Die Cuticula der Wirbeltierepidermis.

Von

Gustav Wolff.

Hierzu Tafel XXVIII.

Wiewohl die Untersuchung der Frage, ob die oberflächliche Begrenzung der Epidermis durch eine Cuticula eine ausschließlich wirbellosen Tieren zukommende Eigentümlichkeit sei, oder ob cuticulare Bildungen auch bei Vertebraten sich vorfänden, im Laufe der letzten dreißig Jahre von den verschiedensten Seiten lebhaft in Angriff genommen wurde, so hat diese Frage dennoch bis heute keine abschließende Beantwortung erfahren.

Ein kurzer Überblick über die wichtigsten diesen Gegenstand betreffenden Untersuchungen wird die Richtigkeit obiger Behauptung darlegen.

Leydig [1]) war der Erste, der das Vorkommen cuticularer Bildungen auf der Epidermis von Wirbeltieren behauptete. Er vertrat die Ansicht, daß in den drei niedersten Wirbeltierklassen die Körperoberfläche ähnlich wie bei Wirbellosen durch eine cuticulare Schicht begrenzt würde.

Lebhaften Widerspruch fanden die Leydig'schen Anschauungen von Seiten F. E. Schulze's [2]), der zwar das Vorhandensein einer

1) Leydig, Über Organe eines sechsten Sinnes. Nov. act. acad. Leop. Carol. XXXIV. — Über die äußern Bedeckungen der Amphibien und Reptilien. Archiv f. mikr. Anat. IX. — Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Archiv f. mikr. Anat. XII.

2) F. E. Schulze, Über cuticulare Bildungen und Verhornung von Epithelzellen bei Wirbeltieren. Archiv f. mikr. Anat. V. — Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. III.

das Integument gleichmäßig überziehenden Cuticula bei den Fischen und den Amphibienlarven, sowie den Perennibranchiaten zugiebt, bei allen andern Wirbeltieren jedoch bestreitet. Für eine wirkliche Cuticula hält Schulze den gestrichelten Saum, welcher bei Fischen (am schönsten bei Amphioxus und Petromyzon) und Amphibienlarven den peripheren Epidermiszellen auflagert, während er die oberflächlichste homogene Begrenzungsschicht der Epidermis bei ausgebildeten Amphibien und bei Reptilien, welche Leydig für eine Cuticula erklärt, als eine Lage verhornter Zellen betrachtet.

Von den später über diesen Gegenstand angestellten Untersuchungen ist eine Arbeit von Pfitzner [1]) die wichtigste. Pfitzner, der seine Untersuchung auf die Amphibien, ja sogar auf eine Spezies, Salamandra maculosa beschränkt hat, kommt zu dem Resultate, daß bei den Amphibien überhaupt keine echte Cuticula existiert, weder bei den Larven, noch bei den erwachsenen Tieren. Er nennt zwar den gestrichelten Saum, der den peripheren Epidermiszellen der Larve auflagert, einen „Cuticularsaum", erklärt dieses Gebilde jedoch für ein Verhornungsprodukt [2]). Bezüglich des erwachsenen Tieres schließt Pfitzner sich im Wesentlichen der Auffassung Schulze's an. Auch er ist der Ansicht, daß die homogene Membran auf der Oberfläche der Epidermis eine Lage verhornter Zellen darstellt, was er insbesondere auch durch die von Ewald und Kühne zu histologischen Zwecken empfohlene Methode der künstlichen Verdauung festzustellen suchte. Die Pfitzner'sche Auffassung unterscheidet sich demnach von der Schulze's nur bezüglich der Verhältnisse im Larvenzustande. Bezüglich der Entstehung und morphologischen Bedeutung des gestrichelten Saumes, den er für ein Verhornungsprodukt hält, gelangt Pfitzner zu einer von ihm nur angedeuteten Hypothese, auf die später noch zurückgekommen werden soll.

Die Pfitzner'sche Anschauung scheint für die Auffassung dieses Punktes entscheidend geworden zu sein; wenigstens schließen sich die später über diesen Gegenstand erschienenen Arbeiten [3]) seiner Darstellung im wesentlichen an. Allgemein scheint allerdings die Pfitzner'sche Beurteilung nicht angenommen zu sein,

1) W. Pfitzner, die Epidermis der Amphibien. Morphol. Jahrbuch, Bd. 6.

2) l. c. p. 484.

3) Z. B.: Justus Carrière, Die postembryonale Entwickelung von Siredon pisciformis, Archiv f. mikr. Anat. XXIV.; und Paulicki, Über die Haut des Axolotls, ebenda.

denn wenn z. B. die Darlegung dieses Gegenstandes [1]) in Wiedersheims „Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere" als die Zusammenfassung des zur Zeit als gültig Angenommenen betrachtet werden soll, so beschränkt sich die Annahme der Pfitzner'schen Resultate lediglich auf die beim erwachsenen Salamander gemachten Befunde, also auf diejenigen Punkte, in denen Pfitzner mit Schulze übereinstimmt, während der mit dem ähnlichen Gebilde der Fische als homolog [2]) betrachtete gestrichelte Saum im Anschluß an ältere Auffassungen für eine poröse Cuticula angesehen wird.

Während die Leydig'schen Anschauungen bezüglich des Verhaltens der Amphibien von Schulze und Pfitzner bestritten wurden, fand seine Auffassung der Verhältnisse bei den Reptilien von anderer Seite Widerspruch. Cartier war es, der in seiner Arbeit [3]) über die Epidermis der Geckotiden dem der Epidermis auflagernden, von Leydig als Cuticula gedeuteten homogenen Saum diese Eigenschaft absprach und denselben für ein Verschmelzungsprodukt verhornter Zellen erklärte. Wenn Cartier aber auch eine eigentliche Cuticula leugnet, so beschreibt er doch eine Reihe von Bildungen, die er als cuticulare angesehen wissen will.

In später erschienenen Arbeiten [4]) über diesen Gegenstand nähert sich Cartier den Leydig'schen Anschauungen wieder und sucht dieselben mit denen Schulze's zu vereinigen, indem er sagt [5]), daß z. B. beim Hautüberzug des Auges der sich häutenden Ringelnatter der oberflächlichste, zur Häutung bestimmte Teil der Haut aus einem Teile des rete Malpighii und aus einer „fein lamellösen Hornschicht" bestehe, die „keine zelligen Elemente mehr erkennen läßt und nach außen wahrscheinlich mit einer

---

1) Wiedersheim, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, p. 20.

2) Pfitzner spricht sich über diese wichtige Frage, ob wir den gestrichelten Saum der Amphibienlarven mit dem entsprechenden Gebilde bei Fischen zu homologisieren haben, gar nicht aus, während Schulze die Frage nur indirekt, aber allem Anschein nach in verneinendem Sinn berührt. Ich werde auf diesen Punkt noch zurückkommen.

3) Oskar Cartier, Studien über den feineren Bau der Haut der Reptilien. Verhandlgn. d. Würzburger phys.-med. Gesellsch. N. F. III. Bd.

4) Oskar Cartier, Über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. Arbeiten aus d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg, Bd. I.

5) l. c. p. 244.

äußerst dünnen Cuticula verschmolzen ist". Aber auch für die übrige Körperoberfläche [1]) nimmt Cartier eine Verschmelzung von verhornten Zellen mit cuticularen Bildungen an, welche dadurch zustande kommen soll, daß die von ihm aufgefundenen cuticularen Härchen, die kurz vor der Häutung entstehen und den Häutungsprozeß mechanisch einleiten sollen, noch bevor die alte Haut abgestreift wird, „zu einer homogenen, etwas gefärbten Membran von ziemlicher Dicke" verschmelzen, so daß also „der äußere Teil der Epidermis weder bloß verhornte Zellenlage (F. E. Schulze), noch bloß Cuticula (Zellenausscheidungsprodukt), sondern eine zusammenhängende Bildung aus beiden Materien" darstellt [2])

Bei der Riesenschlange soll nach Cartier die Cuticula nicht in der Form von Borsten etc., sondern gleich in Gestalt eines dünnen Häutchens abgeschieden werden [3]). Damit hat sich Cartier der Leydig'schen Auffassung allerdings genähert, ja Cartier, dem Leydig nach Erscheinen der ersten Cartier'schen Arbeit mündlich mitgeteilt hatte, daß er unter „Cuticula" nicht, wie Schulze, Cartier, Kerbert und auch spätere Forscher, z. B. Lwoff [4]) annahmen, die äußere, homogen erscheinende Lage der Epidermis, sondern „nur ein ganz dünnes äußeres Häutchen, welches Skulpturen trägt", verstehe, erklärt sich nun selbst mit den Leydig'schen Ansichten im wesentlichen einverstanden.

Energischeren Widerspruch findet Leydig von seiten Kerberts, welcher sowohl das Vorhandensein einer Cuticula, als auch cuticularer Bildungen bestreitet [5]). Er nennt [6]) die oberste Hornschicht der Epidermis, welche Leydig nach Kerberts Auffassung für eine Cuticula hielt, „Epitrichialschicht", „weil sie vollständig homolog ist mit derjenigen Schicht, welche von Welcker Epitrichium genannt wurde." Er definiert [7]) als „Epitrichialschicht" „diejenige oberflächliche embryonale [8]) Schicht der Epidermis,

1) l. c. p. 246.

2) l. c. p. 247.

3) l. c. p. 251.

4) W. Lwoff, Beiträge zur Histologie der Haut der Reptilien. Bulletins de la société impériale des Naturalistes de Moscou, 1884, No. 3.

5) C. Kerbert, Über die Haut der Reptilien und andrer Wirbeltiere. Archiv f. mikr. Anat. XIII.

6) l. c. p. 211.

7) l. c. p. 232.

8) Auf den Widerspruch, daß Kerbert einmal von der Epitrichialschicht erwachsener Reptilien spricht und sie dann als embryonale

welche entweder allmählich und teilweise vor oder nach der Geburt des Tieres verloren geht (Säugetiere, Vögel) oder welche mit der eigentlichen Hornschicht verwächst und im Zusammenhang mit dieser Hornschicht nach der Geburt bei der ersten Häutung abgeworfen wird (Reptilien und Amphibien)". Die Skulpturen auf der Oberfläche der Epitrichialschicht erklärt Kerbert für „Erhebungen" von Zellen.

Die Arbeit von Kerbert scheint in diesem Punkt wenig Beachtung gefunden zu haben, wenigstens schließen sich spätere Arbeiten von Braun [1]) der Cartier'schen Auffassung im wesentlichen an. Insbesondere sucht Braun die Cartier'schen Anschauungen den Einwänden Kerberts gegenüber zu verteidigen. Auf den Einwand Kerberts, daß, wenn cuticulare Bildungen bei Reptilien vorkämen, diese doch schon im Embryonalleben entstehen müßten, was nach seinen Untersuchungen nicht der Fall sei, erwidert Braun [2]), daß bei Geckotiden die Ausscheidung cuticularer Bildungen erst bei der ersten Häutung erfolge, die übrigens jedenfalls gleich nach Verlassen des Eies, wenn nicht schon innerhalb desselben eintrete.

Indem ich nunmehr nach diesen historischen Mitteilungen zu meinen eigenen Untersuchungen mich wende, bemerke ich zuvörderst, daß die von mir angewendete Methode hauptsächlich darin bestand, möglichst dünne und ganz senkrechte Querschnitte herzustellen und durch Behandlung derselben mit Kalilauge festzustellen, was als Lage verhornter Zellen, was als Cuticularablagerung anzusehen ist.

Fertigt man durch die Epidermis des Amphioxus einen Querschnitt, so fällt zunächst an der Peripherie der Epidermiszellen der bekannte gestrichelte Randsaum auf. Wie oben gezeigt, wird dieses Gebilde allgemein unter dem Namen „Cuticularsaum" aufgeführt. Aber dieser gestrichelte Saum ist nicht die oberflächlichste Begrenzung der Epidermiszellen, denn über ihm liegt noch ein äußerst feiner zweiter Saum [3]), der bisher ganz übersehen

---

Schicht definiert, haben schon Gardiner (Beiträge zur Kenntnis des Epitrichiums und der Bildung des Vogelschnabels. Archiv f. mikr. Anat. XXIV, p. 303) und Lwoff (l. c. p. 317) hingewiesen.

1) Braun, Lacerta Lilfordi und Lacerta muralis. Arbeiten aus d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg, Bd. IV, p. 20. — Zur Bedeutung der Cuticularborsten auf den Haftlappen der Geckotiden. Ebenda p. 231.

2) l. c. p. 236.

3) Figur 1.

wurde, der aber unzweifelhaft eine echte Cuticula darstellt. Damit sich die Cuticula optisch von dem darunterliegenden gestrichelten Saum (den ich nunmehr die „Pseudocuticula" nennen will) mit genügender Deutlichkeit abhebt, ist es einmal nötig, daß der Schnitt sehr dünn und insbesondere genau senkrecht geführt ist. Ferner ist die Beobachtung in Aufhellungsflüssigkeiten völlig zu vermeiden. Canadabalsam und Damarlack machen die optische Unterscheidung der Cuticula unmöglich, selbst Glycerin erschwert dieselbe ungemein. Scharf zu erkennen ist die Cuticula nur in Wasser oder Alkohol. Durch Behandlung mit Kalilauge [1]) quillt die Pseudocuticula ziemlich stark; die radiäre Streifung wird dabei undeutlicher, die Cuticula aber bleibt völlig unverändert.

Bekanntlich unterscheidet sich die Epidermis der Amphioxuslarve von der des ausgebildeten Tieres durch ein Wimperkleid. Es wäre interessant gewesen, diese Verhältnisse, insbesondere die Beziehungen der Wimpern zum gestrichelten Saume zu studieren, leider fehlte mir jedoch das Material [2]).

Das nämliche Verhältnis wie beim Amphioxus treffen wir, allerdings nicht mit gleicher Deutlichkeit, bei Petromyzonten.

Nicht alle Fische bieten das gleiche Verhalten. Bei allen übrigen von mir untersuchten Fischen (Cobitis, Cyprinus amarus, Anguilla fluviatilis) fehlt der gestrichelte Saum, wohl aber ist eine Cuticula vorhanden, die als ein dünner Saum die ganze Epidermis gleichmäßig überzieht [3]). Schnitte durch die Epidermis der letztgenannten Fische werden in Kalilauge nicht wesentlich verändert.

Die Epidermis der Amphibien bietet bekanntlich beim erwachsenen Tier einen wesentlich andern Charakter als bei der Larve. Aber auch bei der Larve sind bezüglich der Epidermis zwei Stadien scharf zu unterscheiden: das der flimmernden und das der nicht flimmernden Epidermis.

Alle Amphibien scheinen im frühen Larvenleben Wimpern zu tragen [4]). Junge Batrachierlarven haben einen ziemlich stark

---

1) Ich verwendete in der Regel dreißigprozentige.

2) Ich verweise aber gleich hier auf die später zu besprechenden Verhältnisse bei ganz jungen Amphibienlarven.

3) Figur 2.

4) Der Besitz eines Flimmerkleides darf also nicht, wie dies schon geschehen (Wiedersheim, Lehrbuch der vergl. Anat. d. Wirbel-

entwickelten Wimperbesatz auf der Epidermis, doch sind des sehr störenden Pigments wegen hier die Verhältnisse schwer zu erkennen. Günstigere Beobachtungsobjekte sind Tritonenlarven [1]), vor allem aber die Larve von Salamandra atra. Zur Untersuchung der Verhältnisse schneidet man am besten einer jungen [2]) Larve des letzgenannten Tieres ein Stück des Schwanzes ab und bringt das frische Objekt unter das Mikroskop. Man sieht ein lebhaft flimmerndes Wimperepithel aus verhältnismäßig hohen Zellen gebildet [3]). Im Protoplasma dieser Zellen sind zwei Partien scharf zu unterscheiden: eine körnige und eine homogene Partie. Die erstere erfüllt den unteren Teil der Zelle, während der periphere Teil der Zelle, ungefähr das, was über dem Kern liegt, fast homogen erscheint. Über diesem homogenen Teil der Zelle, welcher seiner Lage nach dem gestrichelten Saum älterer Larven entspricht, lagert eine sehr deutliche Cuticula, die von den Wimpern durchbohrt wird. So lange die Zellen in ganz normalem Zustande sich befanden, gelang es mir nicht, unterhalb der Cuticula etwas von den Wimperanfängen zu gewahren, wohl aber nachdem die Zelle durch das Wasser verändert war. Man kann nämlich bei ununterbrochener Beobachtung wahrnehmen, wie das Gewebe unter dem Einfluß des Wassers allmählich quillt, und wie insbesondere der subcuticulare Saum der Epidermiszellen seine Ausdehnung nach und nach beinahe verdoppelt, und es gelingt leicht, die Wimpern durch den gequollenen Saum zu verfolgen. Man erhält ein Bild, wie ich es in Figur 5 wiedergebe.

An Kiemenzellen der Larve desselben Tieres beobachtete ich folgenden interessanten Vorgang. Ich konnte wahrnehmen, wie mit zunehmender Quellung die Fußstücke der Wimpern sich kontrahierten und zwar nach der Peripherie zu, so daß, wenn man eine bestimmte Wimper immer im Auge behält, man dieselbe nach einander die in Figur 6 gezeichneten Stellungen kann einnehmen sehen.

Ein Querschnitt durch die Epidermis einer älteren Larve, die bereits die Wimpern verloren hat, zeigt uns im wesentlichen

---

tiere p. 16) der Larve des Amphioxus als unterscheidendes Merkmal den übrigen Wirbeltieren gegenüber zugesprochen werden.

1) Tritonenlarven tragen nur einige Tage vor und nach dem Ausschlüpfen Wimpern.

2) Ich that es mit einer Larve von 2 cm Länge.

3) Im Gegensatz zu Salamandra maculosa sind bei Salamandra atra die peripheren Epidermiszellen der Larve gar nicht abgeplattet.

(abgesehen von der Mehrschichtigkeit des Epithels) dasselbe Verhalten wie ein Schnitt durch die Epidermis des Amphioxus. Auch hier sehen wir einen gestrichelten Saum, aber er ist nur eine Pseudocuticula, denn über ihm liegt die echte Cuticula, die übrigens in den meisten Fällen noch deutlicher wahrzunehmen ist als bei Amphioxus und Petromyzon.

Auch die Cuticula der Amphibienlarven wurde bisher übersehen, vielleicht deshalb, weil gerade dasjenige Objekt, welches die Cuticula am schönsten zeigt, bisher überhaupt nicht näher histologisch untersucht worden ist. Bei der Larve von Salamandra maculosa wäre mir die Cuticula wahrscheinlich auch entgangen, wenn ich sie nicht vorher bei der Larve von Salamandra atra gesehen hätte. Hier [1]) aber ist die Cuticula ungemein deutlich entwickelt und fast doppelt so breit als z. B. bei Salamandra maculosa, wo sie übrigens trotzdem zu sehen ist.

Auch das chemische Verhalten der Epidermiszelle ist dasselbe wie bei Amphioxus: der gestrichelte Saum (die Pseudocuticula) wird durch Kalilauge zum Quellen gebracht, während die Cuticula unverändert bleibt.

Obwohl man in den meisten Fällen die Zellgrenzen in die Cuticula hinein verfolgen kann, so bildet dieselbe dennoch ein zusammenhängendes zartes Häutchen, dessen Isolierung bei der Larve von Salamandra atra leicht zu bewerkstelligen ist und zwar auf folgende Weise. Man läßt einen senkrechten Querschnitt durch die Epidermis mehrere Tage lang in einer salzsaueren Lösung von Trypsin liegen. Es ist vorzuziehen, den Schnitt nicht unter dem Deckglas in Trypsin liegen zu lassen, sondern in einem Uhrschälchen, damit das Trypsin besser auf das Gewebe wirken kann. Darauf bringt man den in Trypsin liegenden Schnitt unter das Mikroskop und läßt Kalilauge durchfließen. Nach einiger Zeit wird die Pseudocuticula aufgelöst und die Cuticula dadurch isoliert.

Nur die Epidermis der Perennibranchiaten behält den Larvenzustand dauernd; bei den sich verwandelnden Amphibien ist die sich nie häutende Cornea die einzige Stelle, wo die Verhältnisse mit denen der Larve übereinstimmen.

Die Cuticula kann eigentümliche Fortsätze in die Epidermis hinein erzeugen. Z. B. an der Cornea von Triton cristatus sendet

1) Figur 3.

die Cuticula immer zwischen zwei Zellen einen Zapfen [1]), welcher bis an die Grenze der Pseudocuticula geht.

Ein Querschnitt durch die Epidermis eines durch Lungen atmenden Amphibiums bietet ein ganz andres Bild. Man sieht hier, wie es Pfitzner schildert [2]), „die Begrenzung der Epidermis nach außen von einer homogenen, überall gleich dicken, stark lichtbrechenden, bei Tinktionen meist ungefärbt bleibenden oder sich gleichmäßig färbenden Membran gebildet, an der man keine Zusammensetzung aus einzelnen Formelementen mehr wahrnehmen kann". Über dieser Schicht liegt, ähnlich wie bei der Larve, ein bisher übersehener feiner Saum [3]), die echte Cuticula. Daß die vorhin erwähnte Membran, die Leydig für eine Cuticula gehalten zu haben scheint, ein zelliges Gebilde ist [4]), hat schon Pfitzner gezeigt. Dieselbe läßt sich in der That mit Leichtigkeit in Zellen zerlegen. In der Regel sieht man sofort nach Zusatz von Kalilauge die Membran aufquellen, so daß Zellgrenzen und Kerne aufs deutlichste wahrzunehmen sind. Manchmal jedoch erfolgt auf die bloße Einwirkung der Kalilauge hin noch keine Quellung, die dann aber in den allermeisten Fällen durch Zusatz von destilliertem Wasser leicht zu bewerkstelligen ist. Nur ausnahmsweise ist es erforderlich, den Schnitt in Kalilauge langsam zu erwärmen, was am besten mittelst des heizbaren Objekttisches geschieht. Letzteres Verfahren führt ausnahmslos zum Ziele und läßt mit völliger Sicherheit die ursprüngliche epitheliale Zusammensetzung der fraglichen Schicht erkennen. Die Cuticula aber verändert sich in der Kalilauge gar nicht, jedoch ist es mir, allerdings äußerst selten, gelungen, durch mehrfaches Erwärmen in Kalilauge und Klopfen auf das Deckglas die Cuticula von der unter ihr liegenden Pseudocuticula teilweise abzuheben.

Die Oberfläche der Cuticula ist in den meisten Fällen glatt, d. h. der Oberfläche der unter ihr liegenden Schicht entsprechend. Wo die Zellen der letzteren Erhebungen zeigen, da macht in der Regel die Cuticula diese Erhebungen mit, wie z. B. bei der Daumenschwiele der Batrachier. Übrigens kann die Cuticula auch selbständige Verdickungen zeigen, so daß Skulpturen entstehen können, ähnlich denen, wie ich sie für Reptilien besprechen werde.

---

1) Figur 4.

2) l. c. p. 503.

3) Figur 7, 8, 9.

4) Man kann sie also ebenfalls eine Pseudocuticula nennen.

Fertigt man z. B. durch den Hochzeitskamm eines Triton einen Querschnitt, so gewahrt man an der Peripherie eine Skulptur, hervorgebracht durch zahlreiche hervorstehende Zacken. Nach Behandlung des Schnittes mit heißer Kalilauge überzeugt man sich leicht, daß diese Zacken der Cuticula angehören [1]).

Zu den Reptilien übergehend beginne ich auch hier mit der Betrachtung von Embryonalstadien. Auf Figur 11 habe ich die Epidermis der Schuppenanlage eines Eidechsenembryonen abgebildet. Man sieht an der Peripherie die Kerbert'sche Epitrichialschicht und auf dieser eine zarte Cuticula, die nach der Peripherie zu völlig eben ist im Gegensatz zur gleich zu besprechenden Cuticula des erwachsenen Tieres.

Auf dem Querschnitt durch die Schuppe der erwachsenen Eidechse fällt zunächst die kolossale Verhornung der Epidermis auf; die verhornten Schichten haben ihren Abschluß nach außen durch eine zackige oder wellige Zeichnung. Diese Skulptur ist durch eine Cuticularbildung hervorgebracht. Will man sich hiervon überzeugen, so fertigt man am besten einen Querschnitt [2]) durch ein Stück einer auf dem Wege der Häutung abgeworfenen Schicht. Man erhält alsdann ein Bild, wie ich es in Figur 12 wiedergebe. Wir sehen eine fast homogene aus mehreren übereinander liegenden Lagen bestehende Schicht, die nach der Peripherie zu eine zackige Zeichnung hat. Durch Zusatz von Kalilauge wird das Bild kaum verändert. Erst nach einer sehr starken Erwärmung des Präparates gewinnt es ein Aussehen, wie es Figur 13 zeigt. Das Ganze ist jetzt sehr stark gequollen und in ein Gewebe von Zellen verwandelt, in welchen jedoch kein Kern mehr zu sehen ist. Jede einzelne Zelle enthält in der Mitte zahlreiche Pigmentkörnchen. Auf den peripheren Zellen, die auffallenderweise pigmentlos sind, sehen wir nun die äußerst zarte Cuticula, welche die zackige Skulptur der Schuppenoberfläche hervorbringt.

Die Entdeckung der embryonalen Cuticula auf der Epitrichialschicht der Reptilien legte mir die Vermutung nahe, es möchte sich vielleicht auf der Epitrichialschicht der höheren Wirbeltiere ebenfalls eine Cuticula auffinden lassen, die sich vielleicht auf den der Reptilienschuppe homologen Gebilden erhalten haben könnte. Ich habe deshalb die Epitrichial-

1) Figur 10.
2) Figur 12.

schicht der Vögel und Säugetiere, insbesondere auch die Anlagen der Schuppen und Federn der Vögel und der Haare daraufhin untersucht, bin jedoch zu einem negativen Resultate gelangt. Ich habe mich überzeugt, daß die Cuticula, wie ich sie auf der Epitrichialschicht des Eidechsenembryos fand, bei Vögeln und Säugetieren nicht existiert. Obwohl hieraus schon mit ziemlicher Sicherheit zu entnehmen war, daß auch bei ausgebildeten Vögeln und Säugetieren eine Cuticula fehlen werde, so habe ich doch der Vollständigkeit halber, und weil zwei Forscher[1]) die Möglichkeit des postembryonalen Auftretens einer Cuticula behauptet haben, die der Reptilienschuppe homologen Gebilde bei höheren Wirbeltieren untersucht. Querschnitte durch die Schuppe des Vogellaufes, durch die junge Feder, durch das Haar, insbesondere durch die oberflächlichste Schicht eines Stachels vom Stachelschwein brachten mir die Gewißheit, daß bei Vögeln und Säugetieren keine Cuticulargebilde vorhanden sind.

Wenn ich nunmehr zu einer allgemeinen Betrachtung und Beurteilung der hier mitgeteilten Beobachtungen übergehe, so sei es mir gestattet, hierbei nicht, dem natürlichen Systeme folgend, bei den niedersten Wirbeltieren anzufangen und von da aus zu den höheren überzugehen, sondern mit den Amphibien zu beginnen und von dieser Klasse aus abwärts zu den Fischen, aufwärts zu den Reptilien zu schreiten. Die Gründe dieser Anordnung werden sich, wie ich hoffe, von selbst erklären.

Daß dasjenige Gebilde bei den erwachsenen Amphibien, welches früher für eine Cuticula gehalten wurde, keine Cuticula, sondern eine Lage verhornter Zellen darstellt, haben Schulze und Pfitzner zur Genüge dargelegt, so daß über die morphologische Bedeutung dieses Gebildes keinerlei Meinungsverschiedenheit herrschen kann. Anders steht es mit dem gestrichelten Saum, der Pseudocuticula der Amphibienlarven. Dieses Gebilde wird, wie oben gezeigt, unter dem Namen „Cuticularsaum" aufgeführt, ohne daß man über das Wesen desselben einig ist. Pfitzner will durch die Verdauungsmethode nachgewiesen haben, daß der fragliche Saum aus Hornsubstanz bestehe, es ist mir aber keineswegs klar, was die Verdauungsmethode hier helfen soll, die doch wohl höchstens zur Unterscheidung von Hornsubstanz und

1) Wie in der Einleitung gezeigt, glauben Cartier und Braun, daß bei den Reptilien die Cuticula nach dem Embryonalleben auftrete.

lebendem Protoplasma, nicht aber zur Unterscheidung von Hornsubstanz und cuticularem Abscheidungsprodukte dienen könnte, da sich cuticulare Bildungen in ihrem Verhalten dem Trypsin und Pepsin gegenüber nicht wesentlich von Hornsubstanz unterscheiden dürften [1]). Ja, ein Umstand spräche sogar direkt gegen Hornsubstanz. Ewald und Kühne [2]) haben die Einwirkung des Trypsin auf die Cornea des Frosches untersucht und gefunden, daß „die Corneazellen verschwinden bis auf ihre eigentümlich gequollenen Kerne". Hiernach müßte also auch die Pseudocuticula verschwunden sein, was nicht der Fall sein könnte, wenn dieselbe aus Hornsubstanz bestünde. Gleichwohl darf vielleicht angenommen werden, daß Ewald und Kühne diesem Saume keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt haben; mir ist es wenigstens trotz mehrfacher Versuche, die ich sowohl an der Cornea erwachsener Amphibien als auch an der Epidermis von Larven angestellt habe, nicht gelungen, die Pseudocuticula durch Trypsin oder Pepsin allein zum Verschwinden zu bringen, sondern nur durch die oben angegebene Methode. Mit der Verdauungsmethode kann also wohl nicht bewiesen werden, daß der fragliche Saum keine Cuticula ist; ein sicherer Beweis ist einzig die darüberliegende echte Cuticula, und da dieser Beweis jetzt vorliegt, so dürfen nunmehr die durch die Verdauung gemachten Befunde [3]) als diagnostisch für Hornsubstanz angesehen werden.

Pfitzner deutet eine von ihm aufgestellte Hypothese [4]) an über die morphologische Bedeutung des gestrichelten Hornsaumes, deren nähere Ausführung er in einer, so viel ich weiß, bis jetzt noch nicht erschienenen Arbeit verspricht. Er glaubt, daß der Hornsaum „eine weitere Ausbildung, respektive eine Rückbildung eines früher andersartigen Zustandes sei, indem aus einer physiologisch höher stehenden früheren Einrichtung ein bloßes Schutzgebilde geworden" ist, und zwar sieht er den gestrichelten Saum als eine Rückbildung eines früheren Flimmerbesatzes an.

---

1) Chitin wenigstens wird nach Ewald und Kühne ebensowenig verdaut als Hornsubstanz. Siehe: Ewald und Kühne, die Verdauung als histologische Methode. Verhandlungen d. naturh. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. I, p. 455.

2) l. c. p. 453.

3) Wenn wir nämlich von der Ewald-Kühne'schen Beobachtung an Corneazellen des Frosches absehen.

4) l. c. p. 485.

Wie sich Pfitzner die Sache denkt, ist nicht klar ersichtlich. Er spricht von „kurzen steifen Härchen", die er auf den Epidermiszellen junger Larven beobachtet haben will. Ob diese „steifen Härchen" als Wimpern aufgefaßt werden, die bereits in einem Umbildungsprozeß begriffen sind, ist nicht direkt gesagt, muß aber aus der ganzen Darstellung geschlossen werden.

Ich muß gestehen, daß ich beim Anblick der peripheren Epidermiszellen der Salamanderlarve lebhaft an Wimperzellen erinnert wurde, wie ich sie früher im Darm von Bithynia tentaculata gesehen hatte, insbesondere erinnerte mich die Strichelung der Pseudocuticula an die Stäbchenstruktur jener Wimperzellen. Ohne die Frage nech der Bedeutung der oft beschriebenen Stäbchenstruktur bei derartigen Wimperzellen zu berühren, ohne überhaupt auf die mehrfachen neueren Untersuchungen über den komplizierten Bau von Wimperzellen einzugehen, greife ich auf eine der ältesten, diesen Gegenstand berührenden Arbeiten zurück und verweise insbesondere auf Fig. 9 und 10 einer Arbeit von P. Marchi [1]). Hier ist eine Wimperzelle gezeichnet, wie sie ganz ähnlich im Darm von Bithynia tentaculata vorkommt. Und eine im wesentlichen ganz gleiche Zelle ist die von mir beobachtete periphere Epidermiszelle [2]) der jungen Larve von Salamandra atra. Genau wie auf der Zeichnung von Marchi haben wir auch hier eine Wimperzelle, deren Wimpern weit in die Zelle hineinreichen und eine an der Peripherie der Zelle liegende schmale Cuticula durchbohren. Der von mir beobachtete und beschriebene Vorgang [3]) an der Kiemenzelle des schwarzen Salamanders dürfte vielleicht einiges Licht auf die Entstehung des gestrichelten Saumes werfen. Es scheint mir nicht unmöglich, daß wie dort infolge der Quellung und dem dadurch bedingten Absterben der Zelle die resistentere Wimper sich kontrahiert, dieselbe bei eintretender Verhornung des subcuticularen Saumes sich ebenfalls zusammenzieht, aber nicht wie bei der Quellung nach der Peripherie, sondern nach abwärts, dergestalt, daß der vorher freibewegliche Teil der Wimper sich in die Zelle zurückzieht [4]).

1) P. Marchi, Betrachtungen über Wimperepithel. Archiv f. mikr. Anat. II, Taf. XXIII, Fig. 9 u. 10.

2) Fig. 5.

3) pag. 573.

4) Ich bezweifle, daß diese Darstellung mit der Pfitzner'schen Vorstellung, so wenig man auch über dieselbe wissen kann, übereinstimmt, denn die Fähigkeit der Kontraktion wird Pfitzner den „steifen Härchen" wohl kaum zugetraut haben.

Obwohl die eingezogene Wimper schließlich auch verhornen wird, so ist es doch durchaus nicht auffallend, wenn sich die durch die Verhornung verwandelte Wimper von dem durch den gleichen Prozeß modifizierten Zellprotoplasma immer noch unterscheiden wird.

Wenn wir die Frage aufwerfen, ob der offenbar sehr rudimentären Cuticula noch eine Funktion zuzuschreiben ist, so darf wohl als sicher angenommen werden, daß die ursprüngliche Funktion, nämlich der Schutz des Integumentes vor äußeren Einflüssen, höchstens bei ganz jungen Larven der Cuticula zukommt. In den meisten Fällen wird die viel stärker entwickelte Hornschicht diese Funktion übernehmen. Immerhin ist die Cuticula wohl nicht ohne physiologischen Einfluß, denn sie ist es offenbar, die den Häutungsprozeß bedingt. Die über den peripheren Epidermiszellen lagernde feste Schicht schließt die Möglichkeit aus, die obersten Partien der Epidermis in kleinen Schüppchen abzustoßen und macht dadurch die periodische Häutung nötig [1]).

Das Verhalten der Epidermis der Amphibienlarven ist die Wiederholung eines Zustandes, wie er bei den Fischen, wenigstens teilweise, dauernd besteht. Es kann wohl keinem ernstlichen Zweifel unterliegen, daß der gestrichelte Saum, wie wir ihn z. B. auf der einschichtigen Epidermis des Amphioxus sehen, mit dem gestrichelten Saum der Amphibienlarven homolog ist. Es wäre ein gar zu sonderbarer Zufall, wenn zwei so völlig gleich aussehende, an der nämlichen Körperstelle sich findende Gebilde auf verschiedenem Wege entstanden wären. Und da die Amphibien ja überhaupt in so vielen Beziehungen einen fischähnlichen Zustand durchmachen, so wäre es widersinnig, das Auftreten des gestrichelten Saumes während des Larvenlebens der Amphibien nicht für eine ontogenetische Wiederholung eines Zustandes anzusehen, wie er bei manchen Fischen sich dauernd erhalten hat. Ich hätte den Hinweis auf die Homologie der in Rede stehenden Gebilde überhaupt für überflüssig gehalten, wenn nicht von seiten eines hervorragenden Forschers eine gegenteilige Ansicht geäußert worden wäre. Denn wenn F. E. Schulze der Ansicht ist, daß bei den Fischen die senkrechte Streifung des Saumes durch Porenkanäle, bei den Amphibienlarven dagegen durch Stäbchen hervor-

1) Dieser Gedanke wurde zuerst von Leydig ausgesprochen.

gebracht werde [1]), so kann er doch unmöglich beide Gebilde für homolog halten.

Ein eigentlicher Anhaltspunkt, die Pseudocuticula für porös zu halten, fehlte stets, und Pfitzner weist mit Recht darauf hin, daß man in diesem Falle doch Flüssigkeit durch die Poren müßte austreten sehen. Mit dem hier gelieferten Nachweise, daß der betr. Saum überhaupt keine Cuticula ist, daß vielmehr die echte Cuticula über diesem Saume liegt, fällt natürlich jede Möglichkeit weg die Streifung als den Ausdruck von Poren anzusehen.

F. E. Schulze hat auch bei mehreren Knochenfischen auf den peripheren Epidermiszellen einen Grenzsaum mit senkrechter Streifung wahrgenommen. Mir stehen hier keine eigenen Untersuchungen zu Gebote, ich bin daher nicht imstande, die betreffenden Fälle zu beurteilen.

Die oben geschilderten Verhältnisse bei den Reptilien lassen sich unschwer aus denen der Amphibien ableiten. Mit der vollkommen veränderten Ernährungsweise des Embryos ist das Wimperepithel, das bei dem noch in der Eihülle liegenden Tritonenembryo zur Herbeistrudelung des sauerstoffreichen Wassers, bei dem im Nahrungsbrei liegenden Embryo von Salamandra atra zur Herbeistrudelung der Nährstoffe dienen konnte, völlig überflüssig geworden, und mit dem Wimperkleid fiel auch der Anlaß zur Entstehung des gestrichelten Saumes weg. Es ist daher leicht begreiflich, daß sich der gestrichelte Saum bei Reptilienembryonen nicht mehr findet.

Ein Querschnitt durch die Epidermis des ausgebildeten Reptils könnte den Eindruck machen, als ob die Cuticula bloß ein Verschmelzungsprodukt cuticularer Stacheln oder Leisten sei. Diese Ansicht hegen Cartier und Braun, die in dem Auftreten dieser Cuticulargebilde die mechanische Einleitung des Häutungsprozesses erblicken, eine Ansicht, die Braun durch eine angebliche Analogie mit dem Häutungsprozeß des Flußkrebses stützen zu können glaubt. Daß die Cuticula kein Verschmelzungsprodukt cuticularer Borsten, Leisten etc. ist, sondern daß letztere Gebilde sekundärer Natur sind, beweist die von mir gefundene völlig skulpturlose Cuticula des Reptilienembryos.

Es wäre auch gar nicht erklärlich gewesen, wie bei den Wirbeltieren überhaupt die Cuticula aufgetreten ist. Dieselbe kann doch nur aus Zuständen niederer Tiere abgeleitet

2) l. c. p. 300, 301.

werden. Wollte man aber die Braun-Cartier'sche Auffassung gelten lassen, also annehmen, daß die Cuticula erst nach Ablauf des embryonalen Lebens auftrete und die Häutung einleite, so könnte sie doch kaum als ein solches Erbstück aufgefaßt werden, man müßte sie als eine selbständige Erwerbung betrachten, die aber schwer zu erklären wäre. Denn das Zustandekommen dieser Erwerbung könnte man sich doch nur denken, wenn mit derselben ein Vorteil für das Tier verbunden wäre. Ein solcher fehlt aber, denn die Häutung ist doch der Abschürfung gegenüber kein Vorteil; sie ist nichts anderes, als eine notgedrungene Anpassung an eine vorhandene Cuticula[1]). Es ließe sich ja denken, daß die neu sich bildende Cuticula den Häutungsprozeß einleitet, aber diese Funktion ist dann nur eine sekundäre, die das phylogenetische Zustandekommen der Cuticula niemals bewirken konnte. Die ursprüngliche Funktion der Cuticula (Schutz des Integumentes gegen äußere Einflüsse) ist bei den Wirbeltieren offenbar verloren gegangen, bezw. von der viel mächtigeren Hornschicht übernommen worden, so daß wir die Cuticula der Wirbeltiere als ein rudimentäres Gebilde zu betrachten haben, das seine primäre Funktion verloren und dafür vielleicht eine sekundäre übernommen hat. Ob wirklich eine solche sekundäre Funktion (Einleitung des Häutungsprozesses) von der Cuticula vollzogen wird, scheint mir übrigens noch nicht einmal zweifellos festgestellt. Mag die Häutung erleichtert werden, — der Anfang derselben ist doch wohl das völlige Absterben der oberen Schichten. Den Vergleich mit den Arthropoden halte ich daher nicht für vollkommen zutreffend, da der Häutungsprozeß der Wirbeltiere und der der Arthropoden nicht in jeder Beziehung gleiche Vorgänge sind. Bei den Arthropoden ist er ein rein mechanischer Vorgang, indem nur eine Chitinlage abgestoßen wird, bei den Wirbeltieren aber ist er ein wenigstens teilweise physiologischer Prozeß, ein Absterben von Epidermiszellen. Wie dem aber auch sein mag, jedenfalls beweist das Vorhandensein der Cuticula beim Reptilien-Embryo, daß auch hier die Einleitung der Häutung nicht die primäre Funktion der Cuticula sein kann, denn wäre sie dies, so würde sie nicht da zuerst auftreten, wo sie gar keine Häutung einleiten kann.

1) Hier ist natürlich nicht die während der Häutung neuentstehende, sondern die alte, über der abzuwerfenden Schichte der Epidermis lagernde Cuticula gemeint.

Zum Schluß meiner Arbeit erfülle ich noch die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor R. Hertwig, für den Hinweis auf diesen Gegenstand und für das fördernde Interesse, das er meiner Untersuchung gewidmet hat, meinen wärmsten Dank auch an dieser Stelle auszusprechen.

Großen Dank schulde ich ferner Herrn Professor Nüsslin in Karlsruhe, der durch die mir gütigst erteilte Erlaubnis, während der Ferien das dortige Institut zu benutzen, meine Untersuchung wesentlich unterstützte.

Neuenheim bei Heidelberg, März 1889.

Erklärung der Tafel XXVIII.

Fig. 1. Zelle aus der Epidermis des Amphioxus.
a) Cuticula.
b) Pseudocuticula.

Fig. 2. Querschnitt durch die Epidermis von Anguilla fluviatilis.
a) Cuticula.

Fig. 3. Querschnitt durch die Epidermis einer älteren Larve von Salamandra atra.
a) und b) wie bei Fig. 1.

Fig. 4. Querschnitt durch die Epidermis der Cornea von Triton cristatus.
a) Cuticula.
a[1]) Fortsätze der Cuticula.
b) Pseudocuticula.

Fig. 5. Epidermiszelle einer 2 cm langen Larve von Salamandra atra in Quellung begriffen.
a) Cuticula.

Fig. 6. Zelle aus der Epidermis der Kieme einer Larve von Salamandra atra.
a) Cuticula.

Fig. 7. Querschnitt durch die Epidermis von Triton marmoratus.
a) Cuticula.
b) Pseudocuticula.

Fig. 8. Querschnitt durch die Epidermis von Triton igneus.
a) und b) wie bei Fig. 7.

Fig. 9. Querschnitt durch die Epidermis des Fußballens von Bufo americana.

Fig. 10. Querschnitt durch die oberste Zellenlage der Epidermis des Hochzeitskammes von Triton taeniatus.
a) Cuticula.

Fig. 11. Querschnitt durch die Epidermis der Schuppenanlage eines Embryo's von Lacerta vivipara.
a) Cuticula.
a[1]) Stellen, wo die Cuticula sich gehoben hat.
b) Epitrichialschicht.

Fig. 12. Querschnitt durch die abgeworfene Haut der erwachsenen Eidechse (Lacerta agilis).

Fig. 13. Dasselbe Objekt in Kalilauge gequollen.
a) Cuticula.

Die Figuren sind nach Hartnack Imm. 10 oder nach Seibert Imm. VII gezeichnet.

1
a
b
2
a
4
a
b
a'
3
a
b
5
7
a
b
a
6
a
8
a
b
11
a
b
a'
12
10
a
13
a
9
a

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: NF_16

Autor(en)/Author(s): Wolff Gustav

Artikel/Article: Die Cuticula der Wirbeltierepidermis. 567-584