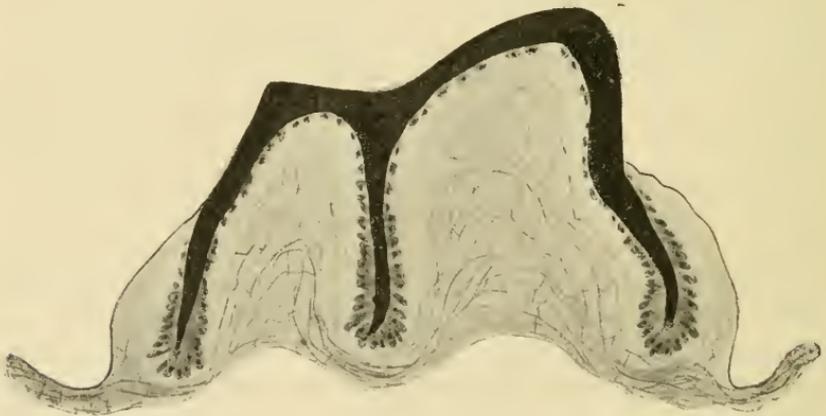
Der Werdegang eines solchen Doppeldornes (Fig. 45) ist folgender. In 2 benachbarten Papillen hat sich die erste Hartsubstanz bereits im Spitzenteile gebildet (Fig. 46). Da nun die Stacheln kegelförmig verbreitert sind an der Basis, so rücken mit fortschreitendem Wachstum die basalen Enden mit ihren hohen Skleroblasten immer näher aneinander. Schließlich kommt es zu einer direkten Berührung der (negativen, d. h. der nicht sezernierenden) Skleroblastenenden (Fig. 47). Da nun in diesen Stadien bereits nur noch an der Basis die Neubildung von Hartschubstanz vor sich geht, so können ältere Verknöcherungen im Spitzen Teil nicht mehr verschmelzen. Das Verwachsen findet immer nur an der Basis statt, und zwar derart, daß die im ersten Stadium der Verschmelzung eng benachbarten Skleroblasten sich vermischen. Man kann bei vielen Zellen nicht sagen, ob sie der einen oder der anderen Papille ursprünglich angehört haben (Fig. 48). — Weiterhin kommt aber wieder Ordnung in die Skleroblasten, d. h. sie orientieren sich in zwei Lagen. Die anfangs proximal resp. distal liegenden haben bei der Knappheit des Raumes (Fig. 47) sich gar nicht umzulagern brauchen, nur einige mittlere sind etwas verschoben worden. Mit ihren positiven (d. h. sezernierenden) Enden sind sie gegenübergelagert (Fig. 48). Die basalen Teile zweier Stacheln sind auf diese Art miteinander verbunden durch ihre Skleroblasten. Der Umwandlungsprozeß in hyaline Substanz war aber gar nicht unterbrochen worden, da ja nur ein kleiner Teil ihre Lage etwas ändern mußte, wobei aber die ursprüngliche Sekretionsrichtung<sup>1)</sup> beibehalten wurde. Ich will damit sagen,

1) Der Ausdruck Sekretion ist cum grano salis zu verstehen. Meine Ansicht über den Modus der Grundsubstanzbildung habe ich bereits früher präzisiert.

das Ende des Skleroblastes, welches einmal in Tätigkeit war, blieb auch in Tätigkeit, geändert hat sich nur eventuell die Lage des negativen, kernhaltigen Zellendes, z. B. erst distal (von unten nach oben, in den Figg. 46—48), dann vielleicht proximal (von



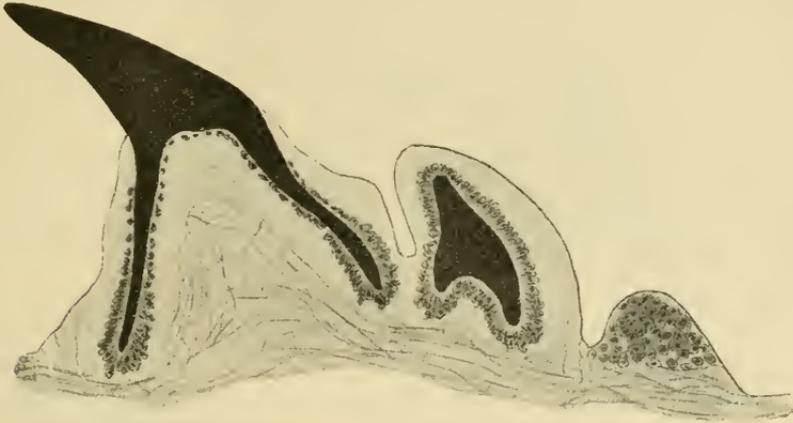
Textfig. 29. Cyclopterus 26 mm, R 5. Frontalschnitt. 225 : 1. Zeichenapparat. Die Textfig. 29—37 stellen den Verschmelzungsprozeß der Papillen und junger Stacheln in verschiedenen Phasen und Modifikationen dar, alle sind mit Zeichenapparat entworfen.



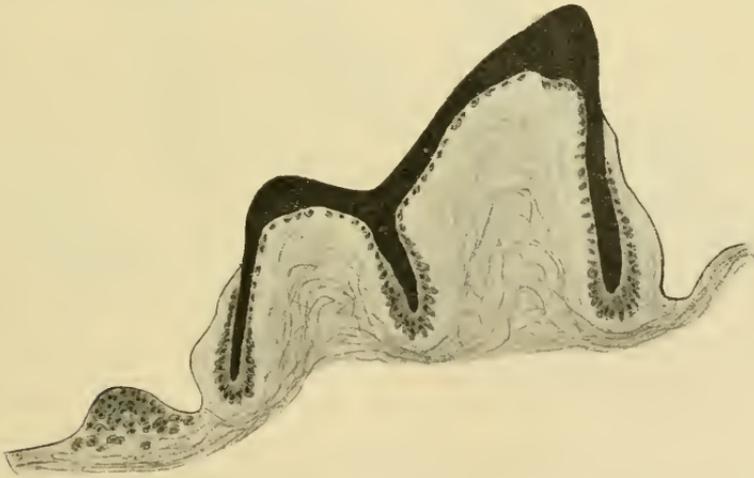
Textfig. 30. Cyclopterus 31 mm, R 1. 225 : 1. Sagittalschnitt. Beide Stacheln ungefähr gleichalterig.

oben nach unten). Der Drehungspunkt ist immer das positive Skleroblastenende. Fig. 48 zeigt uns nun ein drittes Stadium. Wir sehen, wie die Skleroblasten an der Verschmelzungsstelle gleichsam eine Brücke von Grundsubstanz gebildet haben zwischen

den beiden Stacheln. An mehr distal liegenden Stellen ist die Hartschubstanz bereits gebildet worden (Fig. 48 *hs*). Die anfänglich weiche Brücke aus Grundsubstanz bildet erst Fibrillen, die zu den bisher schon vorhandenen gleichsinnig verlaufen, und endlich kommt es zur Verkalkung, womit der Verschmelzungsprozeß seinen



Textfig. 31. *Cyclopterus* 31 mm, R 4. Frontalschnitt. 225:1. Zwei ungleichalterige Stacheln und eine Papille.



Textfig. 32. *Cyclopterus* 31 mm, R 3. 225:1. Sagittalschnitt. Zwei annähernd gleichalterige Stacheln und eine Papille.

Abschluß erreicht hat. Die Verschmelzung zweier benachbarter Stacheln ist eine so innige (weil eben erst die Bildungszellen sich vereinigen), daß eine Verwachsungsstelle nicht zu bemerken ist, weder in Schläffen noch in Schnitten.

Fig. 46—48 stellen den Verschmelzungsprozeß von zwei Stacheln dar, die ungefähr genau gleichalterig sind, makroskopisch gesehen, entsprechen sie dem Stadium, wie es Fig. 27 wiedergibt. Ich bezeichne diese ganz eng benachbarten, gleichalterigen Papillen bisweilen als „Doppelpapillen“. Als Endprodukt ihrer Verschmelzung resultiert ein zweispitziger Stachel, wie ein Muster in Textfig. 12 b, Fig. 45 bei 50-facher Vergrößerung abgebildet ist.

Der Verschmelzungsprozeß ist aber nicht auf gleichalterige Stacheln beschränkt, nein, es können solche ganz verschiedenen Alters sich zu gemeinsamen großen Knochenhöckern vereinigen. Wenn wir streng sein wollen, müssen wir sagen, nur die embryonalen Teile verschmelzen. — Bei einem derartigen Vorgang entwickelt sich der älteste Stachel ganz allmählich zur späteren Spitze der Hautverknöcherung, wie wir eine solche in Fig. 49 (im Schnitt parallel zur Höhe) vor uns haben.

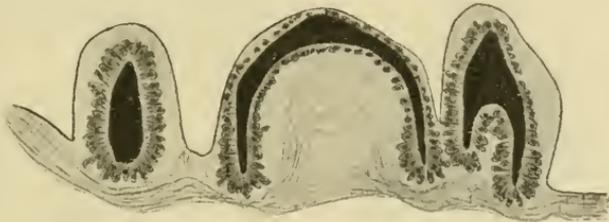
Der Modifikationen sind eine ganze Fülle. Es hat keinen Wert, alle ausführlich zu beschreiben, aber einige Typen möchte ich doch vorführen, um zu zeigen, wie das wechselnde Ober- und Unterflächenrelief entsteht. Am verständlichsten wird meine Darlegung, wenn der Leser die betreffenden Text- und Tafelfiguren vergleicht, da sie von korrespondierenden Gebilden gegeben sind.

1) Textfig. 29 vgl. mit Fig. 26 u. 28. Ursprünglich zwei Papillen, die eine älter als die andere. Im gegebenen Stadium ist rechts der Zahn schon durch das Corium durchgebrochen, links noch nicht entwickelt. Es resultiert ein Knochenhöcker mit zwei ungleichen Spitzen.

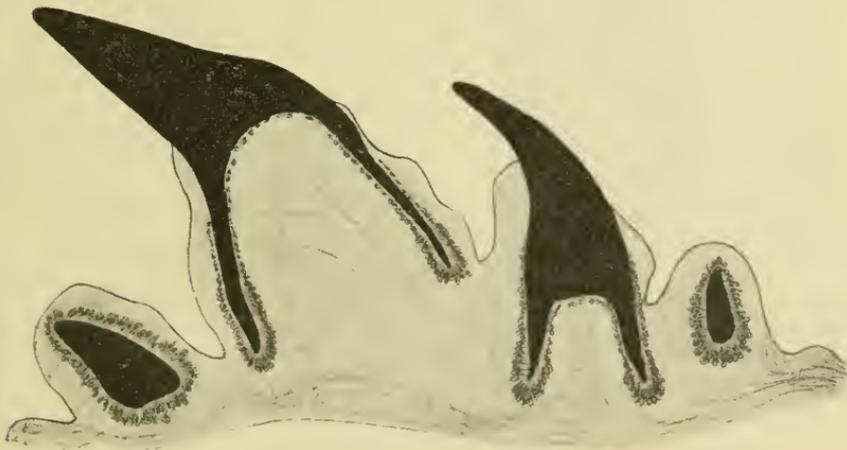
2) Textfig. 30 vgl. mit Fig. 27 u. 29. Zwei ziemlich gleichalterige Papillen. Die Verschmelzung ging sehr früh vor sich, daher in der Mitte eine lange, beiden gemeinsame Schicht von Hartsubstanz. Von innen gesehen, erscheint letztere als Scheidewand beider Hohlkegel.

3) Textfig. 31, 32, 33 vgl. mit Fig. 30 u. 31. Drei ungleich alte Papillen benachbart. Zwei davon etwa in einem Alter (Textfig. 32, Fig. 31), bilden eine Doppelspitze mit gemeinsamer Verschmelzungsschicht in der Mitte. Textfig. 31, 33, Fig. 30 zeigen drei verschieden weit entwickelte Stacheln, bei denen die Vereinigung eben beginnen soll. Textfig. 33 ist transversal geschnitten, um zu demonstrieren, daß sich nicht nur in der Längsachse des Körpers Stacheln vereinigen, sondern, um die Kegelform mancher großer Höcker zu wahren, auch in der Transversalachse.

4) Textfig. 34—37 vgl. mit Fig. 32 u. 33. Vier und mehr Stacheln verschmelzen. Die ursprünglichen Papillen können verschiedenen Alters sein, dementsprechend wird der zuerst gebildete Dorn als Hauptspitze (Textfig. 34) ausgebildet. Oder die serial hintereinander liegenden Stacheln sind gleichalterig (Fig. 33), dann resultiert mehr ein Zahnkamm als definitive Spitze des großen Knochenhöckers. — Die Textfigg. 35—37 geben Schnittbilder durch

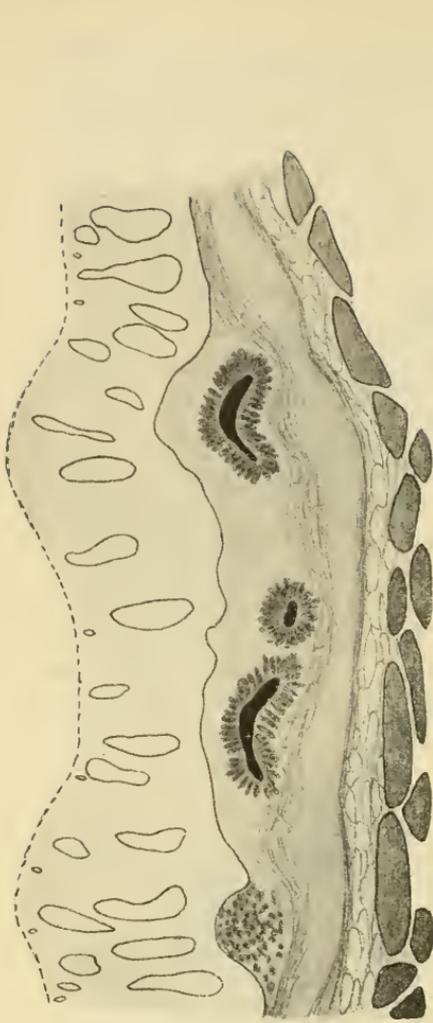


Textfig. 33. *Cyclopterus* 26 mm, R1. Transversalschnitt. 225:1. Drei verschiedenalterige Stacheln.

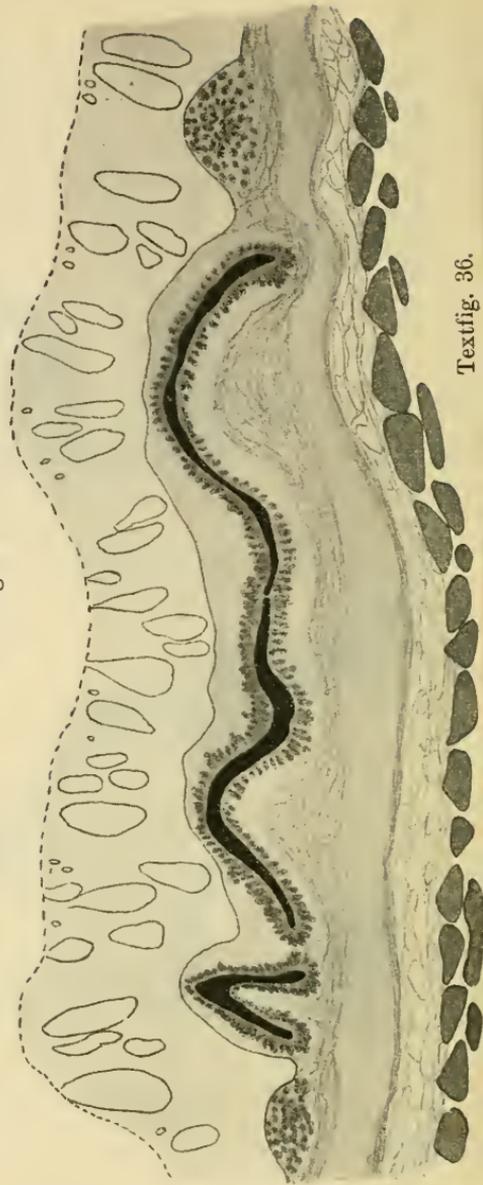


Textfig. 34. *Cyclopterus* 21 mm, R4. Frontalschnitt. 225:1. Vier ungleichalterige Stacheln, der eine als zukünftige Hauptspitze bedeutend größer.

ein und denselben Knochenhöcker, in der Transversalebene liegend, wieder. Man denke sich Fig. 33, die von der Seite gesehen ist, quergeschnitten. Am Rande des ganzen Verknöcherungskomplexes liegen noch Papillen, kleinste und kleinere Stacheln, wie es auch in den Textfigg. 35 u. 36 zum Ausdruck kommt. Die scheinbar lange Linie von Hartsubstanz in ersterer Textfigur kommt daher, daß die Verwachsungsstellen alle in gleicher Höhe durch den



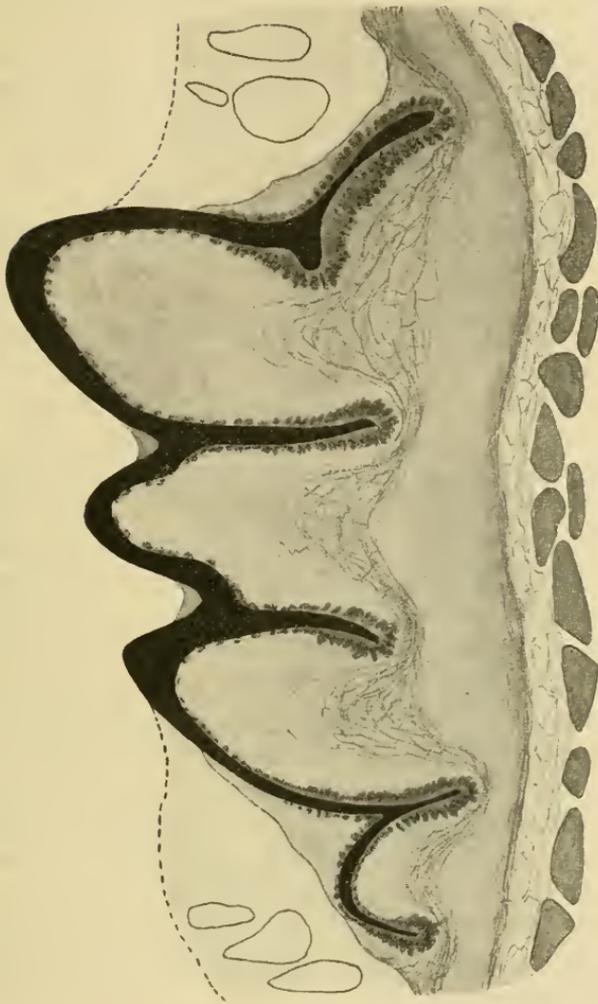
Textfig. 35.



Textfig. 36.

Schnitt getroffen wurden. In Textfig. 37 sind drei ungefähr gleich hohe Dornen getroffen, sehr schön sind ihre lang herabreichenden gemeinsamen Verwachsungsbalken zu sehen.

Noch eins ersehen wir klar aus unseren Textfigg. 29–37. Im vorhergehenden Abschnitt sagte ich, daß die junge Verknöcherungsanlage nicht die  $c_1$ -Schichten durchbohrt, sondern sie in jüngerem



Textfig. 37.

Textfig. 35—37. *Cyclopterus* 31 mm, R 4. 225:1. Transversalschnitte durch denselben Knochenhöcker. Am Rande (Textfig. 35) teils verschmolzene, teils freie Papillen. Nach der Mitte zu (Textfig. 36) ist die Oberfläche des ovalen Kegels auf eine Strecke hin getroffen. In der Mitte (Textfig. 37) nahe der gemeinsamen Spitze. Die Verwachungsleisten des Innenreliefs erscheinen als lang herauflaufende Zacken. Unter den Schnitten Muskulatur. Epidermis mit gequetschten serösen Drüsen. Verlauf der Coriumlage  $c_1$  ist angedeutet. Zwischen der Cutis und der Muskulatur das Unterhautbindegewebe.

Alter gegen die  $c_2$ -Lage vordrängt (Textfig. 36 links, 37 links und rechts), im späteren lockert sich dann die äußere Cutisschicht auf und dringt in losen Zügen in die Innenhöhlung des Kegels ein. Die Hauptmasse im Kegel füllt filziges Corium aus. Aus Textfig. 37 ist auch zu ersehen, wie die mittlere Coriumlage sich nun lebhafter entwickelt und das Polster für die großen Knochenhöcker abgibt.

Besonders möchte ich auf die lang herabgezogenen, gemeinsamen, von beiden Seiten wachsenden Hartsubstanzbalken aufmerksam machen; wir werden noch darauf zurückzukommen haben. Im Kapitel I, 1 b erwähnte ich, daß mit fortschreitender Entwicklung der Hautverknöcherungen die serösen Drüsen gequetscht und reduziert erscheinen in den darüber liegenden Epidermispartien. Ich möchte an der Hand von Textfig. 35—37 nochmals daran erinnert haben. Alle Figg. 24—33 sind bei gleicher Vergrößerung, 28:1, gezeichnet mit Zeichenokular. Dasselbe gilt für Textfig. 29—37 = 225:1, hierdurch wird die Größenzunahme besonders veranschaulicht.

Die Anlagerung neuer kleiner Stacheln an schon vorhandene größere geht nun ständig vor sich, wodurch die mächtigen viel-dornigen Gebilde resultieren, wie sie uns die Figg. 49—53, Textfig. 13, 11 zeigen.

Ich betone hier ganz nachdrücklich: Das Wachstum der Hautverknöcherungen des *Cyclopterus lumpus* ist nicht ein Größerwerden einer einzigen (ursprünglichen Papillen-) Anlage, sondern ein ständiges Verschmelzen vieler kleiner Papillen im embryonalen Zustande. Der große Hautstachel unseres Lump ist eine morphologische Vielheit, die durch Addition vieler gleichwertiger nur kleinerer Komponenten zustande kommt. Im fertigen Zustand erscheint sie daher als Einheit. — Der Verschmelzungsvorgang findet am lebhaftesten bei den ontogenetisch ältesten Hautverknöcherungen in der Längsachse statt, wodurch die Grundrißform des Gesamtkegels eine länglich-ovale wird (Textfig. 11 u. 13).

Liegen nun zwei solcher großen Kegel eng benachbart, so kommt es mitunter nochmals zu einer Verschmelzung ihrer basalen (noch im Bildungszustand begriffenen) Teile, wodurch die von mir als Doppelstacheln, Doppelhöcker, Doppelschuppe (Kap. II, 1) genannten Gebilde resultieren (Textfig. 13).

Wenn wir der Kürze wegen bezeichnen: Die einfachsten Stacheln (Textfig. 12 a; Fig. 25, 43 a u. b) mit s, so ist ein Knochenhöcker, wie ihn Fig. 29, 45 und Textfig. 12 b wiedergibt, = 2 s.

Es würde mithin sein: Fig. 31 und Textfig. 33 = 3 s u. so fort 4 s, 5 s . . . x s. Die Dornen sind also Additionsprodukte. Wird nun die Zahl x der einzelnen Stacheln sehr groß, z. B. über 100, so schreiben wir n s. Stacheln (Höcker) I. Größe (Kap. II, 2) sind im Alter n s oder = S (Fig. 49—53, Textfig. 11). Ein Doppelhöcker ist demnach 2 S (Textfig. 13).

Der Panzer unseres Cyclopterus in seiner Gesamtheit setzt sich also zusammen aus

$$2S + S + xs + s.$$

Damit hoffe ich den Hautpanzer von Cyclopterus lumpus nach allen Richtungen hin analysiert zu haben.

#### Kapitel IV.

### Morphologie und Struktur des einzelnen Hautstachels von Cyclopterus lumpus L.

#### 1. Morphologie der Hautverknöcherungen des Cyclopterus.

(Textfig. 10—13, Fig. 49—53.)

In den vorhergehenden Kapiteln wurde der äußeren Gestalt der Hautstacheln schon vielfach gedacht, so daß wir uns hier kurz fassen können. Die Grundform aller Hautossifikationen unseres Lump ist die des Kegels. Nicht nur die kleinen und kleinsten (Fig. 43 a, b) halten sie, und zwar meist am strengsten, inne, sondern auch die großen Knochenhöcker, die ein Additionsprodukt von oft Hunderten solch kleiner Kegel sind. Das Gesagte illustrieren Fig. 52 u. 53, in Fig. 52 ist das Bild eines I. Größe wiedergegeben, von außen gesehen. Der zuerst gebildete Stachel hat sich zur gemeinsamen Spitze (*sp*) entwickelt unter bedeutender Größenzunahme, während die übrigen mehr ihre ursprüngliche Größe beibehalten. Dasselbe zeigt Fig. 53, aber hier ist der Knochenhöcker von oben betrachtet abgebildet.

Am interessantesten und lehrreichsten ist aber Fig. 51, die uns das komplizierte Innenrelief zeigt. Zu diesem Zweck wurde eine Schuppe parallel der Höhe und Längsachse geschnitten, so daß die gemeinsame Spitze erhalten blieb. Die lang herablaufenden Leisten sind die gemeinsamen Verwachsungsstrecken zweier ursprünglich getrennter Papillen. Diese (im Bild weiß erscheinenden Leisten entsprechen natürlich den herablaufenden „Zacken“ der Textfig. 37 und der Fig. 49. Auf einem Querschnitt parallel zur Grundfläche, senkrecht zur Höhe müssen diese Verwachsungsstellen als Vorsprünge in die gemeinsame Höhlung erscheinen. Durch Fig. 50 u. 51 wird noch erwiesen, daß jeder einzelne kleine Stachel seine Höhlung beibehält, die auf dem Querschnitt Fig. 50 als helle Inseln in der dunkel gefärbten Hartschicht zu sehen sind.

Anhangsweise möchte ich über das Verhalten der angrenzenden Hautschichten noch einige ergänzende Worte sagen. Die Epidermis

zieht sich auch über die größten Knochenhöcker mit hinweg, wird aber von der Hauptspitze und den Nebenspitzen allenthalben durchbohrt, besonders am distalen Ende. An der Basis liegt das ganze Gebilde mehr unter der Epidermis versteckt (Fig. 50), zu einem Durchbruch kommt es hier nicht. Die gemeinsame Höhlung (*hoe*) erfüllt ein ganz zähes filziges Corium, welches die aufgewölbten Schichten der  $c_1$ -Lage fast völlig überwuchert hat. Zahlreiche Blutgefäße (*gef*) sind darin zu finden. Die Außenseite des Kegels bedeckt eine dünne, gleichfalls filzige Cutisschicht, die zwischen  $c_{1a}$  und der Hartschicht selbst liegt. Pigmentzellen schmiegen sich der Innenseite des Kegels eng an. Sie gehörten ursprünglich der *pig*<sub>2</sub> an und sind bei zunehmender Erhöhung des Kegels gewissermaßen nachgerückt, d. h. sie wandern distalwärts an die Kegelinseite. Man vergleiche zur Erläuterung folgende Figuren miteinander, Textfig. 10—12, Fig. 49—53. Das Bemerkenswerteste bei der äußeren Gestalt des Hautstachels von *Cyclopterus* ist, daß ein Außen- und ein Innenrelief vorhanden ist. Beim Verschmelzungsprozeß werden die ursprünglichen Einheiten noch fortgeführt. Eigentlich sollte man erwarten, daß die basalen Teile eine gemeinsame Platte bildeten, doch ist dies keineswegs der Fall. Wir lernen somit beim Lump einen Typus von mesodermalen Hartgebilden kennen, wie er bisher noch von keinem Teleosteer bekannt geworden ist.

## 2. Mikroskopische Struktur der Hautdornen des *Cyclopterus*.

(Fig. 44 h, 54—56.)

Meine Erwartungen, durch Schnittserien Aufschluß über die Struktur der Hartschicht bei *Cyclopterus* zu erhalten, schlugen fast völlig fehl. Auf allen Präparaten zeigte sich eine homogene Masse (Fig. 44 h), die bald schwächer, bald intensiver, bei der SCHUBERGSchen Dahlia-Methode überhaupt nicht gefärbt wurde. VAN GIESON färbte wohl durchweg intensiv rot, aber histologische Differenzierungen konnte ich nicht wahrnehmen, auch bei Anwendung von Eisenhämatoxylin nicht. Nur eine Tatsache wurde durch das Farbverhalten nochmals bestätigt, dies war die zweifelsohne bindegewebige Natur der Hartschicht. Optisch erwies sich die entkalkte Substanz ebenfalls doppelbrechend. Nur bei Anwendung von gewöhnlichem DELAFIELDSchen Hämatoxylin, das den Rand tiefblau, das Innere blaßblau färbte (Fig. 44 h), sah ich kurze plasmatische Fortsätze radial von der Mitte des Hohlkegels

aus, wo ja noch Bindegewebe liegt, in die Hartschubstanz hineinstrahlen. Ich wagte aber auf diese Befunde hin zunächst noch nichts Sicheres zu behaupten und griff zu der Schleifmethode, unter gänzlicher Vermeidung von entkalkenden Flüssigkeiten. Die Knochenhöcker wurden herauspräpariert, das Bindegewebe durch Mazeration entfernt.

Was zeigen uns nun die Schiffe? Eine für Teleosteerschuppen merkwürdige, für die bisherigen Befunde nicht überraschende Tatsache. Die Schiffe zeigen so außerordentlich ähnliche Dentinstruktur, daß ich es wage, die Hartschubstanz des Hautstachels beim *Cyclopterus* als Dentin zu bezeichnen. Im letzten Kapitel will ich meinen Standpunkt hierin zu rechtfertigen versuchen. Doch gehen wir zu den Befunden selbst über!

Fig. 54 bildet einen Schliff parallel der Kegeloberfläche ab. Bei *Sp* liegt die Spitze des Hautdornes. Zunächst fallen schwarze Flecke (*co*) auf, welche Reste von Corium darstellen. Wie ich schon sagte, behält jeder kleine Einzelstachel seine Höhlung bei; es ist daher unmöglich, selbst bei sorgfältigster Präparation alle Bindegewebeesteile zu entfernen. Aber gerade diese Reste geben uns treffliche Richtpunkte, wo wir jedesmal einen Stachelhohlraum vor uns haben. Selbstverständlich werden durch einen solchen Schliff nicht alle kleinen Dornen genau quer getroffen, sondern die Projektion der Schnittebene wird mehr oder weniger elliptisch ausfallen. Dies kommt auch in der Fig. 54 zum Ausdruck. Zieht man Fig. 49—53 nitheran, so wird man sofort orientiert sein. Die dunkleren Linien entsprechen den Verwachsungsstellen zweier kleiner Stacheln, da hier der Schliff durch die engliegenden Fibrillen natürlich dichter bleibt und weniger Licht durchläßt. Sehr deutlich ist dafür die feine fibrilläre Streifung zu sehen, welche mit der Verwachsungslinie gleichsinnig verläuft.

Noch viel deutlicher zeigt diese Verhältnisse Fig. 56. Hier hat die Schiffebene die kleinen Stacheln fast genau quer getroffen. Man sieht, wie ein Uebergang der Fibrillensysteme von einem zum benachbarten Stachel sich ganz gleichmäßig vollzieht, so daß eine Grenze gar nicht zu ziehen ist. Der Verlauf aller Fibrillen ist peripher zur Oberfläche der kleinen Stacheln. Nun ist aber an den Schliffen noch zweierlei zu bemerken. Einmal sieht man an den dünnsten Stellen hellere und dunklere Fibrillenschichten miteinander wechseln (Fig. 55 besonders u. 56). Diese Schichtung streicht ebenfalls in einer Richtung mit dem Fibrillenverlauf. Ob diese Schichtung mit auf verschieden starke Verkalkung zurück-

zuführen ist, ist nicht unwahrscheinlich. Die dunkleren sind stärker doppelbrechend als die helleren.

Diese Schichtungsstreifen sind auch in anderen Dentingebilden weit verbreitet. RÖSE (1898) spricht sich dahin aus, l. c. p. 28: „Infolge von unregelmäßigem Wachstum während der Entwicklung sind in der Grundsubstanz aller bindegewebigen Hartgebilde die leimgebenden Fibrillen bald dichter, bald weniger dicht angehäuft. Die Stellen, an denen die Fibrillen dichter angehäuft sind, erscheinen unter dem Mikroskope bei starker Ablendung als fortlaufende zarte Streifungen. Es sind dies die sogenannten Schichtungsstreifungen oder Konturlinien“. Ich möchte mich seiner Deutung anschließen. Man sieht ja auch, wie an der zwei Stacheln gemeinsamen Schicht die Fibrillen dichter parallel gehäuft liegen, und hier hat zweifellos durch das Zusammenwirken der gegenüberliegenden Skleroblasten eine recht lebhaft Fibrillenbildung stattgefunden. Besagter Schichtung im Schliff, verursacht durch verschieden starkes Wachstum, dürfte diejenige entsprechen, welche wir schon im Totalpräparat sahen (Fig. 43 a und b, 45) und früher erwähnt haben.

Ganz charakteristisch für die Hautverknöcherungen des Lump sind endlich außerordentlich feine, radiär verlaufende Kanälchen, die, vom Hohlraum *co* des Stachels ausgehend, sich allmählich in den Fibrillen mit allerfeinsten Ausläufern verlieren. Bei ihrem Beginn sind sie etwas breiter und ihr plasmatischer Inhalt ist es gewesen, der sich auf den Schnitten als blau gefärbt gezeigt hatte (vergl. oben). Ich möchte sie für Dentinröhrchen halten, die nur noch auf eine kurze Strecke hin Plasma besitzen. Der Verlauf ist senkrecht zu den Fibrillen (Fig. 55 u. 56).

Meine Schliffbilder erinnern so stark an diejenigen von RÖSE (1898) und vor allem von ENGEL (1910), daß ich in meiner Meinung noch bestärkt wurde. Die Orientierung im Schliff ist deshalb nicht immer leicht, weil man die benachbarten Stacheln streng genommen immer auf verschiedener Höhe anschleift, denn sie sind mit ihren Basalteilen bald höher, bald tiefer gelegen. — Es kommen hierdurch Bilder zustande, die scheinbar mit dem was oben über den Fibrillenverlauf gesagt wurde, in Widerspruch stehen (Fig. 56 links oben). Betrachtet man aber aufmerksam Fig. 54, so wird es klar, woher diese Unregelmäßigkeiten im Bilde kommen. Stellt man das Bild tiefer resp. höher ein, dann löst sich der Widerspruch ganz glatt auf. — Ich möchte auch hier nochmals daran erinnern, daß wir auch bei stärkerer Vergrößerung

keinerlei Verwachsungsstellen zwischen den kleinen Dornen sehen können, sie sind ganz ineinander übergegangen mit ihrer gemeinsamen Seite.

Im polarisierten Lichte zeigten die Schriffe starke Doppelbrechung.

## D. Allgemeiner Teil und Zusammenfassung der Resultate.

Zum Schluß der Arbeit möchte ich auf eine ganze Reihe von Besonderheiten des Hautpanzers beim *Cyclopterus lumpus* hinweisen und ein Gesamturteil darüber abgeben.

Nach meiner Ansicht besitzt *Cyclopterus* einen Hautpanzer, der demjenigen der Selachier viel näher steht als dem der Teleosteer.

Zur Begründung führe ich nachfolgende Tatsachen an, die sich durch die Bearbeitung ergeben haben.

1) *Cyclopterus*-Hautstacheln stehen nicht in Schuppentaschen, wie die Hautossifikationen der normal beschuppten Teleosteer — hierin gleichen die Hartgebilde der *Cyclopterus*haut denen der Selachier und Ganoiden.

2) Die anliegenden Coriumschichten haften dem Hautstachel sehr fest in der Haut, ganz ähnlich wie die Basalplatte bei Selachiern und die Schuppenligamente bei Ganoiden. Die Coriumzüge folgen in die Höhlung des Hohlkegels mithinein.

3) Die Panzerung der Haut greift analog den Placoidschuppen und Ganoidschuppen beim *Cyclopterus* auf die Kopfreion und die Flossen über, ein Zustand, den nur sehr wenig Teleosteer zeigen.

4) Die einzelnen Hartgebilde der Haut liegen nebeneinander und überdecken sich nicht, genau wie die Placoidorgane der Selachier.

5) Eine segmentale Anordnung, wie sie bei normal beschuppten Teleosteen angetroffen wird, ist noch nicht ausgebildet. Die Zahl der einzelnen Knochenhöcker ist, wie die der Placoidorgane, eine sehr große. Die einzelnen Hartgebilde variieren beträchtlich in der Größe, während sie bei normal beschuppten Teleosteen annähernd gleich sind.

6) Die Verteilung in der Haut ist eine ungleiche; stark und schwach gepanzerte Stellen wechseln ab, ähnlich einer ganzen Anzahl von Rochen und den Knorpelganoiden.

7) In der Haut bilden sich ständig Neuanlagen von Stacheln, so wie bei den Selachiern. Diese Neuanlagen verschmelzen mit den noch embryonalen Teilen der älteren Stacheln. Dieser Typus

des Wachstums der Knochenhöcker ist somit grundverschieden von dem der normalen Teleosteer. Bei diesen vergrößert sich eine einzige Anlage fortgesetzt, beim Lump addieren sich viele selbständig entstandenen Anlagen zu einer morphologischen Einheit, dem typischen Knochenhöcker.

Die Cyclopterusschuppe ist also ein Verschmelzungsprodukt von so viel Einzelgebilden, als sie kleine Stacheln aufweist. Ganz anders die Stacheln der Ctenoidschuppe. Ich selbst habe *Perca fluviatilis* daraufhin als Ergänzung zu dieser Arbeit im Wintersemester 1910 untersucht, besonders die allerersten Anfänge der Schuppenbildung<sup>1)</sup>. Die Percaschuppe wird zunächst als Cycloid-schuppe angelegt. Die Zähnen am Hinterrande entstehen als Modellierungen der oberen Schicht und nicht durch gesonderte Anlagen. Eine große Barschschuppe entspricht einer Papille, während ein großer Knochenhöcker des Cyclopterus oft über 100 Papillen entspricht.

In letzterem Sinne, d. h. daß eine solche Verschmelzung von vielen primären Stacheln möglich sei, dahin hatte sich schon O. HERTWIG (1882) ausgesprochen. KLAATSCH (1890) hielt diese Annahme HERTWIGS für unrichtig, da er sich nicht vorstellen konnte, daß an 100 und mehr Papillen nach und nach miteinander verschmelzen. Dieses ist aber sehr wohl möglich, wie uns die Entwicklungsgeschichte der Hautossifikationen vom Lump gelehrt hat.

8) Die Ontogenie eines einzelnen Hautstachelchens gleicht sehr der Ausbildung von Placoidschuppen. Die Skleroblasten haben ganz typische Odontoblastenform. Sie unterscheiden sich hierdurch ganz auffallend von den gewöhnlichen Skleroblasten der Teleosteer. Die gebildete Hartsubstanz ist dentinähnlich in ihrem Fibrillenverlauf. Dentinröhrchen laufen von der Höhlung (Pulpa) des Stachels radiär aus und sind auf eine kurze Strecke mit plasmatischer Substanz erfüllt. Der Struktur und der Form der bildenden Zellen nach haben wir einen Hautzahn vor uns. Die Epidermis wird aber zur Bildung in keiner Weise mitheran-gezogen, weder als Schmelzbildnerin, noch als Matrix des Hautzahn-überhaupt, wie von manchen Seiten behauptet wurde. Eine Basalplatte fehlt ebenfalls. — Es erhebt sich gleich hier die Frage, welcher Art von Dentin wir dasjenige des Stachels des

---

1) Die genauere Darlegung wird kurz nach Drucklegung dieser Arbeit publiziert.

*Cyclopterus* einreihen. Zu berücksichtigen ist: allseitiges Wachstum, Schichtungsstreifung, Dentinröhren nur teilweise von Plasma erfüllt, Ausbildung ohne Epidermisbeteiligung. Nach der Klassifikation von RÖSE (1898) und BURCKHARDT (1906) haben wir es zu tun mit echter Hartschubstanz, und zwar mit Trabeculardentin, das frei im Bindegewebe entsteht. Als Pulpaabschnitte werden dabei von mir die mit Bindegewebe, Odontoblasten, eventuell Pigment erfüllten Höhlungen der kleinen Stacheln angesehen, die ja auch ständig erhalten bleiben. Ganz ähnliche Bildungsprozesse von Dentin hat ENGEL (1910) an den basalen Enden von Pristis-Rostralzähnen beschrieben.

9) Während die fertige normale Teleosteerschuppe ständig im Corium liegen bleibt, durchbricht der Hautdorn des *Cyclopterus* die Cutis und Epidermis und ragt wie die Placoidzähne mit nach rückwärts gerichteter Spitze frei über die Hautoberfläche heraus.

10) Die Schichtung des Dentins bei *Cyclopterus*-Hautossifikationen ist auch bei Placoid- und Ganoidschuppen eine häufig beobachtete Erscheinung.

Die unter 1—10 aufgeführten Tatsachen geben mir, glaube ich, die Berechtigung zu der eingangs aufgestellten Behauptung: der Hautpanzer des *Cyclopterus* hat mehr Beziehungen zu denen der Selachier und Ganoiden, als zu dem der normal beschuppten Teleosteer.

In der Einleitung hatte ich eine ganze Reihe von Fragen aufgeworfen. Untersuchen wir nun, ob und inwieweit die vorliegenden Untersuchungen fördernd gewirkt haben!

Zunächst hatte ich betont, daß die Fischechuppe sicher zu biologischen Untersuchungen herangezogen werden könnte. Aus dem Wachstumsmodus der einzelnen *Cyclopterus*-Schuppe wird aber sofort klar, daß wir die einzelne Hautverknöcherung (etwa wie eine Karpfenschuppe) nicht zur direkten Altersbestimmung verwenden können. Wir müssen also hierfür zu anderen Methoden greifen, und da glaube ich nun, daß unter Berücksichtigung der gesamten Hautpanzerung sich manche Schlüsse werden ziehen lassen aus der relativen Dichte der einzelnen Knochenhöcker. Wie ich in Kapitel II, 2 des näheren ausgeführt habe, lassen sich wohl auch Schlüsse über frühere oder spätere Geburt, Einfluß äußerer Faktoren usw. aus der Panzerung und ihrer verschiedenen (graduellen) Entwicklung ziehen. Wir müssen nur die Befunde richtig verwerten. Auch für variationsstatistische Untersuchungen wäre der Panzer nicht ungeeignet.

Weiterhin hatte ich in der Einleitung hervorgehoben, wie vielerlei Lücken betreffend die Kenntnis der Schuppen und der Beschuppung noch auszufüllen sind. Ich hoffe, daß es mir gelungen ist, durch die in 1—10 besprochenen Punkte einen bescheidenen Teil dazu beigetragen zu haben, die Lücken zu verringern. Wir lernten die Ontogenese der Haut, des Hautpanzers und eines einzelnen Knochenhöckers kennen, wir sahen eigentümliche, noch nicht gekannte Verschmelzungen von Hartelementen und wissen nun, daß nach vielerlei Richtungen hin eine gegebene morphologische Größe -- hier die Placoidschuppe, deren phylogenetische Entwicklung absolut dunkel ist und wohl immer bleiben wird -- variieren und sich umbilden kann. Wir sahen, daß alte Zustände (Odontoblastenform der Skleroblasten) weithin sich erhalten können.

Ueber einen Punkt, den ich in der Einleitung berührte, sage ich absichtlich hier noch nichts aus. Ich meine die Frage der Homologie der einzelnen Schuppenschichten bei Ganoid-, Placoid- und normalen Teleosterschuppen. Meinen früheren Stand möchte ich zunächst noch beibehalten gegen NUSSBAUM (1907). Ich werde diesen Punkt noch an anderer Stelle berühren. Die Befunde an unserem Objekte genügen mir noch nicht, und ich muß weitere Resultate abwarten.

Schließlich hatte ich noch die Frage aufgeworfen, ob und inwieweit Hautverknöcherungen zu systematischen Bearbeitungen verwendet werden können. In Kapitel II, 1 zeigte ich, daß wir sehr wohl hierzu Berechtigung haben, nur müssen wir über den Wert der Panzerung erst sicher sein. Namentlich mit zur Feststellung phylogenetischer Reihen halte ich die Schuppe wertvoll. Sicher würden wir bei einer genauen Untersuchung auf die Genese hin Anhaltspunkte bekommen, wie z. B. die Gattungen *Cyclopterus*, *Eumicrotremus*, *Lethotremus* und *Cyclopteroïdes* voneinander abhängig sind. Welches ist die Ausgangsform? Betreffs der Panzerung zunächst. Der stark gepanzerte *Cyclopterus* oder der nackte *Lethotremus muticus*?

Ueberschauen wir die Befunde, welche durch die Untersuchung der Epidermis und des Coriums zutage gekommen sind. Die Epidermis, mit verschiedenen Drüsen ausgerüstet, nimmt an der Schuppenbildung nicht mehr teil, im Gegensatz zu den Placoidschuppen; keine Schmelzbildung unterbleibt, sie scheint überhaupt im Laufe phylogenetischer Entwicklung für die Schuppen rasch verloren zu gehen. Das Corium beteiligt sich allein an der Hart-

substanzbildung, einmal indem es die Skleroblasten liefert und zweitens dadurch, daß es sich zu enormer Dicke entfaltet unter und in den Höhlungen der Hautossifikationen. Bemerken möchte ich noch, daß die Maximalperioden der serösen Drüsenentwicklung und der Stachelentwicklung zusammenfallen, womit aber durchaus nicht ein ursächlicher Zusammenhang gefolgert oder behauptet werden soll. Das gesamte Integument zeigt schon vielerlei Anklänge an das der Amphibien. Interessant war die Konstatierung von Plasmaverbindungen zwischen Epidermis- und Coriumzellen auch für diesen Vertreter, nachdem sie bisher lediglich nur für Amphibien und Cyclostomen bekannt geworden waren.

Als Schluß der ganzen Abhandlung stelle ich die Resultate in einigen lapidaren Sätzen zur schnellen Orientierung zusammen.

### Ergebnisse.

1) Die Epidermis besteht bei erwachsenen Tieren aus drei Lagen: a) einer Basalschicht (ohne Grenzmembran); b) einer mittleren Schicht aus langgestreckten Zellen, senkrecht zur Oberfläche gestellt; diese Schicht zeigt reichliche Interzellularräume; c) einer mehr plattenförmigen oberen Deckschicht, der stark Pigment eingelagert ist.

2) In der Epidermis findet man: a) direkt nach außen mündende Schleimdrüsen, die in der oberen Schicht liegen; b) seröse, sehr große Drüsen, die von der Basalschicht abstammen. Vornehmlich liegen sie in der mittleren Schicht und münden durch einen die Deckschicht durchbohrenden Kanal nach außen. „Offene Kolben.“

3) Die Cutis besteht aus drei Lagen: a) die äußerste ist geschichtet und mit senkrechten Faserzügen durchsetzt; in ihr liegt eine Pigmentschicht; b) die mittlere Lage ist filzig verflochten, mit Blutgefäßen etc. durchsetzt; c) die innere ist geschichtet; d) nach der mittleren Schicht zu besteht keine scharfe Grenze, wie auch von dieser gegen die äußere hin nicht; e) unter der inneren Schicht liegt eine Pigmentlage; f) die Pigmentzellen der Epidermis und des Coriums haben verschiedene Gestalt.

4) Zwischen Cutis und Muskulatur findet man besonders bei alten Tieren ein lockeres, großmaschiges Unterhautbindegewebe.

5) Zwischen der basalen Epidermisschicht und den obersten Coriumzellen bestehen feine Plasmabrücken, die die äußerste Coriumschicht senkrecht durchsetzen.

6) Die Hautverknöcherungen sind mesodermaler Natur. Ihre Anordnung ist a) teils in bestimmt verlaufenden Reihen; b) teils zerstreut (eng oder weit voneinander entfernt) über die gesamte Körperoberfläche.

7) Die in Reihen gestellten Hautverknöcherungen entwickeln sich früher als die zerstreut liegenden und nach bestimmtem Modus.

8) Die Hautverknöcherungen haben Dentinstruktur. Sie sind dem Trabekulardentin (Röse 1898) zuzurechnen.

9) Der gesamte Hautpanzer des Cyclopterus steht dem Schuppenkleid der Selachier näher als dem der Teleosteer.

10) Die einzelnen Hautossifikationen besitzen Kegelform und sind Verschmelzungsprodukte, wodurch sie sich scharf von den normalen Teleosteerschuppen unterscheiden.

Meine Hauptaufgabe erblickte ich darin, Tatsachen klarzustellen; wie wir diese verwerten, ist eine andere Frage.

Trotzdem es manchmal sehr verlockend erschien, allgemeinere Schlußfolgerungen zu ziehen, so habe ich doch absichtlich solches nicht getan, um nicht in alte Fehler zu verfallen. Inwieweit es mir gelungen ist, die in der Einleitung skizzierte Aufgabe zu lösen, möge der Leser entscheiden. Mitarbeit auf diesem Gebiete ist nur erwünscht, und sie wird noch vieles zu ergänzen und zu berichtigen finden.

Jena, November 1910.

---

### Literaturnachweise.

Nachfolgenden Bearbeitern der Beschuppung von Fischen glaube ich durch das ausführliche Literaturverzeichnis entgegenzukommen. Das von mir früher: HASE, Jen. Zeitschr., Bd. XLII, 1907, gegebene Verzeichnis ist größtenteils beibehalten und wesentlich erweitert worden. Im Nachtrag habe ich Arbeiten über die Schuppen fossiler Fische noch mitaufgeführt, soweit sie nicht schon im Hauptteil berücksichtigt waren. Abgeschlossen 1. Dezember 1910.

- 1) AGASSIZ, ALEX., On the young stages of some osseous fishes. III. Proc. of the American Acad. of Arts and Sciences, Vol. XVII, 1882.
- 2) AGASSIZ, L., Recherches sur les poissons fossiles, Neuchâtel 1833—1845.
- 3) — Remarques sur la structure des écailles des poissons. Ann. d. Sc. natur., 2. Sér., T. XIII, 1840.
- 4) — Observations sur la structure et le mode d'accroissement des écailles des poissons, et réfutation des objections de M. MANDL. Ann. d. Sc. natur., 2. Sér., T. XIV, 1840.
- 5) ALESSANDRINI, De intima squamarum textura piscium, deque scutulis super corio scatenibus Crocodili atque Armadili. Novi Commentarii Academiae Bononensis, Tomus IX, 1849.
- 6) BALFOUR, F., and PARKER, W. N., On the structure and development of *Lepidosteus*. Philos. Transactions of the Roy. Soc. of London, Part II, Vol. CLXXIII, 1882.
- 7) BASTER, J., De squamis piscium. Opuscula subseciva, Tomus I, Lib. III, Harlem 1761.
- 8) BAUDELLOT, M. E., Recherches sur la structure et le développement des écailles des poissons osseux. Part I—II. Arch. de Zool. expér. et gén., T. II, 1873.
- 9) BENDA, C., Die Dentinbildung in den Hautzähnen der Selschier. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XX, 1882.
- 10) BENNECKE, B. v., Fische, Fischerei und Fischzucht in Ost- und Westpreußen, Königsberg 1884.
- 11) — Die Schuppen unserer Fische. Schrift. d. Physik.-ökonom. Ges. Königsberg, 22. Jahrg., 1881.
- 12) BORELLUS, P., Observationum microscopicarum centuria. Observatio 37. De squamis, 1656.
- 13) BORCKERT, H., Anatomisch-physiologische Untersuchung der Haftscheibe von *Cyclopterus lumpus* L. Diss. Kiel, 1889.
- 14) BOULENGER, G. A., Fishes. The Cambridge Nat. Hist., Vol. VII, London 1904.

- 15) BRACKEL, G., De cutis organo quorundam animalium ordinis Plagiostomorum disquisitiones microscopicae. Diss. Dorpat, 1858.
- 16) BRIDGE, F. W., Fishes. The Cambridge Nat. Hist., Vol. VII, London 1904. (Edited by Harmer and Shipley.)
- 17) BROCH, HJ., Sind die Heringsstämme erbliche Rassen? Zool. Anz., Bd. XXXIII, 1908.
- 18) BROHL, E., Die sogenannten Hornfäden und die Flossenstrahlen der Fische. Jen. Zeitschr., Bd. XLV, 1909.
- 19) BROUSSONNET, M., Observations sur les écailles de plusieurs espèces de poissons qu'on croit communément dépourvues de ces parties. Journal de Physique, T. XXXI, 1787.
- 20) BROWN, A., Some observations on the young scales of the Cod, Haddock and Whiting before shedding. Proceed. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXIV, 1903.
- 21) BRUEHL, L., Referat (kritisch und erweitert) über GEMZOË: Ueber Alter und Wachstum des Aales. Fisch.-Ztg., Bd. XI, 1908.
- 22) BRUNN, A. v., Ueber die Ausdehnung des Schmelzorganes und seine Bedeutung für die Zahnbildung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX, 1887.
- 23) BURCKHARDT, R., Die Entwicklungsgeschichte der Verknöcherungen des Integumentes und der Mundhöhle der Wirbeltiere. Kap. 4, Bd. IV, in O. HERTWIG: Handb. d. Entwickl. d. Wirbeltiere, Jena 1906.
- 24) BYKOWSKI, L., und NUSSBAUM, J., Beiträge zur Morphologie des parasitischen Knochenfisches Fierasfer CUV. Bull. Acad. Cracovie, 1904.
- 25) CARLET, M. C., Mémoire sur les écailles des poissons téléostéens. Ann. Sc. natur., 6. Sér., T. VIII, 1879.
- 26) CARLSSON, ALB., Ueber die Zahnentwicklung bei einigen Knochenfischen. Zool. Jahrb., Bd. VIII, 1895.
- 27) COHN, J., Die Seitenlinie von *Icosteus enigmaticus*. Zool. Anz., Bd. XXX, 1904.
- 28) — Ueber die Schuppen der Seitenlinie einiger Scopeliden. Zool. Anz., Bd. XXXII, 1906.
- 29) COLLINGE, W. E., On the presence of scales in the integument of *Polyodon folium*. Journ. Anat. Phys., Vol. XIX, London 1895.
- 30) COUCH, J., On the structure and manner of growth of scales of fishes. Intellectual Observ., Vol. XII, 1868.
- 31) CUNNINGHAM, J. T., The eggs and larvae of Teleosteans. Transact. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXIII, 1888.
- 32) — The natural history of the marketable marine fishes of the British Island, London 1896.
- 33) — Zones of growth in the skeletal structures of Gadidae and Pleuronectidae. 23. Rep. Fish. Board Scotland, Part III, 1905.
- 34) DAHL, K., The scales of the Hering as a means of determining the age, growth and migrations. Rep. Norweg. Fish. and Mar. Investig., Vol. II, No. 6, Bergen 1907.

- 35) DARESTE, Recherches sur la classification des poissons de l'ordre des Plectognathes. Ann. des Sc. nat., 3. Sér., T. XIV, 1850.
- 36) — Examen de la place que doit occuper dans la classification le poisson fossile décrit par S. VOLTA sous le nom de *Blochius longirostris*. Ann. des Sc. nat., 3. Sér., T. XIV, 1850.
- 37) DISSE, J., Die Entstehung des Knochengewebes und des Zahnbeins. Ein Beitrag zur Lehre von der Bildung der Grundsubstanzen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXIII, 1909.
- 38) — Wie entsteht die Grundsubstanz des Zahnbeins? Anat. Anz., Bd. XXXV, 1909.
- 39) DUNKER, G., Sygnathiden-Studien. I. Variation und Modifikation bei *Siphonostoma typhle*. Jahrb. wiss. Anst. v. Hamburg, Bd. XXV, Beiheft 2, 1908.
- 40) — Variation und Verwandtschaft von *Pleuronectes flesus* L. und *Pl. platessa* L., untersucht mittelst der HEINCKESCHEN Methode. Wiss. mikrosk. Unters., herausgeg. v. d. Kommiss. z. wiss. Unters. d. deutschen Meere in Kiel, Heft 2, 1896.
- 41) EBNER, V. v., Ueber scheinbare und wirkliche Radiärfasern des Zahnbeines. Anat. Anz., Bd. XXXIV, 1909.
- 42) EHRENBaum, E., Eier und Larven von Fischen der deutschen Bucht. III. Teil. Fische mit festsitzenden Eiern. Wiss. Meeresunters., herausgeg. v. d. Kommiss. z. wiss. Unters. d. deutschen Meere in Kiel u. d. Biol. Anst. Helgoland, N. F. Bd. VI, 1904.
- 43) ENGEL, H., Die Zähne am Rostrum der Pristiden. Zool. Jahrb. Anat., Bd. XXIX, 1910.
- 44) FLEMMING, W., Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. I. Teil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVI, 1879.
- 45) — Die Zellsubstanz, Kern und Zellteilung, Leipzig 1882.
- 46) FRIEDMANN, E., Beiträge zur Zahnentwicklung der Knochenfische. Morpholog. Arb., herausgeg. v. G. SCHWALBE, Bd. VII, Jena 1897.
- 47) GARMAN, S., The Discoboli. Cyclopteridae, Liparopsidae and Liparidae. Cambridge 1892. Mem. of Mus. of comp. Zoology at Harvards College, Vol. XIV, No. 2, 1892.
- 48) GEBHARDT, W., Ueber das älteste geologisch bekannte Vorkommen von Knochengewebe (Placodermen). Verh. Anat. Ges. 21. Vers., 1907.
- 49) GEGENBAUR, C., Ueber primäre und sekundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf die Lehre vom Primordialcranium. Jen. Zeitschr., Bd. III, 1867.
- 50) — Ueber die Bildung des Knochengewebes. II. Mittlg. Jen. Zeitschr., Bd. III, 1867.
- 51) — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. I, Leipzig 1898.
- 52) GEMZOË, K. S., Om Aalens Alder og Vakst. Beretn. f. Landrukministeriet fra den danske biologisk Station, XIV, 1906. (Vgl. No. 21, L. BRUEHL.)

- 53) GILL, TH., The Lumpsucker; its relationship and habits. *Smithson. Misc. Coll. Washington*, Vol. L, 1908.
- 54) GOODRICH, S. E., On the dermal fin rays of fishes living and extinct. *Quart. Journ. of microsc. Sc., New Ser.*, Vol. XLVII, 1904.
- 55) — On the scales of fish, living and extinct, and their importance in classification. *Proc. Zool. Soc. London*, 1907.
- 56) GRIEG, J., *Ichthyologische notiser*. *Bergens Mus. Aarbog*, 1894/95, No. 5.
- 57) GUENTHER, A., Description of *Ceratodus*, a genus of Ganoid fishes recently discovered in rivers of Queensland, Australia. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, Vol. CLXI, Part III, 1871.
- 58) — Catalogue of Acanthopterygian fishes in the collection of the British Museum, Vol. III, 1861.
- 59) — *Handbuch der Ichthyologie*, Wien 1886.
- 60) GUITEL, FR., *Recherches sur les Lépadogastres*. *Arch. de Zool. expér. et gén.*, 2. Sér., T. VI, 1888.
- 61) — *Recherches sur le développement des nageoires paires du Cyclopterus lumpus L.* *Arch. de Zool. expér. et gén.*, 3. Sér., T. IV, 1896.
- 62) HAEMPEL, O., Ueber das Wachstum des Huchens (*Salmo hucho L.*). Ein Beitrag zur Altersbestimmung der Teleosteer. *Int. Rev. d. ges. Hydrobiologie u. Hydrographie*, Bd. III, 1910.
- 63) HANNOVER, Sur la structure et le développement des écailles et des épines chez les poissons cartilagineux. *Ann. d. Sc. nat.*, 5. Sér., T. IX, 1868.
- 64) HARRISON, R. G., Ectodermal or mesodermal origin of Teleosts. *Anat. Anz.*, Bd. X, 1895.
- 65) HEINCKE, FR., Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbeltiere. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIII, 1873.
- 66) HERTWIG, O., Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. *Jen. Zeitschr.*, Bd. VIII, 1874.
- 67) — Ueber das Hautskelett der Fische. I. *Morph. Jahrb.*, Bd. II, 1876.
- 68) — Desgl. II. *Morph. Jahrb.*, Bd. V, 1879.
- 69) — Desgl. III. *Morph. Jahrb.*, Bd. VII, 1882.
- 70) — *Die Zelle und die Gewebe*, Jena 1898.
- 71) — *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, Bd. IV, Jena 1906.
- 72) HEUSINGER, C. F., *System der Histologie*. I. Teil. *Histographie*, Eisenach 1823.
- 73) HOFER, B., Ueber den Bau und die Entwicklung der Cycloid- und Ctenoidschuppen. *Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol.*, München 1889/90.
- 74) HOFFBAUER, C., Die Altersbestimmung des Karpfen an seiner Schuppe. *Vorl. Mitt. Allgem. Fisch.-Ztg.* 1898.

- 75) HOFFBAUER, C., Die Altersbestimmung des Karpfen an seiner Schuppe. Jahresber. des Schles. Fisch.-Vereins für 1899.
- 76) — Weitere Beiträge zur Bestimmung des Alters und des Wachstumsverlaufes an der Struktur der Fischschuppe. Jahresber. der teichwirtsch. Versuchsstation zu Trachenberg für 1900/01 (Schles. Fisch.-Verein.).
- 77) — Zur Alters- und Wachstumserkennung der Fische nach der Schuppe. Allgem. Fisch.-Ztg., 29. Jahrg., 1904.
- 78) — Weitere Beiträge zur Alters- und Wachstumsbestimmung der Fische, speziell des Karpfens. Zeitschr. f. Fischerei und deren Hilfswissensch., Bd. XII, 1905.
- 79) HOLLARD, Monographie des Ostracionides. Ann. d. Sc. nat., 4. Sér., T. VII, 1857.
- 80) — Monographie de la famille des Balistides. Part. I. Ann. d. Sc. nat., 3. Sér., T. XX, 1853.
- 81) — Monographie des Balistides. Part. II. Ann. d. Sc. nat., 4. Sér., T. I, 1854, und 4. Sér., T. II, 1854.
- 82) HOLLARD, Etudes sur les Gymnodontes et en particulier sur leur ostéologie et sur les indications peut fournir pour leur classification. Ann. d. Sc. nat., 4. Sér., T. VIII, 1857.
- 83) HOLT, E. W. L., Note on some supposed hybrids between the turbot and the brill. Journ. Mar. biol. Assoc., New Ser., Vol. III.
- 84) HOYER, H., Ueber den Bau des Integuments von Hippocampus. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, Math. nat. cl., No. 3, 1901.
- 85) JAQUET, M., Considérations sur les Scorpénides de la mer de Nice. Bull. Inst. Océanogr. Monaco, No. 109, 1906.
- 86) MC INTOSH, W. C., and MASTERMANN, TH., The life history of the british marine food-fishes. London 1897.
- 87) — and PRINCE, E. E., On the development and life histories of the teleostean food and other fishes. Transact. Roy. Soc. of Edinburgh, Vol. XXXV, 1890.
- 88) JORDAN, D. S., and EVERMANN, B. W., The fishes of North- and Middle-America. Part II, Washington Bull. Unit. St. Amer. Nat. Museum, No. 47, 1898.
- 89) JOSEPH, H., Beiträge zur Histologie des Amphioxus. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. XII, 1900.
- 90) JOURDAIN, Sur le développement tardif des écailles chez les anguilles. Rev. Sc. nat., No. 2, 1880.
- 91) JUNGENSEN, H. F. E., Ichthyotomical contributions. 1. The structure of the genera *Amphisila* and *Centriscus*. Danske Videnskab Selskab. Skr., Bd. VI, 1908.
- 92) KASANZEFF, W., Ueber die Entstehung des Hautpanzers bei *Sygnathus acus*. Zool. Anz., Bd. XXX, 1906.
- 93) KLAATSCH, H., Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartschubstanzgewebe. Morph. Jahrb., Bd. XXI, 1890.
- 94) — Ueber die Herkunft der Skleroblasten. Morph. Jahrb., Bd. XXI, 1894.

- 95) KLAATSCH, H., Ueber die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm. *Anat. Anz.*, Bd. X, Ergänzungsheft, 1895.
- 96) KNER, Ueber den Flossenbau der Fische. *Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl.*, Bd. XLII, 1861.
- 97) KÖLLIKER, A., Ueber die verschiedenen Typen in der mikroskopischen Struktur des Skelettes der Knochenfische. *Würzburg 1858/59. Sitz.-Ber. (Verh.) d. Würzb. physik.-medizin. Ges.*, Bd. IX.
- 98) KOLLMANN, J., Zahnbein, Schmelz und Zement. Eine vergleichend-histologische Studie. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIII, 1873.
- 99) KORFF, v., Entgegnung auf die v. EBNERsche Abhandlung „Ueber scheinbare und wirkliche Radiärfasern des Zahnbeines“. *Anat. Anz.*, Bd. XXXV, 1910.
- 100) KOSCHKAROFF, D. N., Beiträge zur Morphologie des Skelettes der Teleosteer. Das Skelett der Siluroidei. *Bull. Sc. nat. Moscou*, (2) T. XIX, 1906.
- 101) KRAUSE, WILH., Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane. Kap. III, Bd. IV in O. HERTWIG, *Handbuch d. Entw. d. Wirbeltiere*. Jena 1906.
- 102) KUNTZMANN, Bemerkungen über die Schuppen der Fische. *Verh. d. Ges. naturf. Freunde in Berlin*, 1824 und 1829.
- 103) KULCZYKI, W., und NUSSBAUM, J., Zur Kenntnis der Drüsenzellen in der Epidermis der Knochenfische. *Bull. Acad. Cracovie*, 1905. — *Anz. d. Akad. d. Wissensch. in Krakau*, 1905.
- 104) KWIETNIEWSKI, C., Ricerche intorno alla struttura istologica dell' integumento dei Selachii, Padova-Verona 1906.
- 105) LEUNIS-LUDWIG, Synopsis der Tierkunde, III. Aufl., I. Teil, Hannover 1883/86.
- 106) LEEUWENHOEK, A., *Opera omnia seu arcana naturae*, T. I, Lugduni Batavorum 1722.
- 107) LEYDIG, FR., Ueber die Haut einiger Süßwasserfische. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. III, 1851.
- 108) — Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie, Leipzig 1852.
- 109) — Histologische Bemerkungen über den *Polypterus bichir*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. V, 1854.
- 110) — Neue Beiträge zur anatomischen Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. *Festschr. z. 100-jähr. Best. d. Naturf. Ges. zu Halle a. S.*, 1879.
- 111) — Zelle und Gewebe, Bonn 1885.
- 112) — Zum Integument niederer Wirbeltiere abermals. *Biol. Centralbl.*, Bd. XII, 1892.
- 113) — Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. *Zool. Jahrb.*, Bd. VIII, 1895.
- 114) LICHTENFELT, H., *Literatur zur Fischkunde*. Eine Vorarbeit, Bonn 1906.

- 115) LO BIANCO, Sviluppo larvale, metamorfosi e biologia della Rriglia di fango (*Mullus barbatus* L.). Mitt. d. Zool. Stat. Neapel, Bd. XIX, 1908.
- 116) LWOFF, L., Beiträge zur Histologie der Hautdecke der Reptilien 1889. — Ueber die Entwicklung der Fibrillen des Bindegewebes. Sitz.-Ber. Akad. Wien, Bd. XCVI, 3. Abt., 1889.
- 117) MAIER, HERM. NIC., Beiträge zur Altersbestimmung der Fische. 1. Allgemeines. Die Altersbestimmung nach Otolithen bei Scholle und Kabeljau. Wiss. Meeresunters., 2. Abt., Kiel, N. F. Bd. VIII, 1906.
- 118) MANDL, L., Recherches sur la structure intime des écailles des poissons. Ann. d. Sc. nat., 2. Sér., T. XI, 1839.
- 118 a) — Nouvelles observations sur la structure des écailles des poissons. Ann. d. Sc. nat., 2. Sér., T. XIII, 1840.
- 119) MARKERT, F., Die Flossenstrahlen von *Acanthias*. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. IX, 1896.
- 120) MAURER, F., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge, Leipzig 1895.
- 121) MERKEL, FR., Betrachtungen über die Entwicklung des Bindegewebes. Anat. Hefte, Abt. I, Heft 115, Bd. XXXVIII, 1909.
- 122) MÖRNER, TH., Die organische Grundsubstanz der Fischschuppen vom chemischen Gesichtspunkte aus betrachtet. Zeitschr. f. Phys. u. Chemie, Heft 24, 1897.
- 123) MÜLLER, H., Ueber die Entwicklung der Knochensubstanz. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. IX, 1858.
- 124) MÜLLER, JOH., Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden und das natürliche System der Fische. Abh. d. Königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1844.
- 125) NICKERSON, J., The development of the scales of *Lepidosteus*. Bull. Mus. comp. Zoology Harvards Coll., Vol. XXIV, 1893.
- 126) NORDQUIST, H., Zur Kenntnis der Kolbenzellen der Schleie. Zool. Anz., Bd. XXXIII, 1908.
- 127) NUSSBAUM, J., Materialien zur vergleichenden Histologie der Wirbeltiere. III. Zur Histogenese der Lederhaut und der Cycloidschuppe der Knochenfische. Anat. Anz., Bd. XXX, 1907.
- 128) — und KULCZYCKI, Materialien zur vergleichenden Histologie der Hautdecke der Wirbeltiere. Anat. Anz., Bd. XXVIII, 1906.
- 129) ORR, H., Beitrag zur Phylogenie der Ganoiden. Diss. Jena 1885.
- 130) OTTO, H., Die Beschuppung der *Brevilinguier* und *Ascalaboten*. Jen. Zeitschr., Bd. XLIV, 1908.
- 131) OWEN, R., Odontography, Vol. I und II, London 1840/45.
- 132) OXNER, M., Ueber die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische; ihre Form, Verteilung, Entstehung und Bedeutung. Jen. Zeitschr., Bd. XL, 1905.

- 133) PETERS, Bericht über den mikroskopischen Bau der Fischschuppen. MÜLLERS Arch. f. Anat. und Phys., 1841.
- 134) PETIT, M., Histoire de la Carpe. Hist. de l'Acad. Roy. d. Sc. Paris 1733.
- 135) PLEHN, MAR., Die Fische des Meeres und der Binnengewässer. Eßlingen und München 1907.
- 136) RABL, C., Ueber die Herkunft des Skeletts. Verh. d. Anat. Ges. Straßburg, 1894.
- 137) RATHKE, Bemerkungen über den Bau des Cyclopterus lumpus, Lumpfisch, Seehase. Deutsch. Arch. f. Physiol. Herausgeg. v. MECKEL, Bd. VII, 1822, Halle a/S.
- 138) RÉAUMUR, M. DE, Observations sur la matière qui colore les perles fausses et sur quelques autres matières animales d'une autre couleur, à l'occasion de quoi on essaye d'expliquer la formation des écailles des poissons. Hist. de l'Acad. Roy. d. Sc. Paris, 1716/18.
- 139) REISSNER, Ueber die Schuppen von Polypterus und Lepidosteus. Arch. f. Anat. u. Physiol., herausgeg. von REICHERT und DU BOIS-REYMOND, 1859.
- 140) RITTER, P., Beiträge zur Kenntnis der Stacheln von Trygon und Acanthias. Diss. Rostock, 1900.
- 141) ROESE, C., Ueber die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. XIV, 1898.
- 142) ROBERG, Dissertation de piscibus, Upsala 1717.
- 143) RYDER, J. A., On the mechanical genesis of the scales of fishes. Proc. Acad. Philadelphia, 1892.
- 144) RYNBERK, G. VAN, Di una disposizione particolare nello scheletro cutaneo di alcuni Selaci. Atti Acad. Lincei, Rend., Ser. 5, Vol. XVII, Sem. 1, 1908.
- 145) SACCHI, MARIA, Sulla struttura del tegumento negli embrioni ed avanotti del Salmo lacustris. Rend. del R. Inst. Lombardo, Vol. XX, Milano 1887.
- 146) SALBEY, Ueber die Struktur und das Wachstum der Fischschuppen. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1868.
- 147) SCHAEFF, J., Untersuchungen über das Integument der Lophobranchier. Diss. Kiel, 1886.
- 148) SCHAEFFER, J. C., Vermischte Schriften. Bd. II: Piscium Bavarico ratisbonensium. 1761.
- 149) SCHIMKEWITSCH, W., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1. (deutsche) Aufl. Stuttgart 1910.
- 150) SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
- 151) SCHUBERG, AUG., Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXIV, 1903.
- 152) — Desgl. II. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXVII, 1907.
- 153) — Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XC, 1908.

- 154) SCHUBERG, AUG., Ueber Zellverbindungen. Verh. d. Anat. Ges., 21. Vers., Jena 1907.
- 155) SCHULTZE, F. E., Ueber die becherförmigen Organe der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XII, 1863.
- 156) — Ueber Drüsen- und Epithelzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. III, 1867.
- 157) SCHULTZE, M., Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon und ihr Verhalten im polarisierten Lichte. Arch. f. Anat., physik. u. wiss. Med., herausg. v. DU BOIS-REYMOND, 1861.
- 158) SCUPIN, H., Vergleichende Studien zur Histologie der Ganoidschuppen. Arch. f. Naturgesch., 62. Jahrg., Bd. I, 1896, Heft 2.
- 159) SELIGO, A., Hydrobiologische Untersuchungen. Das Wachstum der kleinen Marenne [*Coregonus albula* L.]. Mitteil. d. Westpreuß. Fisch.-Ver., Bd. XX, 1908.
- 160) SIEBOLD et STANNIUS, Nouveau manuel d'anatomie comparée. Paris 1849.
- 161) SOGRAF, H., Materialien zur Kenntnis der Organisation von *Acipenser ruthenus*. I. Ausg. Moskau 1887. [Russisch; Herr cand. phil. SMOLIAN, zurzeit Jena, war so freundlich, mir die Arbeit zum Teil zu übersetzen]
- 162) STEEG, G., De anatomia et morphologia squamarum piscium. Diss. Bonn, 1857.
- 163) — Ueber die Schuppe der Fische. Rheinländ. u. Westfäl. Korresp., Bd. XVIII, 1861.
- 164) STEENSTRUP, M., Sur les différences entre les poissons osseux et les poissons cartilagineux au point de vue de la formation des écailles. Ann. des Sc. natur., 4. sér., T. XV, 1861.
- 165) STEINHARD, Ueber Placoidschuppen in der Mund- und Rachenhöhle der Plagiostomen. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 69, 1903.
- 166) STUDNIČKA, F. K., Drüsenzellen und Cuticulategebilde in der Epidermis von *Lepadogaster*. Anat. Anz., Bd. XXIX, 1906.
- 167) — Ueber einige Grundsubstanzgewebe. Anat. Anz., Bd. XXXI, 1907.
- 168) — Die radialen Fibrillensysteme bei der Dentinbildung und im entwickelten Dentin der Säugetierzähne. Anat. Anz., Bd. XXX, 1907.
- 169) — a) Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. XXXIX, 1909, Heft 117.
- 170) — b) Zur Lösung der Dentinfrage. Anat. Anz., Bd. XXXIV, 1909.
- 171) SWAINE, L. H., On the scales and other tegumentary organs of fishes. Bristol Proc. Nat. Soc., Vol. IV, 1870.
- 172) SZILY, A. v., a) Histogenetische Untersuchungen. I. Teil. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. XXXIII, 1907.

- 173) SZILY, A. v., b) Die einleitenden Vorgänge zur Bildung der knöchernen Flossenstrahlen in der Schwanzflosse bei der Forelle, zugleich ein Beitrag zur Phylogenese dieser Hartgebilde. Anat. Anz., Bd. XXXI, 1907.
- 174) THOMSON, S., The periodic growth of scales in Gadidae and Pleuronectidae as an index of age. Plymouth Mar. Biol. Assoc. Journ. 2, Vol. VI and VII, 1904.
- 175) TIMS, H. W. MARETH, On the structure of the scales in the Cod. Rep. 72. Meet. Brit. Ass. Advanc. of Sc., Belfast 1903.
- 176) — The development, structure and morphology of the scales in some teleostean fish. Quart. Journ. micr. Sc., New S. Vol. XLIX, 1906.
- 177) TOMES, CH. S., On the development of teeth. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. XVI, New S., 1876.
- 178) — On the structure and development of vascular dentine. Phil. Transact. of the Roy. Soc. London, Vol. CLXXXIX, 1878.
- 179) USSOW, S. A., Die Entwicklung der Cycloidschuppen der Teleostier. Bull. de la Soc. Imp. des Natural. de Moscou, N. Sér., T. XI, 1897.
- 180) VAILLANT, L., Sur la valeur de certains caractères employés dans la classification des poissons. Compt. rend. de l'Acad. des Sc., T. LXXV, 1872.
- 181) — Sur le développement des spinules dans les écailles de *Gobius niger*. Compt. rend. de l'Acad. des Sc., T. LXXXI, 1875.
- 182) VOGEL, R., Die Entwicklung des Schultergürtels und des Brustflossenskeletts der Forelle (*Trutta fario*). Jen. Zeitschr., Bd. XLV, 1909.
- 183) VOGT, C., Embryologie des Salmones. In: L. AGASSIZ, Hist. nat. d. poissons de l'eau douce de l'Europe centrale. Neuchâtel 1842.
- 184) — Quelques observations sur les caractères qui servent à la classification des poissons Ganoides. Ann. des Sc. natur., 3. sér., T. IV, 1845.
- 185) WALTER, E., Die Altersbestimmung des Karpfens nach seiner Schuppe. In: K. KNAUTH, Die Karpfenzucht. Neudamm 1901.
- 186) WALDEYER, W., Bau und Entwicklung der Zähne. In: STRICKER, Handbuch der Gewebelehre. 1871.
- 187) WALTHER, J., Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelett des Hechtes. Jen. Zeitschr., Bd. XVI, 1882.
- 188) WENZEL, Untersuchungen über das Schmelzorgan und den Schmelz. Arch. f. Heilkunde, 1868.
- 189) WEISKE, Ueber die Zusammensetzung von Fischschuppen und Fischknochen. Zeitschr. f. phys. Chemie, Bd. VII, 1883.
- 190) WICKE, W., Aschenanalysen von Hechtschuppen. Liebigs Ann., Bd. XCV, 1855.

- 191) WIEDERSHEIM, R., Zur Histologie der Dipnoerschuppen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVIII, 1880.
- 192) — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 7. Aufl. Jena 1909.
- 193) WILLIAMSON, W. C., On the microscopic structure of the scales and dermal theet of some Ganoid and Placoid fishes. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Vol. CXXXIX, Part II, 1849.
- 194) — Investigations into the structure and development of the scales and bones of fishes. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Vol. CXLI, Part II, 1851.
- 195) ZIEGLER, H. E., Die sogenannten Hornfäden der Selachier und die Flossenstrahlen der Knochenfische. Zool. Anz., Bd. XXXIII, 1908.
- 196) ZITTEL, K. v., Handbuch der Paläontologie. Abt. I: Paläozoologie, Bd. III, München u. Leipzig 1887.

Nachtrag.

- 197) BROCH, HJ., Norwegische Heringsuntersuchungen während der Jahre 1904—1906. Bergens Museum Aarborg, 1908, No. 1.
- 198) DAHL, K., The assessment of age and growth in fish. (Sammelreferat.) Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., Bd. II, 1909.
- 199) DAMAS, D., Contribution à la biologie des gadides. Rapp. et Proc.-verb.; Cons. perm. p. l'expl. de la mer., T. X, 1909.
- 200) HARTING, P., Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques. Amsterdam 1872.
- 201) HASE, ALBR., Ueber das Schuppenkleid der Teleosteer. Jen. Zeitschr., Bd. XLII, 1907.
- 202) HENNAH, T. H., On the scales of fish. Brighton. Proc. Nat. Hist. Soc., 1873, No. 20.
- 203) HUTTON, J. AR., Salmon scales as indicative of the life history of the fish. Manchester 1909.
- 204) JOHNSTON, H. W., The scales of the Tay salmon as indicative of age, growth and spawning habit. 23. Rep. of Fishery Board for Scotland, Part II, 1904.
- 205) — The scales of salmon. 25. Rep. of Fishery Board for Scotland, Part II, 1906.
- 206) — The scales of salmon. 26. Rep. of Fishery Board for Scotland, Part II, 1907.
- 207) NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, W. v., Untersuchungen über nicht celluläre Organismen. Berlin 1877.
- 208) QUENSTEDT, F. A., Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl., Tübingen 1885.
- 209) ROHON, V., Holoptychius-Schuppen in Rußland. Mém. géol. tirés du Bull. de l'Acad. imp. des Sciences de St. Pétersbourg, Bd. I, 1890, Lief. 1.

- 210) SCHNEIDER, G., Die Clupeiden der Ostsee. Rapp. et Procès-verbaux; Cons. perm. pour l'expl. de la mer, T. IX, Kopenhagen 1908.
- 211) — Ueber das Wachstum der Aale (*Anguilla vulgaris*) in den Gewässern Schwedens. Publ. de circonstance, No. 46. Cons. perm. intern. pour l'expl. de la mer, Kopenhagen 1909.
- 212) SUND, O., The sprat. Rev. of Norw. fish and mar. investig. Rep. on Norw. fishery and marine investigations, Vol. II, No. 1.
- 213) TOMES, CH. S., On the development of teeth of fishes. Philos. Transact. Roy. Soc. London, 1876.
- 214) — Upon the structure and development of the enamel of the elasmobranch fishes. Proc. Roy. Soc. London, Vol. XLI, 1898.
-

## Erklärung der Tafelfiguren.

### Tafel 9—16.

Die Tafelfiguren sind im Text nur mit Fig. bezeichnet im Gegensatz zu den Textfiguren (Textfig.). Ihre Numerierung ist durchlaufend. Alle sind mit dem Zeichenapparat entworfen. Fig. 51 bis 56 sind von Herrn Lithograph Giltsch (Jena), die übrigen Text- wie Tafelfiguren von mir selbst gezeichnet. Die Lage der Schnittebene ist mit: Frontal, Sagittal, Transversal (Front., Transv., Sag.) bezeichnet<sup>1)</sup>.

Abkürzungen, gültig für beide Arten von Figuren.

- bx* Bindegewebszelle
- c<sub>1</sub>* äußere Coriumlage
- c<sub>2</sub>* mittlere Coriumlage
- c<sub>3</sub>* innere Coriumlage
- c<sub>1a</sub>* äußerste, der Basalschicht der Epidermis anliegende Coriumschicht
- co* Corium, in den Figuren
- ep<sub>1</sub>* Deckepithelschicht der Epidermis an der Oberfläche
- ep<sub>2</sub>* Mittelschicht der Epidermis zwischen den Drüsenzellen
- ep<sub>3</sub>* Basalschicht der Epidermis, dem Corium *c<sub>1a</sub>* anliegend, nach außen zu
- gef* Blutgefäß
- gx* Grenzzone aus Grundsubstanz zwischen den Skleroblasten und der Hartschicht
- hs* Hartschicht, Dentin
- hoe* gemeinsamer Hohlraum aller kleinen Stacheln, zugleich die Höhlung eines Knochenhöckers
- K* Ausführungskanal der serösen Drüsen
- mt* Membrana terminans, erste Coriumanlage
- musc* Muskulatur
- pig<sub>1</sub>* äußerste Pigmentschicht, in der Deckschicht der Epidermis (*ep<sub>1</sub>*) gelegen
- pig<sub>2</sub>* mittlere Pigmentschicht, in der äußeren Coriumlage (*c<sub>1</sub>*) gelegen unter der äußersten Schicht (*c<sub>1a</sub>*), wandert später (distalwärts) an die Innenseite der Hautverknöcherungen. Ein anderer Teil davon lagert sich auf die Hautstacheln
- pig<sub>3</sub>* innere Pigmentschicht, zwischen *c<sub>3</sub>* und dem Unterhautbindegewebe (*uhb*) liegend

1) Aus technischen Gründen konnten die Figuren leider nicht genau der Nummerfolge nach auf den Tafeln geordnet werden.

*pl* Plasma

*scl* Skleroblasten

*Sch* Hautossifikationen; Stacheln

*SchDr* Schleim- = Becherdrüsen

*SeDr* seröse Drüsen; „offene“ Kolben

*Se* Sekret der serösen Drüsen

*Sp* gemeinsame Spitze eines Knochenhöckers

*uhb* Unterhautbindegewebe.

Fig. 1. Epidermis und erste Coriumanlage. Bildung einer serösen Drüse. Um den Kern ein heller Sekrethof und zahlreiche Sekretvakuolen im Plasma. Rechts eine fast fertige seröse Drüse. Das Plasma bis auf einen Rest am Grunde zu Sekrete umgewandelt. Unter der Membrana terminans eine eng angelagerte Bindegewebszelle. Cycl. 7 mm. 920 : 1. Front. Hämatox. nach DELAFIELD.

Fig. 2. Epidermis und Corium. Die äußere Coriumschicht  $c_1$  zeigt schon Kreuzstreifigkeit und lamellosen Bau. Die mittlere Schicht  $c_2$  besteht erst aus netzartig verbundenen Zellen, die innere Schicht  $c_3$  ist eben in Anlage, die Zellen ordnen sich in Lagen an. Beide Pigmentschichten  $pig_2$  und  $pig_3$  der Cutis schon vorhanden. Die basale Epidermisschicht  $ep_3$  mit hohen Zylinderzellen und serösen Drüsen. Cycl. 11 mm. 920 : 1. Front. Eisenhämatox.

Fig. 3. Ganze Epidermis und Corium. Die drei Lagen in der Epidermis ( $ep_1, ep_2, ep_3$ ) deutlich ausgebildet, ebenso die äußerste Pigmentschicht  $pig_1$ . Schleimdrüsen (*SchDr*) in  $ep_1$ . Sehr große fertige seröse Drüsen (*SeDr*). Corium mit drei Lagen ( $c_1, c_2, c_3$ ), die Zellen beginnen eben die Einwanderung in Lage  $c_1$ . Die innerste Coriumschicht  $c_3$  schon deutlich erkennbar. Cycl. 13 mm. 515 : 1. Front. Hämatox. nach DELAFIELD.

Fig. 4. Beginnende Einwanderung der Bindegewebszellen (*bx*) in die äußerste Coriumlage  $c_1$ , die aus der Membr. terminans entstanden ist. Zwischen den Lamellen eine Zelle schon ausgebreitet, eine andere eben im Eindringen begriffen. Cycl. 17 mm. 920 : 1. Front. Eisenhämatox.-Lichtgrün.

Fig. 5. Äußere Coriumlage  $c_1$ , aus verschiedenen parallelen Schichten bestehend. Die äußerste Schicht  $c_{1a}$  ist einheitlich. Die unter ihr liegende Pigmentschicht  $pig_2$  hat tiefer liegende Schichten teilweise mitdurchsetzt. Senkrechte, aufsteigende Faserzüge, die in die Schichten eindringen und dort fächerartig ausstrahlen. Grenze nach der mittleren Coriumlage nicht scharf zu ziehen. Nur die Kerne der Bindegewebszellen eingezeichnet. Cycl. 27 mm. 920 : 1. Transv. VAN GIESON.

Fig. 6. Basale Epidermis  $ep_3$  und gesamtes Corium. Flächenhafte Ausbreitung der Zellen zwischen den Coriumschichten und senkrechte Plasmabrücken zwischen den einzelnen Zellen. Plasmabrücken zwischen Epidermis und Coriumzellen. Senkrechte Faserzüge von Zellen begleitet. Die äußerste Coriumschicht  $c_{1a}$  bleibt einheitlich erhalten. Pigmentschicht  $pig_2$  und  $pig_3$  in ihrer typischen

Lagerung. Cycl. 36 mm. 1040:1. Front. Dahlia nach SCHUBERG. Fig. 1—6 aus der Nähe der R 4.

Fig. 7. Zellbrücken zwischen Epidermiszellen der oberen Deckschicht. Die Zellen der Oberfläche sind plattenförmig. Cycl. 21 cm. 1350:1. Front. Eisenhämatox. Schwanzregion.

Fig. 8. Kreuzstreifigkeit der Cutisschichten, hier der äußersten Schicht  $c_{1a}$ . Mit zahlreichen sehr feinen Oeffnungen, durch die die Zellbrücken zwischen basalen Epidermiszellen und den Coriumzellen verlaufen. Nach Osmiumsäurebehandlung. Flächenbild 1040:1. Cycl. 30 mm. Nähe der R 3.

Fig. 9. Epidermis mit den drei Schichten, sehr großen serösen Drüsen, welche das Schnittbild beherrschen. Schleimdrüsen (*SchDr*) und die äußerste Pigmentschicht  $pig_1$  in der Deckschicht ( $ep_1$ ). Seröse Drüsen (*SeDr*) teils mit wandständigem Plasma und Kern. Basalschicht ( $ep_3$ ) typisch entwickelt. Cycl. 31 mm. 405:1. Transv. Nähe der R 3. VAN GIESON.

Fig. 10. Zellverbindungen zwischen basalen Epidermiszellen ( $ep_3$ ) und Coriumzellen, die sich flächenhaft zwischen den Cutisschichten ( $c_1$ ) ausbreiten. Seröse Drüsen fertig entwickelt. Cycl. 36 mm. 920:1. Front. Dahlia nach SCHUBERG. Nähe der R 4.

Fig. 11. Epidermis eines erwachsenen Tieres. Seröse Drüsen distalwärts verschoben und mit Ausführungskanal. Cycl. 21 cm. 405:1. Transv. VAN GIESON. Nähe der R 4.

Fig. 12. Flächenbild der Epidermis. Die serösen Drüsen (*SeDr*) hell durchscheinend mit Ausführungskanal (*K*). Die Schleimdrüsen (*SchDr*) dunkel. Cycl. 15 cm. 225:1. Hämatox. nach DELAFIELD. Nähe der R 2.

Fig. 13 a und b. Oberste Coriumschichten mit senkrechten Faserzügen und schrägen, die parallelen Schichten verbindenden Zügen. Cycl. 26 mm. 920:1. Front. Boraxkarmin. Nähe der R 5. — In b der lamellöse Bau besonders deutlich und das Ausstrahlen der senkrechten Züge sonst wie a.

Fig. 14. Mittlere Coriumschicht  $c_2$  mit netzartig geordneten Zellen. Kollagene Fibrillen filzig verflochten. Cycl. 26 mm. 515:1. Sag. Boraxkarmin. Nähe von R 5.

Fig. 15. Mittlere Coriumschicht  $c_2$ . Dasselbe wie Fig. 14. Die Fibrillen ordnen sich zu stärkeren Bündeln und verflechten sich immer dichter. Cycl. 19 cm. 515:1. Front. Hämatox. nach DELAFIELD.

Fig. 16. Mittlere Coriumschicht  $c_2$ . Dasselbe wie Fig. 14 und 15, nur noch dichter verflochten. Cycl. 46 cm. 515:1. Front. VAN GIESON.

Fig. 17. Bindegewebszellen aus der mittleren Coriumlage  $c_2$ , sehr fein verästelt und dadurch untereinander verbunden. Cycl. 27 mm. 1350:1. Front. salzsaures Karmin. Nähe der R 2.

Fig. 18 u. 19. Cyclopterus 40 mm von oben und dasselbe Exemplar von unten. Sehr starke Deformierung des Körpers durch die Hautstacheln.

Fig. 20 a. Seriale Anordnung der Hautstacheln auf der zweiten Rückenflosse. Cycl. 36 cm.

Fig. 20 b. Ringförmig gestellte Hautstacheln um das Augenloch. Cycl. 36 cm. Stacheln II. und III. Größe.

Fig. 21 a u. b. Sehr dichte Panzerung des Kopfes bei einem erwachsenen Individuum von 50 cm Länge. a Kopfseite, b Kehlgend. Besonders *Sch* Stacheln II. Größe.

Fig. 21 c. Zunehmende Dichte der Panzerung im Hautfeld nach der Reihe (R 5) zu. Cycl. 36 cm.

Fig. 22 a—c. Dünn gepanzerte Hautfelder von einem erwachsenen Individuum von 50 cm Länge. Hautfelder vom Bauch und zwischen der zweiten Rückenflosse und der Afterflosse. — Fig. 20 a u. b etwas verkleinert. Fig. 21 a u. b natürliche Größe. Fig. 21 c etwas verkleinert. Fig. 22 a—c natürliche Größe. *Sch* Hautstacheln.

Fig. 23—33. Die verschiedenen Entwicklungsphasen und Arten der Verschmelzung einfacher einzelner Hautstacheln zu den großen Knochenhöckern der Haut. Die Epidermis ist durch Bepinselung entfernt. Die Hartschubstanz erscheint ganz hell, das Corium in der Höhlung des Kegels grau. Die Stacheln haben zum Teil die äußerste Coriumschicht ( $c_{1a}$ ) durchbrochen. Von verschiedenen Exemplaren. Von der Seite gesehen bei abgeblendetem Lichte, Fig. 23 90:1, R 5. Fig. 24 28:1, R 1. Fig. 25 28:1, R 2. Fig. 26 28:1, R 1. Fig. 27 28:1, R 1. Fig. 28 28:1, R 5. Fig. 29 28:1, R 5. Fig. 30 28:1, R 1. Fig. 31 28:1, R 5. Fig. 32 28:1, R 5. Fig. 33 28:1, R 4.

Fig. 34. In Fig. 34—41 ist die darüberliegende Epidermis fortgelassen. Fig. 34 erster Skleroplastenhaufen unter der äußersten Coriumschicht  $c_{1a}$ . Cycl. 27 mm. 515:1. Trans. VAN GIESON. R 4.

Fig. 35. Bedeutend vergrößerter Skleroplastenhaufen. Cycl. 22 mm. 515:1. Front. Hämatox. nach DELAFIELD. R 5.

Fig. 36. Skleroplasten in Kugelform geordnet, schon in typischer hoher Form. Erste Abscheidung der zukünftigen Hartschubstanz. Die punktierte Linie gibt die Lage der Schnittebene von Textfig. 24 an. Cycl. 28 mm. 515:1. Trans. Hämatox. nach DELAFIELD. R 4.

Fig. 37. Bedeutende Vergrößerung des Skleroplastenhaufens. Anordnung in länglicher, nach hinten übergeneigter Form. Cycl. 27 mm. 515:1. Front. VAN GIESON. R 4. Punktierte Linie: Lage der Schnittebene von Textfig. 25.

Fig. 38. Ganz junger Stachel, noch ohne Höhlung. Spitze kaudalwärts gerichtet. Basis noch embryonal. Cycl. 28 mm. 515:1. Front. Hämatox. nach DELAFIELD. R 3.

Fig. 39. Beginn der Bildung der Höhlung des einfachen Stachels von der Basis aus. Cycl. 28 mm. 515:1. Front. Hämatox. nach DELAFIELD. R 4.

Fig. 40. Weitere Ausbildung der Höhlung. Spitze nach hinten gerichtet. In den Stadien von Fig. 34—40 ist noch kein Durchbruch durch die äußerste Coriumschicht  $c_{1a}$  erfolgt. Man beachte das Verhalten des geschichteten Coriums auch in der folgenden

Figur. Cycl. 28 mm. 515:1. Front. Hämatox. nach DELAFIELD. R 4.

Fig. 41. Durchbruch der Spitze durch das Corium und Eindringen in die Epidermis. Spitze kaudalwärts gerichtet. Cycl. 31 mm. 515:1. Front. VAN GIESON. R 4.

Fig. 42. Fertig entwickelter einfacher Hautstachel. Corium und Epidermis durchbrochen. Spitze nach hinten gerichtet. Höhlung mit filzigem Corium erfüllt zum größten Teil. Cycl. 28 mm. 405:1. Front. Hämatox. nach DELAFIELD. R 4. Die Linien geben die Schnittebenen der Textfigg. 26—28 an.

Fig. 43 a u. b. Zwei einfache Hautstacheln isoliert. Cycl. 19 cm. a 58:1. Verhalten zu den angrenzenden Schichten *ep* und *co* angegeben. b 28:1. An der Basis ist in beiden Bildern eine feine konzentrische Streifung bemerkbar.

Fig. 44 a—h. a In voller Tätigkeit befindliche Skleroblasten, von oben betrachtet. Deutliche Zellgrenzen. 920:1. Eisenhämatox. b Von der Seite gesehen. 920:1. Hämatox. nach DELAFIELD. c Von der Seite. 920:1. VAN GIESON. d—f Umbildung der Skleroblasten von der hohen zur langgestreckten Form. 920:1. VAN GIESON. g Von der Fläche gesehen, auf der Hartschicht aufliegend, lang zugespitzte Kerne. 920:1. Hämatox nach DELAFIELD. h Querschnitt durch einen großen Hautstachel nahe der Spitze mit eng anliegenden, flachen Skleroblasten. 920:1. Hämatox. nach DELAFIELD. g u. h Cycl. 21 cm.

Fig. 45. Zwei einfache Stacheln miteinander verschmolzen. Cycl. 19 cm. 50:1.

Fig. 46. Erstes Stadium der Verschmelzung zweier benachbarter Hautstacheln an der Basis. Die Skleroblasten eng aneinander liegend mit ihrem kernhaltigen Ende. Cycl. 26 mm. 515:1. Alaunkarmin. R 2. Front.

Fig. 47. Zweites Stadium des Verschmelzungsprozesses. Die Skleroblasten vermischen sich. Cycl. 28 mm. 515:1. Frontal. Hämatox. R 5.

Fig. 48. Drittes Stadium des Verschmelzungsprozesses. Die Skleroblasten haben sich oben und unten völlig vereinigt und sondern gemeinsam Grundsubstanz ab, welche die schon gebildete Hartschicht verbindet. Cycl. 31 mm. 515:1. R 1. Sagittal. Hämatox. nach DELAFIELD.

Fig. 49. Großer Hautstachel in seiner Lage zu den angrenzenden Hautschichten *ep* und *co*. In der gemeinsamen Höhlung (*hoe*) Blutgefäße, filziges Corium und Pigmentzellen. Cycl. 21 cm. R 4. 97:1. Front. Hämatox. nach DELAFIELD.

Fig. 50. Großer Hautstachel, wie Fig. 49, nur sagittal. Die Höhlungen der kleinen, ihn zusammensetzenden Stacheln erscheinen als Inseln (*co*) in der Hartschicht. Cycl. 21 cm. 97:1. R 4.

Fig. 51. Großer Hautstachel aus R 5 von Cycl. 21 cm. Nach Mazeration mit KOH gegläut. Kegel angeschnitten in der Mediane. In jeden kleinen Stachel führt die erhalten gebliebene Höhlung

hinein. Die Verwachsungsstellen zweier solcher erscheint als herablaufende Leiste. 20:1. R 4.

Fig. 52. Großer Hautstachel, von außen gesehen. Sonst wie Fig. 51. Die kleinen Stacheln streben mit ihrer Spitze der gemeinsamen Spitze zu. Rechts im Bild ein Teil abgebrochen. 20:1. Cycl. 21 cm. R 3.

Fig. 53. Kleinerer Knochenhöcker mit runder Grundfläche, von oben betrachtet. Sonst wie Fig. 51 u. 52. Cycl. 21 cm. R 3, Schwanzregion.

Fig. 54. Dünnschliff von einem großen Knochenhöcker. Schleifebene parallel der Seitenlinie des Kegels ca. 80—100  $\mu$  dick. Die kleinen Stacheln in verschiedener Höhe angeschliffen. Fibrillenverlauf im Dentin und radiale Kanäle zu beobachten. 90:1.

Fig. 55. Querschliff durch einen großen Knochenhöcker nahe der Spitze. *Co* Corium der gemeinsamen Höhlung. Hellere und dunklere Schichtungsstreifen und radiale Kanäle sehr deutlich. 200:1. Ca. 60—80  $\mu$  dick.

Fig. 56. Querschliff durch einen großen Stachel ganz nahe der Spitze. Fibrillenverlauf im Dentin und Radialkanäle besonders deutlich. Ca. 50  $\mu$  dick. 300:1.

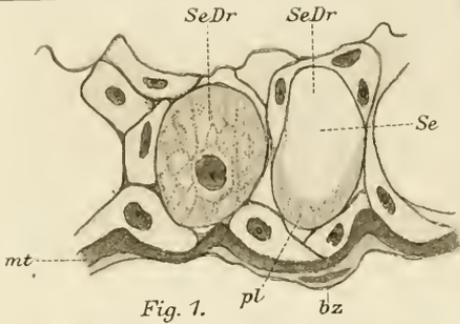


Fig. 1.

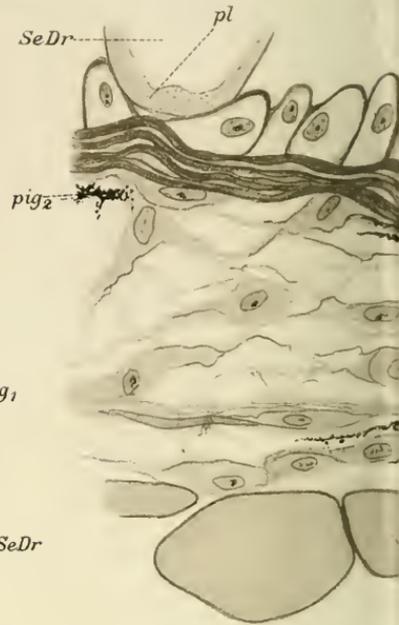


Fig. 2.

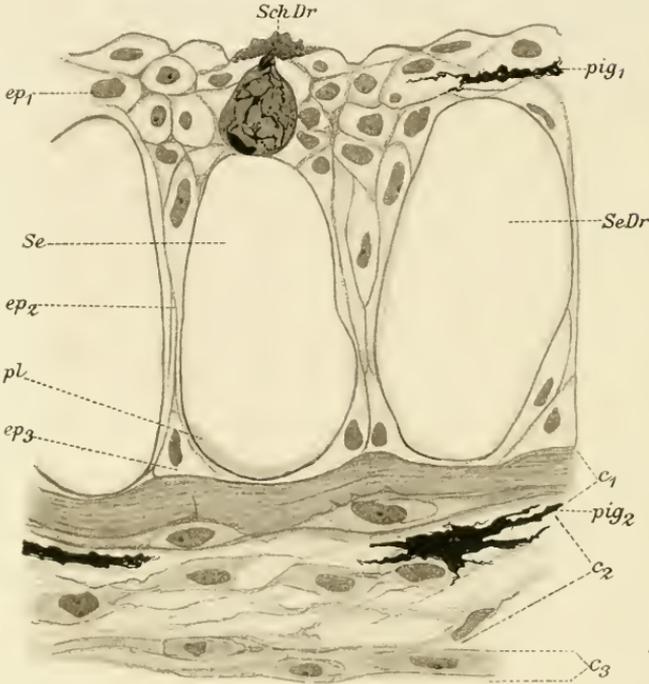


Fig. 3.

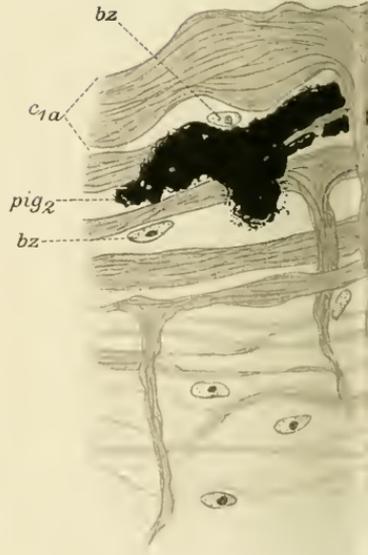


Fig. 5.

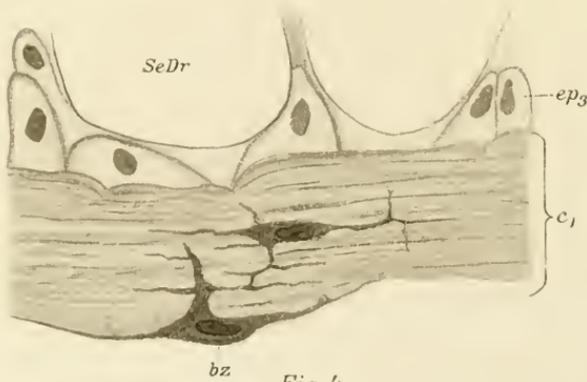


Fig. 4.

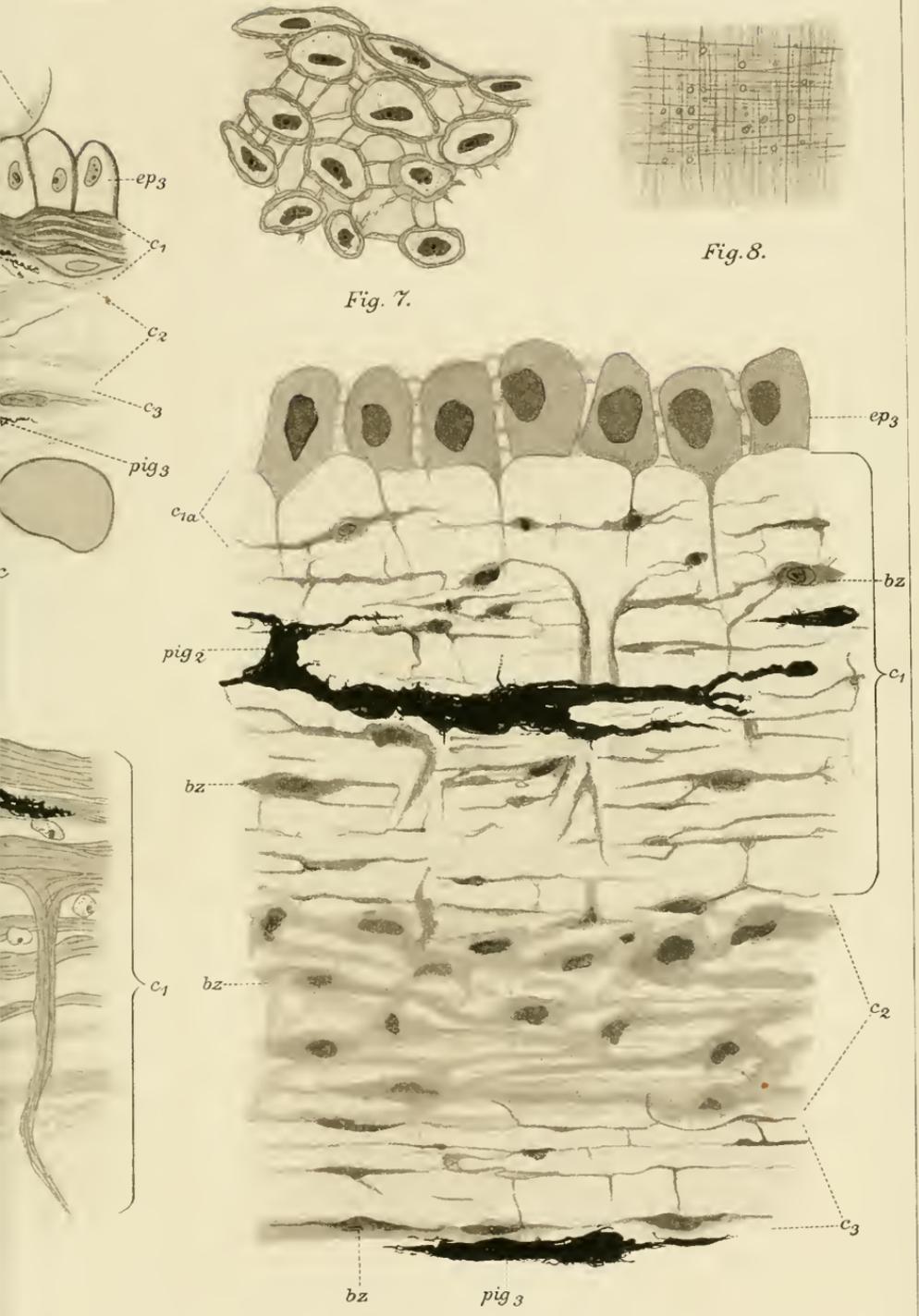
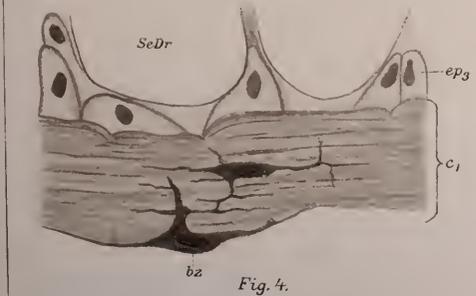
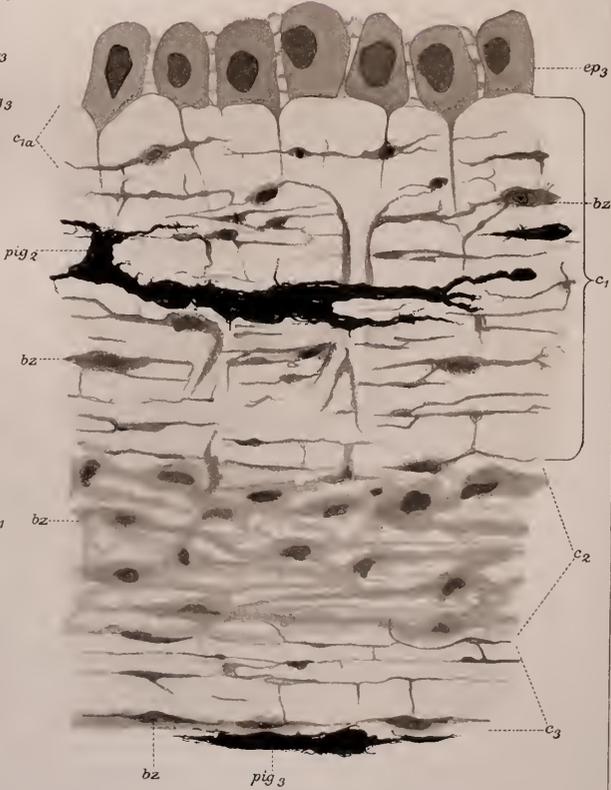
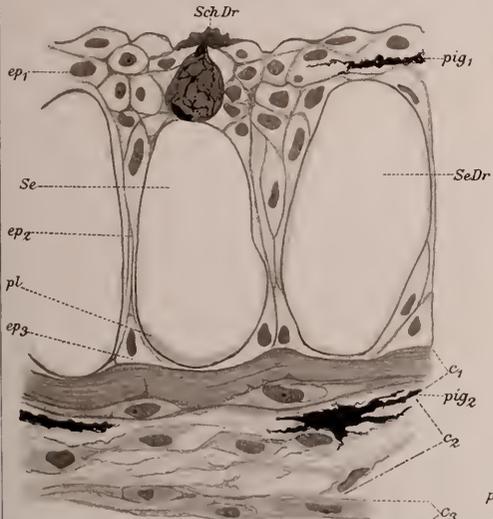
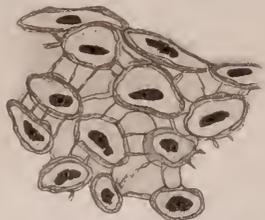
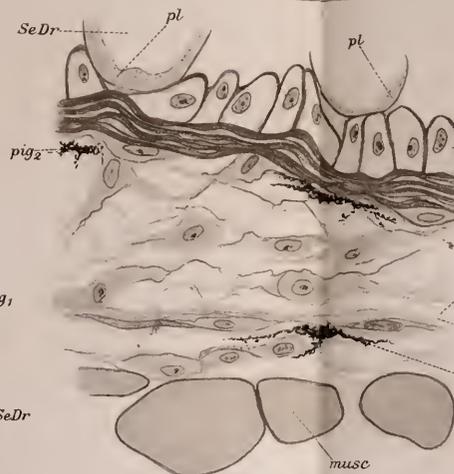
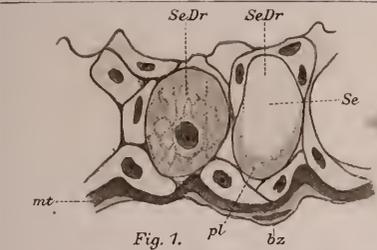


Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 6.









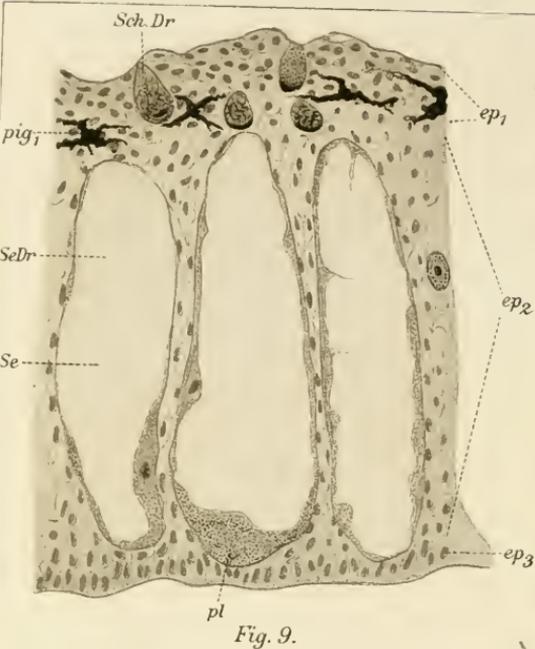


Fig. 9.

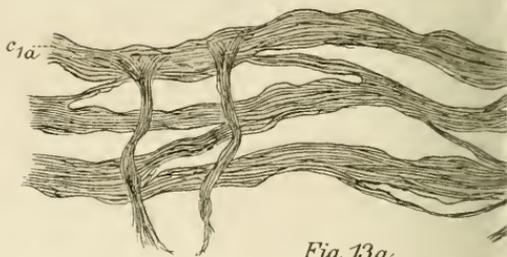


Fig. 13a.



Fig. 13b.



Fig. 14.

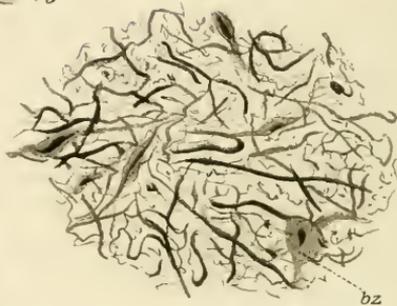


Fig. 16.

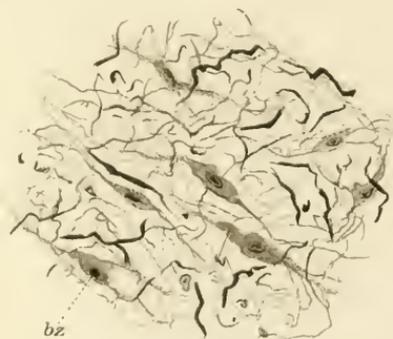
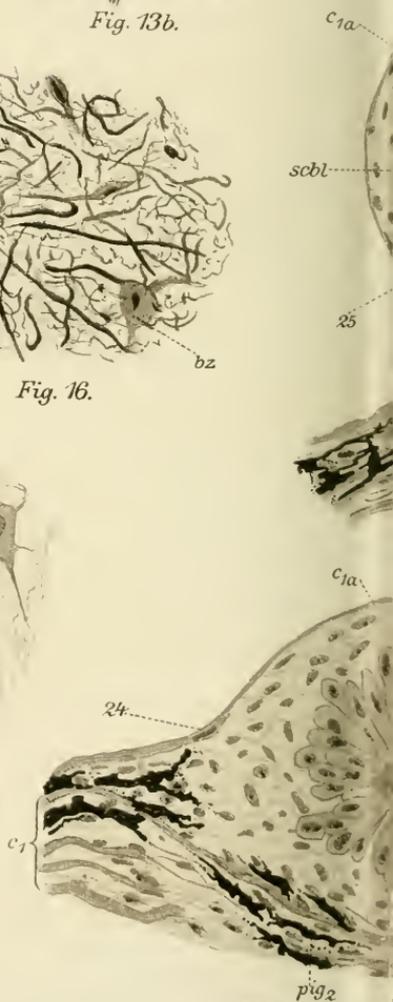


Fig. 15.



Fig. 17.



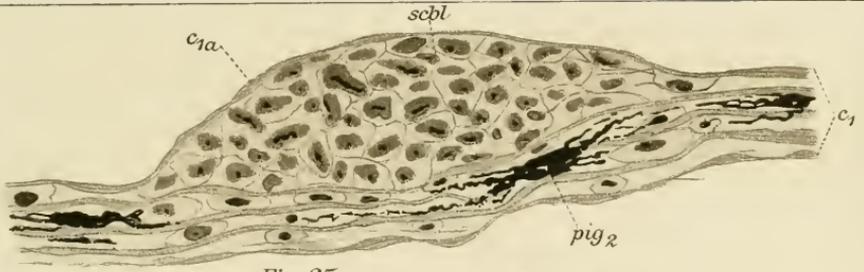


Fig. 35.

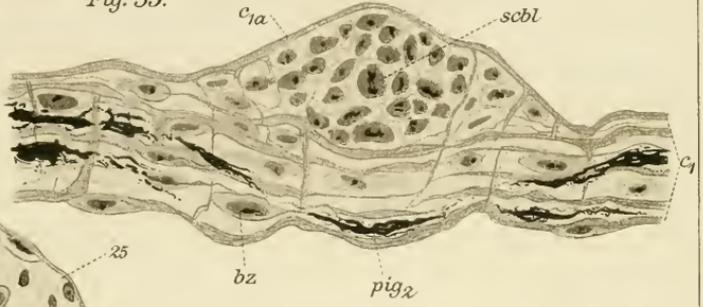


Fig. 34.

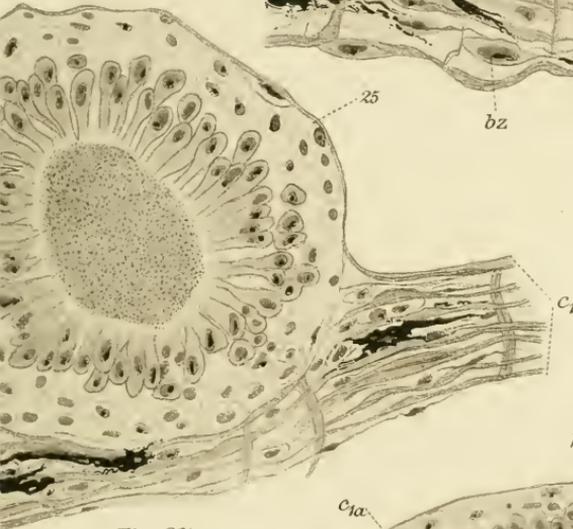


Fig. 37.

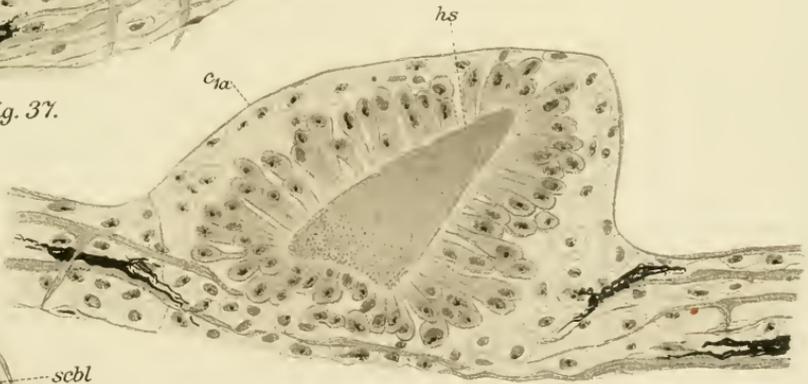


Fig. 38.

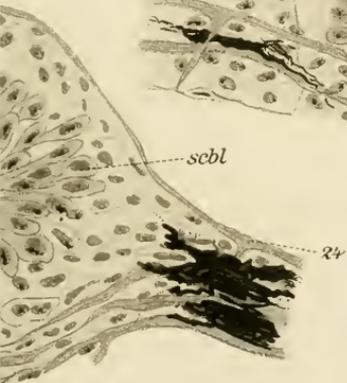


Fig. 36.



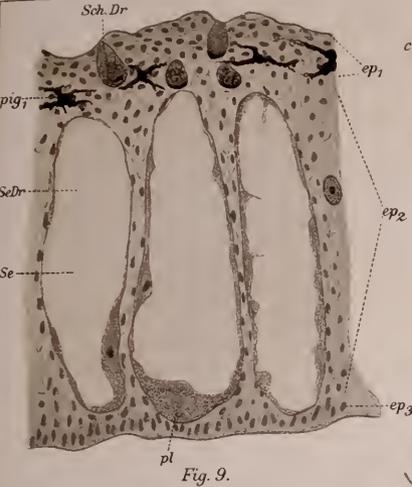


Fig. 9.

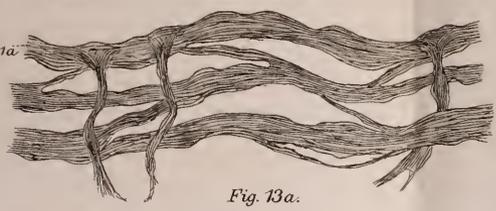


Fig. 13a.



Fig. 13b.

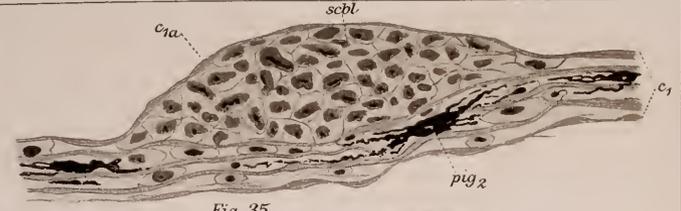


Fig. 35.

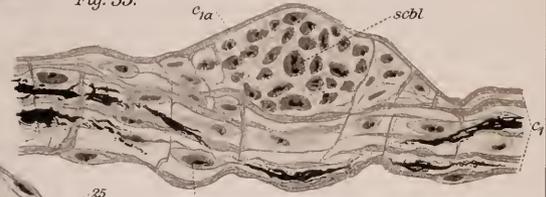


Fig. 34.

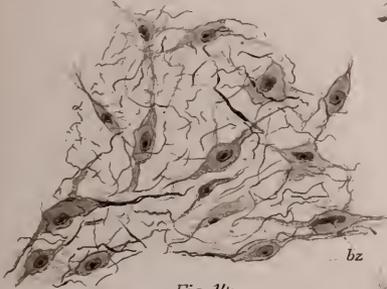


Fig. 14.

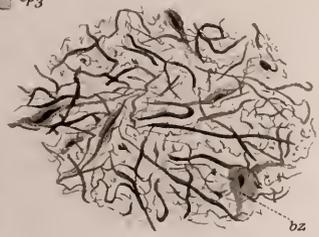


Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 15.



Fig. 37.

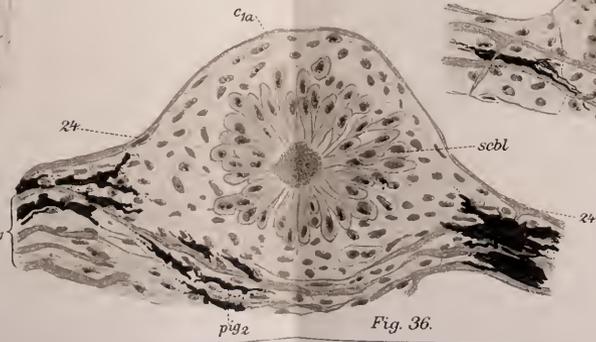


Fig. 36.

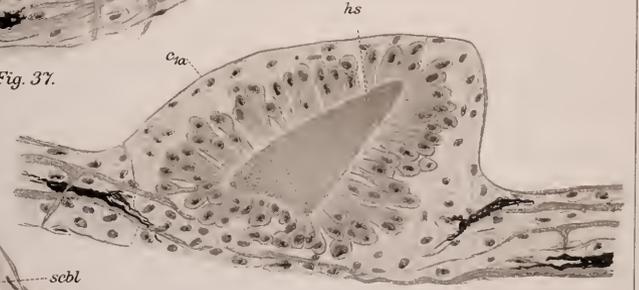


Fig. 38.





Fig. 18.

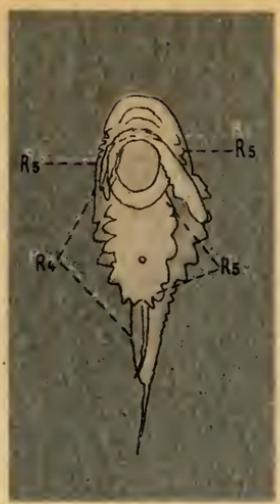


Fig. 19.

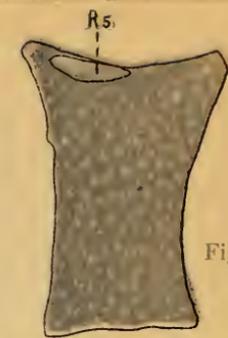


Fig. 21c.

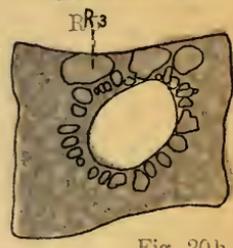


Fig. 20b.

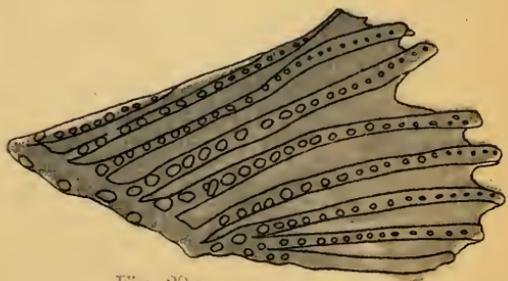


Fig. 20a.

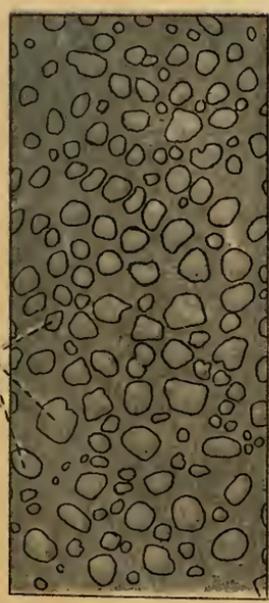


Fig. 21a



Fig. 21b.

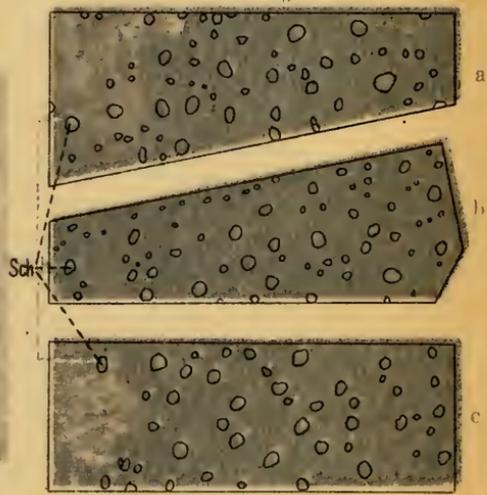


Fig. 22.

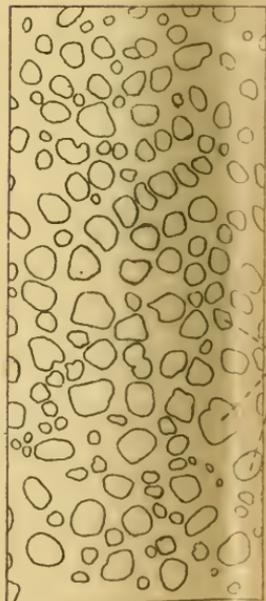
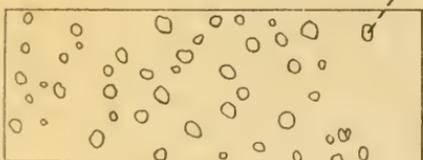
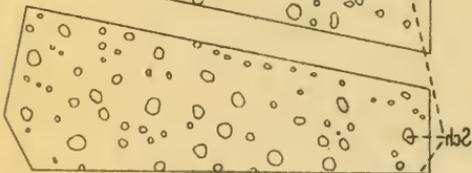
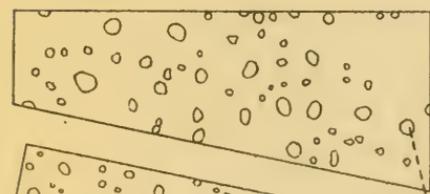
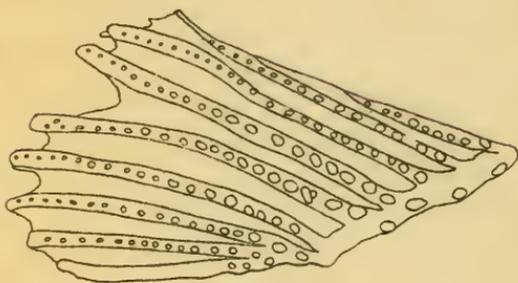
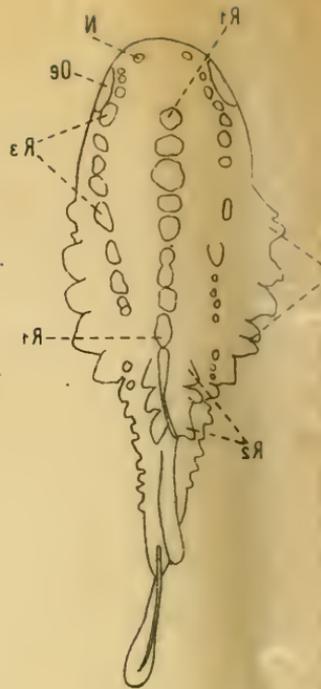
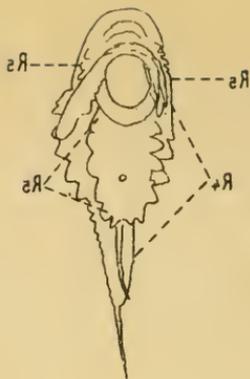
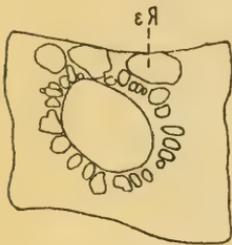




Fig. 18.



Fig. 19.



Fig. 20c.

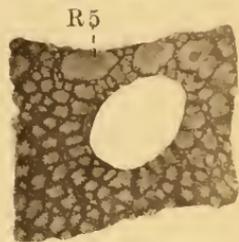


Fig. 20b.



Fig. 20a.



Fig. 21a.



Fig. 21b.

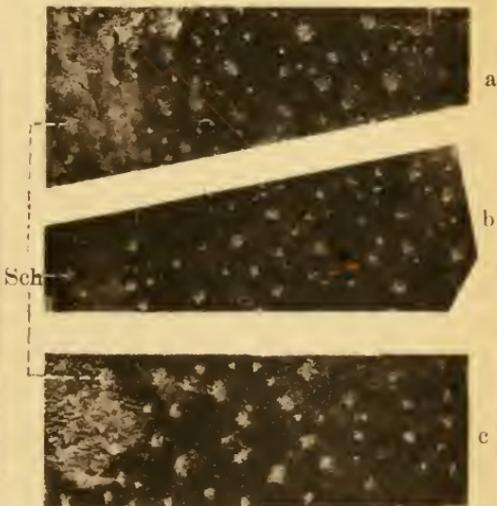


Fig. 22.



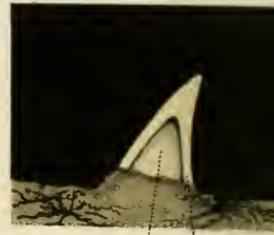




Fig. 23.



hs c<sub>1a</sub>  
Fig. 24.



hoe hs  
Fig. 25.



Fig. 28.

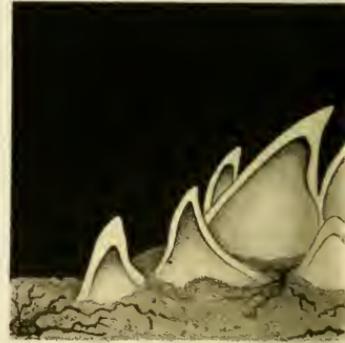


Fig. 30.

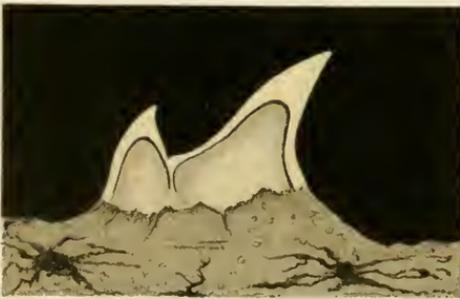


Fig. 29.

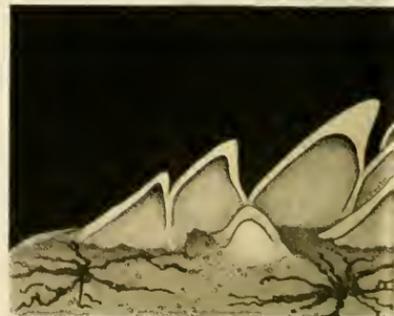


Fig. 31.



Fig. 26.



Fig. 27.



Fig. 30.



Fig. 31.





Fig. 23.



hs  
Fig. 24.



hoe  
hs  
Fig. 25.



Fig. 26.



Fig. 27.



Fig. 28.

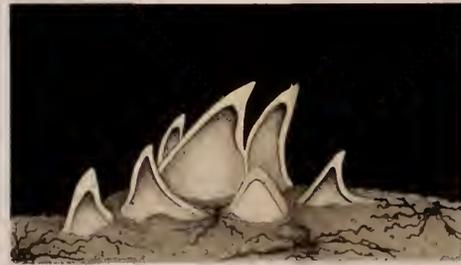


Fig. 32.



Fig. 30.

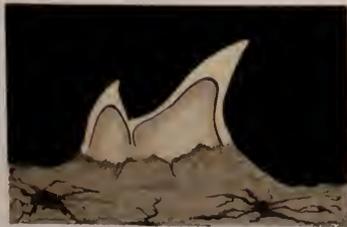


Fig. 29.



Fig. 33.



Fig. 31.





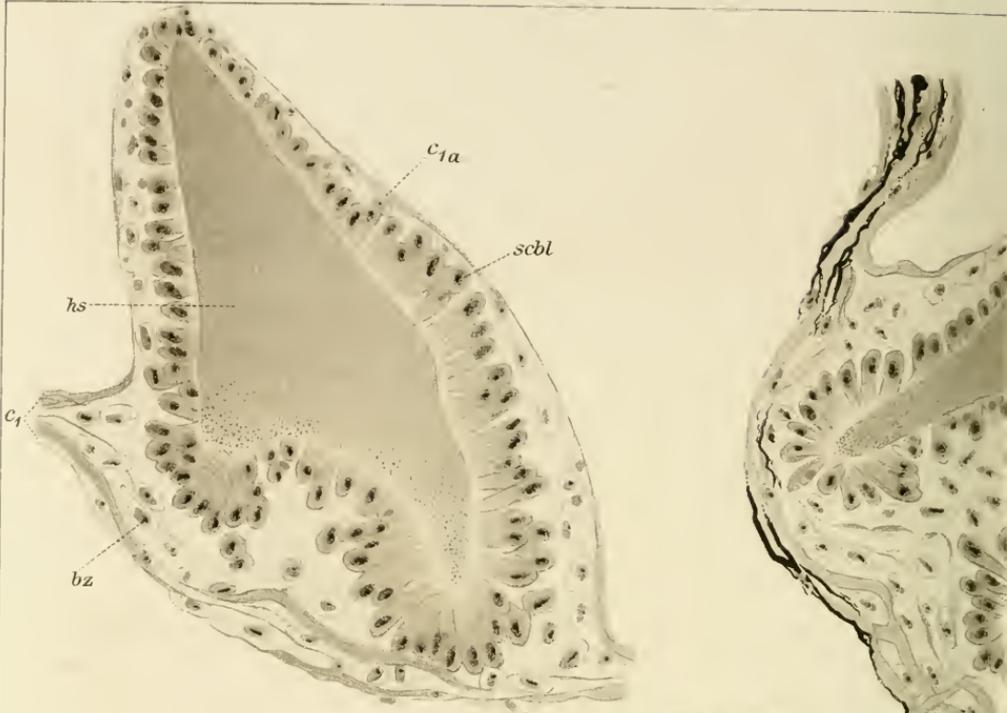


Fig. 39.

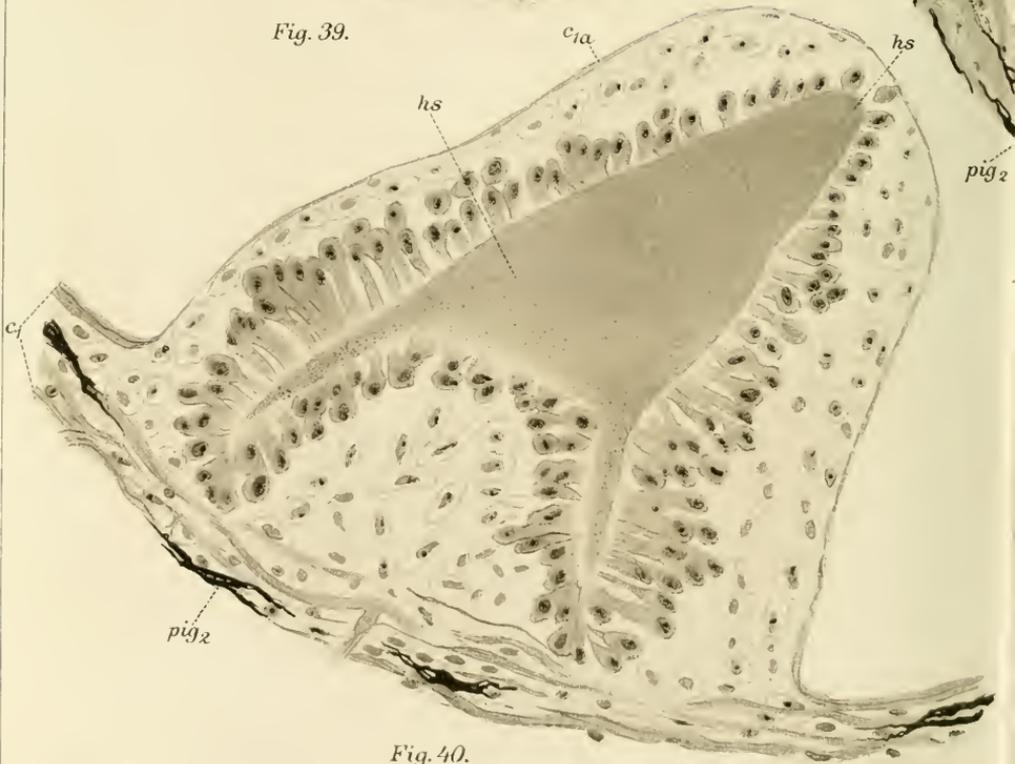


Fig. 40.

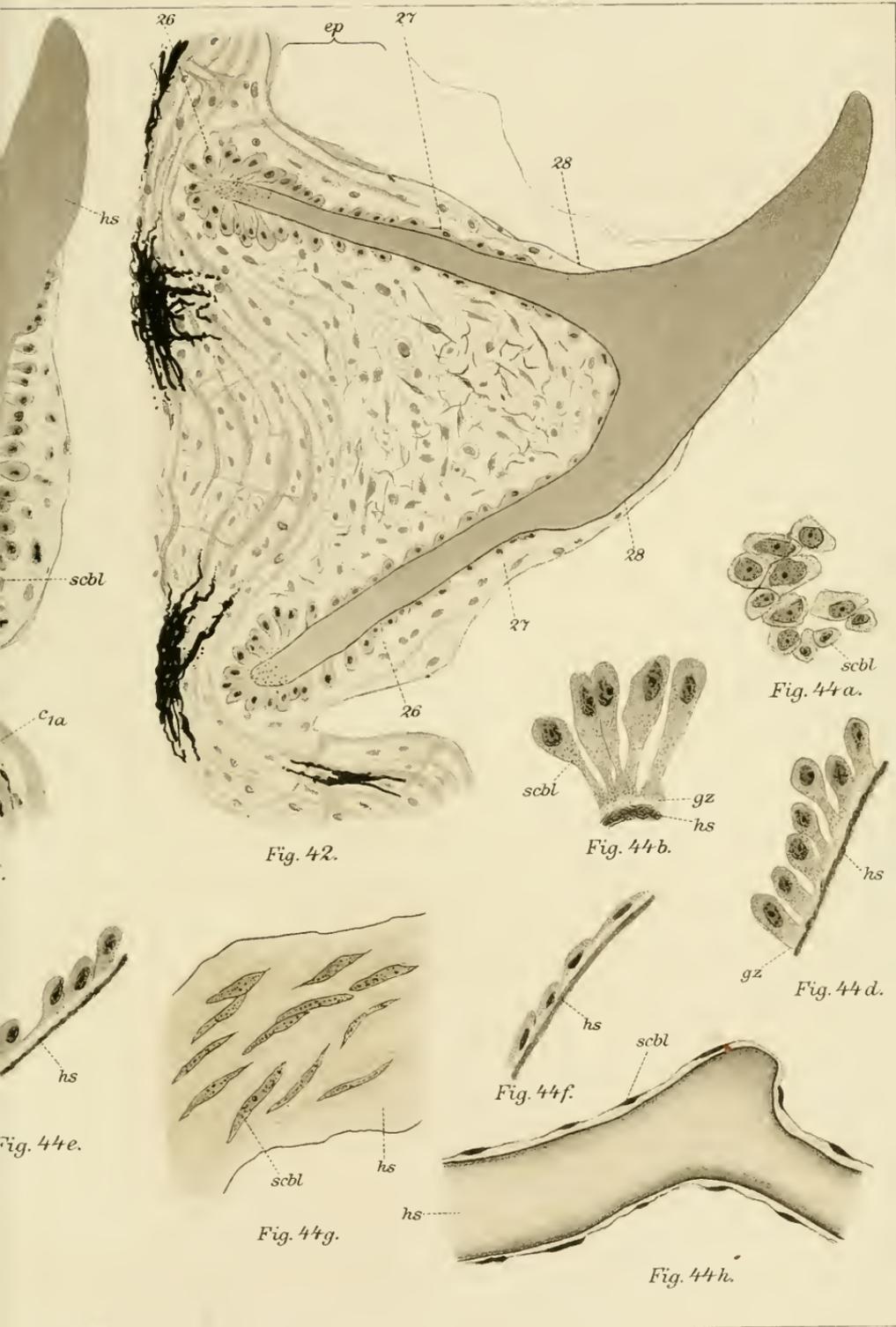


Fig. 42.

Fig. 44b.

Fig. 44a.

Fig. 44d.

Fig. 44e.

Fig. 44f.

Fig. 44g.

Fig. 44h.



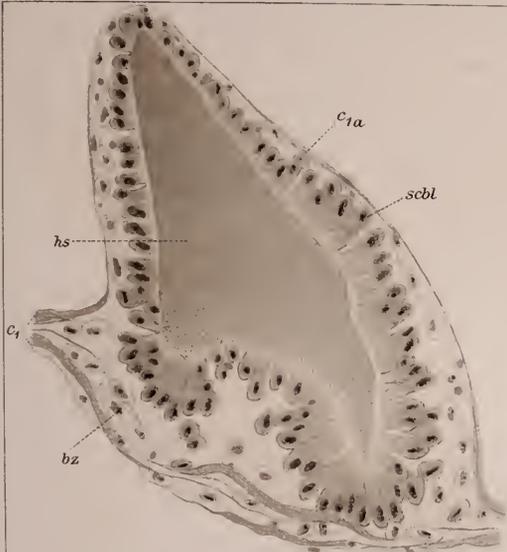


Fig. 39.



Fig. 41.



Fig. 42.

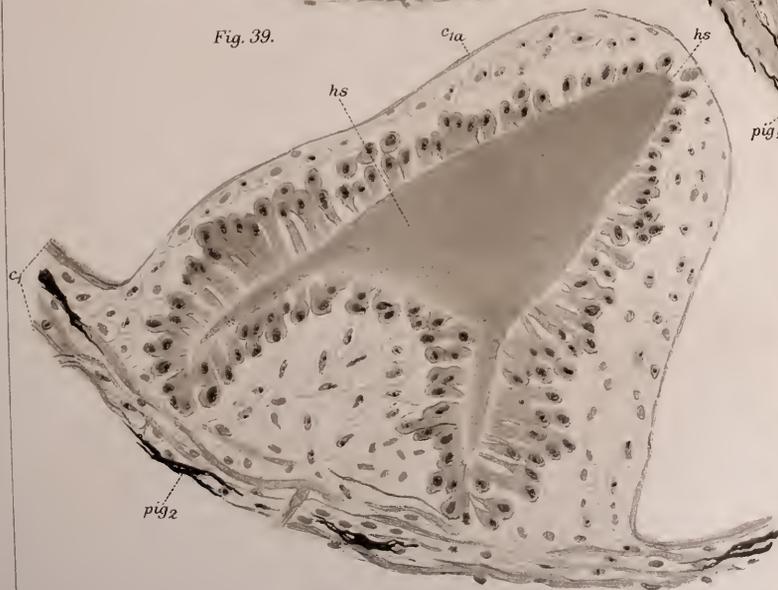


Fig. 40.



Fig. 44 a.

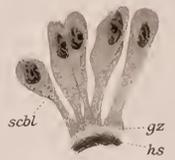


Fig. 44 b.



Fig. 44 d.

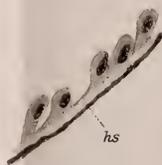


Fig. 44 e.

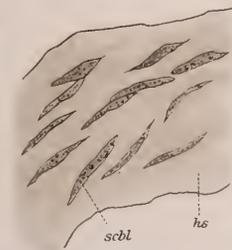


Fig. 44 g.

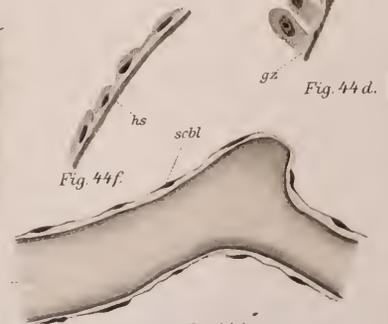


Fig. 44 f.



Fig. 44 h.





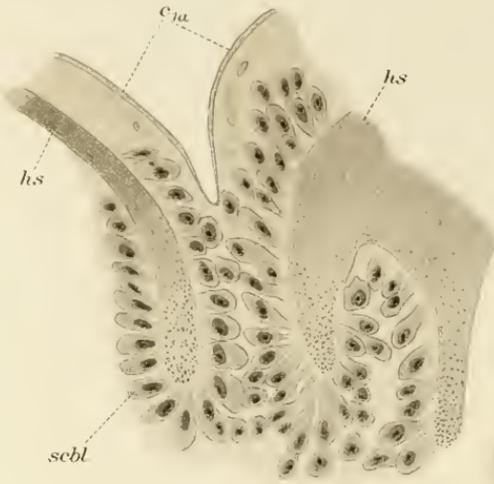


Fig. 46.

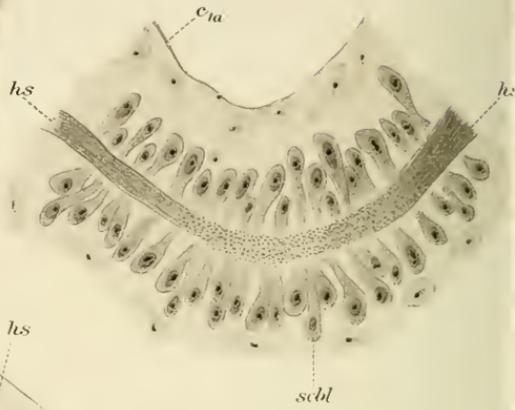


Fig. 48.

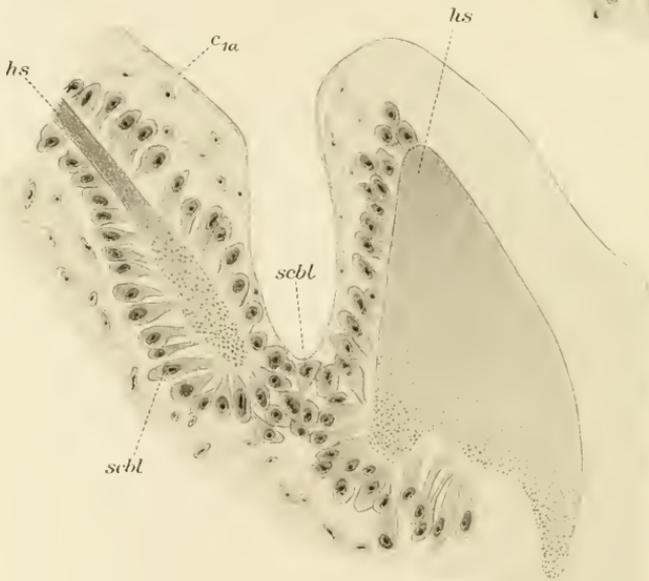


Fig. 47.





Fig. 50.

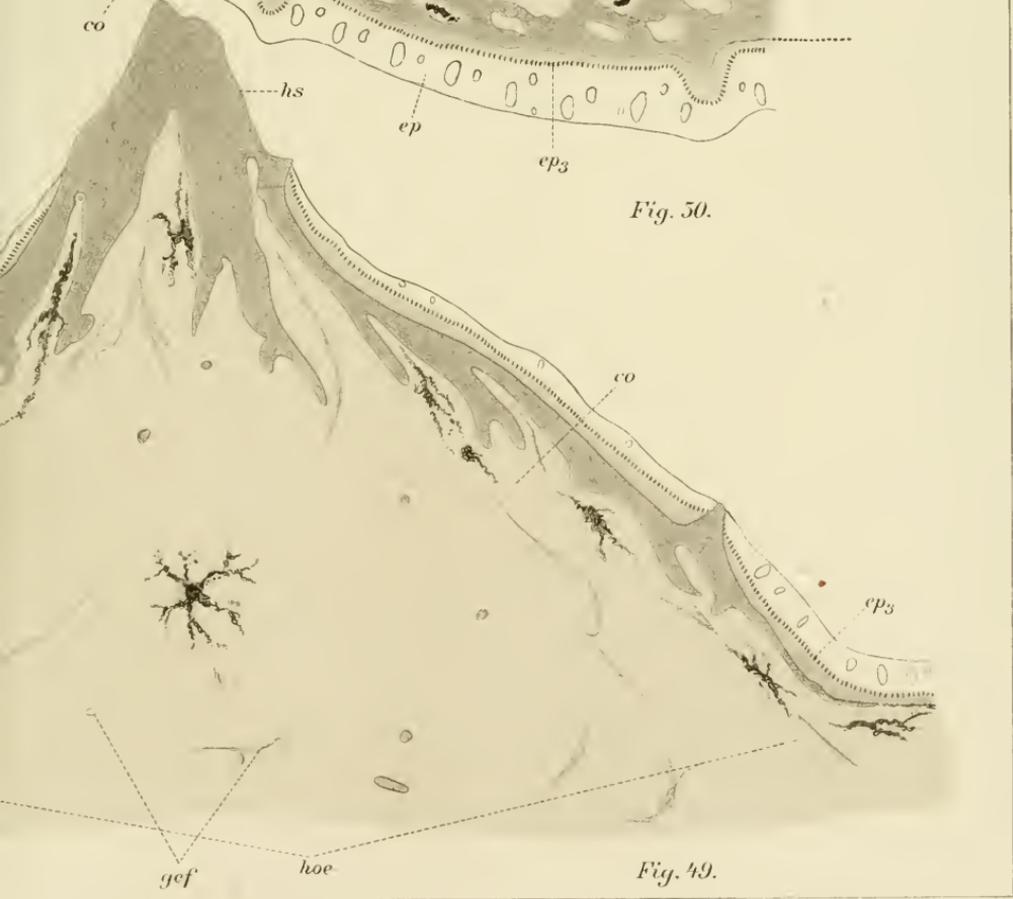


Fig. 49.









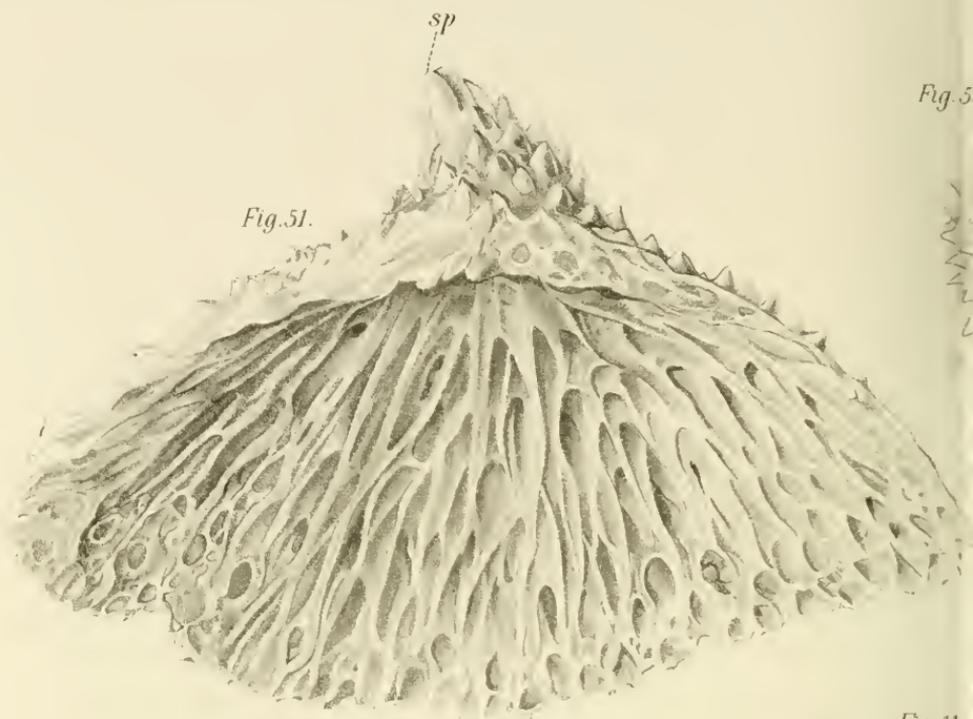


Fig. 51.

Fig. 5

Fig. 11.

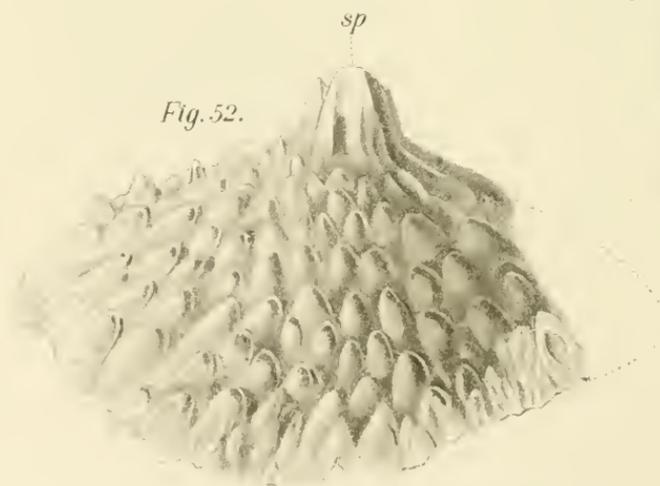


Fig. 52.

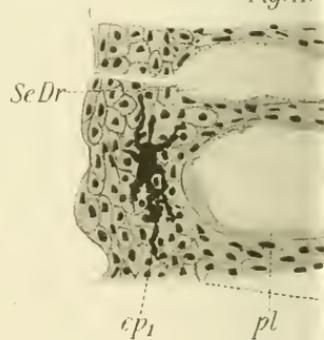


Fig. 4+c

Fig. 10.

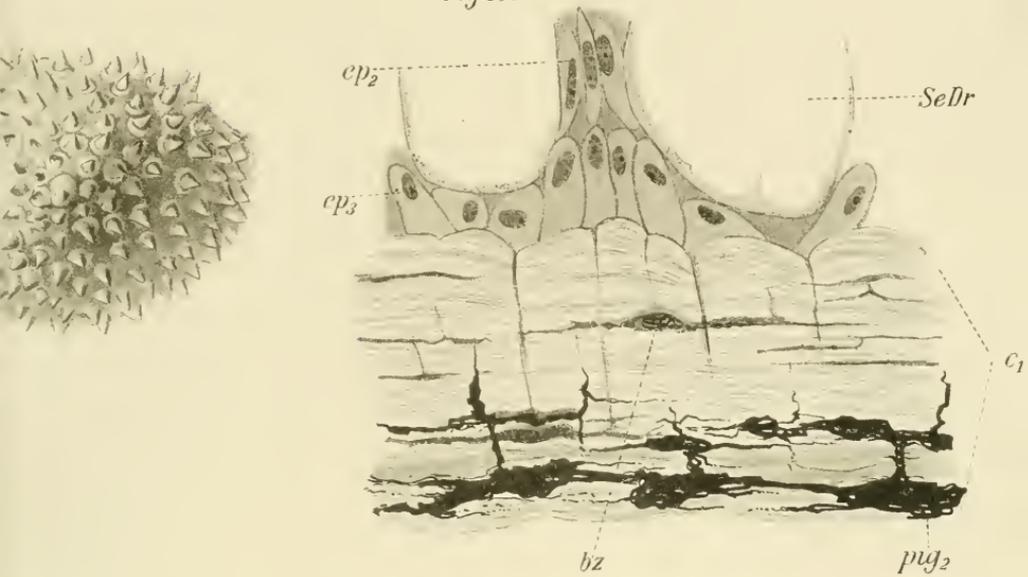
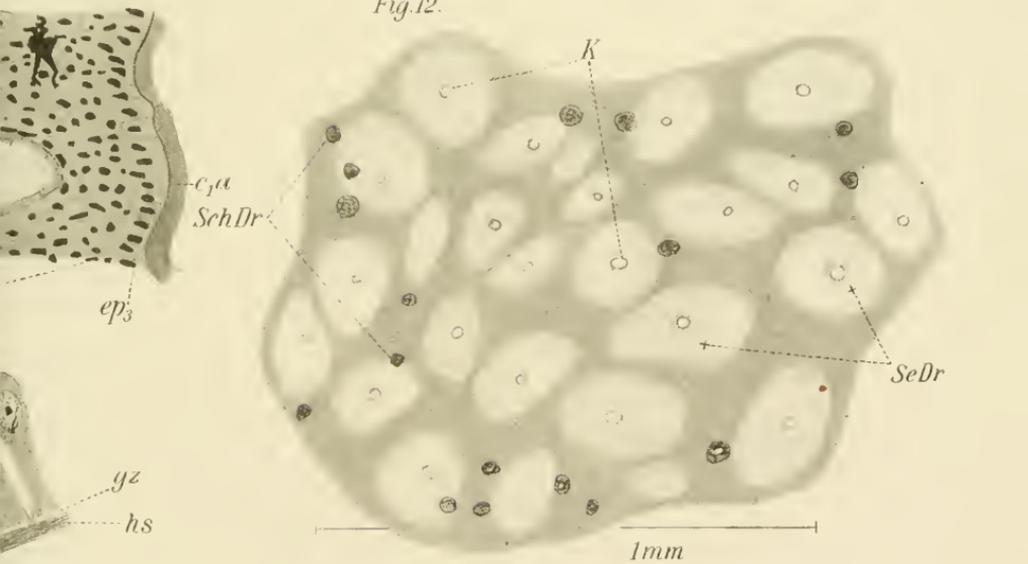


Fig. 12.





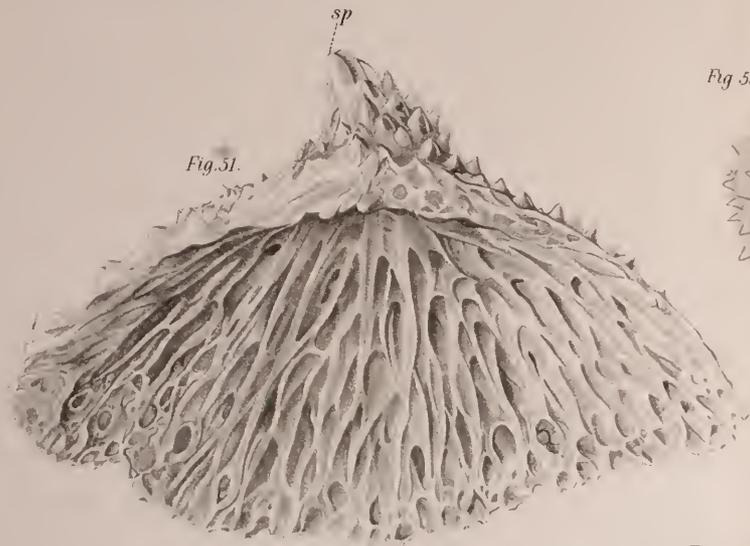


Fig. 53.

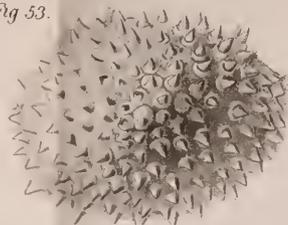


Fig. 10.

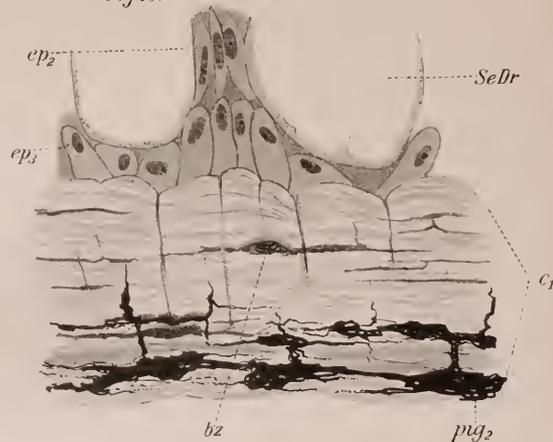


Fig. 11.

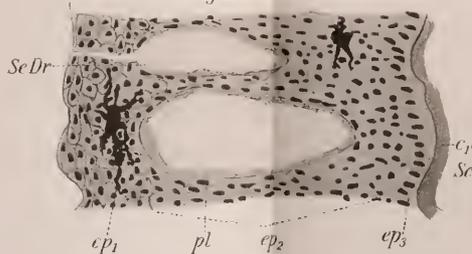


Fig. 12.

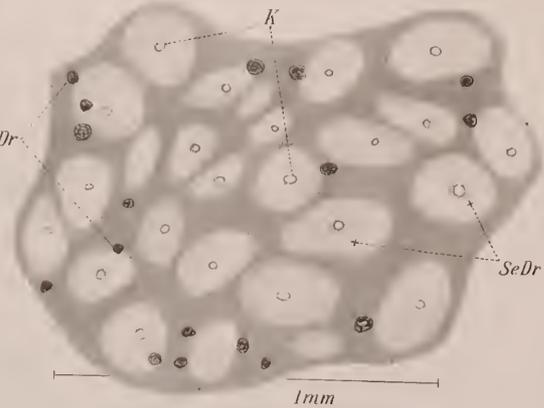


Fig. 52.

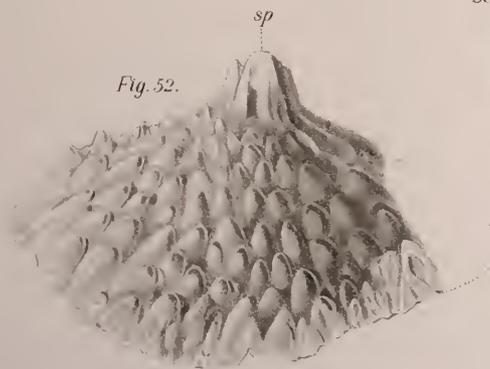


Fig. 44c.







Fig. 45.



Fig. 43b.



Fig. 54.

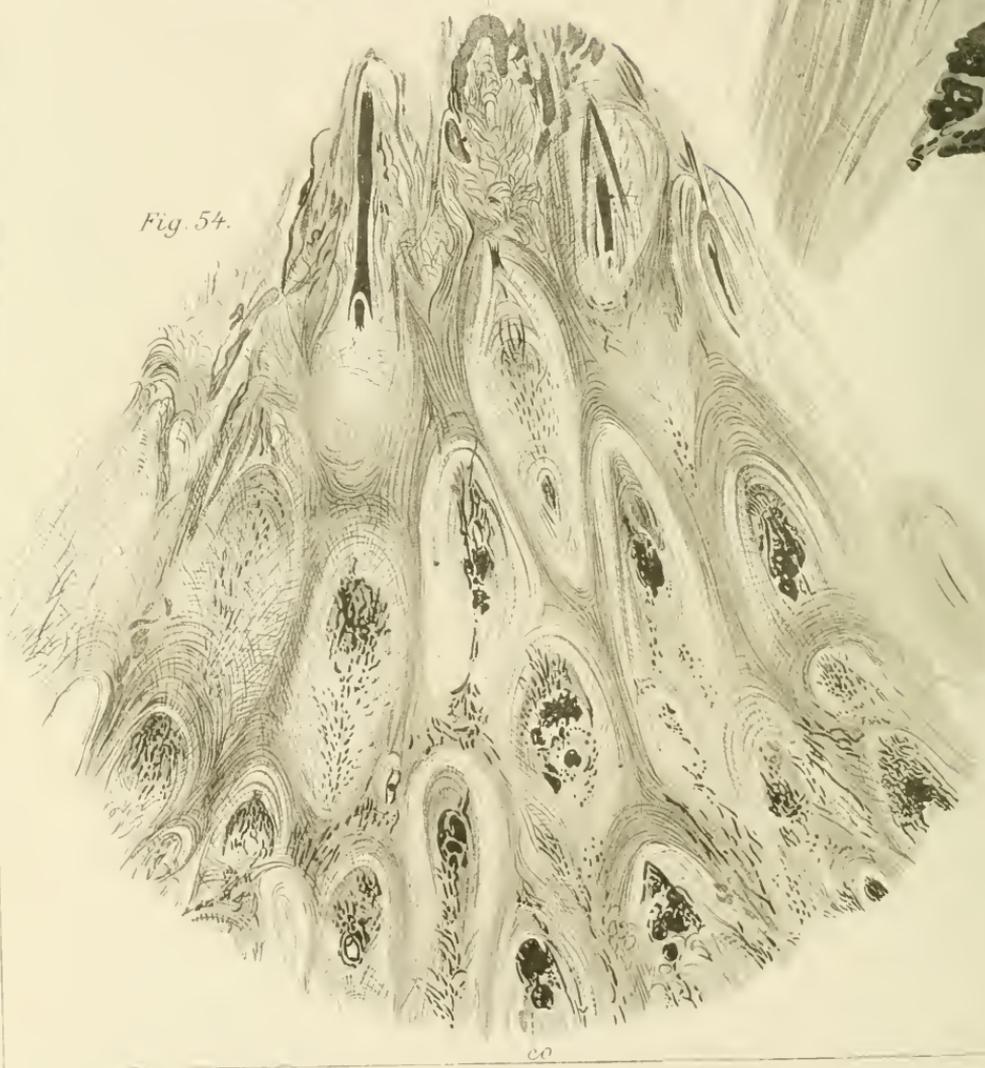


Fig. 55.

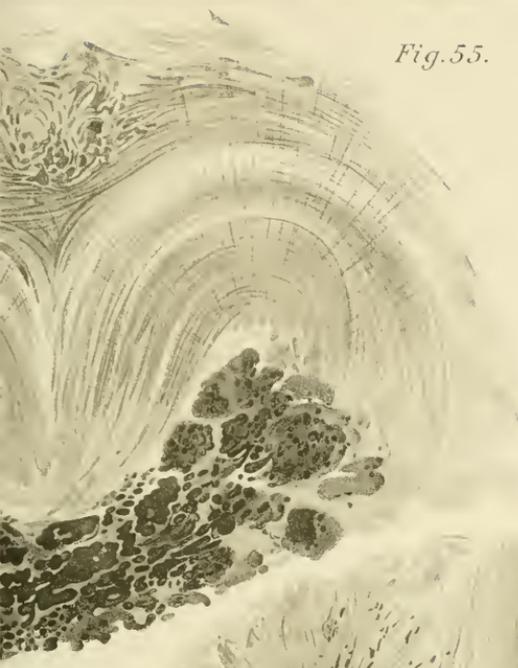


Fig. 43 a.

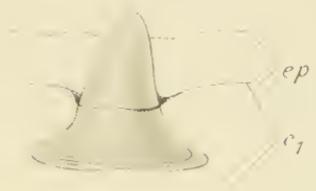


Fig. 56.





Fig. 45.

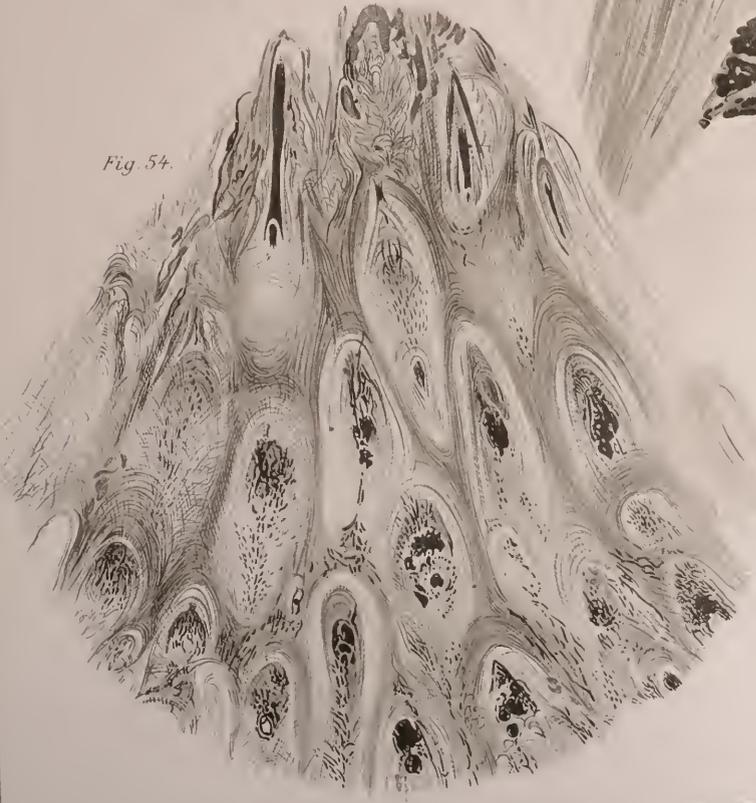


Fig. 43b.



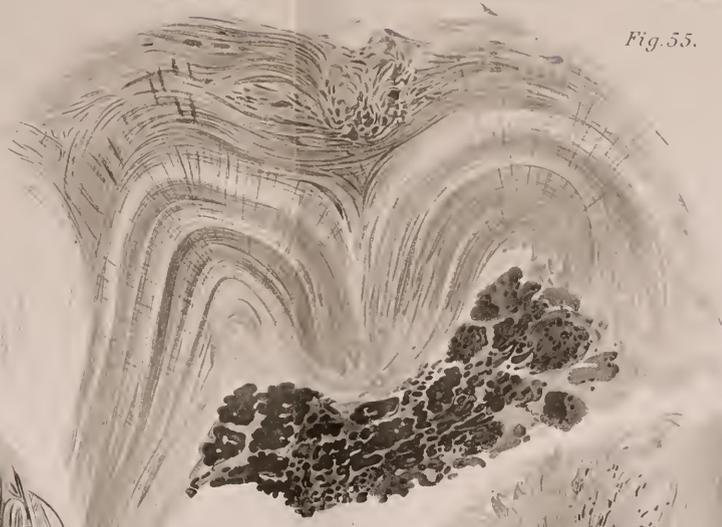
Sp

Fig. 54.



eo

Fig. 55.



eo

Fig. 43a.



Fig. 56.



eo