



Abb. 18 und 19. Längs- und Schrägschnitte aus der kompakten Hornsubstanz in REM-Darstellung. Deutlich ist die konzentrische, schuppenartige Schichtung des kortikalen Hornmaterials erkennbar. Vergr.: 45 bzw. 360 \times

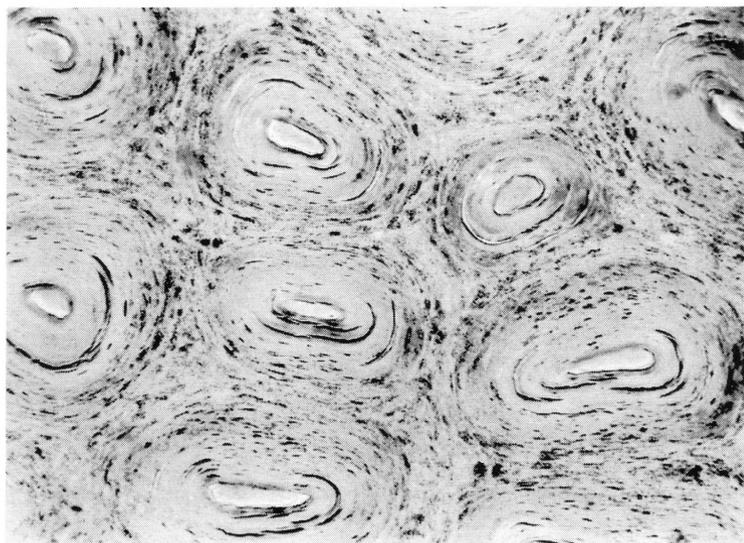


Abb. 20 siehe Abb. 22

-
- ◀ Abb. 17. Längsschnitt eines Hornsäulchens aus der kompakten Hornsubstanz mit zentraler Medulla, umgebendem Kortex und Zwischenhornsubstanz außen (etwas dunkler). Vergr.: 155 \times

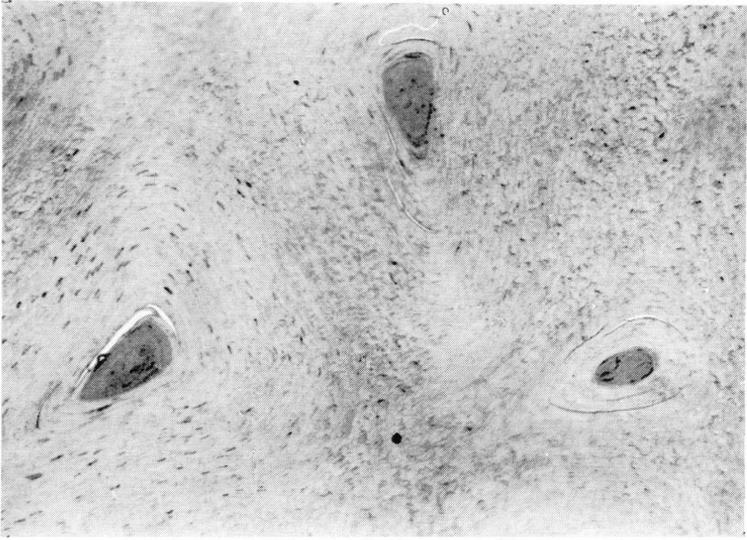


Abb. 21



Abb. 20—22. Querschnitte durch Hornsäulchen in der kompakten Hornsubstanz. Beachte ihre dichte Lagerung, die zentrale Medulla, den geschichteten Kortex und die Einlagerung von Melanin in Abb. 20. Vergr. 100×, 155× bzw. 380×

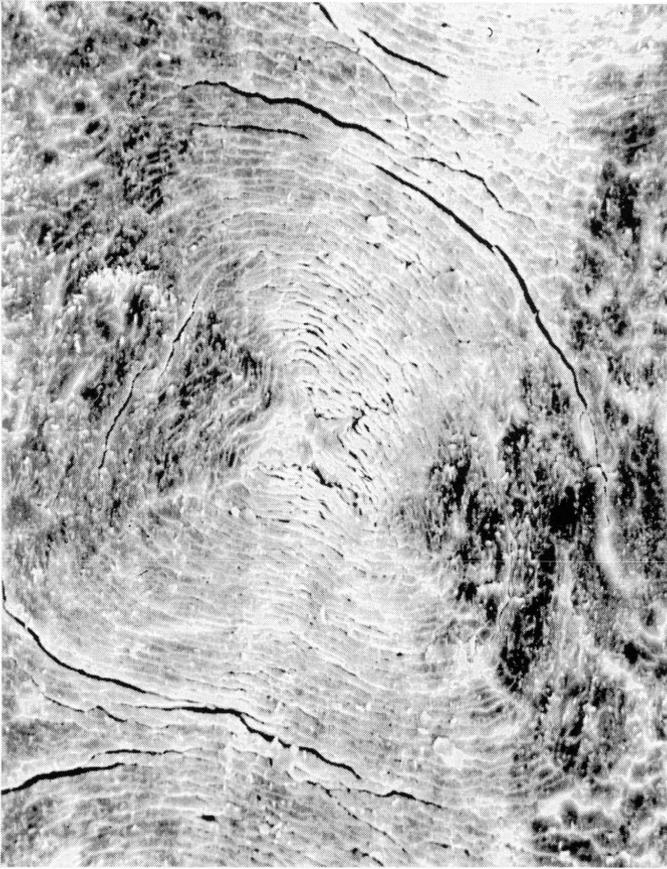


Abb. 23 siehe Abb. 24

den Grenzbereich zweier benachbarter Hornsäulchen, die durch Zwischenhornsubstanz miteinander verbunden sind. Diese besteht aus wenig geordneten und geringer abgeflachten Hornzellen. Die Abb. 26 und 27 sind transmissionselektronenmikroskopische Aufnahmen der konzentrischen Hornsubstanz der Hornsäulchen. Deutlich sind die im Bild hellen Interzellularspalten der besonders an den Zellenden stark verzahnten, langgestreckten, kernlosen und organellenfreien, vollständig verhornten Zellen zu sehen. Die besonders bei stärkerer Vergrößerung deutlicher werdende intrazelluläre, rundliche bis ovale Felderung entspricht den das Zytoplasma ausfüllenden Keratinfilamentbündeln. In Abb. 27 oben wird der Übergang in die zentrale amorphe markartige Hornsubstanz eines Hornsäulchens dargestellt.

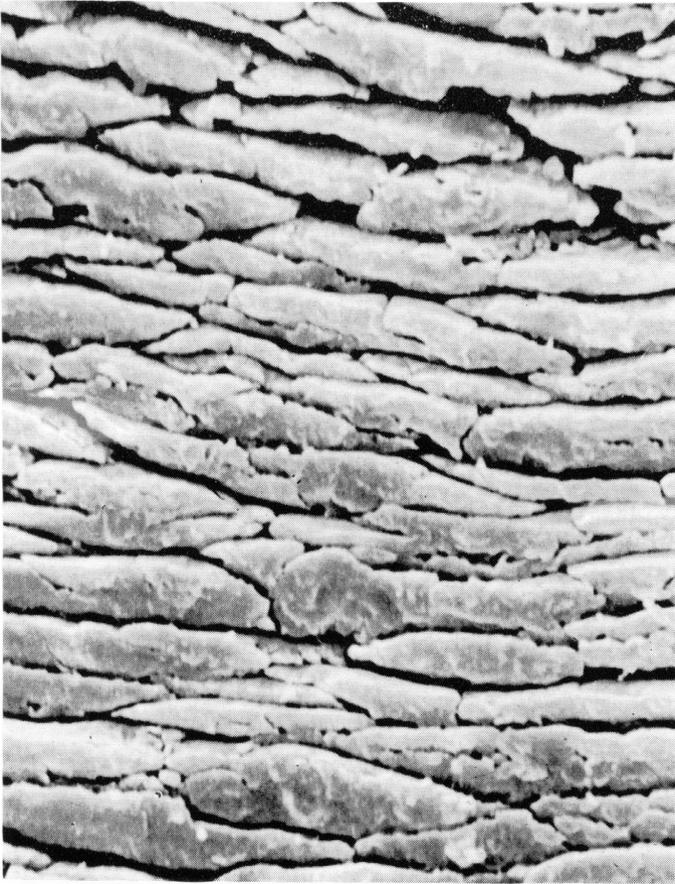


Abb. 23 und 24. Querschnitte von Hornsäulchen bei REM-Darstellung. Deutlich ist die konzentrische lamelläre, bei höherer Vergrößerung dachziegelartige Schichtung der kortikalen Hornzellen erkennbar. Vergr.: 360 bzw. 2750 \times

Eine gezielte, vergleichende histologische Untersuchung des Hornes im Bereich der oben beschriebenen rötlichen Schichten bzw. Linien ergibt, daß die Markräume der Hornsäulchen dort auf gleicher Höhe etwas weiter sind, d. h. einen größeren Durchmesser besitzen und mit Marksubstanz angefüllt sind. So ergibt der relativ höhere Anteil an Marksubstanz in diesem Hornabschnitt durch Summation makroskopisch die rötliche Verfärbung. Unsere vergleichenden Untersuchungen an Hornmaterial von *Rhinoceros unicornis* L. und *Ceratotherium simum cottoni* (Lydekker), wie auch an einem zusätzlichen 3. Stirnhörnchen von *Diceros bicornis* L. (Abb. 28 und 29) zeigen, daß diese erwartungsgemäß den gleichen feingeweblichen Aufbau besitzen.

Abb. 25. Grenzbereich zweier Hornsäulchen mit Zwischenhornsubstanz. REM. Vergr. 735 \times ▶



Abb. 25

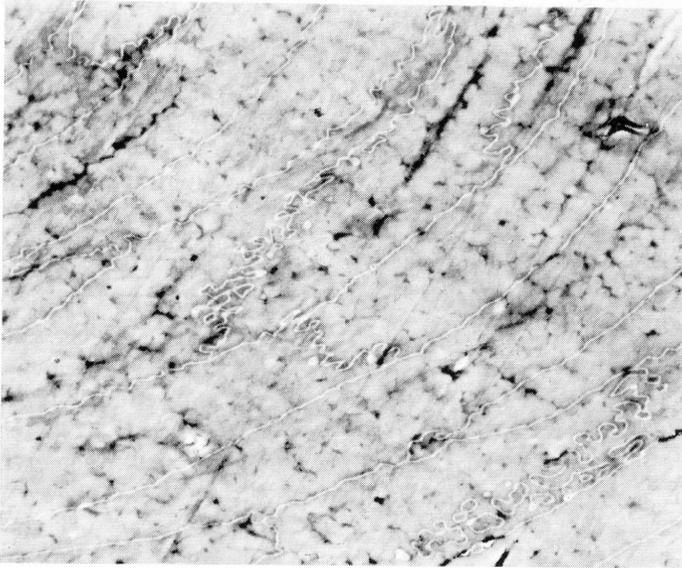


Abb. 26 siehe Abb. 27

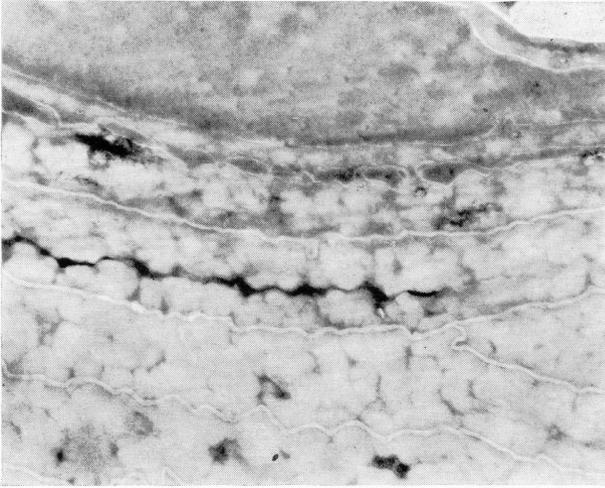


Abb. 26 und 27. Transmissionselektronenmikroskopische (TEM) Aufnahme der kortikalen Hornsubstanz in Abb. 27 oben mit Übergang zur Medulla. Beachte die verzahnten Zellgrenzen der kernlosen und organellen-freien, vollständig verhornten Zellen.
Vergr.: 4170 bzw. 10000 \times



Abb. 28. Makroaufnahme des abgefallenen zusätzlichen 3. Stirnhörnleins.

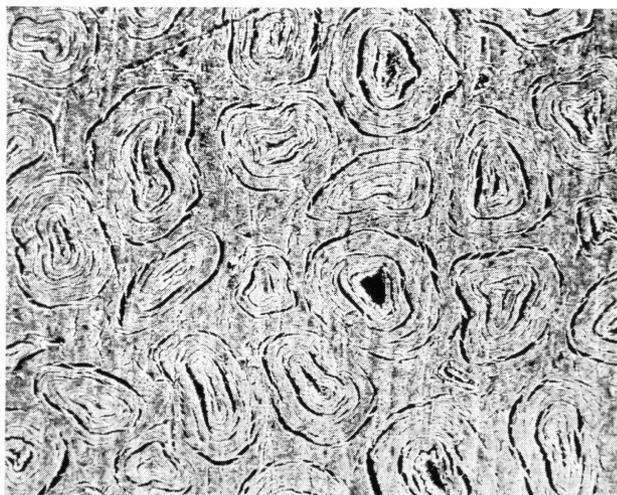


Abb. 29. Typische Säulchenstruktur im 3. Stirnhörnlein. Leichte Schrumpfsartefakte durch starke Mumifikation. REM. Vergr.: 53×

Diskussion

Wie wir bereits eingangs festgestellt haben, ist die feingewebliche Struktur des Hornes von Nashörnern spätestens seit BOAS (1931) im Prinzip bekannt. Das gilt insbesondere für dessen dominierendes Bauelement, das im deutschen Schrifttum mit Hornsäulchen, im englischsprachigen meistens mit Filament bezeichnet wird. Für die basalen Strukturen wird der Begriff Röhrchen, im Englischen Tubulus oder Zylinder, verwendet. Während der Terminus Hornsäulchen aus Gründen, die noch zu erörtern sein werden, relativ fest eingeführt ist und (mit Einschränkung) auch akzeptiert werden kann, ist die Bezeichnung Filament völlig unannehmbar. Auf makroskopischer Ebene kann die Beschreibung des Einzelelementes als fadenförmig noch hingenommen werden, im mikroskopischen Bereich steht jedoch der Begriff Filament eindeutig für subzelluläre, aus Proteinen bestehende fadenförmige Makromoleküle, z. B. Myofilamente, Intermediärfilamente etc. Überhaupt muß man feststellen, daß in der Literatur die Begriffe Hornsäulchen bzw. Hornröhrchen meistens rein deskriptiv an der Grenze vom Makroskopischen zum Mikroskopischen verwendet werden und sich z. B. in den klassifizierenden Bezeichnungen Säulchenhorn bzw. Röhrchenhorn wiederfinden, jedoch ohne auf den feineren Bau und schon gar nicht auf deren Bildungsweise einzugehen. Die umfangreichen und besten Beschreibungen über eine aus Säulchenhorn bestehende kompakte Hornsubstanz liegen für die Hufe insbesondere von Equiden vor. Wir haben daher den Hinweis von RYDER aufgegriffen, daß im Pferdehuf gleichartige Filamente (wie er sie nennt), aber dünner und mit mehr interfilamentöser Hornsubstanz vorkommen, und haben deshalb, ausgehend von unseren Erkenntnissen über das Horn der Nashörner vergleichende Untersuchungen an Hufen bzw. Klauen durchgeführt von: Asiatischer Elefant, *Elephas maximus* L., Hauspferd, *Equus przewalskii* f. *caballus* L., Hauschwein, *Sus scrofa* f. *domestica* L., Wasserreh, *Hydropotes inermis* Swinhoe, Giraffe, *Giraffa camelopardalis* (L.), Hausrind, *Bos primigenius* f. *taurus* L., Schraubenziege, *Capra falconeri* (Wagner). Ohne hier auf Einzelheiten einzugehen, kann als Ergebnis festge-

stellt werden, daß alle von uns untersuchten Hufe bzw. Klauen, aber eben auch das Horn der Nashörner im prinzipiellen Aufbau und in der Ontogenese völlig identisch sind. Stets wird über einem hohen Papillarkörper kompaktes Horn, bestehend aus Hornsäulchen und Zwischenhornsubstanz, gebildet. Der qualitative Unterschied der Hornsubstanz der verschiedenen Hufe und Klauen wie auch des Hornes der Nashörner, wird durch quantitative Variabilität des Hauptbauelementes, des Hornsäulchens, bedingt. Wesentlich dabei sind die Dicke (Durchmesser) der Hornsäulchen und ihre Dichte, d. h. das quantitative Verhältnis zwischen Hornsäulchen und Zwischenhornsubstanz. Die höchste mechanische Belastbarkeit wird offenbar durch hohe Dichte dicker Hornsäulchen erreicht. In dieser Hinsicht steht unter den von uns untersuchten Hornmaterialien das Horn der Nashörner deutlich an der Spitze der Tabelle. Ihm am nächsten kommt dabei noch der Huf des Pferdes, während die Klauen von Rind und Schwein das Ende der Tabelle ausmachen. Die hohe Dichte der Hornsäulchen bei den Nashörnern zeichnet auch dafür verantwortlich, daß bei weitreichender Reduktion der Zwischenhornsubstanz makroskopisch die typische parallele Faserstruktur deutlich hervortritt und das Horn an der Oberfläche häufig mechanisch bedingte Auffaserungen zeigt, wobei sich ein einzelnes Hornsäulchen relativ leicht isolieren läßt.

Bei der Besprechung der Begriffe Säulchenhorn bzw. Röhrenhorn müssen wir noch einmal auf die Ontogenese des Hornes zurückkommen und uns schließlich der alten Frage zuwenden, besteht das Horn nun aus verklebten Haaren oder nicht. Die Epidermis als Matrixgewebe des Hornes weist, wie auch beim Aufbau anderer harter Keratine (z. B. Krallen, Nägel), die besondere Eigenschaft der Verhornung ohne Keratohyalinbildung auf. Diese Besonderheit gilt auch für das Haar, bei dem Verhornung mit Keratohyalin nur im Follikel, in der Haarwurzelscheide, nicht aber in der eigentlichen keratogenen Zone auftritt. Damit ist gewissermaßen der besondere Biochemismus der Hornbildung unrisen. Für die Formgebung und damit für die Gestaltung der Feinstruktur des kompakten, harten Hornmaterials ist aber offenbar das dermale Gewebe verantwortlich. Hier ist es die Ausbildung eines besonders hohen korialen Papillarkörpers, der in der epidermalen Matrix die Ausbildung der typischen Säulchenstruktur induziert. Die Hornsäulchen haben an der Basis direkt über der Papillenspitze mit ca. 500 μm ihren größten Durchmesser und verjüngen sich allmählich bis zur Hornspitze (bei unserem Horn über eine Strecke von bis zu 15 cm) auf 200—250 μm . Damit handelt es sich der Form nach eigentlich um sehr langgestreckte Kegelstümpfe. Da jedoch die Bezeichnung Hornsäulchen, besonders durch die Beschreibungen an Hufen relativ fest eingeführt ist, wollen wir sie auch für das Horn der Nashörner beibehalten.

Anders ist es jedoch bei der Bezeichnung Röhrenhorn, die so nicht akzeptiert werden kann, da, wie oben beschrieben, die Hornsäulchen nur in ihrem basalen Teil (bei unserem Horn bis zu ca. 1 cm Höhe) wirklich hohl sind. Jedes Hornsäulchen besteht aus zwei Anteilen: einem zentralen, aus unvollständig verhornter Hornsubstanz bestehenden Mark- oder Medullaanteil und einem das Mark umgebenden, konzentrisch geschichteten, verhornten Rinden- oder Kortextanteil. Auch der Markanteil hat an der Basis des Hornsäulchens den größten Durchmesser. Aber entweder wird hier primär unzureichend Marksubstanz gebildet (Sparsamkeitsprinzip?), oder diese geht sekundär teilweise wieder verloren (Zerfall zu Keratinpuder?, vgl. Puderdünen der Vögel). Auf jeden Fall entsteht eine basale, gasgefüllte Markhöhle (Röhrenchen, Hohlzylinder, Hohlkegel), die aber nur eine Länge von ca. 1 cm hat und dann allmählich bei abnehmendem Durchmesser wieder vollständig mit Marksubstanz ausgefüllt wird. Immerhin ist aber offenbar dieser Bereich

des Hornes der locus minoris resistentiae, die „Sollbruchstelle“, an der das Horn bei einem adäquaten Trauma abbricht. Das Horn (und das gilt auch für die Hufe) wegen dieser umschriebenen Struktur insgesamt als Röhrenchorn zu bezeichnen, ist sicher nicht korrekt.

Wenn wir nun Hornsäulchen und Haar genauer betrachtend vergleichen, dann stellen wir fest, daß beide in ihren Bestandteilen Medulla und Kortex histologisch und ultrastrukturell völlig identisch sind. Das bedeutet aber nicht, daß nun das Horn aus verklebten Haaren besteht. Beide Differenzierungen sind homolog, aber nicht identisch. Worin bestehen die Unterschiede? Haare besitzen zusätzlich eine 3–5 µm dicke zelluläre Außenschicht, die Cuticula. Bei sehr dünnen Haaren, z. B. den blonden Haaren des Menschen, fehlt die Medulla häufig. Das Wachstum des Hornes bzw. der Hornsäulchen erfolgt über einem hohen Papillarkörper von vornherein exophytisch aus der Epidermis heraus, während der Wachstumspol der Haare durch das bei der Ontogenese endophytische Wachstum des Follikelapparates tief in die Cutis verlegt wird. Allerdings gibt es auch noch eine weitere Übereinstimmung. Diese betrifft die Pigmentierung der Hornsubstanz, die bei Horn und Haar in gleicher Weise durch Einlagerung von Melaninpigment in die Hornzellen des Kortex realisiert wird. Diese Feststellung gibt uns die Gelegenheit, noch einmal auf die beiden von uns im Horn beobachteten Verfärbungen einzugehen. Die zentrale Schwarzfärbung ist, wie bereits festgestellt, durch Melaninpigmenteinlagerung bedingt.

Solche schwarze oder braun-schwarze Verfärbungen fanden wir auch in der Ausstellung und dem Fundus der Staatlichen Kunstsammlung Dresden, Grünes Gewölbe, an zahlreichen Kunstgegenständen wieder, die aus Nashornhörnern hergestellt worden waren³. Wie bei dem Horn des Magdeburger Spitzmaulnashornes sind bei vielen dieser Kunstgegenstände die zentralen Teile dunkel verfärbt, während sie an der Peripherie hyalin-hornfarben sind. Auch CLARK (1986) demonstriert aus den verschiedensten Museen und Kunstsammlungen der Welt solche Kunstgegenstände, die teils aus gelblicher, teils aus dunkel verfärbter Hornsubstanz bestehen. Da es nach MENZHAUSEN (1988) keine exakten Angaben über die Herkunft des Rohmaterials dieser Kunstgegenstände gibt, ist anzunehmen, daß sowohl afrikanische als auch asiatische Nashornarten als „Rohstofflieferanten“ anzusehen sind. Man darf daraus die Vermutung ableiten, daß der dunkle Kern des von uns untersuchten Hornes weder eine individuelle anatomische Besonderheit des Magdeburger Spitzmaulnashornes, noch ein artspezifisches Kennzeichen von *Diceros bicornis* ist.

Die 2. Verfärbung betrifft die ebenfalls im Abschnitt Makroskopie beschriebenen rötlichen Schichten im Horn, die, wie weiter oben dargestellt, durch einen relativ höheren Markanteil an der Hornsubstanz zustandekommt. Hinweise auf diesen Befund konnten wir im Schrifttum nicht finden, so daß offenbleiben muß, ob diese Erscheinung dem Normalen zuzurechnen ist. Auch über die Entstehung kann zunächst nur spekuliert werden. Wir würden am ehesten an ein — durch welche Einflüsse auch immer bedingtes — unregelmäßiges, evtl. schubweises, quantitativ unterschiedliches Wachstum des Hornes denken.

³ Unser Dank gilt Herrn Dr. J. MENZHAUSEN, Direktor des Grünen Gewölbes der Staatlichen Kunstsammlungen Dresden, und seinen Mitarbeitern, die uns zahlreiche Kunstgegenstände aus dem Fundus zeigten und uns die Möglichkeit zum Fotografieren gaben.

Abschließend sollen noch einige Erwägungen zur Phylogenese der Hornbildung angestellt werden. Das hervorragende Merkmal der Epidermis von Vertebraten, die Verhornung, ist eine sehr alte, erworbene Eigenschaft und bereits bei den Anamniern entwickelt. Ihre überragende Bedeutung erhielt sie jedoch erst mit dem Übergang zum Landleben, wobei besonders die Amnioten an ihrer ganzen Körperoberfläche eine Epidermis, bestehend aus einem mehrschichtigem Epithel mit einem Stratum corneum, aufweisen. Diese Fähigkeit zur Hornbildung wird dann in der Phylogenese auch zur Ausbildung besonderer funktionstragender Strukturelemente benutzt. Gemeint sind hier Federn, Haare, Stacheln, Hörner, Hufe, Klauen, Krallen und Nägel. Die Natur hat dabei unter den gegebenen morphologischen Voraussetzungen des verhornenden Plattenepithels eine offenbar sehr effektive, feingewebliche Struktur entwickelt, die trotz Funktionswandels als homologe Differenzierung im Haar und in der kompakten Hornsubstanz (Huf, Horn der Nashörner) Verwendung findet.

Gemeint ist hier das Hornsäulchen, bestehend aus Medulla und Kortex. Die Frage ist nur, wann wurde dieses Strukturelement „erfunden“ und wo zum 1. Mal verwendet. Die von anderen und uns schon zurückgewiesene Annahme, das Horn der Nashörner würde aus konfluierenden, verklebten Haaren bestehen, beinhaltet ja mit Einschränkung, daß die Haare Vorläufer dieser Hornbildung sind. Einzelne Mitteilungen in der Literatur und erste eigene ergänzende Untersuchungen deuten jedoch darauf hin, daß das Hornsäulchen in allen Differenzierungen aus hartem Keratin im Sinne der kompakten Hornsubstanz ausgebildet wird. Entscheidend für die Differenzierung von Hornsäulchen in harten Keratinen scheint nur zu sein, daß diese eine kritische Dicke überschreiten. Wir konnten z. B. feststellen, daß sie im menschlichen Großzehennagel im Normalfall nicht vorkommen, dagegen in der Krallenplatte, also im wesentlich dickeren Nagel des Elefantenfußes sehr wohl ausgebildet sind. Zu untersuchen bleibt, ob sie auch in den Krallen anderer Vertebraten nachzuweisen sind, wobei diese bekanntlich bereits bei den Amphibien auftreten.

Schon jetzt gibt es aber eindeutige Hinweise darauf, daß die Hornsäulchen tatsächlich auch außerhalb der Säuger vorkommen. GARDINER beschreibt bereits 1885 an den Schnabelrändern und anderen Teilen des Schnabels embryonaler und jugendlicher Vögel (Sittich, Sperling, Huhn), „Röhrchen“, welche von suprapapillären Epithelzellen gebildet würden, und vergleicht sie mit den Epithelzellröhrchen in den Hufen der Säuger. MOSER (1906) meint, daß es sich nicht um Röhrchen, sondern um solide Epithelsäulchen handle, welche „eine konzentrische zwiebelschalenartige Zellgruppierung“ aufweisen. LANGE (1931) fand dieselben Strukturen in „besonders schöner Ausbildung“ beim Kaktussittich und jugendlichen, aber ausgewachsenen Saatkrähen. Darüberhinaus ist aus seiner Beschreibung und 2 angefügten Abbildungen der fast 1 cm dicken Hornschicht der Brustschwiele von Straußenvögeln zu entnehmen, daß auch in dieser dieselben Strukturen gebildet werden. Zweifellos handelt es sich um die Beschreibung von basal ebenfalls hohlen Hornsäulchen als Bestandteile des Säulchenhorns des harten Schnabelkeratins und der Ratiten-Brustschwiele, die mit 1 cm Stärke die kritische Hornstärke, die die Ausbildung von Hornsäulchen erfordert, überschritten hat. Erste eigene Untersuchungen an verschiedenen Schnäbeln bestätigen die referierten, aber nun in dem von uns dargestellten größeren Zusammenhang zu sehenden Befunde. Verallgemeinernd läßt sich vielleicht schon jetzt feststellen, daß bei Schnäbeln eine dickere Hornschicht mit Hornsäulchen immer dort ausgebildet wird, wo die größte mechanische Beanspruchung und eine entsprechende ständige Abnutzung statthat. Es bleibt abzuwarten, ob das

Säulchenhorn noch weitere phylogenetische Schlußfolgerungen zuläßt. Auf die Krallenproblematik wurde schon hingewiesen. Es soll aber auch daran erinnert werden, daß sich der Schnabel der Vögel wahrscheinlich von verschmolzenen Reptilschuppen ableitet, was durch den Nachweis Hornschnäbel tragender Dinosaurier noch unterstützt wird. Die Hufe, das Horn der Nashörner und die Haare erscheinen damit als Differenzierungen mit einem gemeinsamen Strukturelement, das aber vermutlich eine bereits wesentlich längere Entwicklungsgeschichte hat.

Danksagung

Für ausgezeichnete technische Assistenz danken die Autoren sehr herzlich den Damen CH. DRÜG, T. HOPFER, D. KUBCZYK und A.-M. WIESNER sowie Herrn H. WALDMANN.

Schrifttum

- ANTHONY, H. E. (1928): Horns and antlers, their evolution, occurrence and function in the mammalia. Zool. Soc. Bull. New York **31** (6), 179—214.
- BEDDARD, F. E. (1902): Cambridge National History **10**, 253.
- BOAS, J. E. V. (1931): Hörner. In: BOLK, L., GÖPFERT, E., KALLIUS, E., & LUBOSCH, W. (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin u. Wien.
- CLARK, T. H. (1986): The Rhinoceros from Dürer to Stubb's, 1515—1799. Sotheby's Publications London.
- EARLAND, C., BLAKEY, P. R., & STELL, J. G. P. (1962): Molecular orientation of some keratine. Nature **196**, 1287—1291.
- GARDINER (1985): zit. bei LANGE, B. (1931): Integument (Integument der Sauropsiden). In: BOLK, L., GÖPFERT, E., KALLIUS, E., & LUBOSCH, W. (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin u. Wien, 402.
- KIND, H. (1967): Vergleichende Untersuchungen über die Abnutzung der Hufe einiger Equiden auf Grund der Struktur der Hufkapselwand. D. Zool. Garten (NF) **34**, 237—250.
- KNEELAND, S. (1854): On the horn of the rhinoceros. Proc. Boston Soc. of Nat. Hist. **4**, 175.
- LANGE, B. (1931): Integument (Integument der Sauropsiden) In: BOLK, L. E., GÖPFERT, E., KALLIUS, E., & LUBOSCH, W. (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin u. Wien, 402.
- LYNCH, L. J., ROBINSON, V., & GROLL, J. (1973): A scanning electron microscope study of the morphology of rhinoceros horn. Austral. Journ. of biological sciences **26** (2), 395—399.
- MAKINSON, K. R. (1954): The elastic anisotropy of keratinous solids. Ibid. **7** (3), 336—347.
- MENZHAUSEN, J. (1988): mündl. Mitteilung.
- MOSE (1906): zit. bei LANGE, B. (1931): Integument der Sauropsiden. In: BOLK, L. E., GÖPFERT, E., KALLIUS, E., & LUBOSCH, W. (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin u. Wien.
- NEUSCHULZ, N. (1988): Noch ein Spitzmaulnashorn mit drei Hörnern. Felis **6**, 86—88.
- & PUSCHMANN, W. (1986): Verlust und Neubildung des Vorderhornes beim Spitzmaulnashorn (*Diceros bicornis*). Ibid. **4**, 51—54.
- PUSCHMANN, W., & SCHRÖPEL, M. (1988): Erneuter Hornverlust bei einem Spitzmaulnashorn. Ibid. **6**, 89—92.
- RITCHIE, A. T. A. (1963): The black rhinoceros (*Diceros bicornis*). East African Wildlife J. **1**, 54—62.
- RYDER, M. (1962a) Structure of rhinoceros horn. Nature **193**, 1199—1201.
- (1962b): Rhinoceros horn. Turtox news **40** (11), 274—277.

Prof. Dr. PETER KEMNITZ, Institut für Pathologische Anatomie
der Medizinischen Akademie, O-3010 Magdeburg (BRD)

Dir. WOLFGANG PUSCHMANN und MICHAEL SCHRÖPEL, Zoologischer Garten Magdeburg,
O-3018 Magdeburg (BRD)

Prof. Dr. DIETER KRAUSE und Dr. RÜDIGER SCHÖNING, Institut für Gerichtliche Medizin
der Medizinischen Akademie, O-3010 Magdeburg (BRD)