Über die Entwicklung der Haut des Karpfens.

Von

Freiherr Adolf von Grunelius, Jena.

Mit Tafel IX—XI und 16 Figuren im Text.

Einleitung.

Die Arbeiten über Entwicklung der Teleosteerschuppe, die ich zum vergleichenden Studium benutzte, sind die von Leydig, Baudelot, Klaatsch, Hofer, Ussow, Kasanzeff, Nussbaum, Hase. Die meisten Forscher sind übereinstimmend zur Auffassung gekommen, daß die Schuppe ein rein mesodermales Gebilde ist. Klaatsch (1890) hat für die die Schuppensubstanz bildenden Zellen den Ausdruck Skleroblasten in die Literatur eingeführt. Über die Herkunft dieser Skleroblasten, sowie über deren Beteiligung an der Bildung der Schuppenschichten, ebenso über die Schuppentasche, liegen verschiedene Auffassungen vor.

Während Baudelot und Leydig die Entstehung der Schuppen durch Verschmelzung von Kalkkörperchen zu erklären glaubten und noch keinerlei Zellbeteiligung wahrnehmen konnten, haben die neueren Autoren die ersten Entwicklungsstadien der Teleosteerschuppe analog der Placoidschuppe als einen im Mesoderm liegenden Schuppenkeim erkannt. Letzterer wird gebildet aus einer in die lockere Coriumschicht eintretenden Zellanhäufung. Diese Papille erhebt sich hügelartig, die Epidermis über sich aufwölbend, deren basale Zellen, ähnlich wie bei Selachiern sich stark vergrößern und kubische Form annehmen. Im weiteren Verlauf scheiden die Zellen dieser Papille, welche als Skleroblasten bezeichnet werden, die Grundsubstanz der Schuppe zwischen sich aus.

Im Vergleich mit dieser Auffassung, möchte ich einleitend auf die Arbeiten derjenigen Autoren hinweisen, nach denen bei der Bildung des Schuppenkeims auch das Ektoderm beteiligt ist. Im speziellen Teil meiner Arbeit will ich dann die Einzelheiten näher besprechen und in einem besonderen Abschnitt jene Erscheinungen schildern, die mir im Laufe der Arbeit begegnet

sind und aus denen ich eine ektodermale Beteiligung für möglich hätte halten können.

Klaatsch (1890) hatte in seiner umfassenden Arbeit die Schuppenanlage in mesodermalem Sinne beschrieben. Er vergleicht die Bildung der Schuppe der Forelle mit der bei Selachiern, und fand, daß bei Forelle die Beteiligung der Epidermis fehlt, und der bindegewebige Schuppenkeim, der unmittelbar unter der Epidermis liegt, dem der Selachiern gleicht. Im Gegensatz hierzu stehen seine beiden späteren Arbeiten von 1894 und 1895. Erstere „über die Herkunft der Skleroblasten", die andere „über die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm". Die Skleroblasten sind nach seiner Beobachtung Epidermiszellen, welche aus und durch die basale Zellreihe in das Bindegewebe hinuntersinken. Bei der zweiten Arbeit zeigte er ebenso die Herkunft der Skleroblasten aus dem Ektoderm. Hier tritt jedoch eine „intraepitheliale Differenzierung der tiefen Ektodermzellen" im Zusammenhang mit Hautsinnesknospen auf. Diese different gewordene Zellgruppe wird durch eine „neue Grenze oder intraepitheliale Grenze" aus der übrigen Epidermis ausgeschieden und durch ihre Zellen, — die Skleroblasten —, die Hartsubstanz gebildet.

Klaatsch nimmt an, daß bei dieser Bildung nervöse Elemente der Sinnesknospe beteiligt sind und spricht deshalb von „Neuroskleralanlagen". Außer diesen Arbeiten nenne ich noch die Beschreibung von Kasanzeff (1906). Kasanzeff fand, daß eine basale Schicht von Zellen in der Epidermis durch einen Spalt von der darüber gelegenen getrennt wird, dann Bindegewebe in diesen Spalt einwächst, und sie so aus dem Zusammenhang mit der Epidermis löst. Dieser dann im Bindegewebe liegende Zellkomplex bildet den Ausgangspunkt für die Schuppenpapille.

Krauss (1906) hat bei Lacerta agilis das Überwandern von Zellen aus der Epidermis nach der Cutis beobachtet und mehrere Stadien in Bildern dargestellt. Ich fand hierzu bei Cyprinus auch ein korrespondierendes Bild (Textfig. 15), welches ich mit dem von Krauss vergleichend anführe (p. 141). Die genannten Untersuchungen wurden mit Ausnahme von Sygnathus, Cobitis taenia und Cyclopterus an der Forelle ausgeführt [1]). Es war von

1) Kasanzeff (1906), Über die Entstehung des Hautpanzers bei Sygnathus acus. — Ussow (1897), Die Entwicklung der Cycloidschuppe der Teleosteer. — Hase (1911), Studien über das Integument von Cyclopterus lumpus.

Interesse zu prüfen, ob auch andere Teleosteer die gleiche Entwicklung der Schuppe zeigen und inwieweit diese von den bei der Forelle gefundenen Resultaten abweichen.

Zur Bearbeitung war im vorliegenden Falle Cyprinus gewählt. Besonders auch wollte ich prüfen, ob die Entwicklung der Spiegelkarpfenschuppe von der des gewöhnlichen Schuppenkarpfens verschieden sei.

Die abnorm vergrößerten einzelnen Schuppen des Spiegelkarpfens ließen eine besondere Entstehungsweise und in den nackten Stellen der Haut rudimentäre Anlagen vermuten.

Im allgemeinen sollen die Resultate der eingangs genannten Forscher an Cyprinus nachgeprüft und die Frage der ektodermalen Beteiligung untersucht werden.

Zugleich mit dem Studium der Schuppengenese konnte die Entwicklung der Epidermis, ihre Struktur und Zellverhältnisse, sowie die des Coriums verfolgt werden.

I. Material.

Um systematisch die Entwicklung der Haut und des darin befindlichen Schuppenkeims zu untersuchen, war es erwünscht, eine lückenlose Serie von Brutfischen zur Bearbeitung zu haben. Herr Professor Schiemenz hatte die Liebenswürdigkeit, mir für meine Zwecke passendes Material zu versprechen. Er wollte zu diesem Zweck in kleinen Laichteichen der Station Friedrichshagen am Müggelsee Spiegelkarpfen laichen lassen. Es sollten dann im Abstand von 2—3 Tagen jeweils eine Anzahl Brutfischchen fixiert und konserviert werden. Leider mißglückte der Versuch durch Erkrankung der dort eingesetzten Elternfische.

Aus meinem eigenen Karpfenteich hatte ich schon im Sommer 1910 eine Reihe von Karpfenbrutfischen der unterfränkischen Rasse konservieren lassen, die sich aber nachträglich als schon zu weit fortgeschritten in der Entwicklung zeigten, so daß ich auch dieses Material für erste Stadien nicht gebrauchen konnte. Nach diesen beiden Mißerfolgen schien es fast aussichtslos, noch im Sommer 1911 passendes Material zu erhalten, als mir Herr Kreiswanderlehrer für Fischerei, Rauch in Bayreuth, die Adresse des Herrn Fischzüchters Mayer in Nabburg in der Oberpfalz mitteilte und selbst so freundlich war, ihn zu bitten, mich mit Material zu versehen. Aus der Dubisch-Teichwirtschaft in Nabburg gelang es, eine große Serie von Brutfischen zu fixieren,

wofür ich nochmals meinen besten Dank ausspreche. Allerdings waren auch diese Fische für die Untersuchungen nicht sehr geeignet, da die oberfränkische Karpfenrasse nur sehr wenig beschuppt ist und nur an der Rücken- und Bauchlinie in der Regel Schuppen zeigt. Von der typischen Spiegelkarpfenrasse sandte mir die Herzogliche Station in Trachenberg i. Schl. Brutfische verschiedenen Alters, ebenso Herr Ludwig in Jannowitz und schließlich bekam ich durch freundliches Entgegenkommen des Herrn von Lippe in Cunersdorf i. Schl. mehrere Stadien von Jungbrut des Schuppenkarpfens.

II. Methoden.

Als Fixierungsmittel wurden verwendet Formol (1 : 9), Sublimat, Sublimateisessig mit gutem Erfolg. Dagegen waren in Alkohol abs. fixierte Fische zu Untersuchungen der Haut ganz untauglich, da die Epidermis durch die stark wasserentziehende Wirkung des Alkohols vollständig zusammenschrumpft und in Schnitten keine Struktur mehr erkennen läßt. Die besten Bilder erhielt ich aus dem Material, welches mit Sublimateisessig fixiert, in der bekannten Weise mit Jod behandelt und in 80 %igem Alkohol konserviert war. Zur Untersuchung von Haut mit vorgeschrittener Schuppenbildung wurde mit Orths Gemisch[1]) entkalkt (bis zu 3 Wochen). Letzteres war notwendig bei Fischen im Alter über 4 Wochen und einer Größe von über 20 mm Die jüngsten Stadien, die ich bearbeitete, waren 10 Tage alt und 8 mm lang. Die Schuppenkeimanlagen fand ich im Alter von 3—4 Wochen und in einer Größe von 25—30 mm. Als Färbemittel verwendete ich in der Hauptsache Delafiel-Hämatoxylin und Eosin und erhielt hiermit regelmäßig gute Bilder. Ebenso mit Hämalaun. Außerdem wurde gefärbt mit Eisenhämatoxylin in Verbindung mit Lichtgrün uud Eosin, mit Ammoniumrubin-Picrat, mit Alaunkarmin und Picrokarmin. Mit Muccikarmin wurden Versuche von Schleimfärbung gemacht, die jedoch den gewünschten Erfolg nicht brachten. Die jüngsten Stadien der Fische konnten ganz geschnitten werden, während von 3—4 Wochen alten die Haut abgelöst werden mußte. Als Durchgangsmedien wurde Xylol und Benzol verwandt, als Einschluß Kanadabalsam.

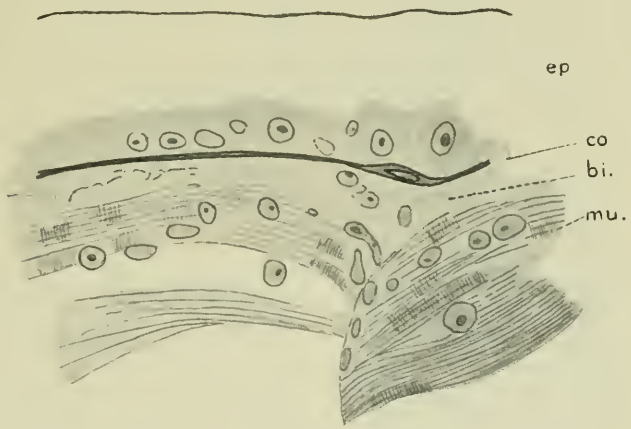
---

1) Orths Gemisch: 3—4 ccm HNO_3, 70 Alk. abs. 30 aqua. dest., 0,25 NaCl.

III. Epidermis.

Bei Brutfischen im Alter von 10 Tagen und einer Größe von 8 mm zeigt der Querschnitt (Taf. IX, Fig. 1 u. 2) die Epidermis in jugendlichem Stadium. Wenige plasmareiche Zellen liegen zerstreut in der Oberhaut, an deren Innenseite schon reichlich Pigment gelagert ist. Schon hier finden wir wohlausgebildete Sinnesknospen (Taf. IX, Fig. 1) in der Gegend der Seitenlinie. Schleimzellen fehlen noch. Corium ist noch nicht vorhanden und die Muskulatur liegt ohne sichtbare Abgrenzung der Epidermis an. Nach weiteren 10 Tagen, also bei 20 Tage alten Fischen, hat die Epidermis an Dicke zugenommen und ist kernreicher geworden. Eine Abgrenzung nach innen durch eine basale Membran ist noch nicht bemerkbar, dagegen erscheinen die ersten Coriumanlagen als wellige Linien der Epidermis unmittelbar anliegend (Taf. IX, Fig. 3 u. 4).

Nussbaum und Hase haben ebenso die erste Coriumschicht als homogene Lamelle ohne Struktur und Zellen beobachtet. Im



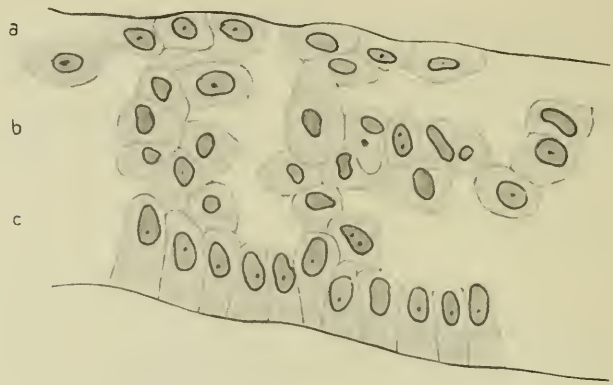
Textfig. 1.

Längsschnitt (Textfig. 1) tritt sie besser in die Erscheinung als im Querschnitt.

Die Dickenzunahme der Epidermis schreitet mit dem Wachstum des Individuums fort. Die Lage der Zellkerne ist zunächst meist parallel der Körperoberfläche (Taf. IX, Fig. 4) und zeigte keine Differenzierung in verschiedene Schichten, während sich später (Textfig. 2) eine äußere Zellage mit meist wagrecht

liegenden (*a*), eine mittlere (*b*) mit mehr aufrecht stehenden, und eine unterste (*c*) mit stark ausgeprägten Basalzellen unterscheiden läßt.

Diese basale Zellschicht, die Hase 1907 auch bei Forellen von 4 cm Länge fand, während er sie 1911 bei Cyclopterus schon in ganz frühen Stadien von 5—7 mm Länge beschreiben konnte, entwickelt sich beim Karpfen erst ähnlich wie bei der Forelle, wenn das Corium schon eine bestimmte Dicke gewonnen hat. Ebenso erscheint sie in einem Stadium der Entwicklung, in welchem sie sonst noch nicht hervortritt, dort wo Schuppenkeimanlagen sich aus der Unterhaut gegen die Epidermis anlegen. Ich vermute, daß die Ausbildung der basalen Zellschicht



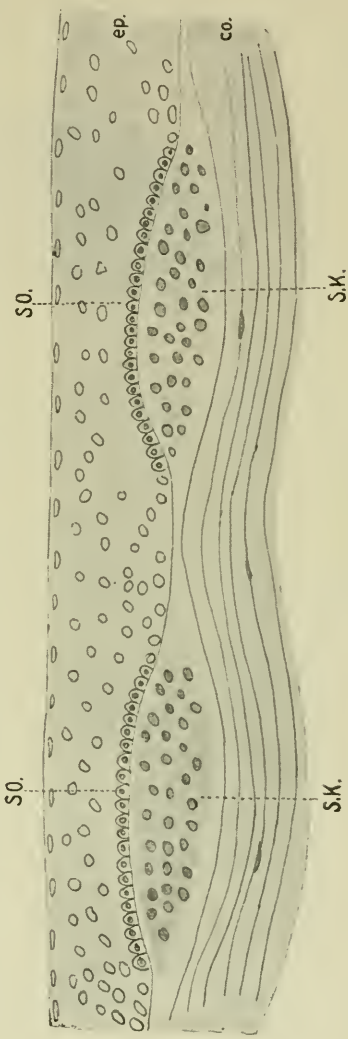
Textfig. 2.

hervorgerufen wird durch eine Wechselwirkung zwischen Corium und Epidermis, die einzutreten scheint, wenn das Corium eine entsprechende Mächtigkeit angenommen hat.

Diese starke Differenzierung der untersten Epidermiszellen zur typischen basalen Zellschicht hängt vielleicht auch mit folgender Erscheinung zusammen. Das Dickenwachstum der Epidermis wird dadurch herbeigeführt, daß die unterste Zellschicht, die wir als Matrix auffassen, immer neue Zellen durch Teilung bildet. Diese wandern nach außen und werden schließlich abgestoßen. Da also in der Matrix lebhafte Teilung vor sich geht, ist es möglich, daß dort eine stärkere Ernährung der Matrixzellen notwendig wird und sie dadurch auch eine besondere Form annehmen. Die Teilungszone in den Zellen mit dem Kern liegt distal, während proximal die starke Plasmaschicht die Ernährungs-

zone darstellt. Ebenso veranlaßt die Schuppenkeimanlage das Erscheinen von basalen stark ausgeprägten Zellen in der Epidermis. Diese verschwinden jedoch nach kurzer Zeit wieder, so daß ich sie mit den ersteren nicht für identisch halte, sondern in ihnen ein rudimentäres Schmelzorgan zu erkennen glaube (Textfig. 3, schem. Darst.).

So sind denn die Basalzellreihen in der Entwicklungszeit der Schuppenanlagen im allgemeinen noch selten zu sehen. Fast immer erscheinen sie zunächst über den Schuppenkeimhaufen, fehlen aber auch häufig, wie es aus meinen Abbildungen hervorgeht. Die Zellen stehen in einer Reihe, sich gegeneinander abplattend. Der Kern ist distal gelagert und meist größer als die übrigen Epidermiszellkerne. Nach dem Corium zu liegt eine Plasmaschicht, die im Zusammenhang der fortlaufend nebeneinander gereihten Zellen die basale Membran darstellt. Diese ist also rein epidermoidal und hat mit dem Corium nichts zu tun (Textfig. 4). Nussbaum sagt 1907, p. 308: „Nach meinen Untersuchungen gibt es eigentlich keine solche Basalmembran. Dieselbe stellt lediglich eine Ektoplasmaschicht der basalen Epidermiszellen dar.“



Textfig. 3.

IV. Das Corium.

Die Coriumentwicklung beginnt zuerst in der Gegend der Seitenlinie und setzt sich von da aus nach der Rückenseite fort. Bei demselben Individuum wie Taf. IX, Fig. 3 und 4 sehen wir daher auch an der Seite schon mehrere wirrverzweigte Corium-

stränge. Darunter lockeres Unterhautbindegewebe. Darüber wieder, ohne irgend welche Grenzlinie vom Corium getrennt, die Epi-

Textfig 4.

dermis mit lockerem, ganz unregelmäßigem Zellverband (Taf. IX, Fig. 5; Taf. X, Fig. 6). Bei Betrachtung der Bilder (5 und 6) hatte ich zuerst den Eindruck, als ob hier die Epidermis sich an der Coriumbildung beteiligte. Die großen, runden Zellkerne, die von den Coriumfasern gleichsam umflossen werden, scheinen zur Oberhaut zu gehören. Nichts trennt sie von ihr. Sie sind bloß viel größer als die anderen Kerne der Epidermis. Daß durch schräge Schnittrichtung falsche Bilder entstanden sind, halte ich für ausgeschlossen, da ich auf vielen Schnitten durch verschiedene Fische und Hautstücke der drei mir vorliegenden Karpfenrassen gleiche und ähnliche Bilder erhielt. Tatsächlich fand ich auch in der Literatur (Klaatsch 1894) einen Hinweis auf die Arbeiten von Goronowitsch (1892/93), der von Mesodermproliferation aus dem Ektoderm spricht. „Die Mesenchym bildende Tätigkeit des Ektoderms an verschiedenen Regionen des Kopfes zeigt uns, daß die Entstehung der Cutis vom Ektoderm aus möglich ist.“

In diesem Sinne würden demnach meine Bilder als Beitrag für die Theorie Goronowitschs aufgefaßt werden können.

Niels Rosén (1910) bestreitet in seiner Arbeit die Möglichkeit der Proliferationen, während Klaatsch sich dafür ausspricht, da er ja die Herkunft der Skleroblasten vom Ektoderm beweisen will. Hierbei will ich auf die Arbeiten Retterers (1904) hinweisen, indem ich anführe, was Krauss (1906) darüber berichtet. „Retterer bricht mit der bisher allgemein gültig gewesenen Anschauung von der Entstehung der Haut aus zwei Keimblättern. Nach Retterer entsteht und erneuert sich die

ganze Haut aus der mittleren und unteren Zellreihe der Schleimschicht. Dieselben stellen ebenso wie für die Oberhaut, so auch für die Cutis und das Unterhautbindegewebe die eigentliche erzeugende Keimschicht dar. Diese Zellagen vermehren sich nicht nur, um die Oberhautzellen zu ersetzen, welche durch Abschuppung verloren gehen, sondern auch um Zellprodukte zu erzeugen, welche sich in Bindegewebe umwandeln und welche die neuen Lagen des Coriums darstellen: die ganze Haut, Epidermis und Cutis ist nach Retterer das Produkt der Malpighischen Zellen." Um den Vorgang der Coriumbildung nach der bisher bestehenden Auffassung in der Entwicklungsgeschichte deuten zu können, habe ich folgende Erklärung: die innerste, dem Unterhautbindegewebe anliegende Schicht von Fasern ist die älteste. Sie hat sich schon mehr in die Länge gestreckt, und die Kerne ihrer Zellen nehmen bereits zum Teil die spitzige, längliche Form der typischen Zellen des ausgebildeten Coriums an. Nach der Epidermis zu sehen wir in Bildung begriffene Coriumfasern, eine Reihe ganz großer runder Zellkerne umfließend. Diese Zellen halte ich für die Coriumbildner, die, von innen kommend, die erste Coriumschicht durchwandern und neue Bindegewebsschichten ausscheiden.

Die ersten Anlagen des Coriums konnte Hase (1907) nicht beobachten, weil die von ihm geschnittene Haut von Salmo fario, Leuciscus und Cyprinus schon von größeren Fischen ($2\,^1/_2$, $3\,^1/_2$ und 5 cm) stammte. Dagegen hat er (1911) Cyclopterus (5 mm lang) untersucht, also kurz nach dem Ausschlüpfen und dort schon Corium gefunden in einem Größenstadium, in welchem Cyprinus noch gar keine Anlage davon zeigt. Bei Cyclopterus erfolgt, wie Hase daraus folgert, die erste Anlage schon vor dem Ausschlüpfen. Bei Cyprinus beginnt die Coriumbildung, wie wir schon gesehen haben, erst mit ca. 20 Tagen. Hase (1911) nennt diese erste Coriumanlage, die er als struktur- und zellenlose Schicht fand, Membrana terminans im Anschluß an Merkel (1909). Merkel führt den Ausdruck ein statt Basalmembran, welch letzteren Nussbaum, Hofer, Klaatsch, Hase (1907) und andere für eine den Basalepidermiszellen nach innen anliegende strukturlose Schicht gebrauchten.

Schuberg (1908) sagt, der Begriff Basalmembran sei unklar und Merkel klagt ebenso über die Verwirrung der Ansichten, die hierüber bestehen. Dadurch, daß er für Basalmembran, Membrana terminans sagt, schafft er aber die Unklarheit nicht aus der Welt.

Beide Begriffe müssen streng auseinander gehalten werden.

Die Bezeichnung Basalmembran läßt sich anwenden für die struktur- und zellenlose Schicht, die auch nach meiner Ansicht zu den basalen Zellen der Epidermis gehört, wie sie Nussbaum, Kulczycki, Hofer, Klaatsch, Hase, Kasanzeff bei Forelle, Amphioxus, Tinca, Leuciscus, Perca und Cyprinus gefunden und beschrieben haben. Bei Cyprinus finde ich sie ebenfalls und bespreche sie im Anschluß an die Epidermis. Man könnte sie natürlich auch Membrana terminans nennen, um damit anzudeuten, daß eine sichtbare Grenze gegen das Corium gebildet wird. Dahingegen darf man nicht einmal die der Epidermis zugehörige basale Schicht Membrana terminans nennen und zugleich den Ausdruck für die erste Coriumschicht gebrauchen. Für letztere paßt der Ausdruck überhaupt schlecht, weil hier viel weniger von einer Grenzschicht gesprochen werden kann, als bei der obengenannten Epidermisschicht. Ich unterscheide also zwei histologisch verschiedene Gebilde: die Basalmembran als epidermoidales Element und die erste strukturlose Schicht der Cutis.

Hase hat 1911 sich auch in diesem Sinne geäußert, indem er sagt: „Merkels Membrana terminans darf also nur solange angewendet werden, als der lammellöse, kreuzstreifige Zerfall der Membran noch nicht eingetreten ist, was, wie ich bereits betonte, nur im Embryonalleben und in den frühesten Jugendstadien der Fall ist.“

In seiner Dissertation bespricht Hase (1907) ferner eine innere und äußere Grenzschicht der Cutis, wie sie auch Klaatsch und Ussow gefunden haben, wiederruft dies aber 1911, wie folgt: „Ich möchte auch die von mir vorgeschlagene Bezeichnung äußere (und entsprechend innere) Grenzschicht tilgen, da sich gezeigt hat nach erneuter Prüfung, daß diese Coriumzellen gar keine „Grenze“ im eigentlichen Sinne vorstellen. Ein besonderer Name ist eben überflüssig.“

Ich schließe mich für Cyprinus diesen Ausführungen an, gehe aber noch weiter, indem ich die Anwesenheit von besonderen Schichten, die das Corium nach innen und außen trennen, nicht konstatieren kann.

V. Schuppengenese.

Nach der Betrachtung der Haut des Karpfens gehe ich dazu über, die Genese der Schuppen zu beschreiben, wie ich sie an

den Fischen verschiedener Karpfenrassen beobachten konnte. Daß die ersten Anlagen im Bereich der Seitenlinie zu finden sind, haben schon mehrere Autoren mitgeteilt. Meine Untersuchungen bestätigen diese Beobachtung. Wie wir gesehen haben, entsteht auch das Corium zuerst an der Seite. Da wir die Schuppe als mesodermales Gebilde im Corium entstehend betrachten, ist die erste Anlage von Schuppenkeimen an der Seite, wo das Corium schon weiter entwickelt ist als auf dem Rücken, leicht verständlich. Die fortschreitende Entwicklung des Schuppenkeimes, wie wir sie im folgenden betrachten wollen, scheint eine recht schnelle zu sein. Deshalb ist es auch nicht immer leicht, die ersten Stadien, die besonders schnell sich weiterbilden, auf Schnitten zu treffen. Bei Fischen aus Nabburg, die am 28. Juni 1911 fixiert waren (Größe 22 mm), war noch nichts zu finden, dagegn hatten die meisten Fische derselben Brut am 1. Juli 1911, also 3 Tage später, schon das erste Anlagestadium überschritten. Die ersten Schuppenkeime fand ich bei:

Nabburg-Brut 26 Tage alt, 29 mm lang (in der Rückenlinie);
Trachenberg-Brut 14 Tage alt, 17 mm lang (in der Seitenlinie);
Cunersdorf-Brut 14 Tage alt, 18 mm lang (in der Seitenlinie).

Die Erscheinung zeigt überall dasselbe Bild (Tafel X, Fig. 7, 8 und 9).

Über der stark tingierten Coriumschicht erkennt man eine hügelige Ansammlung von dunkelgefärbten Zellen, die in die Epidermis hineinragt. Die Schuppenpapille!

In der Epidermis hat sich über der Papille die basale Zellreihe entwickelt, wie ich sie bei Textfig. 3 u. 4 beschrieben habe.

Die Zellen der Papille, die wir als Skleroblasten erkennen, liegen ganz unregelmäßig durcheinander. Die Kerne sind groß, meist oval oder rundlich. Überall sieht man Zellteilung. Nach dem Corium zu liegen auch längere Kerne im Zusammenhang mit den Papillenkernen, die ich als coriumbildende betrachte, da die Papille von unten und von der Seite ganz von Bindegewebe umgeben ist. Hase (1907) glaubte die Skleroblasten als modifizierte Cutiszellen auffassen zu müssen. Er schreibt (p. 30): „Nach dem Rande des Schuppenkeimes zu werden die Zellen immer kleiner, bis sie schließlich genau wieder den gewöhnlichen Cutiszellen gleichen, aus denen sie hervorgegangen sind. Es kann wohl kein Zweifel sein, daß die Anlage der Schuppen aus modifizierten Cutiszellen entstanden ist“.

Auch bei Cyclopterus (1911) kam er zu ähnlicher Auffassung wie ich. Im Verfolg meiner jetzigen Arbeit hat sich Hase mit der von mir oben geschilderten Auffassung einverstanden erklärt. Klaatsch (1894, p. 155) erwähnt die Möglichkeit, daß Bindegewebszellen sekundär zu Skleroblasten werden könnten, fügt aber dann hinzu: „Daß jedoch diese Annahme nur einen Notbehelf repräsentierte, wußte ich wohl.“ Über seine weiteren Studien über die Herkunft der Skleroblasten sowie über die Neuroskeraltheorie werde ich im folgenden noch sprechen.

Ich halte also die Skleroblasten für mesodermale Zellen. Der Ansicht meiner Vorgänger von der mesodermalen Abstammung der Schuppe schließe ich mich damit an.

Als Beweis für die mesodermale Entstehung führte Hase (1907) p. 30 an:

1. Das Vorhandensein der Basalmembran, welche die Epidermis gegen das Corium abschließt.

2. Die äußere Grenzschicht der Cutis, die völlig unberührt bleibt.

Bei der Besprechung der Cutis habe ich schon gesagt, daß ich die Anwesenheit einer äußeren Grenzschicht bei Cyprinus nicht bemerken konnte. Somit wäre sie auch für den Beweis einer mesodermalen Schuppenbildung hier nicht zu verwenden. Ebenso die Basalmembran. Nach der Beschreibung von der basalen Schicht der Epidermis, die ich gegeben habe, die mit den Beobachtungen Nussbaums und Klaatschs (1894) übereinstimmt, ist überhaupt von einer Grenze im eigentlichen Sinn nicht zu sprechen. Durch die Interzellularlücken der basalen Epidermiszellen könnte man sich den Übertritt von Zellen ins Mesoderm leicht möglich denken. Außerdem konnte ich beobachten, daß die Basalmembran, welche zuerst über den Schuppenkeimen vorhanden ist, auf späteren Stadien, wenn schon zwischen den Skleroblasten Hartsubstanz ausgeschieden wird, verschwindet, oder nur schwach angedeutet ist (Taf. X u. XI, Fig. 10, 11, 12).

Die Bilder der anderen Autoren, die die Schuppenkeime der Forelle darstellen, zeigen im Vergleich zu denen des Karpfens eine viel kleinere Anlage aus ganz wenig Zellen bestehend. Bei der verschiedenen Größe beider Schuppenarten ist dies leicht verständlich.

Die komplizierten Vorgänge in den Keimzellen, welche zur Ausscheidung der Hartsubstanz führen, wie sie Klaatsch und Nussbaum beschreiben, habe ich nicht verfolgt, da wohl die

Fixierung meines Materials für diese Studien nicht die geeignete war. In der Frage über die Herkunft der Skleroblasten habe ich mich bemüht, alles zu beobachten, was der Auffassung Klaatschs und Kasanzeffs in den eingangs besprochenen Arbeiten über Beteiligung der Epidermis entsprechen könnte. Daß die Zellen der ersten Papillenanlage denen der Epidermis sehr ähnlich sind, läßt sich nicht leugnen. In manchen Fällen war ich auch geneigt, eine Überwanderung von Zellen aus dem Ektoderm anzunehmen, konnte es aber doch nie mit Sicherheit feststellen. In einem der folgenden Abschnitte habe ich einige Argumente zusammengefaßt, und z. T. durch Abbildung zum Ausdruck gebracht, welche für die Herkunft der Skleroblasten aus dem Ektoderm zu sprechen schienen.

Niemals habe ich beobachtet, daß durch einen Spalt, wie ihn Klaatsch (1894) und Kasanzeff (1906) beschreiben, Zellkomplexe der Epidermis abgetrennt und in das Bindegewebe verlagert werden. Bei den vielen Quer- und Längsschnitten durch die Haut, von sehr frühen Stadien anfangend und systematisch fortschreitend, hätte ich doch diese Bilder erhalten müssen, wenn Cyprinus sie zeigte. Ebenso habe ich für die Neuroskleraltheorie keine Beweise gefunden. Allerdings sind sehr häufig in Verbindung mit Schuppenkeimanlagen am Rande derselben Sinnesknospen zu finden. Daß neben der Sinnesknospe in der Epidermis Zellwucherungen vorkommen, habe ich auch gesehen. Ich habe aber stets vergeblich nach der intraepithelialen Grenze gesucht, wie sie Klaatsch beschreibt. Dagegen scheint mir doch die Auffassung, wie sie Hase suletzt im Anschluß an seine Vorgänger vertritt, viel wahrscheinlicher. Daß bei der Schuppenbildung Bindegewebe beteiligt ist, darüber ist wohl kein Zweifel. Wenn wir die Entwicklung der Teleosteerschuppe mit der der Selachier vergleichend betrachten, können wir im Ektoderm nur die schmelzbildenden Elemente suchen. Der basalen Zellschicht wird bei Selachiern diese Eigenschaft zugeschrieben. Bei Cyprinus fand ich, daß diese Zellen wohl über der ersten Anlage der Papille erscheinen, nachher aber wieder verschwinden. Wir beobachten also hier die von Hofer beschriebene Reduktion des Schmelzorgans. Zur Ausscheidung von Schmelz kommt es nicht. Die Epidermis ist also unbeteiligt. Die basale Zellreihe, die später in der ganzen Haut erwachsener Fische in Erscheinung tritt, ist dann als eine zweite Modifikation aufzufassen und als Produkt

der Wechselwirkung zwischen Corium und Epidermis. (Vgl. Hase 1907, p. 32/33.)

Die Untersuchungen über die Struktur der Teleosteerschuppe haben ergeben, daß kein Schmelz vorhanden ist. Hofer fand allerdings eine schmelzähnliche Schicht, die er aber nicht mit Schmelz identisch hält und sie Hyalodentin nennt.

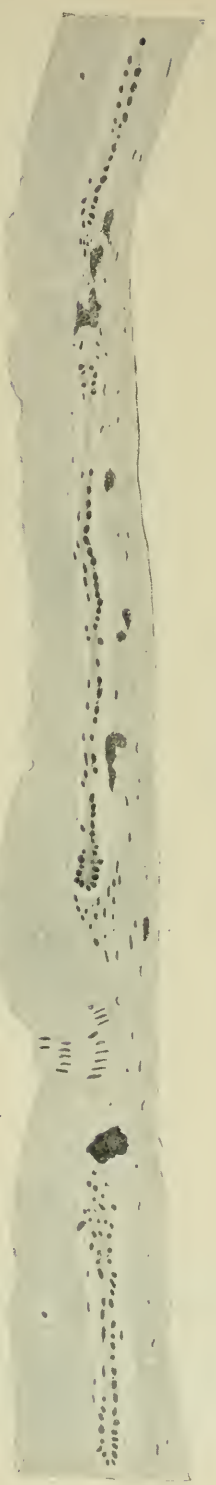
Die weitere Entwicklung des Schuppenkeims sehen wir in den Bildern (Taf. X u. XI, Fig. 10, 11, 12) dargestellt. Die vorher unregelmäßig gelagerten Skleroblasten haben sich in Reihen angeordnet und zwischen ihnen erscheint ihr Produkt, die Hartsubstanz. Der Übergang vom ersten zu diesem zweiten Stadium erscheint sehr deutlich bei Taf. X, Fig. 10, die eine Hälfte (*a*) hat sich schon in zwei Zeilen geordnet, die andere (*b*) ist noch nicht gegliedert. Die Zellen von *a* sind bedeutend größer, als die von *b*, und zugleich erkennt man über der noch nicht differenzierten Zellgruppe *b* das rudimentäre Schmelzorgan, während es nebenan fehlt, d. h. wieder verschwunden ist, ohne Schmelz gebildet zu haben. Bei (*a*) ist die Schuppentasche schon deutlich ausgebildet, bei *b* liegen die Keimzellen der Epidermis noch dicht an. Ähnliche Erscheinung zeigt Taf. XI, Fig. 11. Hier sind die beiden äußeren Enden des Schuppenkeims noch nicht differenziert. Die basalen Epidermiszellen sind dort noch z. T. sichtbar, während sie über den mittleren differenzierten Abschnitt verschwinden. Das Bild Fig. 10 ließe sich auch im Sinne Klaatschs deuten. In der Schuppentasche sind verschiedene Kerne, die mit der Epidermis zusammenzuhängen scheinen, daß sie aber dort ausgewandert sind, kann ich nicht beweisen. Die Gegner der Mesodermtheorie werden einwenden, daß es noch nicht demonstriert wurde, wie die Skleroblasten aus dem Mesoderm in den Schuppenkeim einwandern. Wenn die Papille überhaupt im Mesoderm liegend gedacht wird, fiele der Nachweis einer Einwanderung weg. Nach meiner Ansicht liegt der Schuppenkeim zwischen Epidermis und Corium, schließt sich aber dem Bindegewebe an, während er von der Epidermis getrennt ist.

In Taf. XI, Fig. 13 ist die Ausscheidung der Hartsubstanz weiter fortgeschritten, sonst aber keine wesentlichen Unterschiede mit dem vorhergehenden zu bemerken.

Nussbaum erkennt zwei obere und zwei untere Zellreihen oder -lagen und beschreibt eingehend die Funktion jeder dieser vier gesonderten Zellschichten, die die untere und die obere Schuppenschicht bilden. Ich konnte immer bloß zwei, eine obere und eine

untere finden. Ich glaube, daß die Skleroblasten beim Vorgang der Hartsubstanzbildung völlig verbraucht und durch neue ersetzt werden, solange das Schuppenwachstum dauert.

In dem zuletzt gebrachten Stadium der Genese beginnt der Schuppenkeim sein kaudal gerichtetes Ende aus der bisher wagerechten Lage zu heben, womit beim weiteren Wachstum der Schuppe die gegenseitige Überdeckung zustande kommt, wie wir sie in Längsschnitten zu sehen gewohnt sind (Taf. XI, Fig. 14). Vergleicht man das Übersichtsbild Taf. XI, Fig. 14 mit Textfig. 5, so kann man die fortschreitende Entwicklung der Schuppen und der Schuppentasche leicht verfolgen. Zarte Bindegewebsfasern ziehen sich auf der Unterseite der Schuppe bis gegen ihre Spitze hin. Zugleich sehe ich der unteren Seite der Schuppe regelmäßig anliegend eine fortlaufende Reihe von Zellen, die sicher dem Bindegewebe entstammen, und die faserige Schuppenschicht bilden. Daß die Schuppe des Karpfens ganz von Bindegewebe umhüllt ist, wie es Hase (1907) dargestellt hat, kann ich auf meinem Bild nicht wahrnehmen. Ebenso sah ich auf der Oberfläche keine Skleroblasten.



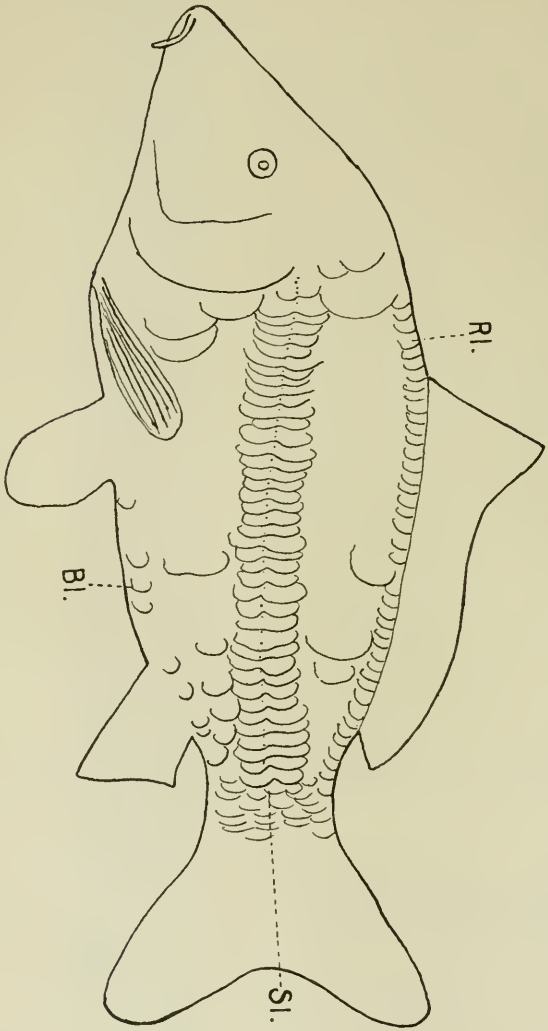
Textfig. 5.

VI. Über die Spiegelkarpfenschuppe.

Über die Entwicklung und das Wachstum der Spiegelkarpfenschuppe sind bis jetzt noch wenig Mitteilungen vorhanden. Der Spiegelkarpfen, eine Varietät des Schuppenkarpfens, hat die Besonderheit, daß er bloß teilweise beschuppt ist. In einzelnen Regionen seiner Haut fehlen die Schuppen vollständig, während sie auf dem

Rücken, in der Seitenlinie und am Bauch vielfach regelmäßig erhalten sind.

Die Trachenberger Spiegelkarpfen zeigen diese Variationen sehr regelmäßig (Textfig. 6). Während die Schuppen am Rücken und Bauch denen der gewöhnlichen Karpfen meist gleich sind, obwohl auch hier einzelne abnorme Schuppen vorkommen, sind die der Seitenlinie in vertikaler Richtung bedeutend vergrößert. Tritt eine Reduktion der Schuppenzahl ein (Textfig. 7), dann nehmen die übrigbleibenden Schuppen an Grösse allseitig zu. Das Extrem dieser Variation wird erreicht, wenn nur noch eine oder die andere Schuppe in der Seite erhalten bleibt, die dann besonders groß und rund ist (Textfig. 8).

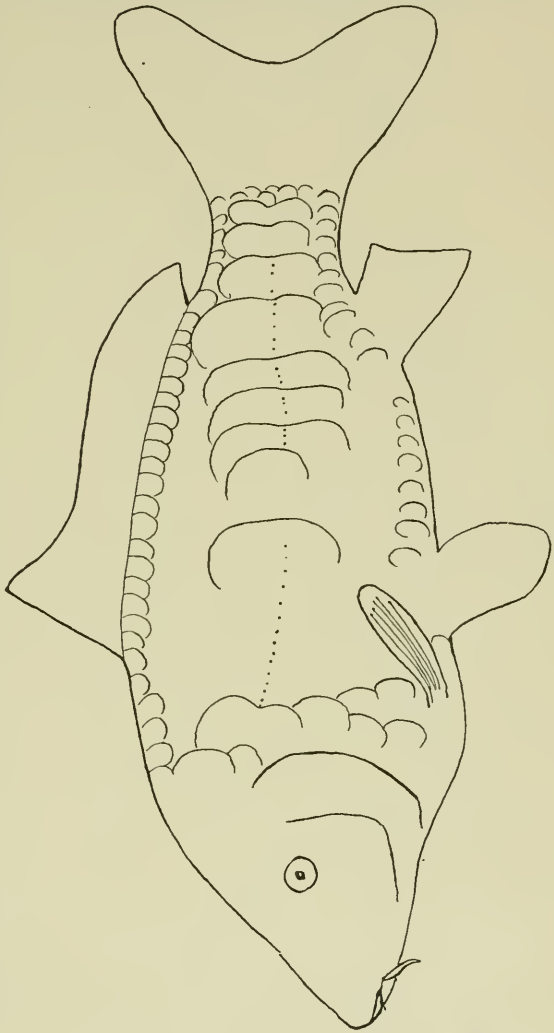


Textfig. 6.

Eine andere Schuppenvarietät (Textfig. 9) ist fast ganz beschuppt. Die Schuppen sind aber ganz unregelmäßig. Große Spiegelkarpfenschuppen (*a*) wechseln mit normalen (*b*). Dazwischen liegen einzelne ganz klein gebliebene (*c*). Man kann diesen Typus als Bastard zwischen Spiegel- und Schuppenkarpfen auffassen. Er zeigt die Tendenz sowohl große, normale, als auch

ganz kleine Schuppen auszubilden. Die Reduktion schreitet fort. Die ganze Seite wird schuppenfrei, bis auf einige ganz kleine Reste von Schuppen (Textfig. 10). Das Extrem wird dann hier erreicht in der Erscheinung des Lederkarpfens, bei dem ein Rückgang der Beschuppung auch in der Rückenlinie stattfindet.

Die Mannigfaltigkeit in der Zahl und Größe der Schuppen ist eine ganz außerordentliche. Nicht nur im allgemeinen, sondern auch in jeder der typischen Rassen, und noch vermehrt durch die Erscheinungen, die bei Kreuzung der Rassen hervortreten. Vom Schuppenkarpfen beginnend, kann man in dem galizischen, den Trachenberger, den fränkischen Karpfen, alle nur denkbaren Modifikationen bis zum fast ganz schuppenlosen böhmischen Lederkarpfen finden.



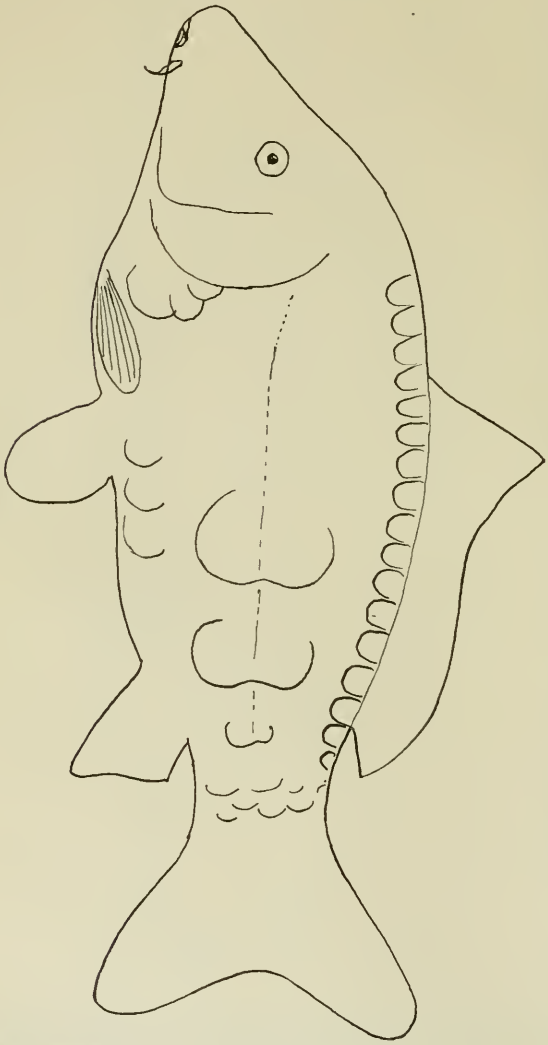
Textfig. 7.

Durch die vergleichende Betrachtung meines Materials der verschiedenen Rassen, konnte ich die beschriebenen zwei Variationsarten erkennen.

1. Rückgang der Schuppenzahl unter gleichzeitiger Vergrößerung der übrigbleibenden, führt zu einzelnen ganz großen Schuppen.

2. Rückgang der Schuppenzahl und Rückbildung der Schuppen führt zu einzelnen ganz kleinen Schuppen, und schließlich zur Schuppenlosigkeit.

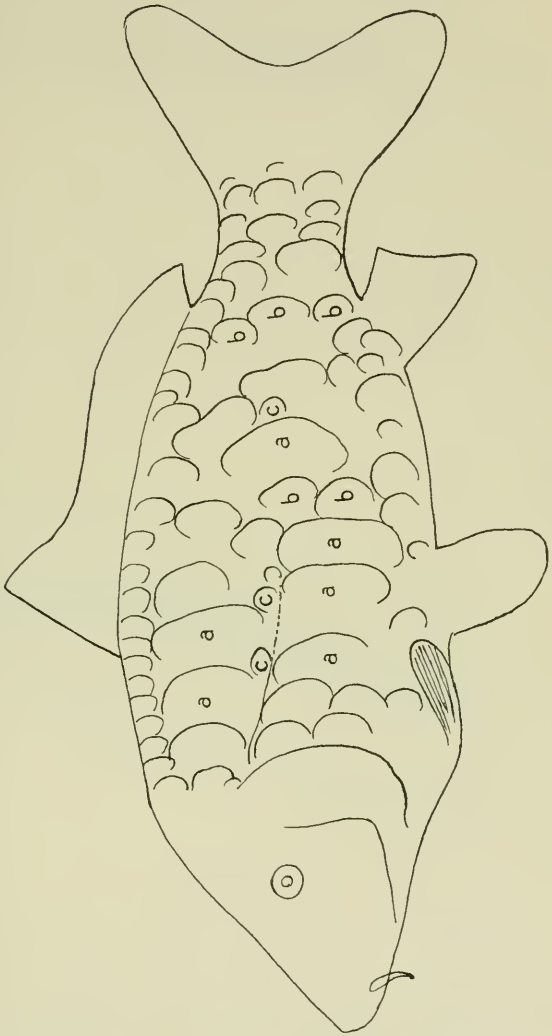
Züchterische Untersuchungen, zu denen die Arbeit von Hofer[1]) in der allgemeinen Fischereizeitung Anregung gibt, würde in der Frage der Variationen der Beschuppung viel Interessantes fördern können. Nach der Ursache, die die Rückbildung des Schuppenkleides veranlassen, können wir hier nicht forschen, wohl aber unter suchen, ob die Bildungsweise der Spiegelkarpfenschuppe schon im Schuppenkeim von der gewöhnlichen Karpfenschuppe abweicht. Ferner hat Klaatsch (1894) angeführt, daß Leydig einige Angaben über die Bildung der Schuppe gemacht habe. Leydig (1851) empfiehlt den



Textfig. 8.

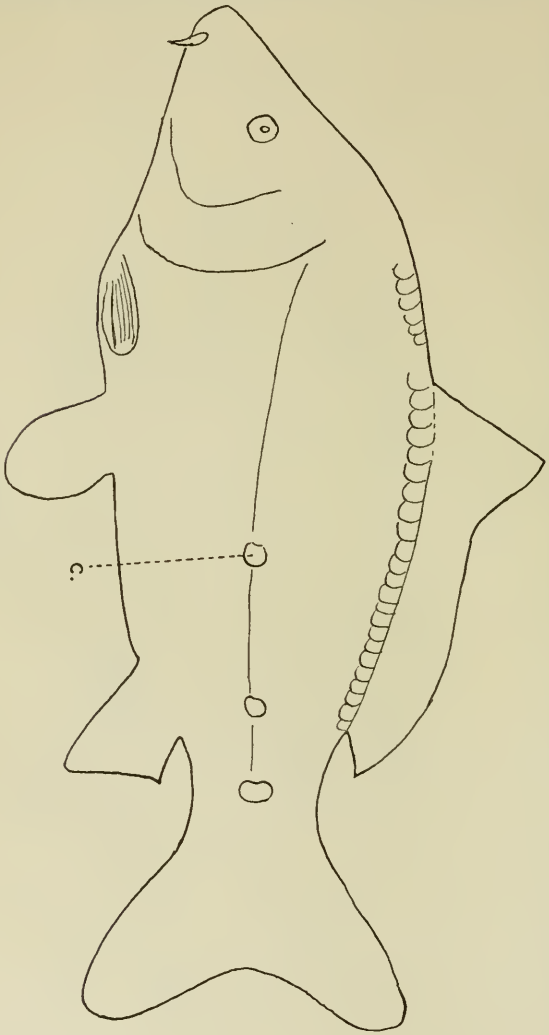
1) Hofer, Die Ergebnisse der neueren exakten Vererbungslehre in ihrer Bedeutung für die Fischzucht. Allg. Fisch.-Zeitung, München 1912.

Spiegelkarpfen als vorzügliches Objekt, um sich über die Schuppenentwicklung zu orientieren. „Dieser eine Varietät unseres gewöhnlichen Karpfens besitzt neben einigen sehr vergrößerten Schuppen, Stellen, die scheinbar nackt, ganz kleine rudimentäre Schuppen zeigen.“ Verfolgt man die Rückbildung des Schuppenkleides, wie ich sie oben vom Schuppenkarpfen bis zum Lederkarpfen kurz zusammengestellt habe, rückwärtsgehend bis zur Anlage des Schuppenkeimes, so kann man sicher vermuten, daß es auch in einem Stadium rudimentäre Keimanlagen gibt, und daß bei Fortgang der Rückbildung auch diese ausbleiben und an den bestimmten Stellen überhaupt keine Schuppenkeime mehr angelegt werden. Das ist auch tatsächlich der Fall. In den Stellen der Haut, in denen eine Karpfenrasse keine Schuppen hat, sucht man auch vergeblich nach Keimanlagen oder rudimentären Schuppen. Ich kann hierin die Angabe Leydigs nicht bestätigt finden. Da jedoch bei der Mannigfaltigkeit der Variationen auch auf diesen gewöhnlich nackten Stellen immer einzelne Schuppen



Textfig. 9.

vorkommen können, so ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, Keimanlagen zufällig zu finden. Daß aber regelmäßig rudimentäre Schuppenpapillen vorhanden sind, bestreite ich entschieden. Findet man bei Brutfischen Keime an Stellen, die beim erwachsenen Tier gewöhnlich unbeschuppt sind, so kann man doch nicht wissen, ob diese rudimentär sind oder später zu Schuppen werden.

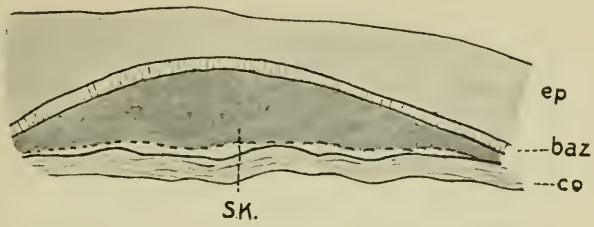


Textfig. 10.

Die Reduktion kann jedenfalls so weit gehen, daß nicht einmal mehr für uns wahrnehmbare Keimstadien entstehen. Wie in jeder Zucht kommen auch hier Rückschläge vor, weshalb man unter Spiegelkarpfen auch öfters ganz beschuppte Exemplare findet. Ebenso habe ich auch unter den mir aus der Lausitz gesandten Schuppenkarpfen einen ganz unbeschuppten gefunden. Solche sind wahrscheinlich das Ausgangsmaterial für die Spiegelkarpfenzucht gewesen.

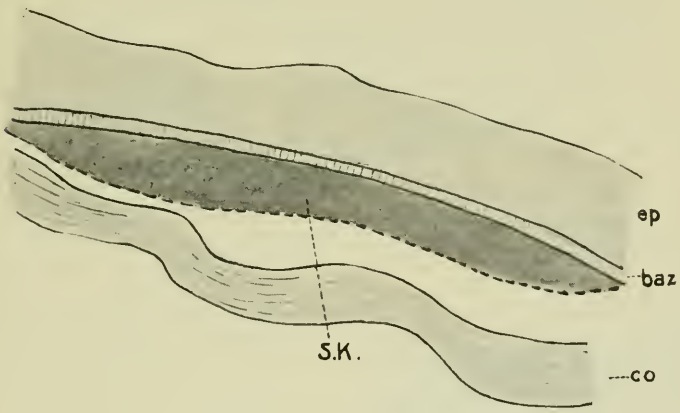
Um die Ausbildung der großen Spiegelkarpfenschuppe festzustellen, beobachtete ich auch hier die ersten Keimstadien. Man könnte meinen, daß vielleicht zwei Schuppenkeime zu der Zeit, in welcher noch keine Hartsubstanz angelegt wird, sich ver-

einigten, um dann eine große Schuppe zu bilden. Dafür habe ich keine Anhaltspunkte gefunden. Dagegen kann ich in den



Textfig. 11.

Papillen der Schuppenkarpfen im Vergleich mit denen der typischen Spiegelkarpfen eine Verschiedenheit insoweit konstatieren, als bei Spiegelkarpfen die Keimanlage der Schuppen in der Seitenlinie länglicher und flacher sind, wie bei Schuppenkarpfen.

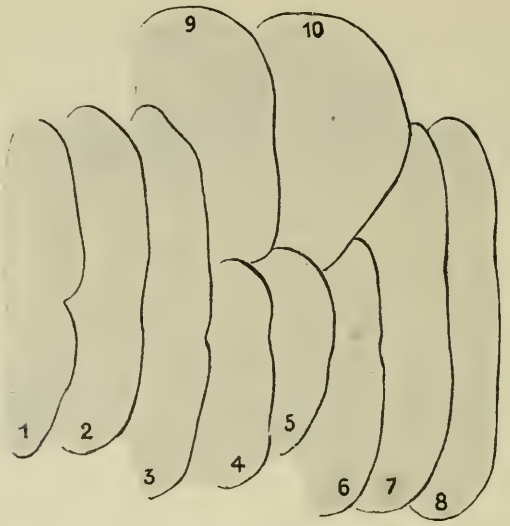


Textfig. 12.

Fig. 11 und 12 zeigen die Keimanlagen halb schematisch dargestellt.

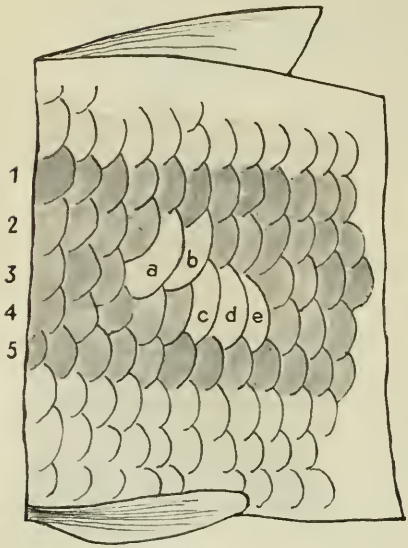
Die Verschiedenheit der Rassenmerkmale lassen sich also bis in die Keimstadien verfolgen. Das Größenwachstum der Spiegelkarpfenschuppe vollzieht sich, wie ich vorher schon andeutete, dadurch, daß sie nach der Seite, an welcher neben ihr keine Schuppen ausgebildet werden, an Größe zunimmt. Liegen neben ihr anderere Schuppen, so beschränken diese sie in ihrer

Ausdehnung. Fig. 13 zeigt deutlich, wie die Schuppen *1*, *2*, *3*, *7*, *8* regelmäßig in die Breite gewachsen sind, während *4*, *5*, *6*



Textfig. 13.

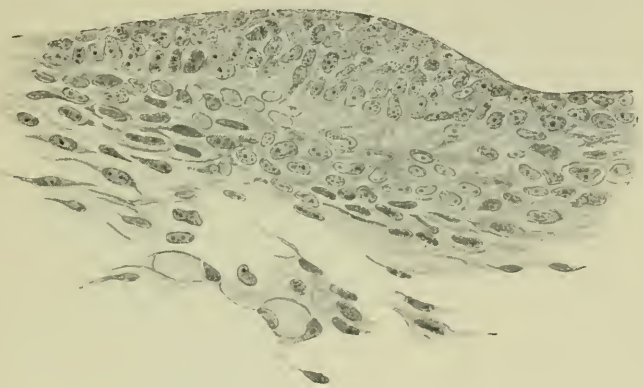
durch die benachbarten *9* und *10* beengt, kleiner geblieben sind. Die gleiche Erscheinung können wir auch an anderen normalen Fischen dann wahrnehmen, wenn durch Verletzung einzelne Schuppen vernichtet sind und eine danebenstehende in den leeren Raum hineinwächst. Fig. 14 von Squalius cephalus gibt hierzu ein Beispiel. Die Reihen *1* und *5* sind normal. In der Reihe *3* sind fünf Schuppen ausgefallen. Da für haben ihren Raum eingenommen auf der Reihe *2* die vergrößerten Schuppen *a* und *b*, und aus der Reihe *4* die Schuppen *c*, *d*, *e*.



Textfig. 14.

VII. Nochmals über die Herkunft der Skleroblasten.

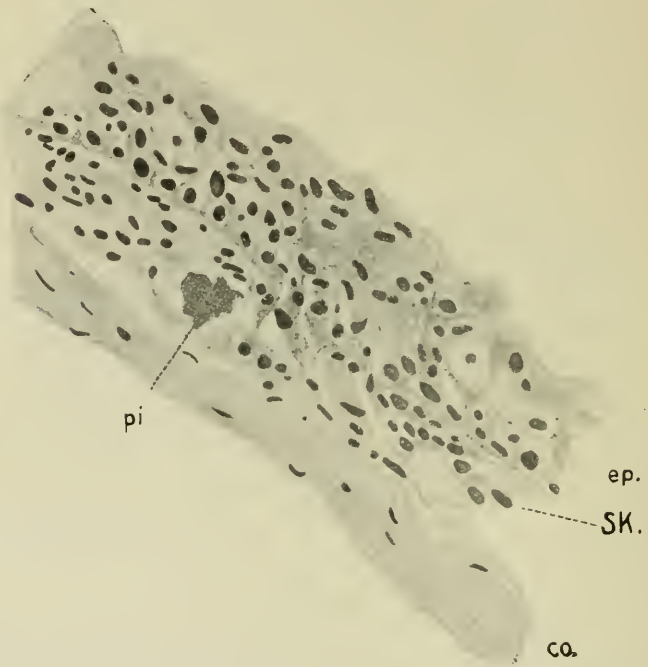
Bei der Bearbeitung der Haut von Cyprinus und der mikroskopischen Untersuchung der Schnitte habe ich verschiedene Bilder erhalten, die für die Annahme der Herkunft der Skleroblasten aus dem Ektoderm zu sprechen scheinen. Diese will ich hier noch mit kurzer Erläuterung anführen. Zunächst wiederhole ich nochmals, was ich schon eingangs sagte, daß ich die basale Epidermisschicht nicht für eine Grenze halte, durch die nicht sehr gut Zellen nach der Cutis zu wandern könnten, wenn diese Einwanderung überhaupt angenommen werden darf, was ja zahlreiche Autoren bestreiten, indem sie sagen, daß Epidermiszellen



Textfig. 15.

von der Matrixschicht aus sich nach außen hin teilen und verschieben, nicht aber nach dem Inneren, also nach der Cutis. Ich stelle zwei Bilder, Textfig. 15 u. 16, nebeneinander, die beide ganz ähnliche Vorgänge zeigen. Textfig. 15 zeigt den Durchschnitt einer Schuppenanlage der Vorderextremität des Embryo von Lacerta agilis (nach Krauss 1906). Textfig. 15 der Querschnitt durch Schuppenanlage beim Spiegelkarpfen in der Rückenlinie. Textfig. 15 zeigt ein Schuppenentwicklungsstadium, bei dem Epithelzellen aus der Oberhaut sich nach der Cutis zu senken. Sie hängen durch Protoplasmamassen zusammen. Krauss sagt hierzu: „Dieses zellig-protoplasmatische Gewebe liegt zwischen Epidermis und Cutis und geht allmählich ohne scharfe Abgrenzung in letztere über. Es ist nicht mehr möglich zu sagen, wo die

Epidermis aufhört und die Cutis anfängt.“ In Textfig. 16 sieht es ebenso aus, als ob Kerne mit Protoplasmamassen aus der Epidermis, in der Mitte des Bildes, nach unten in die Cutis eindringen. Rechts und links liegen schon Schuppenkeimzellen unter der Epidermis. Das Bild könnte also in gleichem Sinne wie das von Krauss gedeutet und als Beweis für die Ektodermeinwanderung ins Mesoderm benutzt werden. Ich tue es deshalb nicht, weil ich unter der sehr großen Zahl von Querschnitten, die ich unter-



Textfig. 16.

suchen konnte, nur dieses einzige fand. Wenn der Vorgang der Einwanderung wirklich stattfände, müßte er auch öfters zu beobachten sein. Es liegen mir ca. 200 Präparate vor, auf denen mehr wie 10 000 einzelne Querschnitte zu sehen sind. In dieser großen Menge habe ich kein zweites solches Bild finden können. Es liegt die Vermutung nahe, daß hier eine zufällige Verletzung des Schnittes diese Erscheinung vortäuscht.

Ein anderes interessantes Moment zeigt Taf. XI, Fig. 15. Es stellt eine Schuppenkeimanlage dar, von Schuppenkarpfen, ähnlich, wie Taf. X, Fig. 7. Im Schuppenkeim liegt eine große

Zelle, die genau das Aussehen der gewöhnlichen Schleimzellen in der Oberhaut hat. Man erkennt den in der Mitte ruhenden Kern, um ihn etwas granulierte Masse und das ganze von einer Zellhaut umgeben. Diese Zellen habe ich auf vielen Quer- und Längsschnitten durch die Haut der Cunersdorfer Schuppenkarpfen gefunden. Wenn dieses Gebilde wirklich eine Schleimzelle ist, so wäre dadurch der Beweis gegeben, daß ektodermale Elemente im Schuppenkeim vorhanden sind, denn in der Cutis findet man keine Schleimzellen. Sie könnte also mit dem ektodermalen Zellkomplex, der zum Zweck der Schuppenkeimbildung ins Mesoderm gewandert wäre, dorthin gekommen sein.

So sehr ich mich auch bemühte, durch Färbung den Charakter dieser Zelle als Schleimzelle nachzuweisen, war mir dies doch nicht möglich und ich konnte deshalb diese Erscheinung nicht deuten.

Zusammenfassung.

Die jüngsten Entwicklungsstadien des Karpfens, die ich untersuchte (Größe 8 mm, Alter 10 Tage) zeigen eine sehr dünne, noch nicht differenzierte Epidermis. Corium fehlt noch vollständig.

Bei fortschreitendem Wachstum der Fische fand ich die ersten Anlagen des Coriums als feine strukturlose Lamelle. Dabei konnten Erscheinungen beobachtet werden, die die Beteiligung von Epidermiszellen bei der Bildung des Coriums vermuten lassen.

Die ausgebildete Epidermis läßt drei verschiedene Zellschichten erkennen, von denen die unterste als basale Zellreihe auffällt. Ihre Entstehung führe ich auf Wechselwirkung zwischen Corium und Epidermis zurück. Eine abschließende Grenze wird durch sie nicht gebildet.

Die Entwicklung der Schuppe beginnt mit dem aus Skleroblasten gebildeten Schuppenkeim, der zwischen Epidermis und Corium liegt.

Über dem Schuppenkeim zeigen sich basale Epidermiszellen, welche ich als rudimentäres Schmelzorgan auffasse. Sie verschwinden wieder, wenn im Schuppenkeim Hartsubstanz gebilde wird. Die Beteiligung des Ektoderms an der Schuppenbildung konnte ich nicht beweisen.

Das Schuppenkleid des Spiegelkarpfens variiert außerordentlich in Zahl und Größe der Schuppen. Bestimmte Variations-

formen lassen sich erkennen. Die bekannten großen Schuppen der Spiegelkarpfen haben dieselbe Entstehung wie die normalen Schuppen und vergrößern sich nur dadurch, daß sie sich durch den Ausfall der normalen Beschuppung mehr ausdehnen können.

Regelmäßig angelegte rudimentäre Schuppenkeime fand ich bei Spiegelkarpfen nicht.

Anhang.

Literaturverzeichnis.

1) Baudelot, N. E., Recherches sur la structure et le développement des écailles des poissons osseux. Part. I à II. Arch. de Zool. exper. et gén., T. II, 1873.
2) Bennecke, B. v., Fische, Fischerei und Fischzucht in Ost- und Westpreußen. Königsberg 1884.
3) —, Die Schuppen unserer Fische. Schrift der Physik.-Ökonom. Gesellsch. Königsberg, 22. Jahrg., 1881.
4) Cohn, Die Seitenlinie von Icosteus enigmaticus. Zool. Anz., Bd. XXX, 1904.
5) —, Über die Schuppen der Seitenlinie einiger Scopeidien. Zool. Anz., Bd. XXXII, 1906.
6) Gegenbauer, C., Über primäre und sekundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf die Lehre von Primordial cranium. Jen. Zeitschr., Bd. III, 1867.
7) —, Über die Bildung des Knochengewebes. II. Mitteil. Jen. Zeitschr., Bd. III, 1867.
8) —, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I, Leipzig 1898.
9) Goronowitsch, N., Die axiale und laterale Kopfmetamerie der Vogelembryonen. Die Rolle der sog. „Ganglienleiste“ im Aufbau der Nervenstämme. Anat. Anz., Bd. VII, 1892.
10) —, Untersuchungen über die Entwicklung der sog. Ganglienleisten im Kopf der Vogelembryonen. Morphol. Jahrb., Bd. XX, H. 2, 1893.
11) —, Weiteres über die ektodermale Entstehung von Skelettanlagen im Kopf der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb., Bd. XX, H. 3, 1893.
12) Hase, A., Über das Schuppenkleid der Teleosteer. Inaug.-Diss., Jena 1907.
13) —, Studien über das Integument von Cycolpterus lumpus. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. XLVII, N. F. Bd. XL, H. 1, 1911.

14) Hertwig, O., Über den Bau und Entwicklung der Placoidschuppe und der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr., Bd. VIII, 1874.
15) —, Über das Hautskelett der Fische. I. Morphol. Jahrb., Bd. II, 1876.
16) —, Desgl. II. Morphol. Jahrb., Bd. V, 1879.
17) —, Desgl. III. Morphol. Jahrb., Bd. VII, 1882.
18) —, Die Zelle und die Gewebe. Jena 1898.
19) —, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. IV, Jena 1906.
20) Hofer, B., Über den Bau und die Entwicklung der Cycloid- und Ctenoidschuppe. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. und Physiol., München 1889/90.
21) —, Süßwasserfische Mitteleuropas.
22) Hoffbaufr, C., Die Altersbestimmung des Karpfens an seiner Schuppe. Vorl. Mitteil. Allg. Fisch.-Ztg., 1898.
23) —, Desgl. Jahresber. d. Schles. Fisch.-Ver., 1899.
24) —, Weitere Beiträge zur Bestimmung des Alters und des Wachstumsverlaufes an der Struktur der Fischschuppe. Jahresber. d. teichwirtsch. Versuchsstation zu Trachenberg 1900/01 (Schles. Fisch.-Ztg.).
25) —, Zur Alters- und Wachstumserkennung der Fische nach der Schuppe. Allg. Fisch.-Ztg., 29. Jahrg., 1904.
26) —, Weitere Beiträge zur Alters- und Wachstumsbestimmung der Fische, speziell des Karpfens. Zeitschr. f. Fischerei und deren Hilfswissensch., Bd. XII, 1905.
27) Kasanzeff, W., Über die Entstehung des Hautpanzers bei Sygnathus acus. Zool. Anz., Bd. XXX, 1906.
28) Klaatsch, H., Zur Morphologie der Fischschuppe und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morphol. Jahrb., Bd. XXI, 1890.
29) —, Über die Herkunft der Skleroblasten. Morphol. Jahrb., Bd. XXI, 1894.
30) —, Über die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm. Anat. Anz., Bd. X, Ergänzungsh., 1895.
31) Krauss, F., Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen. Schultzes Arch. f. mikroskop. Anatomie, 1906.
32) Kulczycki, W. und Nussbaum, J., Zur Erkenntnis der Drüsenzellen in der Epidermis der Knochenfische. Bull. Acad. Cracowic., 1905.
33) Leydig, Fr., Über die Haut einiger Süßwasserfische. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. III, 1851.
34) —, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
35) —, Neue Beiträge zur anatomischen Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. Festschr. z. 100jähr. Bestehen d. Naturf.-Ges. zu Halle, 1879.
36) —, Zum Integument niederer Wirbeltiere abermals. Biol. Zentralblatt, Bd. XII, 1892.

37) Leydig, Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. Zool. Jahrb., Bd. VIII, 1895.
38) Mandl, L., Recherches sur la structure intime des écailles des poissons. Ann. d. Sc. nat., 2. Sér., T. XI, 1839.
39) —, Nouvelles observations sur la structure des écailles des poissons. Ann. d. Sc. nat., 2. Sér., T. XIII, 1840.
40) Maurer, F., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.
41) Merkel, Fr., Betrachtung über die Entwicklung des Bindegewebes. Anat. H., Abt. I, H. 115, Bd. XXXVIII, 1909.
42) Mörner, Th., Die organische Grundsubstanz der Fischschuppe vom chemischen Gesichtspunkt aus betrachtet. Zeitschr. f. Phys. u. Chem., H. 24, 1897.
43) Niels Rosén, Welches Keimblatt bildet das Skelett der Wirbeltiere? Lunds Universitetes Arsscrift, N. F., Afd. 2, Bd. VI, N. 7, Lund 1907.
44) Nussbaum, J., Materialien zur vergleichenden Histologie der Wirbeltiere. III. Zur Histogenese der Lederhaut und der Cycloidschuppe der Knochenfische. Anat. Anz., Bd. XXX, 1907.
45) — und Kulczycki, Materialien zur vergleichenden Histologie der Hautdecke der Wirbeltiere. Anat. Anz., Bd. XXVIII, 1906.
46) Oxner, M., Über die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische, ihre Form, Verteilung, Entstehung und Bedeutung. Jen. Zeitschr., Bd. XL, 1905.
47) Retterer, Ed., Structure et évolution du tégument externe. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, XLième. Année 1904, No. 4 Juillet-Août, No. 5 Septembre-Octobre.
48) Schuberg, Aug., Untersuchung über Zellverbindungen. I. Teil. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. LXXIV, 1903.
49) —, Desgl. II. Teil. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. LXXXVII, 1907.
50) —, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. XC, 1908.
51) —, Über Zellverbindungen. Verh. d. Anatom. Ges., 21. Vers., 1907.
52) Studnicka, F. K., Drüsenzellen und Cuticulargebilde in der Epidermis von Lepadogaster. Anat. Anz., Bd. XXIX, 1906.
53) —, Über einige Grundsubstanzgewebe. Anat. Anz., Bd. XXXI, 1907.
54) Szily, A. v., a) Histologische Untersuchungen, I. Teil. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. XXXIII, 1907.
55) —, 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.
56) Tims, H. W., Mareth, On the structure of the scales in the Cod. Rep. 72, Meet. Brit. Ass. Advanc, of Sc. Belfast, 1903.
57) —, The developement, structure and morphology of the scales in some Teleostean fish. Quart. Journ. Micr. Sc. New. S., Vol. XLIX, 1906.

58) Ussow, S. A., Die Entwicklung der Cycloidschuppen der Teleosteer. Bull. de la Soc. Imp. des Natural de Moscou, N. Sér., T. XI, 1897.
59) Walther, E., Die Altersbestimmung des Karpfens nach seiner Schuppe. In: K. Knauthe, „Die Karpfenzucht", Neudamm 1901.
60) Wenzel, Untersuchungen über das Schmelzorgan und den Schmelz. Arch. f. Heilkunde, 1868.
61) Weiske, Über die Zusammensetzung von Fischschuppen und Fischknochen. Zeitschr. f. physik. Chemie, Bd. VII, 1883.
62) Widersheim, R., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 7. Aufl., Jena 1909.

Erklärung der Tafelfiguren.

Durchgehende Bezeichnungen.

ep.	Epidermis.	*sk.*	Schuppenkeim.
co.	Corium.	*sik.*	Sinnesknospe.
bi.	Bindegewebe.	*so.*	Schmelzorgan.
mu.	Muskulatur.	*Rl.*	Rückenlinie.
pi.	Pigment.	*Sl.*	Seitenlinie.
baz.	Basale Epidermiszellen.	*Bl.*	Bauchlinie.

Fig. 1. Querschnitt durch Cyprinus (Nabburg, 10 Tage alt, 8 mm groß). Färbung mit Delafield-Hämatoxylin und Eosin. Vergr. 1 : 97.

Fig. 2. Dasselbe, Teilansicht. Vergr. 1 :580. Die Epidermis mit wenig zerstreut liegenden Kernen. Zwischen ihr und der rot gezeichneten Muskulatur liegt Pigment. Corium fehlt noch vollständig.

Fig. 3. Querschnitt durch Cyprinus (Nabburg, 10 Tage alt, 13 mm lang). Färbung wie vorher. Teilansicht. Vergr. 1 : 142. Bei *co.* erste Coriumfaser als wellige zarte Linie sichtbar.

Fig. 4. Dasselbe, Teilansicht. Vergr. 1 : 920. *co.* Coriumfaser, darunter Muskulatur. Die Epidermis kernreicher und stärker geworden. Unregelmäßig, flach gelagerte Kerne.

Fig. 5. Querschnitt durch Haut von Cyprinus (Nabburger, 20 Tage alt, 13 mm lang). Färbung mit Delafield-Hämatoxylin und Eosin. Bildung von Coriumfasern. a) Reihe der Zellen mit großen Kernen, die als Coriumbildner aufgefaßt werden. b) Typische längliche Kerne zwischen den Coriumfasern. Darunter Bindegewebe. Vergr. 920 : 1.

Fig. 6. Desgl. aus einem anderen Querschnitt desselben Exemplares.

Fig. 7. Längsschnitt durch Haut von Cyprinus (Cunersdorfer Schuppenkarpfen). Färbung wie Fig. 1. Vergr. 580 : 1. Epidermis mit basaler Zellschicht (rud. Schmelzorgan), darunter erstes Stadium des Schuppenkeimes.

Fig. 8. Desgl. Querschnitt von Cyprinus (Nabburger Spiegelkarpfen aus der Rückenlinie). Färbung wie vorher. Vergr. 580 : 1.

Fig. 9. Desgl. Querschnitt von Cyprinus (Trachenberger). Aus der Seitenlinie. Vergr. 515 : 1.

Fig. 10. Querschnitt durch Haut von Cyprinus (Cunersdorfer Schuppenkarpfen). Zweites Stadium des Schuppenkeimes. In der Hälfte *a* sind die Skleroblasten in zwei Reihen geordnet, dazwischen beginnt sich Hartsubstanz zu bilden. Das rudimentäre Schmelzorgan in der Epidermis ist hier nicht mehr erhalten. Die Hälfte *b* ist noch differenziert und hierüber Schmelzorgan deutlich. Vergr. 515 : 1.

Fig. 11. Querschnitt durch Haut von Cyprinus (Nabburger Spiegelkarpfen). Aus der Rückenlinie. Zweites Stadium des Schuppenkeimes. Anlage von Hartsubstanz. Färbung wie vorher. Vergr. 515 : 1.

Fig. 12. Desgl. von Cyprinus (Trachenberger Spiegelkarpfen). Vergr. 580 : 1.

Fig. 13. Längsschnitt durch Haut von Cyprinus (Nabburger Spiegelkarpfen). Aus der Rückenlinie. Drittes Stadium. Die Bildung von Hartsubstanz ist fortgeschritten. Vergl. Übersichtsbild Fig. 11. Vergr. 580 : 1.

Fig. 14. Längsschnitt durch Haut von Cyprinus (Trachenberger Spiegelkarpfen). Mit Orth-Gemisch entkalkt. Färbung wie vorher. Viertes Stadium zeigt die Lage der Schuppen in den Schuppentaschen. Vergr. 225 : 1.

Fig. 15. Längsschnitt durch Haut von Cyprinus (Cunersdorfer Schuppenkarpfen). Von der Epidermis ist nur die basale Zellreihe, das rudimentäre Schmelzorgan gezeichnet. Darunter Schuppenkeim mit Schleimzelle (?). Färbung wie vorher. Vergr. 1340 : 1.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

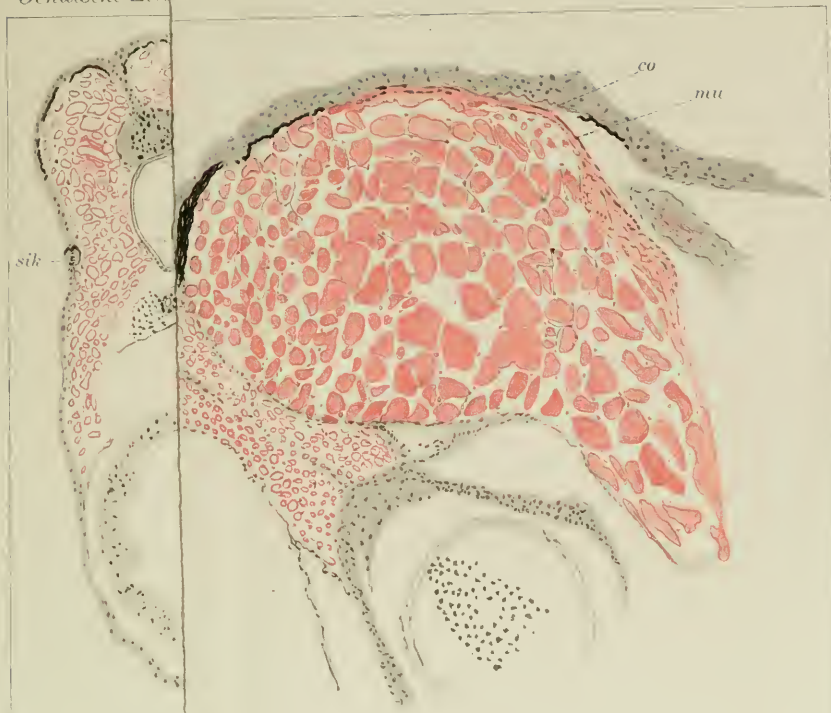


Fig. 3.

Fi

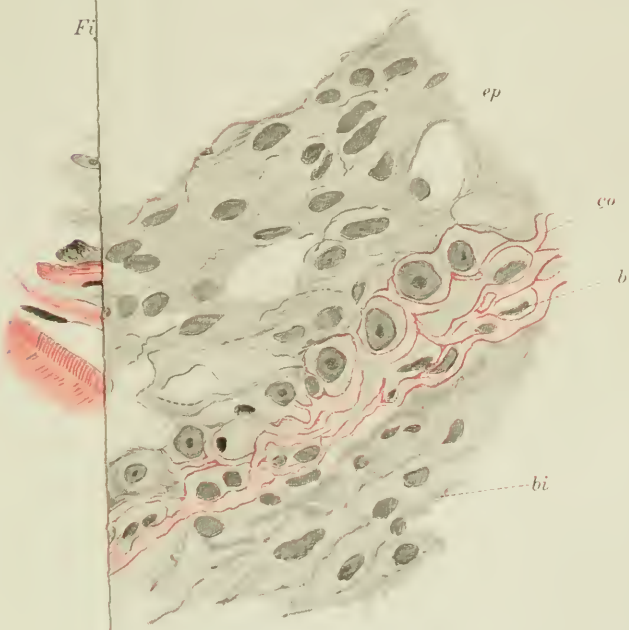


Fig. 5.

Druck v. Fr. Gr.

Hanstv K. Wess

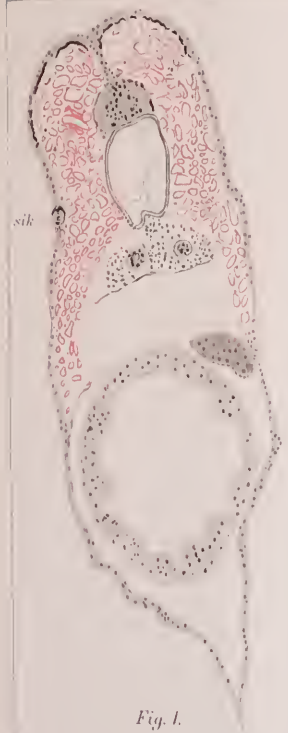


Fig. 1.

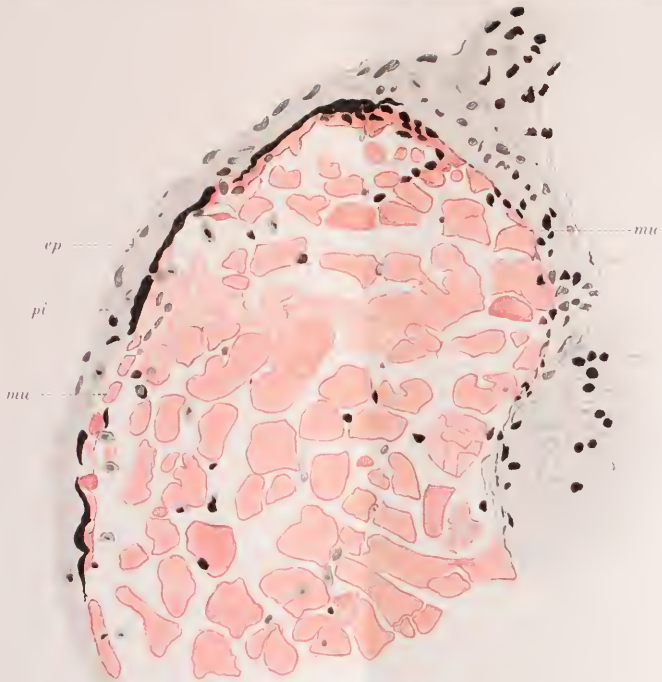


Fig. 2.

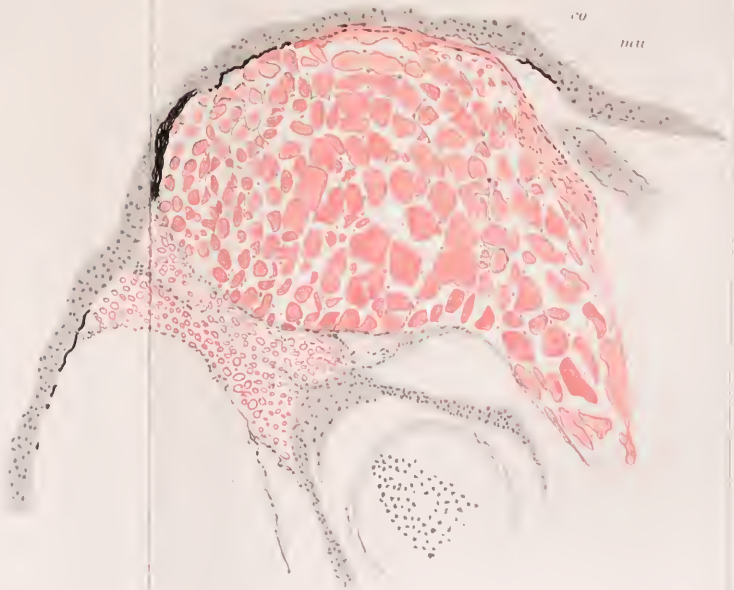


Fig. 3.

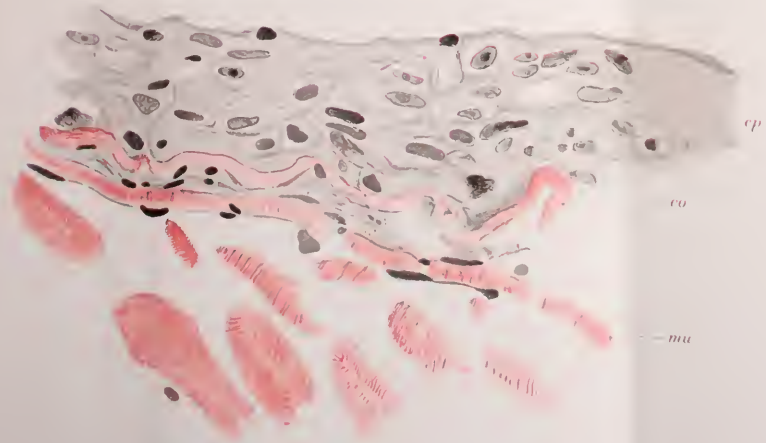


Fig. 4.

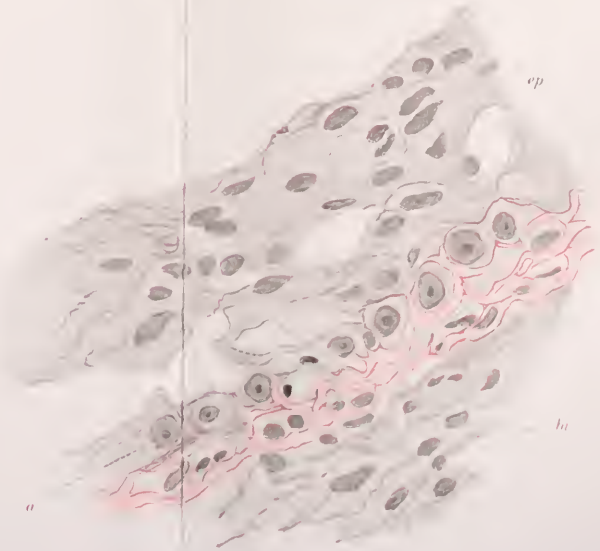


Fig. 5.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

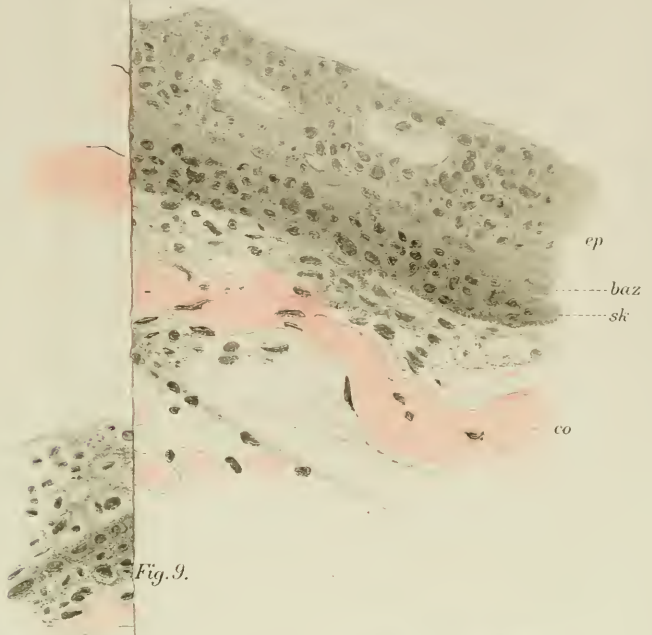


Fig. 9.

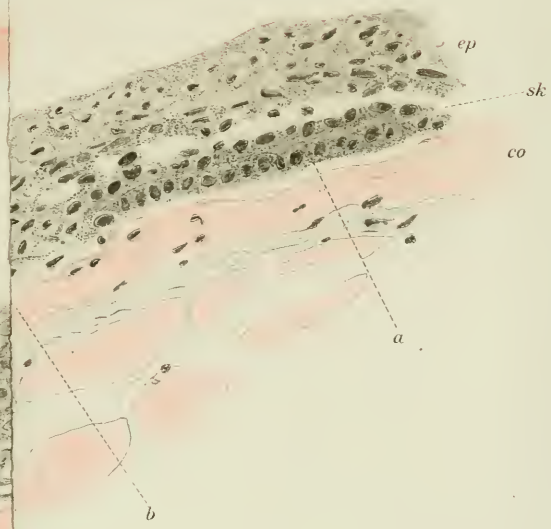


Fig. 10.

Lith Anst v K Wesser, Jena

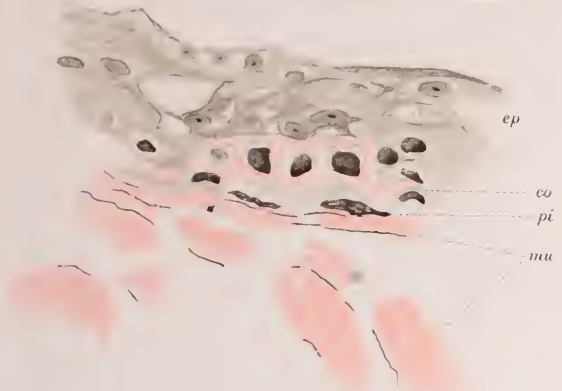


Fig. 6.

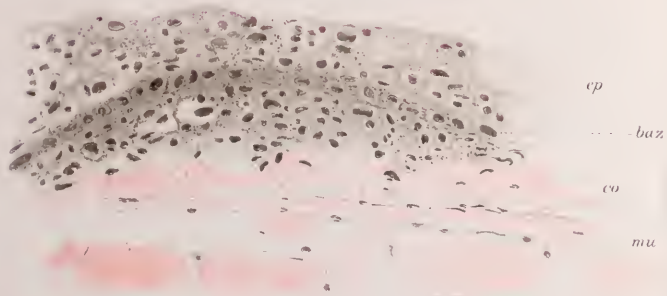


Fig. 7.

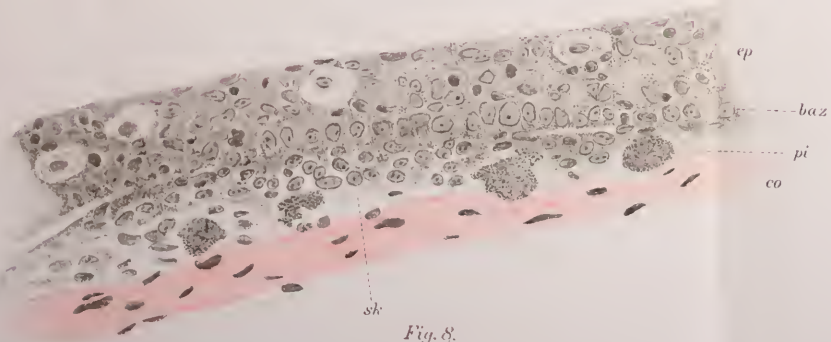


Fig. 8.

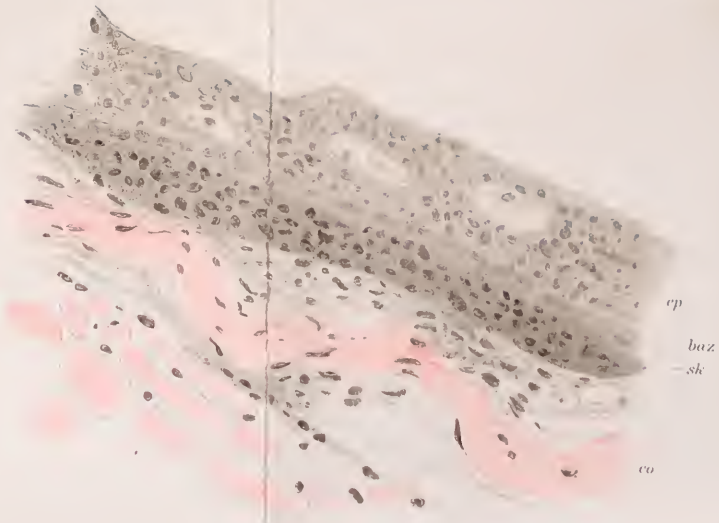


Fig. 9.

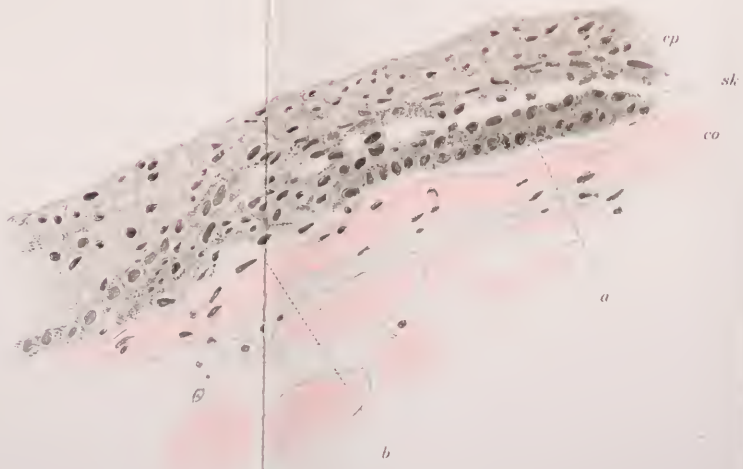


Fig. 10.

Verlag von Gustav Fischer

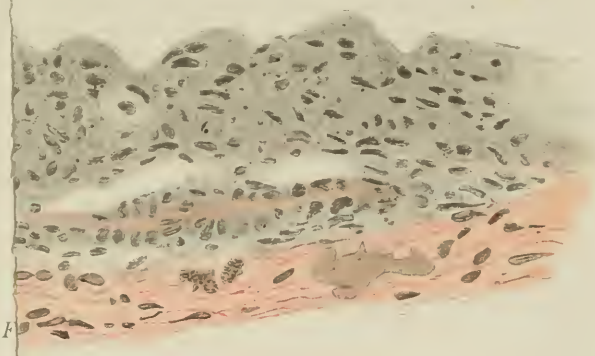


Fig. 13.

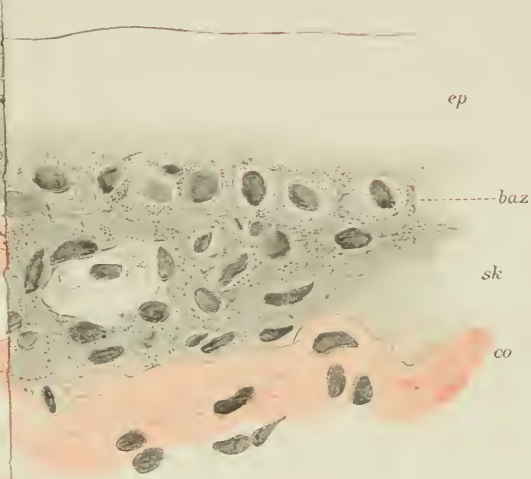


Fig. 15.

Lith Anst. v. K. Wesser Jena

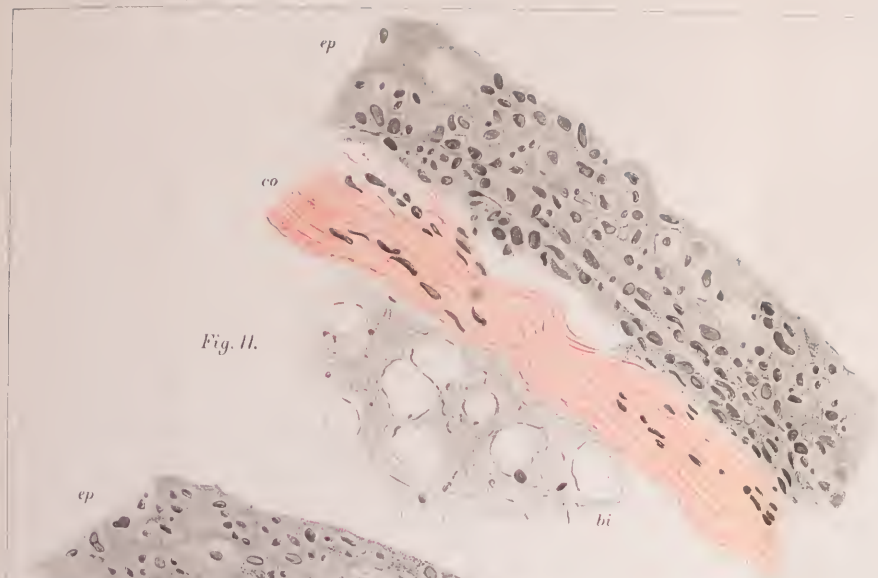


Fig. 11.

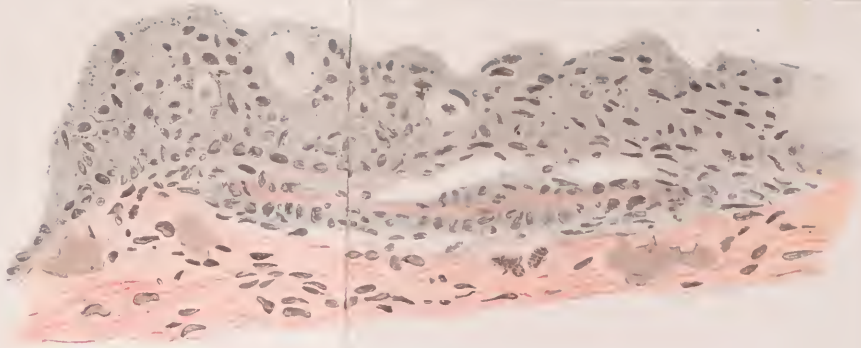


Fig. 13.

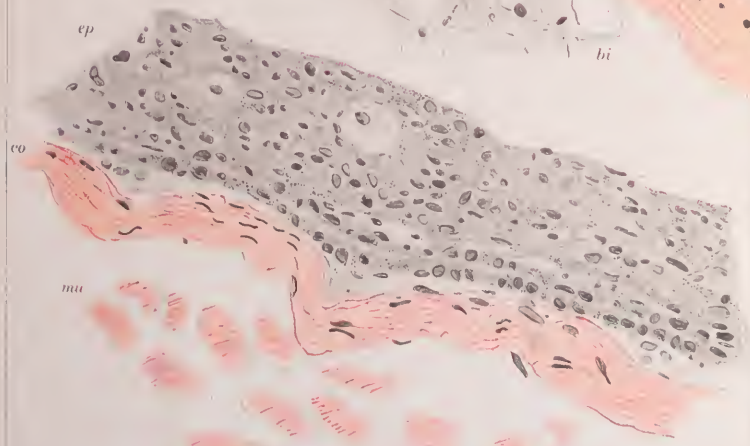


Fig. 12.

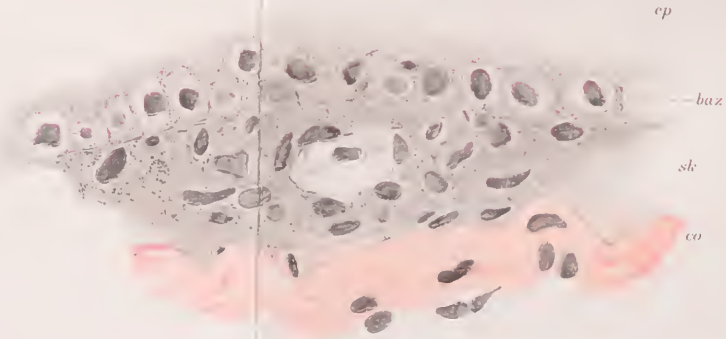


Fig. 15.

Fig. 14.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: NF_42

Autor(en)/Author(s): Grunelius Adolf von

Artikel/Article: Über die Entwicklung der Haut des Karpfens. 119-148