

# Ueber die Beschuppung der Reptilien.

Von Dr. Georg Stehli

aus Wachenheim a/H., bayr. Pfalz.

Hierzu Tafel 28 und 19 Figuren im Text.

---

## Einleitung.

Den Ausgangspunkt meiner Arbeit bildeten die Untersuchungen, welche von H. OTTO in den Jahren 1907 und 1908 im Zoologischen Institut zu Jena über die Beschuppung der Brevilinguier und Ascalaboten angestellt worden waren. Um eine Ergänzung zu dieser Arbeit zu geben, beschäftigte ich mich zunächst mit der embryonalen Entwicklung der Knochenschuppen der Brevilinguier und zwar speziell bei *Anguis fragilis* L. und *Gongylus ocellatus* FORSK. Sodann untersuchte ich zum Vergleich die Hautverknöcherungen der Krokodile. Nun erweiterte ich das Thema durch den Vergleich der Schildkröten und der fossilen Reptilien, insbesondere des *Aëtosaurus ferratus* FR. Von besonderem Interesse war die Frage, ob die Beschuppung der Reptilien ursprünglich eine Beziehung zu der Segmentierung der Muskulatur besitzt, wie ja die Schlangen eine so deutliche segmentale Anordnung der Schuppen zeigen.

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut in Jena ausgeführt auf den Rat und unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. E. ZIEGLER. Da Herr Prof. Dr. H. E. ZIEGLER im Sommer 1909 einem Rufe an die Königl. Technische Hochschule in Stuttgart folgte, siedelte ich im Oktober 1909 nach Stuttgart über und brachte hier im Zoologischen Institut der Königl. Technischen Hochschule meine Arbeit zum Abschluß.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. E. ZIEGLER, spreche ich auch an dieser Stelle für die fortwährende Unterstützung meiner Studien meinen aufrichtigsten Dank aus.

Auch bin ich Herrn Prof. Dr. E. FRAAS in Stuttgart für seine freundliche Beihilfe bei dem Studium der fossilen Formen der Reptilien zu großem Dank verpflichtet.

Meine Arbeit gliedert sich in folgende Abschnitte:

- I. Material und Methoden.
- II. Historische Betrachtungen.
- III. Embryonale Entwicklung der Knochenschuppen bei *Anguis fragilis* L.
- IV. Embryonale Entwicklung der Knochenschuppen bei *Gongylus ocellatus* FORSK.
- V. Segmentale Anordnung der Schuppen bei Sauriern und Ophidiern<sup>1)</sup>.
- VI. Die Cutisverknöcherungen bei den Krokodilen (*Crocodylus vulgaris* CUV.).
- VII. Die Cutisverknöcherungen der Schildkröten.
- VIII. Die segmentale Anordnung der Hautknochen bei *Aëtosaurus ferratus* FR.
- IX. Schlußwort.

### I. Material und Methoden.

Für meine Untersuchungen verwandte ich *Anguis fragilis* in den verschiedensten Altersstufen: ein Exemplar, welches das Stadium direkt nach dem Ausschlüpfen repräsentiert, dann je ein Exemplar von 6—7, 13, 16, 18, 23 und 35 cm Länge. Ferner *Gongylus ocellatus* FORSK. (*Scincus ocellatus* GERV.) in 4 Altersstufen: ein Stadium nach dem Ausschlüpfen, je eines von 5, 9 und 15 cm Länge. Zu den Untersuchungen über die segmentale Anordnung der Schuppen benutzte ich außerdem: *Mabuia trivittata* CUV., *Eumeces algiriensis* PTRS., *Ablepharus deserti* BRANDT und *Aconthias burtoni* GREY.

Das gesamte Material bezog ich aus der bekannten Naturalienhandlung von Wilh. Schlüter in Halle a/S.

Zur Vergleichung mit anderen Sauriern standen mir einige Schnittserien von *Lacerta muralis* LAUR., *Hemidactylus specialis* BLECK, *Platydactylus muralis* DUM. et BIBR. zur Verfügung, sowie eine Schnittserie eines Ophidierembryos aus Java, die ich sämt-

---

1) Diesem Kapitel sind zur Erläuterung eine Reihe von Textfiguren beigegeben worden, welche sämtlich Originalfiguren sind.

Die Figuren im Text sind durchlaufend numeriert und als „Textfig.“ bezeichnet; ebenso die Tafelfiguren, welche ich mit „Fig.“ bezeichnet habe.

lich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. H. OTTO verdanke. Herrn Dr. H. OTTO spreche ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank aus. Von *Scincus officinalis* LAUR. stand mir leider nur ein Exemplar von 15 cm Länge zur Verfügung, das sich aber infolge der Dicke der Knochenschuppen für meine histologischen Untersuchungen als völlig unbrauchbar erwies. Zum Studium der Cutisverknöcherungen bei den Krokodilen durfte ich eine im Zoologischen Institut der Königl. Technischen Hochschule in Stuttgart befindliche Haut eines 42 cm langen Exemplares von *Crocodylus vulgaris* benutzen.

Da infolge der Cutisverknöcherungen der Hautpanzer der Reptilien ein sehr harter ist, erwies sich die Einbettung in Paraffin allein als unbrauchbar. Ich benutzte daher die Doppeleinbettung in Celloidin-Paraffin, wobei ich die Hautstücke erst einige Wochen, oft sogar Monate bei stetem Celloidinzusatz in Celloidin liegen ließ<sup>1)</sup>.

Zum Aufkleben der Schnitte erwies sich Albumin-Glyzerin als völlig unbrauchbar. Ich wandte daher eine Mischung von Kollodium-Nelkenöl (2:2) (s. LEE und MEYER, Mikr. Techn., p. 133) mit dem besten Erfolg an.

Zum Färben benutzte ich neben der Einfachfärbung mit Boraxkarmin (nach GRENACHER in alkoholischer und wässriger Lösung) die Doppelfärbung mit Hämatoxylin (nach DELAFIELD) und Ammonium-Rubin-Pikrat. Für feinere histologische Untersuchungen gebe ich der Einfachfärbung mit Boraxkarmin den Vorzug wegen der intensiveren Kernfärbung. Ich wandte durchweg Schnittfärbung an. Nicht unerwähnt will ich es lassen, daß mir beim Färben sehr viele Schnitte, sobald sie aus dem Xylol in den Alkohol abkamen, zerrissen und wegschwammen. Ich mußte sie daher durch langsamen Zusatz von Alkohol aus dem Xylol in den Alkohol absolutus überführen.

Das Schneiden mit dem Mikrotom war bei den meisten von mir untersuchten Exemplaren wegen der starken Cutisverknöcherungen äußerst schwer. Meistens waren nur einzelne Schnitte brauchbar. Nur von den frühen Jugendstadien von *Anguis fragilis* und *Gongylus ocellatus* erhielt ich gute Schnittserien.

---

1) Mit dieser Methode hatte bereits H. OTTO die besten Resultate erzielt (s. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLIV, 1908, p. 194).

## II. Historische Betrachtungen.

Die Literatur über die Beschuppung der Reptilien ist noch sehr lückenhaft.

KERBERT und OTTO haben zusammenfassend über die Arbeiten berichtet, welche über die Anatomie und Histologie der Reptilienhaut erschienen sind.

Ich kann mich daher darauf beschränken, nur in ganz kurzen Zügen nochmals die gesamte Literatur zu wiederholen, um nur da näher zu verweilen, wo wir Angaben über meine speziellen Untersuchungsobjekte vorfinden. In den einzelnen Kapiteln meiner Arbeit werde ich dann zum Vergleich mit meinen Befunden auf die hier erwähnten Autoren nochmals eingehender zu sprechen kommen.

Die Frage nach der segmentalen Anordnung der Schuppen ist bisher in der Literatur überhaupt noch nicht erörtert worden.

HEUSINGER (1822) berichtet über die Kalkeinlagerungen in der Reptilienhaut, denen er aber eine falsche Entstehung zukommen läßt. Er faßt sie nicht als Cutisverknöcherungen auf, sondern als Absonderungen aus dem „MALPIGHISCHEN Schleim oberhalb der Lederhaut“. — Auch DUMÉRIL et BIBRON (1834) erwähnen in der „Erpétologie générale des Reptiles“ die Hautverknöcherungen bei der Beschreibung der Saurier. — Erst LEYDIG (1857, 1868, 1872, 1873 und 1876) hat uns in einer Reihe höchst interessanter Arbeiten Aufschluß gegeben über die Epidermis, ihre Beziehung zur Cutis und die Verknöcherungen in der Lederhaut<sup>1)</sup>. LEYDIG widerlegt die falsche Ansicht von HEUSINGER über die Entstehung der Verknöcherungen, ebenso die Meinung von E. BLANCHARD (1861), welcher, gestützt auf das Vorhandensein der Markkanäle in den Knochenschuppen der Scincoiden, den Reptilienschuppen eine respiratorische Tätigkeit zugeschrieben hatte.

Später wurde von LATASTE (1876) durch Injektion der Beweis erbracht, daß die Kanäle der Knochenschuppen nicht Luft enthalten, sondern mit Blutgefäßen und Bindegewebe ausgefüllt sind. „Ces canaux sont les anes vasculaires de la papille écailleuse, traversant l'os de l'écaille et représentant des canaux de HAVERS.“ — LEYDIG

---

1) Bereits 1853 veröffentlicht LEYDIG eine Arbeit über Ossifikationen bei beschuppten Reptilien „auf Kosten der Lederhaut“. Auch bei den Batrachiern ist die Cutis imstande, zu verknöchern, wie LEYDIG bei *Ceratophrys dorsata* und *Bufo maculiventris* festgestellt hat.

bezeichnet bei *Anguis fragilis* die äußerste Schicht der Epidermis als wahre Cuticula, welche ein helles, homogenes Häutchen darstellt von „zellig-welliger, man könnte sagen, schuppiger Skulptur“. Eine solche verdickte Zellmembran der äußersten Epidermis schreibt LEYDIG sämtlichen Sauriern zu.

Seine Untersuchungen über die Ossifikationen in der Lederhaut, welche er als „wirkliche Hautknochen“ bezeichnet, sind von großer Bedeutung für die Systematik der Reptilien geworden. — CARTIER (1874), der auch bei den Geckotiden Hautverknöcherungen feststellt, hält ebenfalls die äußerste Schicht der Epidermis für eine wahre Cuticula, die aus einem Verschmelzungsprozeß der Epidermiszellen hervorgegangen sei.

F. E. SCHULZE (1869) hat seine Studien hauptsächlich an Amphibien angestellt und ist zu dem Resultat gelangt, daß bei Amphibien der Abschluß der Oberhaut nach außen entweder durch eine „von den äußersten Zellen gebildete cuticulare Grenzschicht“ gebildet wird oder, wie bei vielen ausgewachsenen Amphibien, durch eine oder wenige Lagen verhornter Zellen. — Für das Zustandekommen der äußersten Grenzschicht nimmt SCHULZE zwei Möglichkeiten an. Erstens können die oberen Zellen eines geschichteten Epithels verhornen, oder die die Oberfläche erreichenden Zellen bilden, ohne ihr Plasma zu verlieren, eigentümliche Grenzsäume, die man als cuticulare bezeichnet.

SCHULZE hat auch die Epidermis der Coecilien untersucht und als äußerste Schicht der Epidermis nur verhornte Epithelzellen feststellen können, während LEYDIG bei denselben Tieren von einer deutlichen echten Cuticula spricht.

SCHULZE verneint nicht nur LEYDIGS Ansicht, sondern kommt zu dem Ergebnis, daß wahre Cuticularbildungen in den drei oberen Wirbeltierklassen überhaupt nicht vorkommen.

Auch KERBERT (1877) bestreitet die Auffassung LEYDIGS und bezeichnet dieses oberste Häutchen als „Epitrichialschicht“, da es aus schönen polygonalen Zellen zusammengesetzt ist, in welchen hier und da deutliche Spuren eines Kernes wahrnehmbar sind. Die Zellen der darunterliegenden Schicht sind mehr oder weniger rund und mit viel größeren Kernen versehen. Das Oberhäutchen ist eine „wahre Zellschicht, die in betreff ihrer Zellen merkwürdige Modifikationen darbietet; es kann aber durchaus keine Veranlassung bestehen, diese Epitrichialschicht wegen ihrer Struktur als eine Cuticula aufzufassen“. KERBERT hat seine Ansicht durch die Entwicklungsgeschichte der Epidermis zu bestätigen versucht. Nicht

nur bei *Anguis fragilis* und *Platydictylus guttatus* kommt KERBERT zu diesem Resultat, sondern auch bei den Lacertinen und bei *Chamaeleon vulgaris*.

Der zweite Teil seiner umfangreichen und interessanten Arbeit, welche neben den Studien LEYDIGS zu den wichtigsten Veröffentlichungen zu rechnen ist, welche uns über die anatomisch-histologischen Verhältnisse der Reptilienhaut Aufschluß geben, behandelt die Cutis mit ihren Ossifikationen und enthält auch die ersten genauen Angaben über deren Entwicklung, worüber bisher mit Ausnahme einer Arbeit RATHKES (1838) nichts bekannt war. — Leider ist die von KERBERT in Aussicht gestellte Arbeit über die Entwicklung der Hautknochen bei *Anguis fragilis* bis heute noch nicht erschienen, weshalb ich diese Lücke in der Kenntnis der Reptilienhaut durch meine Studien auszufüllen versuchte.

BATELLI (1880) und TODARO (1879) kommen bei ihren Untersuchungen zu dem gleichen Resultat wie KERBERT. Auch sie betrachten die äußerste Schicht der Epidermis als Epitrichialschicht und nicht als Cuticula. — Eine ganz ausführliche Arbeit über die embryologischen, anatomisch-histologischen und systematischen Verhältnisse der ganzen Klasse der Reptilien gibt uns K. C. HOFFMANN (1890) in BRONNS „Klassen und Ordnungen des Tierreichs“. Besonders möchte ich seine interessanten Untersuchungen über die Saurier und Krokodile hervorheben.

HOFFMANN findet in bezug auf das Integument eine große Ähnlichkeit zwischen Sauriern und Krokodilen. Bei beiden ist die äußere Haut aus zwei Teilen, Epidermis und Cutis, zusammengesetzt. HOFFMANN, der sich mit Ausnahme der Auffassung der äußersten Schicht der Epidermis — auch er hält sie, wie bereits KERBERT, BATELLI und TODARO für eine Epitrichialschicht — bei seinen Studien auf LEYDIG stützt, teilt ebenfalls die Cutis der Saurier und Krokodile in drei Hauptschichten ein: eine Grund- oder Hauptmasse nebst zwei Grenzschichten. Bei beiden Ordnungen liegen die Hautknochen in dem lockeren Bindegewebe der Cutis direkt unter dem Rete Malpighii und nehmen ihren Ursprung in den unteren und mittleren Schichten der Cutis, von wo sie allmählich nach oben hin sich ausdehnen.

Bei allen jetzt lebenden Krokodilen können wir zwei deutlich verschiedene Arten von „Hautbewaffnung“ wahrnehmen, nämlich Hornplatten und Knochenscheiben oder -schuppen. Bei sämtlichen Krokodilen finden wir Hornplatten und Knochenschilder in der Gegend des Rückens; am Bauche dagegen nur Hornschuppen mit

Ausnahme von den Gattungen Caiman und Jacare, wo HUXLEY das Vorhandensein von Knochenschildern feststellte. — HOFFMANN schließt sich bei diesen Untersuchungen über die Krokodile an RATHKE an, der im Jahre 1866 zum erstenmal über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile berichtete, wobei seine Untersuchungen über den Körperbau heute noch von allgemeiner Geltung sind.

Die eingehenden Studien über die Schildkröten, welche HOFFMANN uns ferner in seinem trefflichen Werke „Reptilien“ liefert, gehören mit zu den umfassendsten und genauesten Arbeiten, welche überhaupt über die Anatomie und Histologie dieser Tierklasse vorliegen. Ich werde bei meinen Untersuchungen über die Cutisverknöcherungen bei den Schildkröten darauf näher eingehen.

LWOFF (1884), welcher sich eingehend mit der histologischen Untersuchung der Haut der Krokodile beschäftigt hat, kommt im wesentlichen zu den gleichen Resultaten wie HOFFMANN. Bezüglich der Epitrichialschicht, die doch schon gleich bei der ersten Häutung abgeworfen wird und weder eine morphologische noch eine histologische bestimmte Charakteristik hat, glaubt LWOFF, daß kein Grund vorliegt, die Epitrichialschicht bei den ausgewachsenen Reptilien von der Hornschicht abzusondern; eine Ansicht, der sich, wie wir später sehen werden, VOELTZKOW bei seinen Studien über die Entwicklung der Krokodile vollständig anschließt. — Ganz interessante und zum Teil neue Aufschlüsse über die Entwicklungsgeschichte der Reptilien, speziell auch über die Biologie der Krokodile, finden wir in der ausgezeichneten Arbeit von A. VOELTZKOW (1899), welcher diese wichtigen Studien während eines 6-jährigen Aufenthaltes (1889—1895) in Majunga auf Madagaskar ausführte<sup>1)</sup>.

---

1) Ich werde mit einigen Sätzen den Inhalt des biologischen Teiles des umfangreichen Werkes wiederzugeben versuchen.

Die Weibchen von *Crocodylus madagascariensis* GRAND. sind von gedrungener Gestalt und erreichen nicht die Größe der Männchen, von denen VOELTZKOW Exemplare bis zu 4 m Länge erlegen konnte. Die durchschnittliche Größe der reifen Tiere, die nicht vor dem 10. Jahre geschlechtsreif werden, beträgt 3—3½ m. Das verhältnismäßig größte Wachstum findet in den 3 ersten Jahren statt; sodann verlangsamt sich das Wachstum.

Die Eiablage findet in den Monaten August und September statt. Die Krokodile suchen sich hierzu eine trockene, sandige Stelle in der Nähe des Wassers. Die Ablage erfolgt während der Nacht; ist jedoch während derselben an keine bestimmte Stunde gebunden. Die Anzahl der Eier eines Geleges schwankt zwischen 20 und

VOELTZKOW behandelt die ganze Entwicklungsgeschichte der Tiere. Seine Angaben über die Hautbedeckung der Krokodile bestätigen im wesentlichen die Befunde von LWOFF. — VOELTZKOW schließt sich auf Grund seiner Beobachtungen dem Ausspruch LWOFFS an, daß man keinen Grund hat, die äußerste Schicht der Epidermis bei ausgewachsenen Reptilien von der Hornschicht zu unterscheiden. Hautverknöcherungen sind bei dem eben ausgeschlüpften Tier noch nicht zu beobachten.

Die einzigen, in der gesamten Literatur über die Krokodile vorhandenen Abbildungen von Knochenplatten finden wir in einer Arbeit von P. MATSCHIE (1897) im „Hausschatz des Wissens“. Ich komme auf diese Bilder im VI. Abschnitt meiner Arbeit zurück.

In seiner Arbeit „Ueber die äußere Bedeckung der Lacertilien“ (1899) gibt uns SOKOLOWSKY einen Beitrag zur Phylogenie der Lacertilien. Auf Grund seiner Untersuchungen gelangt SOKOLOWSKY zu dem Resultat, daß sich die Schuppen der Lacertilien auf die Körnerpapillen der Geckoniden zurückführen lassen. „Sie sind in ihrer höheren Ausbildung Modifikationen einfacher, zuerst durch radial-symmetrisches Wachstum entstandener Papillen. Ueberreste dieses primitiven Hautkleides lassen sich selbst bei Formen mit vortrefflich entwickelten Schuppen nachweisen.“

---

30 Stück. Die Eier liegen in Schichten übereinander und werden dann von dem Muttertier sorgfältig mit einer Sandschicht von 1—2 m zugeschart, und wird der Boden derart geebnet, daß die Gruben von außen absolut nicht kenntlich sind.

Die Entwicklung im Ei dauert normalerweise ungefähr  $2\frac{1}{2}$  Monate, und haben die Tiere nach 2 Monaten schon die definitive Gestalt erreicht. Das Auskriechen erfolgt noch während der trockenen Jahreszeit. Etwa 3 Tage vor dem Auskriechen geben die jungen Tiere helle Laute von sich, mit denen sie die Krokodilmutter auf das bevorstehende Auskriechen aufmerksam machen. Das Muttertier, das jeden Tag dem Nest einen Besuch abstattete, erleichtert nun durch Forträumen des Sandes das Auskriechen der Jungen. Ist das geschehen, so werden die Jungen von der Krokodilmutter zum Wasser geleitet.

Dem Prozeß des Auskriechens geht eine völlige Drehung des Embryos voraus, so daß das junge Tier nur mit der Schnauzenspitze gegen das eine Ende des Eies stößt. Das Durchbohren der Eihülle geschieht mittels des Eizahnes (zweizackig und von  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  mm Höhe); er wirkt wie ein Bohrer. Das eben ausgeschlüpfte Tier hat schon die beträchtliche Größe von 28 cm.

E. HAECKEL (1894) betont die Bedeutung der Hautverknöcherungen für die phylogenetische Entwicklung der Reptilien. Die Knochenschuppen der Reptilien, welche von den Schuppen der gepanzerten Stegocephalen abzuleiten sind, erfahren verschiedene Veränderungen, welche mit der Ausbildung der Hornschuppen zusammenhängen. Knochenschuppen und Hornschuppen erreichen ihre höchste Ausbildung bei den Krokodilen und den Schildkröten. Bei den Ophidiern und den meisten Eidechsen ist die Knochen- schuppe vollständig verloren gegangen. Auch bei den Ascalaboten werden die Knochenschuppen sehr stark zurückgebildet<sup>1)</sup>. Bei den Scincoiden stehen die Hautverknöcherungen, welche hier recht gut erhalten sind, in enger Beziehung zu den darüberliegenden Hornschuppen. — Auch B. HALLER (1904) stellt in seinem „Lehr- buch der vergleichenden Anatomie“ phylogenetische Betrachtungen an über die doppelte Beschuppung der Reptilien, welche in An- passung an das Landleben erworben ist. — Im wesentlichen zu den gleichen Resultaten gelangt C. GEGENBAUR (1898), welcher seine Untersuchungen über die „Hartgebilde des Integuments“ an Ascalaboten, Scincoiden, Krokodilen und Cheloniern angestellt hat. GEGENBAUR fand, daß bei den Ascalaboten die Hautverknöche- rungen in Rückbildung begriffen sind. Während bei den Cheloniern die Knochenplatten zu den darüberliegenden Hornplatten in keinerlei Beziehung stehen, sondern ganz willkürlich angeordnet sind, können wir bei den Krokodilen eine enge Korrelation zwischen den Knochen- schuppen und den dazu gehörenden, darüberliegenden Hornschildern feststellen.

F. MAURER (1895) bestätigt die Angaben GEGENBAURS, daß die Knochenschuppen bei den Reptilien zum größten Teil rück- gebildet werden, ja bei einer großen Anzahl von Reptilien über- haupt gar nicht mehr vorkommen. Der Verhornungsprozeß in der Epidermis ist im allgemeinen sehr intensiv. Durch Vermehrung der Zellschichten wird eine bedeutende Verdickung der Oberhaut hervorgebracht. Die Verdickung ist aber an den verschiedenen Körperstellen sehr ungleich.

F. KRAUSS (1906) untersuchte bei Sauriern und Krokodilen den Zusammenhang zwischen der Epidermis und der Cutis. Er

---

1) HAECKELS Ansicht, daß die Cutis der Ascalaboten völlig unverknöchert sei, wird durch die Befunde von LEYDIG, CARTIER, GEGENBAUR und später von H. OTTO widerlegt. Letzter Autor konnte bei einigen Vertretern noch ein ganz gutes Dermal skelett feststellen (s. OTTO, 1908, p. 232—239).

geht von dem Umstand aus, daß zwischen Oberhaut und Cutis sich ein meist mächtiges Lager von Pigment einschiebt, durch welches die Epidermis-Cutisgrenze mannigfachen Veränderungen unterworfen ist. KRAUSS meint, daß „die bei den Reptilien vorhandenen, vielfach ursprünglichen Verhältnisse geeignet sind, den Weg zu einer Klärung der bei den höheren Tieren vorhandenen Verhältnisse zu ebnen“. Seine Studien beziehen sich auf: *Anguis fragilis*, *Gongylus ocellatus*, *Lacerta agilis*, *Lacerta muralis* und *vivipara*; *Hatteria punctata* und *Alligator lucius*. KRAUSS gelangt zu folgenden Resultaten: „Es existiert ein Stadium, wo die Entwicklung der Cutis bei den Embryonen der untersuchten Reptilien von dem basalen Protoplasmagebiet der Epidermiszellen ausgeht. Die Epithelfasern der Epidermiszellen stehen in innigem Zusammenhang mit subepithelial gelegenen Bindegewebsfasern (die obere Schicht der Cutis), welche sich im Protoplasmagebiet der basalen Epidermiszellen entwickelt haben.“ KRAUSS betrachtet diesen Zusammenhang als einen kontinuierlichen.

Auf diese Spezialfrage von KRAUSS habe ich mich nicht näher eingelassen. Ich konnte bei meinen sämtlichen Präparaten von *Anguis fragilis* und *Gongylus ocellatus* die scharfe Grenze zwischen Epidermis und Cutis wahrnehmen in Gestalt einer durchscheinenden hellen, gegen Farbstoffe indifferenten Membran, für die ich den schon von LEYDIG erwähnten Namen „Glashaut“ beibehielt. Ob dieser Membran, welche nach LWOFF und KRAUSS mit leistenförmigen Fortsätzen ausgefüllt sein soll, die eine innige Verbindung zwischen Epidermis und Cutis vermitteln, wirklich jene große Bedeutung für die Histologie des Integuments der drei höheren Wirbeltierklassen zuzuschreiben ist, wie dies LWOFF und KRAUSS ausdrücklich hervorheben, entzieht sich meiner Betrachtung.

Da bis jetzt bei den Untersuchungen des Integuments der Reptilien die epidermoidalen Horngebilde eine weit eingehendere Beachtung fanden als die Hautverknöcherungen, so wurde die Arbeit von H. OTTO (1908) mit großem Interesse aufgenommen, weil sie uns eine ganz eingehende Beschreibung der Beschuppung der *Brevilinguier* und *Ascalaboten* gibt.

Neun verschiedene Arten der *Brevilinguier* und vier *Ascalaboten* hat OTTO zu seinen Studien verwandt. Neben einer gründlichen Beschreibung der Knochenschuppen der einzelnen Arten, hat OTTO auf Grund der verschiedenen Formen der Knochenschuppen einen Stammbaum konstruiert, welcher die phylogenetische Verwandtschaft der untersuchten Saurier darstellen soll. Von Be-

deutung hierfür ist der Umstand, daß wir bei den Brevilinguieren neben den Knochenschuppen, bestehend aus einer einzigen mächtigen Knochenplatte, auch noch solche vorfinden, welche sich aus verschiedenen, mosaikartigen Knochenplättchen zusammensetzen. Beide Arten von Knochenschuppen entsprechen aber stets den sie überdeckenden Hornschuppen. Sämtliche Cutisknochenschuppen waren bei den Brevilinguieren stark entwickelt. — Bei den Ascalaboten, wo die Hautverknöcherung in Rückbildung begriffen ist und nur noch bei wenigen Arten vorhanden ist, besteht zwischen den Knochenschuppen und den darüberliegenden Hornschuppen keine bestimmte Beziehung mehr. Bei *Tarentola mauritanica* sind die kleinen Kalktäfelchen, von größtenteils rhombischer Gestalt, ganz und gar unabhängig von den sie überdeckenden Horngebilden in der Cutis eingelagert.

Die ursprüngliche Art der Beschuppung haben wir nach OTTO in der Schuppe vor uns, „in der eine einzige Knochenplatte (die Knochenschuppe) einer sie überdeckenden Hornschuppe entspricht“, wie es bei *Anguis*, *Pseudopus* und *Zonurus* der Fall ist. Die mosaikartigen Knochenschuppen der Scincoiden (*Lygosoma*, *Scincus*, *Mabuia*, *Acontias*, *Gongylus* und *Seps*) sind als sekundäre Spaltungen der ursprünglichen Knochenschuppe anzusehen, phylogenetisch zurückzuführen auf Anpassung an eine größere Biegsamkeit der Schuppe.

Ferner versucht OTTO eine Homologisierung der Knochenschuppen der Reptilien mit denjenigen der Stegocephalen und Dipnoer. Er hält es für möglich, daß die Knochenschuppe, wie wir sie bei *Anguis* und den Zonuriden finden, noch die alte Amphibienschuppe ist. Die auffallende Ähnlichkeit, welche auf Längsschnitten durch die Haut von *Anguis fragilis* (OTTO 1908, Textfig. 28) und *Cyprinus carpio* (HASE 1907, Taf. XL, Fig. 33) zu erkennen ist, veranlaßt OTTO zu der Vermutung, daß die ursprünglichen Reptilienschuppen auch den Schuppen der Teleosteer und Ganoiden entsprechen können, denen doch die Schuppen der Stegocephalen und Dipnoer homolog sind. — Ich werde in meiner Arbeit noch näher auf diese phylogenetischen Betrachtungen zu sprechen kommen <sup>1)</sup>.

---

1) Erst nach dem Abschluß meiner Untersuchungen erschien die Publikation von W. J. SCHMIDT (1910) über „Das Integument

Die neue, umgearbeitete und stark vermehrte 7. Auflage der „Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere“ von R. WIEDERSHEIM (1909) bringt zwar keine neuen Aufschlüsse über das Integument der Reptilien, enthält aber eine interessante Zusammenstellung über das Hautskelett von den Stegocephalen an bis zu den rezenten Formen der Reptilien (cf. WIEDERSHEIM, p. 50—54).

Aus der paläontologischen Literatur erwähne ich hier das bekannte vortreffliche „Handbuch“ von K. A. ZITTEL (1887—1890) und die für das vorliegende Problem wichtigen Arbeiten von O. FRAAS (1877) und EB. FRAAS (1896 und 1903) über die Saurier der deutschen Triasperiode.

### III. Die embryonale Entwicklung der Knochenschuppen bei *Anguis fragilis* L.

(Hierzu Fig. 1—3 und Textfig. 1 u. 2.)

Man weiß schon durch die Arbeiten von LEYDIG, KERBERT und OTTO, daß bei den Blindschleichen (*Anguis fragilis* L.) unter der Hornschuppe eine einheitliche Knochenschuppe liegt; aber über die Entwicklung der Knochenschuppe bei *Anguis fragilis* besitzen wir nur wenig Mitteilungen. Abbildungen liegen bisher überhaupt nicht vor. KERBERT, welcher in seiner umfangreichen und interessanten Arbeit über „Die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere“ (1877) eine genaue Beschreibung der Knochenschuppe gab, hat auch Untersuchungen über die Entwicklung der Schuppen angestellt; aber die von ihm in Aussicht gestellte Arbeit über die Entwicklung der Knochenschuppe bei *Anguis fragilis* ist bis jetzt noch nicht erschienen. Von einem anderen Autor ist dieses Thema nicht wieder behandelt worden.

Als Material dienten mir einige Exemplare von *Anguis fragilis* von verschiedener Länge, darunter ein solches, welches das Stadium direkt nach dem Ausschlüpfen darstellt<sup>1)</sup>.

von Voeltzkowia mira BTTGR.“. Seine Befunde schließen sich an diejenigen von OTTO bei den Scincoiden an. In theoretischer Hinsicht weicht W. J. SCHMIDT von der Ansicht OTTOS ab, worauf ich im Schlußkapitel meiner Arbeit zurückkomme.

1) Das Alter der von mir untersuchten Exemplare von *Anguis fragilis* konnte ich nicht ermitteln. Ich kann daher auf die Bemerkung LEYDIGS, daß einjährige Tiere noch keine Spur von „Kalkklümpchen“ zeigten, sogar bei 2-jährigen erst Spuren von Kalkkörpern vorhanden sind, nicht näher eingehen.

Bezüglich der Beschreibung der Knochenschuppen und deren Entstehung in der Cutis sind sich im wesentlichen alle Autoren einig. Die Epidermis ist gänzlich unbeteiligt an dem Entstehen der Knochenschuppe, welche sich in den unteren und mittleren Schichten der Cutis bildet und erst allmählich sich mehr der Oberfläche nähert. Die Knochentafeln sind Verknöcherungen der Lederhaut. OTTO hat uns in seiner Arbeit „Die Beschuppung der Brevilinguier und Ascalaboten“ (1908) eine eingehende Beschreibung nebst Abbildung der Knochenschuppe von *Anguis fragilis* gegeben.

Die Knochenplatte, welche tief in die Cutis hineinragt, ist auf allen Seiten von dichtem Bindegewebe umgeben, welches eine sogenannte „Schuppentasche“ bildet. Ferner geht das Bindegewebe durch die sogenannten „Markkanäle“ oder „HAVERSSCHEN Kanäle“ durch die Schuppe hindurch. Die Kanäle, welche in großer Anzahl die Knochenschuppe durchziehen, dienen zur Ernährung und sind mit Blutgefäßen, Pigment und Nerven ausgefüllt.

Zur Zeit, da die Schuppenbildung beginnt, ist die Haut noch dünn; sie besteht aus der Epidermis und der Cutis (Fig. 1).

Von der Epidermis, an der mehrere Schichten zu unterscheiden sind, ist besonders die äußerste Schicht nach den Untersuchungen von LEYDIG von größter Wichtigkeit geworden für die Systematik (LEYDIG); sie bietet nach KERBERT „interessante Verhältnisse bei den drei höheren Wirbeltierklassen dar“. Aber gerade diese äußerste Schicht war der Gegenstand heftiger Kontroversen. LEYDIG und mit ihm CARTIER faßten dieselbe als wahre Cuticula auf. Eine eingehende Erörterung dieser Frage und eine gründliche Widerlegung dieser Ansicht von LEYDIG und CARTIER gab uns KERBERT, welcher die äußerste Schicht der Epidermis als Epitrichialschicht auffaßte und jedwede cuticulare Bildung leugnet. Unter der Epitrichialschicht versteht KERBERT „diejenige oberflächliche embryonale Schicht der Epidermis, welche entweder allmählich oder teilweise vor oder nach der Geburt der Tiere verloren geht (Säugetiere, Vögel), oder welche mit der eigentlichen Hornschicht nach der Geburt bei der ersten Häutung abgeworfen wird (Reptilien und Amphibien)“. Bereits F. E. SCHULZE (1869) hatte nachgewiesen, daß bei den drei höheren Wirbeltierklassen von einer Cuticula überhaupt nicht die Rede sein kann, also auch die Ansicht LEYDIGS von der äußersten Epidermisschicht abzulehnen ist. Auch BATELLI, TODARO und K. C. HOFFMANN kommen bei ihren Untersuchungen über die äußerste Schicht der Epidermis zu den

gleichen Resultaten wie KERBERT. — Die Epitrichialschicht KERBERTS tritt in der dritten Entwicklungsperiode<sup>1)</sup> des Embryos von *Anguis fragilis* auf und besteht aus polygonalen Zellen, in welchen hier und da deutliche Spuren eines Kernes wahrnehmbar sind. Auf Textfig. 12, welche einen Längsschnitt durch die Haut eines Ophidierembryos darstellt, läßt sich die Angabe KERBERTS völlig bestätigen. Ich werde an betreffender Stelle nochmals näher darauf zu sprechen kommen.

Bei fortschreitender Entwicklung verlieren die Zellen der Epitrichialschicht auf der freien Schuppenfläche ihre Kerne, die Zellschichten platten sich immer mehr ab und verhornen. In der auf *Anguis fragilis* von 13 cm Länge bezüglichen Textfig. 2 sehen wir oben die dünne Epitrichialschicht, welche nach unten bei starker Vergrößerung eine etwas unregelmäßige gezähnte Kontur besitzt; darunter die Hornschicht. KERBERT hat die ganze Schicht unterhalb der Epitrichialschicht „Stratum corneum“ genannt wegen der in den oberen Lagen der Hornschicht befindlichen Zellen mit fein- und grobkörnigem Inhalt (Stratum granulosum BATELLIS). Ich habe für die ganze Schicht unterhalb der Epitrichialschicht den Namen „Hornschicht“ beibehalten. In Fig. 1 läßt sich deutlich der körnige Inhalt wahrnehmen. Unter der Hornschicht folgt, wie uns sämtliche Figuren dieses Kapitels zeigen, eine hellere durchscheinende Schicht, welche sich durch ihr Verhalten gegen Farbstoffe auszeichnet. Während das Plasma des Rete Malpighii (*RM*) sich durch Alaunkarmin intensiv rot färbt, verbleibt die darüberliegende Schicht hell und durchscheinend. Bereits DE FILIPPI hat diese Schicht erkannt und sie als „Stratum lucidum“ bezeichnet und als selbständige Schicht beschrieben. KERBERT hat jedoch den Beweis geliefert, daß diese Schicht einen Teil der Hornschicht ausmacht, da sie bei der Häutung mit letzterer abgestoßen wird. Die Grenze zwischen Hornschicht und Rete Malpighii liegt nicht über dem Stratum lucidum, sondern unterhalb. Nach BATELLI zeigt aber das Stratum lucidum KERBERTS, welches er als „inter-

1) Bezüglich der Einteilung der verschiedenen Entwicklungsperioden der Embryonen von Sauriern und Ophidiern, welchen KERBERT dieselbe Einteilung in Entwicklungsperioden zugrunde legt, welche bereits RATHKE in seiner Arbeit über die „Entwicklungsgeschichte der Natter“ (1839) aufgestellt hat, verweise ich auf die Anmerkung, welche ich bei der Beschreibung des Ophidierembryos auf p. 772 in Kap. V: „Ueber die segmentale Anordnung der Schuppen der Saurier und Ophidier“, angeführt habe.

mediäre Schicht“ bezeichnet, keine konstante Existenz. Auf Textfig. 2 sehen wir die Ansicht BATELLIS bestätigt. Die Zellen der obersten Zellschichten des Stratum lucidum (*strl*) (ich habe der besseren Uebersicht wegen diesen Ausdruck beibehalten, obwohl ich mich völlig der Ansicht BATELLIS anschließen kann) sind mehr oder weniger abgeplattet, werden nach der Tiefe zu größer und rund, zeigen deutlich ausgeprägte Kerne und gehen in die großen runden bis zylindrischen Zellen des Rete Malpighii über. Das Rete Malpighii (*RM*) besteht aus mehreren Reihen von Zellen. Zu oberst oval, nehmen die Zellen runde Gestalt an mit deutlich wahrnehmbaren Kernen. Die unterste Schicht besitzt mehr oder weniger zylindrische Zellen mit äußerst großen Kernen, die öfters Kernteilung erkennen lassen (Textfig. 2).

Während das Pigment beim Embryo noch in die Epidermis hineinreicht in Form von fein verästelten hellen Pigmentzellen, finden wir bei dem ausgewachsenen Tier von diesen Pigmentzellen in der Epidermis nichts mehr vor. Das Pigment ist in die oberste Grenzschicht der Cutis hinuntergerückt.

Wie uns Fig. 1 zeigt, finden sich in der untersten Schicht des Rete Malpighii noch stark verästelte Pigmentzellen (*pigz*) vor. KERBERT bezeichnet diese Pigmentzellen als „wandernde Bindegewebszellen“, welche „in die Epidermis eindringen, sich hier verzweigen und Pigmentkörnchen bilden“.

Die Cutis (*cut*) in der Haut einer 6—7 cm langen Blindschleiche, welche uns Fig. 1 im Längsschnitt wiedergibt, besteht noch zum größten Teil aus embryonalem Bindegewebe mit großen rundlichen, öfters anastomosierenden Zellen (*anast. biz*). Nur in den unteren Lagen, in denen auch dunkle Pigmentzellen (*pigz*) eingelagert sind, finden wir schon Fibrillenbildung (*bifib*) und spindelförmige Zellen. Besonders in der obersten Grenzschicht der Cutis finden wir ein derberes Bindegewebe mit großen runden Zellen, die sich hauptsächlich direkt unter dem Pigment zusammendrängen. Ihre Kerne sind ziemlich groß und reichlich mit Plasma umgeben. Aus dieser Anhäufung von Bindegewebszellen geht die Anlage der Knochenschuppe hervor, wie wir in Fig. 2 sehen werden (Fig. 2 *kns*). Es darf daher dieses Stadium als das erste Entwicklungsstadium der Knochenschuppe bezeichnet werden (Schuppenkeim, Fig. 1 *sk*).

Ganz besondere Beachtung verlangt das Integument einer 13 cm langen Blindschleiche, welches wir in Fig. 2 und den Textfig. 1 und 2 in Längsschnitten vor uns haben. Außer den

Vorgängen des Häutungsprozesses zeigen uns die Bilder ferner, daß wir an ein und demselben Tiere zwei verschiedene Stadien der Entwicklung der Knochenschuppe feststellen können.

Die Struktur der Epidermis ist von der in Fig. 1 abgebildeten wesentlich verschieden, weshalb ich sie mit einigen Sätzen näher erläutern muß. In Textfig. 2, welche uns ein stärker vergrößertes Bild der Strecke *a* von Fig. 2 darstellt, sehen wir zu oberst die längsgeschichtete Hornschicht (*hns*) mit der Epitrichialschicht (*ept*), welche sich scharf gegen erstere abhebt und nach unten hin etwas gezähnt ist. Diese Zähne oder Erhebungen sind die Durchschnitte der „Längsleisten“ LEYDIGS (nach KERBERT). Unter der Hornschicht, welche bei der Häutung<sup>1)</sup> abgeworfen werden soll, wird schon jetzt wieder die neue Hornschicht gebildet, und zwar ist die Bildung der Epitrichialschicht immer der erste Vorgang bei der Entstehung der neuen Hornschicht, wie von KERBERT bereits nachgewiesen wurde (KERBERT 1877, Taf. 19, Fig. 30). Auch ich konnte dieselbe Beobachtung machen wie KERBERT. Unter der Hornschicht sehen wir die neue Epitrichialschicht (*e'*), welche sich recht deutlich von der darunterliegenden Schicht abhebt (Textfig. 2). Zwischen der neuen Epitrichialschicht und der Schleimschicht (*RM*), welche aus drei Zellreihen besteht, entstehen dann durch Querteilung der Zellen des Rete Malpighii neue Zellen, welche zuerst rundlich sind, sich aber nach oben hin immer mehr abplatten, verhornen und so die neue Hornschicht bilden. Dieses Stratum lucidum besteht aus fünf Reihen Zellen, welche zu unterst große runde Zellen mit deutlichem Kern zeigen und allmählich in die Schleimschicht übergehen. Das Rete Malpighii befindet sich in beständiger Tätigkeit, aus ihm wird immer wieder durch Quer-

1) Bei sämtlichen Reptilien findet eine Häutung statt, wobei die Hornschicht entweder in einem zusammenhängenden Stück abgestreift wird (das „Natterhemd“ der Ophidier), oder auch in mehr oder weniger großen Lappen (Saurier). Auch *Anguis fragilis* streift nach Art der Schlangen bei der Häutung ein völliges „Natterhemd“ ab, trotz der Verkalkung der Lederhaut, wie bereits LEYDIG (1872) nachgewiesen hat und wovon ich mich selbst überzeugt habe. Die neue Hornschicht, welche bereits vor der Häutung entwickelt war, tritt nun nach der Häutung an die Oberfläche. „Bei den Säugetieren und Vögeln findet keine eigentliche Häutung statt, sondern die Hornschicht schilfert sich ab, d. h. die einzelnen Epidermisschüppchen werden unabhängig voneinander abgestoßen“ (KERBERT).

teilung seiner Zellen die neue Hornschicht gebildet, welche bestimmt ist, bei der Häutung abgeworfen zu werden. Die Schleimschicht wird daher auch häufig Keimschicht (*Stratum germinativum*) genannt. „Die Epidermis regeneriert beständig<sup>1)</sup>; die Bildung der neuen Hornschicht ist bei den Reptilien eine Wiederholung der Epidermisbildung beim Embryo“ (KERBERT).

Eine sehr scharfe Abgrenzung zwischen der unteren Schicht des Rete Malpighii und der Cutis läßt sich auf der Textfig. 1 in Gestalt einer hellen durchscheinenden, gegen Farbstoffe unempfindlichen Membran feststellen (*glt*). Diese Membran wird von den meisten Autoren als strukturlose Glashaut bezeichnet (die „homogene Glashaut“ LEYDIGS). Auf eine feinere Untersuchung dieser Membran habe ich mich nicht eingelassen und verweise daher auf die diesbezüglichen exakten Arbeiten von LWOFF (1884) und F. KRAUSS (1906).

Die Pigmentzellen, welche noch bei der 6—7 cm langen Blindschleiche (Fig. 1) stark verästelt in der untersten Epidermisschicht eingelagert waren, sind nun völlig aus der Epidermis verschwunden und in die oberste Grenzschicht der Cutis hinabgewandert, wo sie eine große Ausdehnung erreichen und tief schwarz gefärbt sind.

In der Cutis von einer 13 cm langen Blindschleiche finden wir, wie bereits oben erwähnt, das interessante Vorkommen zweier verschiedener Entwicklungsstadien der Knochenschuppe vor.

Textfig. 1 stellt uns einen Längsschnitt durch die dorsale Haut direkt hinter dem Kopfe von einer 13 cm langen *Anguis fragilis* dar, welche uns das zweite Entwicklungsstadium der Knochenschuppe vor Augen führt. Auf eine Beschreibung der Epidermis brauche ich nicht näher einzugehen, da ich das bereits schon ausführlich bei der Textfig. 2 getan habe und hier wiederum ganz genau die gleichen Verhältnisse vorliegen.

Der Zellhaufen direkt unter dem Pigment, wie wir ihn auf Fig. 1 bereits sehen konnten, hat sich bedeutend vergrößert und in die Länge gestreckt. Die Kerne der Zellen sind ziemlich groß und reichlich mit Plasma umgeben. In der Mitte des Zellhaufens lassen sich schon ziemlich deutlich Zellen erkennen, welche sich in zwei Längsschichten angeordnet haben und sich durch besonders

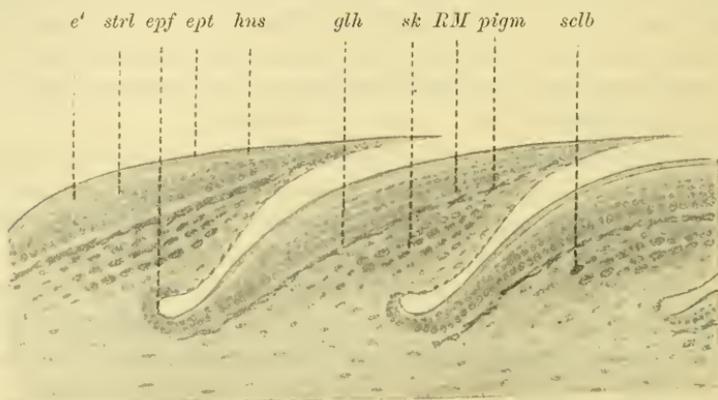
---

1) Die Tatsache der beständigen Regeneration der Epidermis gibt uns auch die Erklärung dafür, daß wir bei regenerierten Teilen, besonders des Schwanzes eines Reptils, oft eine ganz andere Zusammensetzung des Integuments vorfinden, als an anderen Körperstellen desselben Tieres.

große Kerne auszeichnen. Die Richtung verläuft ziemlich parallel der Richtung der darüberliegenden Hornschuppe.

HASE hat in seiner Arbeit „Ueber das Schuppenkleid der Teleosteer“ (Jena 1907) bei seiner Untersuchung über die Entstehung der Teleosteerschuppe (ibd., p. 632—642) dieselben Zellhaufen und darinnen zwei besonders hervortretende Reihen von Zellen gefunden, welche er als Scleroblasten bezeichnet (HASE, Tafel 39, Fig. 25—27)<sup>1)</sup>.

Auch ich werde den Ausdruck „Scleroblasten“ (*sclb*) für die erwähnten Zellen beibehalten, da ja aus ihnen sich die Knochen-



Textfig. 1. Längsschnitt von *Anguis fragilis* (13 cm), Rückenstück (direkt hinter dem Kopf). Ok. 5, Oelimmersion Leitz  $\frac{1}{12}$ . *sk* Schuppenkeim.

schuppe entwickeln wird. Die Scleroblasten sind, wie bereits HASE hervorgehoben hat, modifizierte Cutiszellen und rein mesenchymatischen Ursprunges. Nach dem Rande des Schuppenkeimes (*sk*) zu gehen die Zellen allmählich wieder in die gewöhnlichen Cutiszellen über, aus denen sie sich entwickelt haben, indem die nach

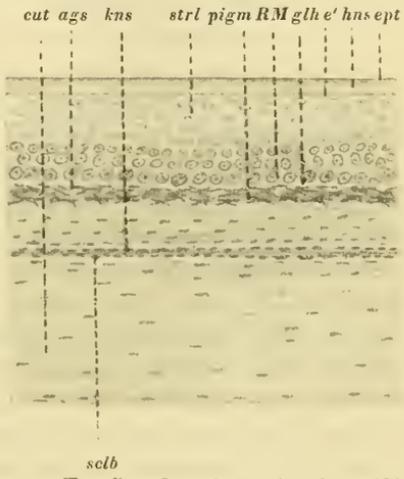
1) Auf die auffallende Uebereinstimmung der verschiedenen Entwicklungsstufen von *Anguis fragilis* mit der Entwicklung der Teleosteerschuppe, welche wir auf Schritt und Tritt verfolgen können, werde ich wegen ihrer phylogenetischen Bedeutung in dem Schlußkapitel meiner Arbeit nochmals eingehender zurückkommen.

Ich werde Gelegenheit haben, in diesem Kapitel des öfteren auf die Arbeit HASES zu sprechen kommen, weshalb ich mich zum Vergleich mit meinen Befunden auf die Kenntnis des Kapitels III nebst Figg. 21—34 der Arbeit von HASE berufen muß.

oben gerückten großen Bindegewebszellen sich umwandeln und Scleroblasten bilden. Die darunter gelagerte Cutis zeichnet sich durch längs- und querverlaufende Fibrillen mit teils länglichen, teils noch rundlichen Bindegewebszellen aus.

Das dritte Entwicklungsstadium der Knochenschuppe sehen wir in Fig. 2 und Textfig. 2, welche einen Längsschnitt durch den hinteren Teil der Rückenhaut derselben 13 cm langen Blindschleiche wiedergeben, welche wir soeben betrachtet haben.

Pigment ist in der Epidermis, welche ich bereits oben näher beschrieben habe, nicht mehr vorhanden, sondern lagert als gut entwickelte Schicht (*pigm*) mit verästelten dunklen Pigmentzellen in der obersten Grenzschicht der Cutis. — Zwischen den beiden sehr deutlich erkenntlichen Scleroblastenschichten tritt eine feine Platte von Hartsubstanz auf, welche völlig von den mesenchymatischen Scleroblasten eingehüllt ist. Es ist dies die junge Knochenschuppe (Fig. 2). Die Knochenschuppen decken sich schon regelrecht dachziegelartig. Diese dachziegel-



Textfig. 2. *Anguis fragilis* (13 cm), Rücken. Stärkere Vergrößerung der Strecke *a* von Fig. 2.

artige Lagerung der Knochenschuppen ist, wie wir das auch sehr deutlich bei der jungen Teleosteerschuppe sehen können (HASE, Tafel 40, Fig. 30), durch das Wachstum der Knochenschuppen bedingt. Die ganze Schuppenanlage, die nun nicht mehr direkt unter dem Pigment liegt, sondern deutlich das Bindegewebe der obersten Grenzschicht dazwischen erkennen läßt, wird von derberem Bindegewebe umgeben, welches ähnlich einer Tasche („Schuppen-tasche“) die ganze Schuppe umschließt (Textfig. 2). Ferner sehen wir auf der Textfig. 2, welche eine stärkere Vergrößerung der Strecke *a* der Fig. 2 darstellt und zur näheren Betrachtung des Integuments dienen soll, unter dem derberen Bindegewebe, welches die Schuppe umschließt, die Hauptmasse der Cutis, welche sich durch

längs- und querverlaufende Fibrillen mit zahlreichen spindelförmigen Bindegewebszellen auszeichnet.

Ueberblicken wir nun nochmals die Befunde, welche wir bei Betrachtung des Integuments einer 13 cm langen Blindschleiche gewonnen haben, so sind wir wohl zu dem Schluß berechtigt, anzunehmen, daß die Schuppenentwicklung an ein und demselben Tier nicht an allen Stellen der Haut gleichmäßig auftritt, sondern daß wir eine allmähliche Entwicklung der Schuppen von dem hinteren Teil des Rückens nach dem Kopf zu annehmen können. Offenbar hat auch OTTO bei seinen Untersuchungen ein Hautstück aus den vorderen Partien des Rückens von *Anguis fragilis* benutzt, wenn er angibt, daß bei dem Exemplar von 13 cm Länge noch eine völlig unverknöcherte Cutis vorhanden war (OTTO, p. 206)<sup>1)</sup>.

Die Schuppe wächst nun weiter, indem die an der Ober- und Unterseite der Knochenschuppe liegenden Scleroblasten Hartschubstanz abscheiden. In dem vierten Stadium, welches uns Fig. 3 zeigt, sehen wir nun die Knochenschuppe völlig ausgebildet in der Rückenmitte einer 16 cm langen Blindschleiche. Die Knochenschuppe stellt eine langgestreckte zierliche weiße Kalkplatte vor, welche mit ihrem Vorderende (*ve*) tief in die Cutis eindringt. Rings um die Schuppe zieht sich derberes Bindegewebe, welches die Schuppe in eine „Schuppentasche“ einschließt. Sehr deutlich sehen wir die dachziegelförmige Ueberlagerung der Knochenplatten. Unter den Schuppentaschen zieht ein Strang derberes, dunkles Bindegewebe hin, welches von Knochenplatte zu Knochenplatte verläuft und zahlreiche Bindegewebszellen einschließt. In dem darunterliegenden lockeren Bindegewebe der Cutis sind Blutgefäße (*gef*) und vereinzelte Pigmentzellen (*pigz*) eingelagert. Es kommt unter jede Schuppe ein Gefäß zu liegen. Den Abschluß des Bildes bildet ein Strang derberes Bindegewebe, welches bereits der unteren Grenzschicht (*ugs*) der Cutis angehört. — In bezug auf die Epidermis finden wir keine wesentlichen Veränderungen vor. Unter der gezahnten Epitrichialschicht liegt die Hornschicht, welche in ihrer obersten Lage noch zahlreiche Zellen

1) Ob die hier erwähnte Tatsache, daß zwei Entwicklungsstadien der Knochenschuppen an ein und demselben Tier auftreten, nur ein spezieller Fall ist, oder ob diese Erscheinung bei allen Exemplaren von *Anguis fragilis* von derselben Länge vorkommt, kann ich nicht näher entscheiden. Bei *Anguis fragilis* von 16 cm Länge ist die Knochenschuppe an allen Hautstellen ganz gleichmäßig entwickelt.

mit fein- und grobkörnigem Inhalt erkennen läßt. Die eigentliche Epidermis besteht wiederum aus mehreren Reihen von Zellen, welche direkt unter der Hornschicht stark abgeplattet und verhornt sind, weiter nach unten hin rundlich werden, zum Teil Kerne erkennen lassen und allmählich in die tiefrot gefärbte Schleimschicht übergehen, deren unterste Schicht aus mehr oder weniger zylindrischen Zellen mit großen Kernen besteht. Auch hier sehen wir die Epidermis durch die helle, durchscheinende Glashaut (*glh*) von der Cutis scharf getrennt, in deren oberster Grenzschicht eine stark verästelte schwarze Pigmentschicht liegt. — Die Epidermis bildet zwischen zwei Schuppen je eine Falte (*epf*), an der das Bindegewebe etwas verdickt ist. Die Hornschicht geht nicht ganz bis zur Falte hinab, sondern läuft dünn aus und geht in die darunterliegende Epithelschicht über. Die Unterseite der Schuppe (Schuppenfuß, *schf*) ist mit einer Lage Plattenepithel (*plep*) bekleidet.

Ueber die weitere Weiterentwicklung der Knochenschuppe ist nur noch hinzuzufügen, daß die Knochenplatten sich immer mehr in die Breite ausdehnen. Das Bindegewebe umhüllt nicht nur die Knochenschuppe vollständig, sondern bildet auch eine ziemlich dicke Schicht über derselben, welche mit dem Bindegewebe der unteren Fläche der Knochenschuppe durch die sogenannten „Markkanäle“ oder „HAVERSSCHEN Kanäle“ in Verbindung steht, die mit Blutgefäßen, Bindegewebe, Pigment und Nerven ausgefüllt sein können. Zur näheren Beschreibung der Knochenschuppe von *Anguis fragilis* verweise ich auf die Arbeit von KERBERT sowie auf die von OTTO, in welcher wir eine sehr gute Zeichnung der Knochenschuppe von *Anguis fragilis* vorfinden (OTTO, Tafel 9, Fig. 3 und p. 207, Textfig. 2). Die Textzeichnung, welche uns OTTO in seiner Arbeit als Längsschnitt durch die Rückenhaut eines Jugendstadiums von *Anguis fragilis* (23 cm lang) gibt (OTTO, p. 241, Textfig. 28), ist offenbar mit Absicht stark schematisiert gezeichnet, da sie uns weder Aufschluß gibt über die Zusammensetzung der Epidermis, noch über die feinere Struktur der Cutis; auch die bei *Anguis fragilis* von 16 cm Länge schon bei schwacher Vergrößerung scharf hervortretenden „Schuppentaschen“ sind nicht eingezeichnet.

Fassen wir zum Schluß nochmals die gewonnenen Befunde zusammen:

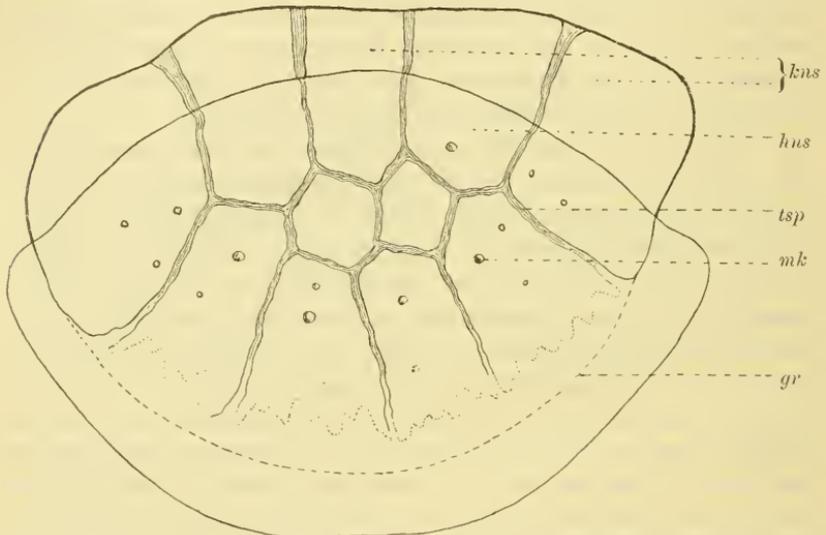
1) Der Schuppenkeim der Knochenschuppe, welcher zum ersten Mal bei einem Exemplar von 6—7 cm Länge auftritt, wird von Scleroblasten gebildet. Die Scleroblasten sind modifizierte Cutiszellen und rein mesenchymatischen Ursprungs.

2) Die weitere Entwicklung und Vergrößerung der Knochenschuppe geschieht dadurch, daß die den Schuppen direkt anliegenden Scleroblastenschichten die Hartschubstanz abgeben.

#### IV. Die embryonale Entwicklung der Knochenschuppen bei *Gongylus ocellatus* FORSK.

(Hierzu Fig. 4—6 und Textfig. 3 u. 4.)

Ueber die Entwicklungsgeschichte der Knochenschuppen in der Haut von *Gongylus ocellatus* liegen bis jetzt keine Untersuchungen vor<sup>1)</sup>. Die einzigen Mitteilungen, welche uns über die



Textfig. 3. *Gongylus ocellatus*. Schuppe aus der Dorsalseite des Schwanzes (erstes Schwanzdrittel). Aus: OTTO, 1908 (p. 218, Textfig. 9).

Cutisverknöcherungen bei *Gongylus ocellatus* bekannt sind, finden wir in der Arbeit von H. OTTO: „Die Beschuppung der Brevilinguier und Ascalaboten“ (Jena 1908). OTTO hat die Knochen-

1) Die Notiz, welche F. KRAUSS in seiner Arbeit über den „Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei den Sauriern und Krokodilen“ (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67, 1906) über *Gongylus* gibt und welche einige richtige Beobachtungen enthält, ist nur kurz und ohne jede näheren Angaben und Zeichnungen über die Knochenschuppen. KRAUSS hat sich eben nur eingehend mit der untersten Schicht der Epidermis und deren Fortsätze in die Cutis beschäftigt und verschiedene Zeichnungen davon gegeben.

schuppe von *Gongylus ocellatus* eingehend untersucht, und einige treffliche Abbildungen davon gegeben. Ich habe eine seiner Figuren (OTTO, p. 218, Textfig. 9) hier wiedergegeben (Textfig. 3), um zu zeigen, wie die Knochenschuppe aus einem Mosaik von Knochenstücken sich zusammensetzt. Ueber die Entwicklung der Knochenschuppe berichtet er jedoch nichts, weshalb ich mir dieses Thema im Anschluß an meine Untersuchungen über die Entwicklung der Knochenschuppe von *Anguis fragilis* zur Aufgabe gestellt habe.

Als Material dienten mir einige Exemplare von *Gongylus ocellatus* von verschiedener Länge, darunter ein Exemplar von 4—5 cm Länge, welches, der Körperbeschaffenheit nach zu schließen, ein Stadium kurz nach dem Ausschlüpfen darstellen muß; genau konnte ich sein Alter nicht feststellen. Ferner ein etwas älteres Stadium von der gleichen Länge<sup>1)</sup>, ein Exemplar von 9 cm Länge und ein solches von 15 cm Länge, das schon ein völlig ausgewachsenes Stadium vorstellt, welches aber wegen seiner voluminösen Knochenplatten schlecht zu schneiden und für meine histologischen Untersuchungen daher nicht zu gebrauchen war. *Gongylus* von 9 cm Länge reichte aber dafür schon völlig aus, da in ihm die Knochenplatten schon vollständig ausgebildet waren.

Auch hier wurden sämtliche Hautstücke in Celloidin-Paraffin eingebettet und mit Alaunkarmin gefärbt; *Gongylus* von 9 cm Länge mit Hämatoxylin-Ammoniumrubinpicrat.

Ich beginne mit der Beschreibung des genannten Jugendstadiums. Einen Längsschnitt durch das Hautstück aus der Rücken- gegend sehen wir in Fig. 4 wiedergegeben.

Da wir bei *Gongylus ocellatus* bezüglich der Epidermis die gleiche Zusammensetzung vorfinden, wie ich sie bereits ganz ausführlich bei *Anguis fragilis* (s. Kapitel III) besprochen habe, so kann ich mich darauf beschränken, nur die einzelnen Schichten der Epidermis, wie sie uns hier vor Augen liegen, aufzuzählen und wegen ihrer speziellen Struktur auf meine Befunde bei *Anguis fragilis* zu verweisen. Hervorheben will ich noch, daß meine sämtlichen Befunde über die Epidermis bei *Gongylus ocellatus* die Ansicht KERBERTS vollständig bestätigen, daß die oberste, äußerste Schicht der Epidermis eine Epitrichialschicht ist und keine Cuti-

---

1) Ich habe das erste Exemplar zum Unterschied mit „*Gongylus* Jugendstadium“ bezeichnet.

cula im Sinne von LEYDIG und CARTIER, wie uns das besonders Textfig. 4 deutlich erkennen läßt.

Kehren wir zur Betrachtung der Fig. 4 zurück. Unter der deutlich hervortretenden Epitrichialschicht (*ept*) liegt die Hornschicht (*hns*). Darunter folgt (wie bei den von mir untersuchten Blindschleichen) die helle durchscheinende Schicht des Stratum lucidum (*strl*), welches zu oberst aus verhornten und stark abgeplatteten, mit körnigem Inhalt ausgefüllten Zellen besteht. Nach unten werden diese Zellen allmählich größer, von runder Gestalt und zeigen deutliche Kerne. Diese Schichten gehen dann in das Rete Malpighii (*RM*) über, welches sich durch seine intensive Rotfärbung stark von den übrigen Schichten abhebt. Seine unterste Schicht enthält große ovale bis zylindrisch geformte Zellen mit großen Kernen. Eine scharfe Begrenzung der Epidermis gegen die Cutis können wir bei diesem Stadium noch nicht erkennen, da das stark entwickelte Pigment (*pigm*) mit seinen weit verästelten Zellen noch teilweise in der untersten Schicht des Rete Malpighii lagert. Direkt unter der Pigmentschicht, in den unteren Lagen der obersten Grenzschicht der Cutis (*ags*) finden wir eine Anhäufung von Zellen, welche sich durch ihre Größe und Inhalt stark von den übrigen Bindegewebszellen abheben. Ihre Kerne sind ziemlich groß und reichlich mit Plasma umgeben. Es ist das erste Entwicklungsstadium der Knochenschuppe von *Gongylus ocellatus*. Der Zellhaufen, die erste Anlage des Schuppenkeimes (*sk*), ist in die Länge gestreckt und verläuft annähernd parallel mit der Richtung der darüberliegenden Hornschuppe. Deutlich treten in der Mitte des Schuppenkeimes Zellen hervor, welche in zwei Längsreihen angeordnet sind und besonders große Kerne einschließen. Es sind dies die bereits bei *Anguis fragilis* gefundenen und von HASE als Scleroblasten bezeichneten Zellen, welche mesodermalen Ursprungs sind und modifizierte Cutiszellen darstellen. An dem vorderen und hinteren Ende des Schuppenkeimes sowie an den beiden Seiten werden die Zellen allmählich kleiner und gehen schließlich in die gewöhnlichen Cutiszellen über, aus denen sie sich entwickelt haben. Auch lassen sich an den beiden Enden des Schuppenkeimes die beiden Längsreihen nicht mehr deutlich feststellen, da die Scleroblasten in einander übergehen und es daher schwer zu entscheiden ist, ob eine Zelle der oberen oder der unteren Schicht angehört.

Sehr auffallend tritt auch hier wieder die große Aehnlichkeit mit den Entwicklungsstadien der Teleosteerschuppe hervor, wie sie uns HASE auf Taf. 39, Fig. 25—27 seiner Arbeit „Ueber das Schuppenkleid der Teleosteer“ dargestellt hat<sup>1)</sup>.

Unter dem derben Bindegewebe, das sich gleich einem Strang durch die ganze Cutis zieht und Teilstränge in den Schuppenkörper hineinschickt, in denen wir die erste Schuppenanlage, den Schuppenkeim gelagert sehen, liegt das lockere Bindegewebe der unteren Grenzschicht (*ugs*) mit längs- und querverlaufenden Bindegewebsfasern und mit zahlreichen Bindegewebszellen. Diese Zellen sind teilweise noch rund und mit einem Kern versehen. Das derbere Bindegewebe bildet die Hauptmasse der Cutis. Unter dem lockeren Bindegewebe folgt die quergestreifte Muskulatur (*m*).

Ein weiteres Stadium in der Entwicklung der Knochenschuppe führt uns Fig. 5 vor Augen. Es ist hier der Längsschnitt durch den Rücken eines 5 cm langen *Gongylus ocellatus* wiedergegeben. Die Epidermis zeigt das gewöhnliche Aussehen. Unter der Epitrichialschicht lagert die Hornschicht; darunter kommt das Stratum lucidum, dessen Zellen allmählich in die Schleimschicht übergehen. Auch hier reicht das stark verästelte Pigment noch deutlich in die unterste Schicht des Rete Malpighii hinein. Zwischen den beiden Scleroblastenschichten tritt die dünne Kalkplatte auf, welche parallel der Hornschuppe verläuft. Die dünne Knochenlamelle enthält schon Knochenzellen und ist außen von Scleroblasten umgeben. Die ganze Knochenschuppe wird von dem derben Bindegewebe der Hauptmasse der Cutis in eine „Schuppentasche“ eingeschlossen. Das Vorderende der Knochenschuppe (*ve*) ragt tief in die Cutis hinein. Eine dicke Schicht aus faserigem Bindegewebe geht von einer Schuppentasche zur nächsten (Fig. 5). Zahlreiche Pigmentzellen liegen der unteren Fläche der Knochenschuppe nahe an.

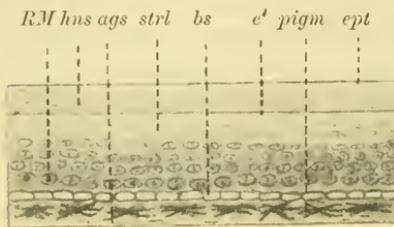
Das Wachstum der Knochenschuppe geschieht dadurch, daß die zu beiden Seiten der Knochenplättchen gelegenen Scleroblasten weiterhin Hartschubstanz abscheiden, wodurch die Knochenplatte verdickt wird und wobei auch einzelne Scleroblasten als Knochen-

---

1) Auf die phylogenetische Bedeutung der auffallenden Aehnlichkeit der Entwicklungsgeschichte der Teleosteerschuppe mit der Entwicklung der Schuppen der Brevilinguier, wie sie uns auch hier bei der Entwicklung der Knochenschuppe von *Gongylus ocellatus* klar vor Augen liegt, werde ich in dem Schlußkapitel meiner Arbeit nochmals zurückkommen.

zellen eingeschlossen werden. Wir erhalten schließlich als drittes Stadium ein Bild, wie es uns Fig. 6 als Längsschnitt durch die Rückenmitte eines 9 cm langen *Gongylus ocellatus* vorführt. Wir haben hier die völlig entwickelte Knochenschuppe vor uns, welche sich aus mehreren Kalkplatten von verschiedener Länge und Dicke zusammensetzt<sup>1)</sup>. Die Kalkplatten sind von derbem Bindegewebe umhüllt und so in eine „Schuppentasche“ eingeschlossen. Bei verschiedener Einstellung mit der Mikrometerschraube lassen sich auf den einzelnen Platten Vertiefungen und Pigmentzellen erkennen.

Betrachten wir die Epidermis der Textfig. 4 etwas näher, welche uns ein mit Oelimmersion gezeichnetes Bild von der äußeren



Textfig. 4. *Gongylus ocellatus* (9 cm), Rücken. Ok. 5, Oelimmersion Leitz  $\frac{1}{12}$ .

zeigt uns überhaupt eine große Ähnlichkeit mit Textfig. 2, welche wir auf p. 755 von dem Integument einer 13 cm langen Blindschleiche abgebildet finden.

Die Epitrichialschicht ist fein gezähnt und läßt sich deutlich von der darunterliegenden Hornschicht unterscheiden. In der Hornschicht (*hns*) können wir lange, stark abgeplattete Zellen wahrnehmen, welche in Schichten angeordnet sind. Die äußersten Partien sind vollständig verhornt.

Zwischen der neuen Epitrichialschicht und der Schleimschicht, welche sich auch hier durch intensive Rotfärbung auszeichnet, liegt das Stratum lucidum, welches aus zwei Zellreihen besteht, von denen die äußerste stark abgeplattet ist und sich in Verhornung befindet. Das Stratum lucidum geht allmählich in das Rete Malpighii über, welches aus 4 Reihen von runden und ovalen Zellen mit großen Kernen besteht. Es läßt sich oft Kernteilung wahr-

1) Die in der Figur angegebenen Trennungen sind aber zum Teil Bruchstellen, da die dicken Knochenplatten beim Schneiden leicht durchbrechen.

Haut des Rückens desselben 9 cm langen *Gongylus ocellatus* vorstellt, welchen wir bereits durch Fig. 6 näher kennen lernten, so erkennen wir sofort, daß wir ein Tier vor uns haben, welches direkt vor der Häutung steht; denn wir sehen unter der Hornschicht bereits die neue Epitrichialschicht (*e'*) deutlich entwickelt. Das Bild

nehmen. Eine deutlich ausgeprägte Basalschicht (*bs*), welche sich nicht färben ließ und daher hell und durchscheinend erscheint, trennt die Epidermis von der darunterliegenden Cutis. Die Schicht hat einige Ähnlichkeit mit einer einfachen Lage von Pflasterepithel mit annähernd kubischen Zellen, weist aber keine Kerne auf. Bei keinem anderen Exemplar von *Gongylus ocellatus* konnte ich diese Basalschicht erkennen, auch fand ich nirgends Angaben über ihren histologischen Bau und ihre Bedeutung. Pigment ist von jetzt an in der Epidermis nicht mehr vorhanden, wohl aber liegen wohl- ausgebildete schwarze Pigmentzellen in der obersten Grenzschrift der Cutis (*ags*). Die oberste Grenzschrift der Cutis besteht aus hellen, sich schlecht färbenden, feinen Bindegewebsfasern, die dicht bis zur Basalmembran heranreichen.

Wenn wir nun zum Schluß nochmals die Befunde zusammenfassen, so können wir folgende Punkte hervorheben:

1) Der Schuppenkeim der Knochenschuppe von *Gongylus ocellatus*, welcher zum erstenmal bei einem „Jugendstadium“ von 4—5 cm Länge erscheint, wird von Scleroblasten gebildet.

2) Diese Scleroblasten sind rein mesenchymatischen Ursprungs.

3) Die Epidermis ist völlig unbeteiligt bei der Bildung der Knochenschuppe.

4) Der weitere Verlauf der Entwicklung wird bedingt durch das Abscheiden von Hartschubstanz, welches die Scleroblasten besorgen.

5) Diese Art der Zusammensetzung der Knochenschuppe ist charakteristisch für die ganze Familie der Scincoiden, wie OTTO für *Scincus*, *Gongylus*, *Seps*, *Lygosoma*, *Aconthias* und *Mabuia* nachgewiesen hat, was ich noch durch Hinzufügung von *Ablepharus* (s. Textfig. 11) in Kapitel V „Ueber die segmentale Anordnung der Schuppen der Saurier und Ophidier“ ergänzen kann.

## V. Ueber die segmentale Anordnung der Schuppen der Saurier und Ophidier.

(Hierzu Textfig. 5—13.)

Zu diesen Untersuchungen wurde ich hauptsächlich angeregt durch die Arbeit von A. HASE<sup>1)</sup>, welcher die Beobachtung machte, daß die Schuppen vieler Knochenfische segmental angeordnet sind.

1) A. HASE, Ueber das Schuppenkleid der Teleostee, p. 642 bis 654. (Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 42, 1907.)

Soweit mir die Literatur zugänglich war, konnte ich feststellen, daß bis in die neueste Zeit kein Autor die Frage der segmentalen Anordnung der Schuppen bei den Reptilien erhoben hat. Nur H. OTTO<sup>1)</sup> erwähnt in seiner Arbeit ein einziges Mal die auffallende Beziehung der Schuppenreihen zu den Körpersegmenten bei der Beschuppung des *Gongylus ocellatus*. Vor kurzem erschien eine Arbeit von W. J. SCHMIDT<sup>2)</sup> über „Das Integument von *Voeltzkowia mira* Bttgr.“, einer fußlosen, zu der den Scincoiden nahestehenden Familie der Anelytropiden gehörende Echse. In dieser Schrift wird unter Bezugnahme auf die Arbeiten von HASE und OTTO die Beobachtung mitgeteilt, daß bei *Voeltzkowia mira* Bttgr. eine „metamere Segmentierung“ der Schuppen zu erkennen ist. Die Beobachtung von SCHMIDT, daß die diagonalen Schuppenreihen in der Mittellinie des Bauches eine Knickung erfahren<sup>3)</sup>, konnte ich bei keinem der von mir untersuchten Saurier bestätigen.

Da nun schon bei der Untersuchung über die Entwicklung der Knochenschuppe von *Anguis fragilis* eine sehr auffallende Ähnlichkeit mit der Teleosteerschuppe (s. Fig. 1—3 und HASE, Taf. 39 u. 40, Fig. 25—33) sich ergab, welche von phylogenetischer Bedeutung ist für die Beziehung zwischen Fischen, beschuppten Amphibien und Reptilien, so dürfte es auch von Interesse sein, an die Frage der segmentalen Anordnung der Reptilienschuppen heranzutreten.

Von dem Material, das mir zur Verfügung stand, verwandte ich *Anguis fragilis* von 7,5 cm, *Eumeces algiriensis*, *Ablepharus deserti* und *Aconthias butoni* zu mikroskopischer Untersuchung. Es wurden von sämtlichen Exemplaren Längsschnitte angefertigt, welche deutlich die Beziehungen der Schuppen zu den Körpersegmenten erkennen lassen. — *Anguis fragilis* von 35 cm, *Gongylus ocellatus* und *Mabuia trivittata* dienten zu makroskopischen Studien.

Hinsichtlich der Schlangen benutzte ich außer den Längsschnitten durch einen Ophidier-Embryo aus Java ein ausgewachsenes Exemplar von *Coronella austriaca* Laur. zu makroskopischer Untersuchung. Außerdem stand mir zur Betrachtung noch das Ophidier-

---

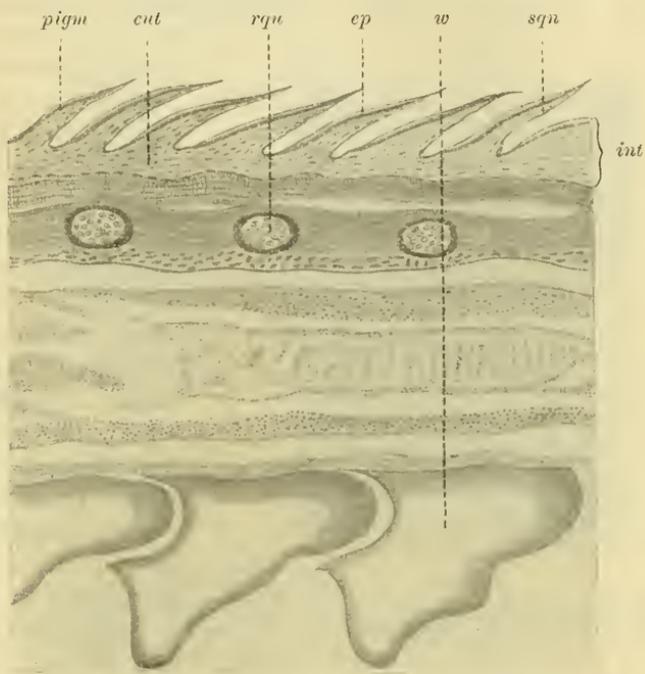
1) cf. H. OTTO, 1908, p. 231.

2) W. J. SCHMIDT, Das Integument von *Voeltzkowia mira* Bttgr., p. 624—625. (*Zeitschr. f. wissensch. Zoologie*, Bd. 94, 1910.)

3) cf. W. J. SCHMIDT, 1910, p. 624—625.

material der zoologischen Sammlung der Königl. Techn. Hochschule in Stuttgart zur Verfügung.

Betrachten wir nun zunächst die Textfig. 5, welche einen Längsschnitt durch eine junge Blindschleiche von 7,5 cm Länge darstellt. Wir sehen, daß unter jeder zweiten Schuppe (*sqn*) der Querschnitt einer Rippe (*rqu*) liegt und unter dieser wiederum der dazu gehörende Wirbel (*w*). Das Integument (*int*) ist zur



Textfig. 5. Längsschnitt durch *Anguis fragilis* (7,5 cm), 55-fache Vergrößerung.

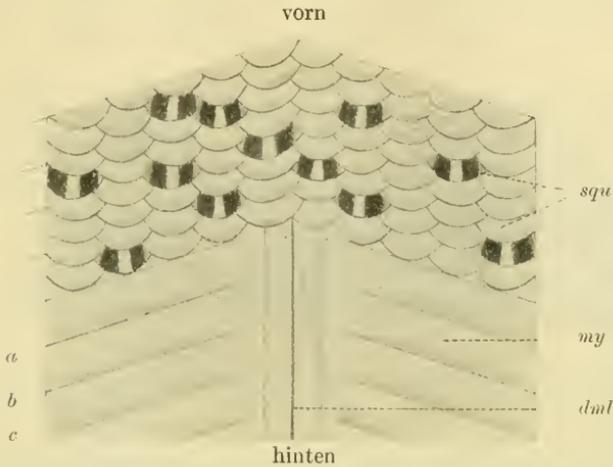
besseren Unterscheidung von der mächtigen Muskelschicht (*m*) in der Farbe etwas heller gehalten. Da auf jede Rippe immer ein Muskel kommt, mithin der Raum zwischen je zwei Rippen ein Muskelsegment (Myomer) darstellt, so kommen also immer zwei Schuppen auf ein Segment.

Übersichtlicher und klarer zeigt uns Textfig. 6 diese Verhältnisse. Das Bild stellt eine schematische Figur dar eines in eine Ebene projizierten Hautstückes aus der Rückenmitte einer alten Blindschleiche von 35 cm Länge. Deutlich heben sich die



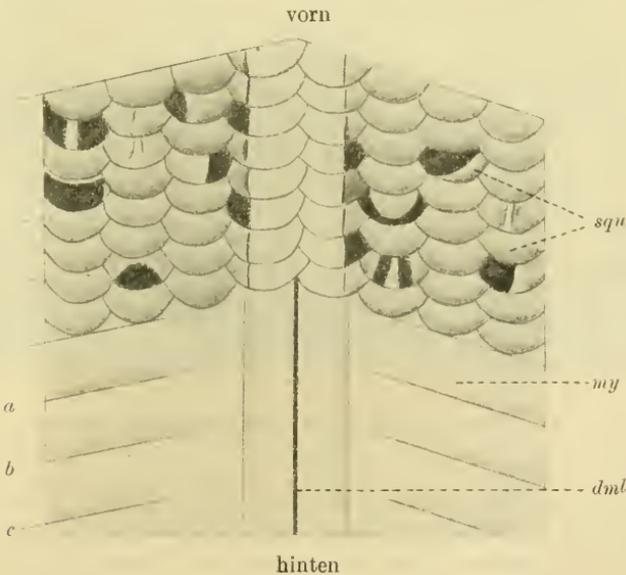
heben sich durch den hellen Strich sehr von den übrigen grauen Schuppen ab, die teilweise durch unregelmäßige große dunkle Flecken ausgezeichnet sind.

Auf einem Längsschnitt durch die Rückenmitte von *Eumeces*



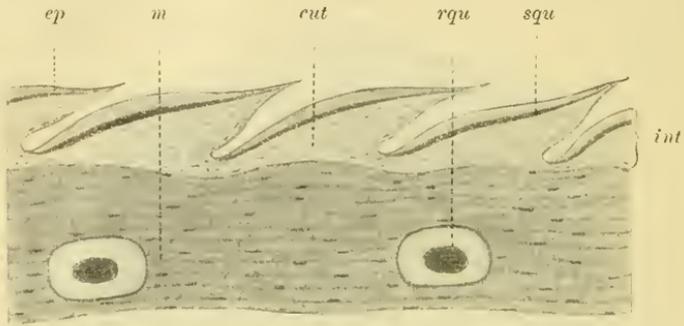
Textfig. 7. Schematische Figur von *Gongylus ocellatus* (15 cm), Rückenmitte.

*algeriensis*, wie ihn Textfig. 9 darstellt, sehen wir, daß auf jedes Segment zwei Schuppen kommen. Mit *squ* sind die Schuppen



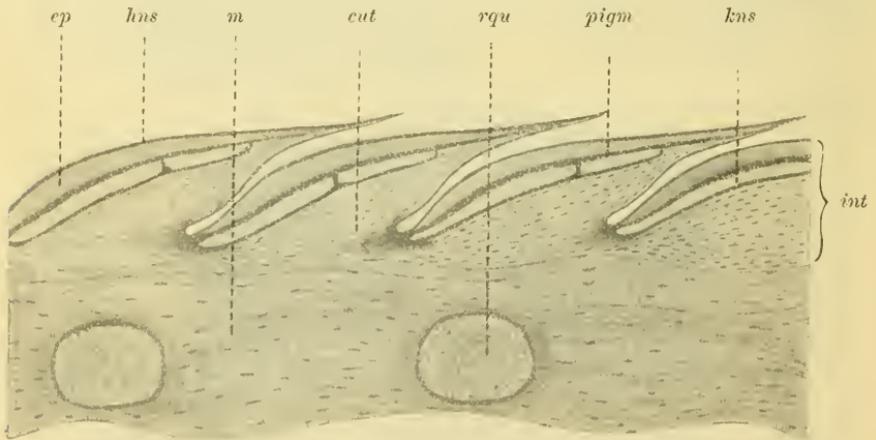
Textfig. 8. Schematische Figur von *Mabuaia trivitatta*, Rückenmitte.

bezeichnet, mit *rqu* die Rippenquerschnitte. Die Rippen liegen in einer mächtigen Muskelschicht (*m*), welche ich zum besseren Unterschied von dem Integument (*int*) dunkler und etwas schematisch gezeichnet habe. Mit Integument (*int*) umfasse ich Epi-



Textfig. 9. Längsschnitt durch die Rückenmitte von *Eumeces algiriensis*.

dermis (*ep*) nebst Cutis (*cut*). Eine makroskopische Figur desselben Tieres habe ich nicht angefertigt, da wir hier durchweg bereits bekannte Verhältnisse vorfinden. Die Schuppen decken

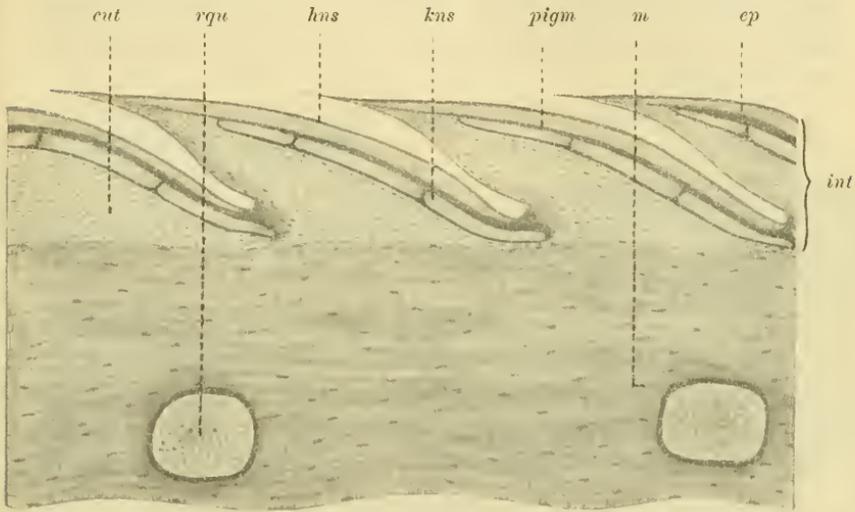


Textfig. 10. Längsschnitt durch die Rückenmitte von *Aconthias butoni*.

sich dachziegelartig, sind glatt und von mäßiger Größe. Die beiden mittleren Schuppenreihen sind ähnlich denen von *Mabuia* durch einen hellen Strich gezeichnet und heben sich stark von den dunkleren Rückenschuppen ab.

Aehnliche Verhältnisse wie bei *Eumeces* finden wir auch auf einem Längsschnitt durch ein Hautstück aus der Rückenmitte von *Aconthias burtoni*, wie ihn Textfig. 10 wiedergibt. Unter den mächtigen Hornschuppen (*hns*) liegt eine stark entwickelte Pigmentschicht (*pigm*). Darunter sind deutlich die Knochenschuppen (*kns*) wahrnehmbar, welche von mehreren Knochenplättchen gebildet werden. Die einzelnen Plättchen werden durch bindegewebige Septen voneinander getrennt. In der stark entwickelten Muskelschicht (*m*) liegen die Rippenquerschnitte (*rqu*).

Bezüglich der dem Verlauf der Segmente entsprechenden



Textfig. 11. Längsschnitt durch die Rückenmitte von *Ablepharus deserti* BRANDT.

Anordnung der Schuppen sehen wir auch hier, daß je zwei Schuppen auf ein Segment kommen, d. h. je 2 diagonale Schuppenreihen entsprechen immer einem Segment.

Auch bei *Ablepharus deserti*<sup>1)</sup>, einem Scincoiden, der sich in bezug auf die Beschuppung an *Aconthias* anschließt und ganz äh-

1) *Ablepharus deserti* BRANDT wird 10—12 cm lang. Die Färbung auf dem Rücken ist graugrün, auf dem Bauche weißlich. Die Schuppen sind glatt und decken sich dachziegelartig. Die kurzen Beinchen sind sämtlich mit 5 Zehen versehen. Das Exemplar, welches mir zur Untersuchung diente, hatte eine Länge von 12 cm, wobei allein 7 cm auf den Schwanz kommen, und stammt aus Turkestan.

liche mosaikartige Knochenschuppen besitzt, können wir die segmentale Anordnung der Schuppen feststellen, wie uns Textfig. 11 zeigt.

Auf dem Längsschnitt durch die Rückenmitte des Tieres sehen wir unter den mächtigen Hornschuppen (*hns*) eine ziemlich weit ausgebildete Pigmentschicht (*pigm*). Direkt darunter befindet sich die aus mehreren Knochenplättchen gebildete Knochenschuppe (*kns*), welche stets einer ihr übergelagerten Hornschuppe entspricht. Die Plättchen sind durch bindegewebige Septen voneinander getrennt. Die Rippenquerschnitte (*rqu*) sind von einer stark entwickelten Muskelschicht eingeschlossen, welche ich zum besseren Unterschied von dem Integument dunkler und etwas schematisch gezeichnet habe.

Wenn wir obige Befunde kurz zusammenfassen, so kommen wir zu folgendem Ergebnis:

1) Bei sämtlichen Brevilinguiern finden wir am Rumpf eine dem Verlauf der Muskelsegmente (*my*) resp. der Körpersegmente entsprechende Anordnung der Schuppen.

2) Es entsprechen zwei diagonale Schuppenreihen immer einem Segment.

Von den Lacertiliern habe ich verschiedene Arten auf die segmentale Anordnung ihrer Beschuppung hin untersucht und folgende Resultate erhalten.

Bei *Lacerta agilis* besteht ein großer Unterschied zwischen den Schuppen des Rückens und der Seiten. Die Rückenschuppen sind klein und von rundlicher höckeriger Gestalt und kommen 2 Reihen auf je ein Segment. Die Seitenschuppen sind glatt und von zylinderischer Form. Es entsprechen immer 2 Reihen Seitenschuppen einer Querreihe der Bauchschilder.

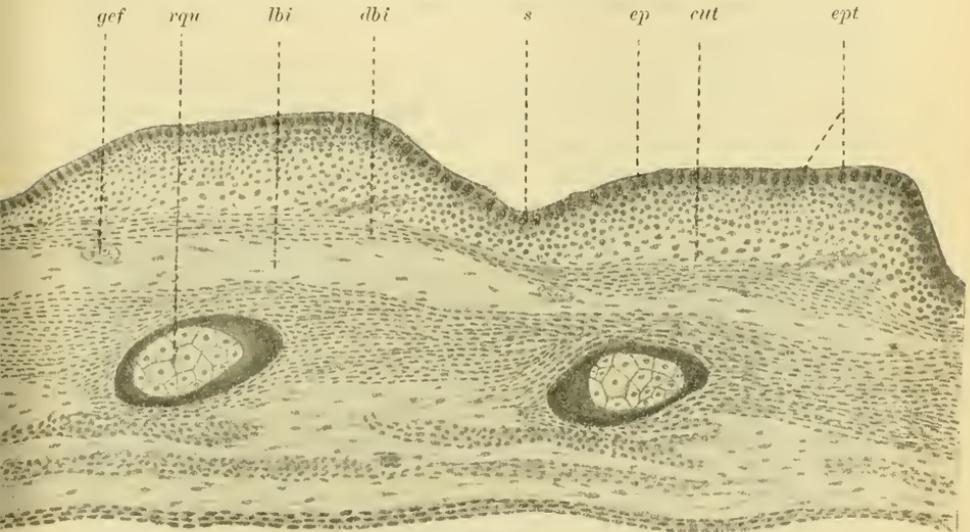
Bei *Lacerta viridis* ist der Unterschied zwischen den Rücken- und Seitenschuppen nur gering. Die Rücken- und Seitenschuppen sind klein und polygonal. Es kommen 2 Reihen auf ein Segment, ebenso von den Seitenschuppen. Eine vollständige Regelmäßigkeit besteht aber nicht. Die Bauchschilder, von denen eine Querreihe 2 Reihen Seitenschuppen entspricht, sind glatt und dachziegelig. Es kommt hiervon jeweils eine Querreihe auf ein Segment.

*Lacerta muralis* besitzt Rücken- und Seitenschuppen, welche von gleicher Gestalt sind: klein, rundlich und körnig. Von den Querreihen dieser Schuppen gehen drei bis vier auf eine Quer-

reihe der Bauchschilder, welche in 6 Längsreihen angeordnet sind und sich dachziegelig decken.

Es ist also evident, daß die Eidechsen von solchen Reptilien abstammen, welche segmental gelagerte Schuppen hatten; aber in dem Maße als die Rücken- und Seitenschuppen durch Zerfall vermehrt wurden, wurde die segmentale Anordnung undeutlich.

Von den Ascalaboten habe ich *Platydictylus* untersucht, und zwar eine Art, welche Herr Geheimrat Prof. Dr. E. HAECKEL auf seiner Forschungsreise nach Java dort selbst gesammelt hatte. Von einer Zeichnung habe ich abgesehen, da hier von einer seg-



Textfig. 12. Längsschnitt durch einen Ophidierembryo aus Java. Ok. 5, Oelimmersion Leitz  $\frac{1}{12}$ .

umentalen Anordnung in oben erwähntem Sinne nicht mehr die Rede sein kann. Die Schuppen sind von sehr unregelmäßiger Größe. Auf einem Segment, d. h. zwischen je zwei Rippen liegen gewöhnlich 9–10 große und kleine Schuppen. Da auch zwischen den Hornschuppen und den darunterliegenden Knochengebilden keine Beziehung mehr besteht, wie bereits OTTO nachgewiesen hat (cf. OTTO 1908, p. 232–241), so dürfen wir wohl annehmen, daß wir bei den Ascalaboten eine sekundäre Umbildung der ursprünglichen Verhältnisse der Saurier vor uns haben.

Die weiteren sich daran anknüpfenden phylogenetischen Betrachtungen folgen in dem Schlußkapitel meiner Arbeit.

Zu wesentlich anderen Resultaten gelangen wir, wenn wir nun die Ophidier hinsichtlich der segmentalen Anordnung ihrer Schuppen einer Untersuchung unterwerfen.

Bezüglich der Zusammensetzung des Integuments besteht zwar eine völlige Uebereinstimmung zwischen den Ophidiern und den Sauriern. Auch hier kommen in der Cutis verzweigte Pigmentzellen vor, und zwar immer in den beiden lockeren Grenzschichten des Bindegewebes. Wie schon LEYDIG festgestellt hat, ist die Schlangenhaut reich an Nerven und Gefäßen, welche in dem lockeren Bindegewebe unter den derberen Lagen liegen (s. Textfig. 12). Hautverknöcherungen kommen bei sämtlichen Ophidiern nicht mehr vor.

In Textfig. 12 haben wir das Bild eines Längsschnitts durch die Haut eines Ophidierembryo aus Java. Der Embryo befindet sich am Ende der dritten bis Mitte der vierten Entwicklungsperiode nach der Einteilung der Altersbestimmung der Ophidierembryonen von KERBERT-RATHKE<sup>1)</sup>.

Ehe ich nun auf die Beschreibung obiger Textfigur näher eingehe, will ich der Uebersicht und des Zusammenhanges halber die Beschaffenheit der Reptilienhaut während der drei ersten Perioden nach HOFFMANN kurz beschreiben.

Während in der ersten Periode die Epidermis nur aus einer einzigen Schicht Zellen besteht, finden wir in der zweiten Periode die Epidermis schon aus zwei Zellschichten zusammengesetzt. In der obersten, sehr dünnen Schicht fand KERBERT unregelmäßige, an einzelnen Stellen schon polygonale Zellen mit großen Kernen.

---

1) KERBERT hat zur Bestimmung des Alters der Embryonen vier Perioden angenommen, welche genau mit den Entwicklungsperioden übereinstimmen, welche bereits RATHKE in seiner „Entwicklungsgeschichte der Natter“ (1839) angewandt hat. Danach beginnt die erste Periode mit der Befruchtung des Eies, endet mit dem Erscheinen sämtlicher Kiemenspalten und mit dem Schließen des Darmnabels.

Die zweite Periode dauert bis zu der Zeit, in welcher sich die Kiemenspalten völlig schließen.

Die dritte Periode umfaßt die Entwicklungsgeschichte von dem gänzlichen Verschwinden der Schlundöffnungen an bis zu der Färbung der Hautbedeckung. Hier erfolgt auch die erste Anlage der Schuppe.

Die vierte Periode fängt mit der Färbung der Hautbedeckung an und schließt mit der Abstreifung der Eihüllen.

KERBERT und RATHKE haben ihre völlig übereinstimmenden Befunde an *Tropidonotus natrix* gewonnen (nach K. C. HOFFMANN, Reptilien, p. 1412—1415).

KERBERT bezeichnet diese Schicht bereits als „Epitrichialschicht“ und versteht darunter jene oberste embryonale Schicht der Epidermis, welche bei den Reptilien mit der eigentlichen Hornschicht verwächst und im Zusammenhang mit dieser nach der Geburt gleich bei der ersten Häutung abgeworfen wird. Die embryonale untere Schicht besteht aus kleineren Zellen mit ovalen Kernen. Aus ihr entwickelt sich die ganze spätere Epidermis. „Man kann sie mit dem Namen „Schleimschicht“ bezeichnen; sie ist sozusagen noch Rete Malpighii und Hornschicht zu gleicher Zeit“ (HOFFMANN, *ibid.* p. 1413). Unter dieser Schicht finden wir die ersten Anlagen der Cutis, bestehend aus großen runden Zellen, zwischen denen sich einzelne Fasern befinden. — Während der dritten Periode ist die Epidermis im allgemeinen noch so beschaffen wie in der vorhergehenden Periode. Hier treten die ersten Anlagen der Schuppen auf als kleine Höckerchen, welche durch partielle Wucherung des Bindegewebes direkt unter der Epidermis entstanden sind. Die Zellen der Epitrichialschicht vermehren sich und erhalten mehr oder weniger polygonale Gestalt. Zwischen Epitrichialschicht und Schleimschicht zeigen sich jetzt einige runde Zellen, welche durch Querteilung der darunterliegenden zylindrischen Zellen entstanden sind. Diese Verhältnisse bleiben bis zur Mitte der vierten Periode bestehen. Die Epitrichialschicht ist noch sehr deutlich zu erkennen. Die runden Zellen zwischen Epitrichialschicht und Schleimschicht vermehren sich, werden durch das spätere Nachschieben abgeplattet, drängen direkt gegen die Epitrichialschicht an und ordnen sich hier regelmäßig in einer Schicht an, welche KERBERT „Körnerschicht“ nennt (das *Stratum granulosum superius* von BATELLI). Unter der „Körnerschicht“ liegen mehr oder weniger abgeplattete Zellen, welche durch einige runde Zellen allmählich in die Zylinderzellen des Rete Malpighii übergehen. Im Verlauf der weiteren Entwicklung (der vierten Periode) verlieren die Zellen der Epitrichialschicht ihre Kerne, es beginnt der Verhornungsprozeß; die unter der Epitrichialschicht gelegenen Zellschichten platten sich immer mehr ab und verhornen. — Die drei Hauptschichten des Bindegewebes (die „Grundmasse“ und „Grenzschichten“ LEYDIGS) treten deutlich hervor. Unter dem lockeren Bindegewebe, aus welchem der Papillarkörper besteht, können wir jetzt einen deutlichen Strang von derberen Bindegewebsfasern unterscheiden; es bildet die erste Anlage der „Grundmasse“. Darunter liegt die „untere Grenzschicht“, aus lockerem Bindegewebe bestehend. Die Papille resp. Schuppe biegt sich nach hinten um, wird bilateral-symmetrisch, plattet sich nun allmählich immer mehr ab, so daß man jetzt eine obere und untere Fläche unterscheiden kann; schließlich finden wir die bei allen Ophidiern dachziegelartig sich einander deckenden Schuppen vor.

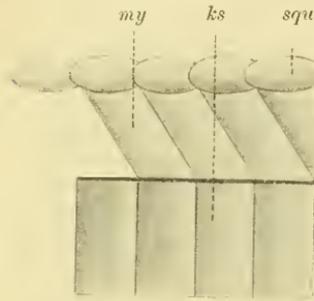
Das Auftreten von Pigment in der Haut ist charakteristisch für diese Periode. KERBERT meint, daß dieses Pigment zuerst in der Epidermis auftritt und nicht in der Cutis. HOFFMANN hält die verzweigten Pigmentzellen in der Epidermis für wandernde Binde-

gewebszellen, welche in die Epidermis eingedrungen sind, sich hier verzweigten und Pigmentkörnchen bildeten.

Wenden wir uns nun wieder der Textfig. 12 zu, so finden wir die Angaben von HOFFMANN resp. KERBERT über die dritte bis vierte Entwicklungsperiode bestätigt.

In der Eptrichialschicht (*ept*) finden wir schon an einzelnen Stellen kleine Höckerchen, welche die ersten Anlagen der „Hornschuppen“ darstellen und durch partielle Wucherungen des unter der Epidermis liegenden Bindegewebes entstanden sind. Bei Anwendung von Ok. 5 und Oelimmersion Leitz  $\frac{1}{12}$  konnte ich an manchen Stellen zwischen der Eptrichialschicht und Schleimschicht

runde, abgeplattete Zellen erkennen, die erste Anlage der späteren „Körnerschicht“. Darunter sehen wir die zylindrischen Zellen der embryonalen Schleimschicht (*s*). Unter dieser Schicht sehen wir eine große Menge runder Zellen, dazwischen hier und da einzelne Fasern, welche die „obere Grenzschicht“ der Cutis bilden. Deutlich läßt sich auch hier der Strang mit derberem Bindegewebe erkennen. In dem darunterliegenden lockeren Bindegewebe (*lbi*) finden wir deutliche Gefäße (*gef*) eingelagert, und zwar immer eins unter jedem Schuppen- oder Papillarkörper.



Textfig. 13. Schemat. Figur von *Coronella austriaca*.

An der Ventralseite finden starke Wucherungen der Cutis statt, welche gemäß der Darstellung von HOFFMANN die Bauchschiene bilden (HOFFMANN, *ibid.* p. 1415). Die Bauchschiene entwickeln sich schon sehr früh, bestehen zuerst aus zwei Hälften (s. HOFFMANN, Taf. 109, Fig. 11), die sich am Ende der dritten Periode einander nähern und im Anfang der vierten verwachsen.

Bezüglich der segmentalen Anordnung der Schuppen ist aus meiner Figur sofort ersichtlich, daß auf jedes Segment eine Schuppe zu liegen kommt.

Besser und übersichtlicher läßt sich die Beziehung zwischen Beschuppung und Hautskelett bei ausgewachsenen Schlangen erkennen.

Textfig. 13 gibt uns ein schematisches Bild von der Haut der glatten Natter (*Coronella austriaca*, LAUR.)<sup>1)</sup>. Die Schuppen

1) *Coronella austriaca* ist in Deutschland und Oesterreich weit verbreitet. Sie lebt an trockenen, steinigen, mit Gebüsch bestandenen

(*squ*) sind sehr glatt, glänzend und von rhombischer Gestalt; sie decken sich dachziegelartig. Mit *my* sind die darunterliegenden Muskelsegmente (a—d) bezeichnet. Den Myomeren entsprechen immer die dazu gehörenden Körpersegmente (*ks*). Durch den starken schwarzen Strich will ich den Verlauf der Muskelsegmente resp. Körpersegmente etwas plastischer hervortreten lassen. Es ist nun auch hier mit Bestimmtheit zu erkennen, daß auf jedes Segment eine Schuppe kommt, oder mit anderen Worten ausgedrückt:

Auch bei den Ophidiern finden wir eine dem Verlauf der Körpersegmente entsprechende Anordnung der Schuppen. — Es entspricht immer eine schräge Schuppenreihe einem Segment.

Aus der Sammlung des zoologischen Instituts der Königl. Techn. Hochschule zu Stuttgart habe ich mir ferner noch die Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*) und die Kreuzotter (*Vipera [Pelias] berus*) angesehen und bezüglich der segmentalen Anordnung der Schuppen genau dieselben Verhältnisse gefunden wie bei *Coronella austriaca*.

Die weitere sich an meine gewonnenen Befunde anknüpfende phylogenetische Betrachtung folgt in dem Schlußkapitel meiner Arbeit.

## VI. Die Cutisverknöcherungen bei den Krokodilen (*Crocodylus vulgaris* CUV.).

(Hierzu Textfig. 14—16.)

Während über die Schuppen der Saurier und Ophidier bereits eingehende Untersuchungen vorliegen, wie aus den Kap. III und IV meiner Arbeit hervorgeht, besitzen wir über die Haut der Krokodile nur wenige Mitteilungen.

Ueber den mikroskopischen Bau der Krokodilhaut finden wir bereits einige Beobachtungen bei RATHKE vor, welcher fand, daß die Epidermis bei dem Embryo des Alligators aus mehreren Zellschichten besteht (RATHKE 1866, p. 19—28). — Abgesehen von den Abbildungen, welche uns VOELTZKOW in seinem trefflichen Werk

---

Orten. Der Kopf ist länglich, der Körper zylindrisch. Die Länge beträgt 60—80 cm. Die Färbung ist vielen Veränderungen unterworfen. Gewöhnlich ist die Farbe oben grau, auch braun oder grünlich und meistens mit 1—2 Längsreihen dunkler Flecken gezeichnet. Auf dem Bauche ist die Schlingnatter gelbgrau bis einfarbig.

über die Entwicklungsgeschichte von *Crocodylus madagascariensis* gibt<sup>1)</sup>, und auf welche ich noch weiter unten näher zurückkommen werde, sind die Abbildungen K. C. HOFFMANNS von der Epidermis eines jungen Alligators in der Abteilung „Reptilien“ in BRONNS „Klassen und Ordnungen des Tierreichs“, sowie die Zeichnungen LWOFFS von der Epidermis bei *Crocodylus biporcatus* (LWOFF 1884, Tafel VI, Fig. 1 und 5) die einzigen Abbildungen der Krokodilhaut, welche man in der Literatur findet. Die einzigen Abbildungen der Knochenschilder der Krokodile finden wir als Photographien in einer Besprechung von P. MATSCHIE über „Kriechtiere und Lurche“ im „Hausschatz des Wissens“ (1897).

Was den histologischen Bau der Haut betrifft, so war es besonders die äußerste Schicht der Epidermis, welche am meisten Beachtung fand. K. C. HOFFMANN beschreibt bei dem jungen Alligator die besondere Epitrichialschicht (cf. HOFFMANN, p. 458). LWOFF kommt aber bei seinen Untersuchungen der Epidermis zu dem Ergebnis, daß es sehr unzweckmäßig sei und kein Grund vorliege, bei den ausgewachsenen Reptilien von einer besonderen Epitrichialschicht zu sprechen, welche doch schon gleich bei der ersten Häutung abgeworfen wird und weder eine morphologische noch eine histologische bestimmte Charakteristik hat (LWOFF, p. 318).

Später hat sich VOELTZKOW bei seinen ausführlichen Untersuchungen über die Entwicklung der Krokodilhaut dieser Ansicht LWOFFS vollständig angeschlossen<sup>2)</sup>. Auf eine nähere Beschreibung der Befunde VOELTZKOWS kann ich mich an dieser Stelle nicht einlassen und muß daher auf seine umfangreiche Arbeit verweisen, welche in den Abhandlungen der Senckenberg. Naturf. Gesellsch. in Frankfurt a/M. erschienen ist. Wesentlich für unsere Betrachtungen ist der Befund VOELTZKOWS, daß bei dem eben ausgeschlüpften Tier noch keine Hautverknöcherungen vorkommen. Ueber die Entstehung der Knochenschilder äußert sich HOFFMANN:

1) A. VOELTZKOW, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von *Crocodylus madagascariensis* GRAND., 1899.

2) Außer einer ausführlichen Biologie des *Crocodylus madagascariensis*, die ich bereits in dem historischen Teil meiner Arbeit näher erwähnt habe, gibt uns VOELTZKOW einen eingehenden Bericht über die verschiedenen Entwicklungsstadien, welche der Krokodilembryo im Ei zu durchlaufen hat, bis er als völlig entwickeltes Tier von der beträchtlichen Länge von 28 cm aus dem Ei ausschlüpfen kann.

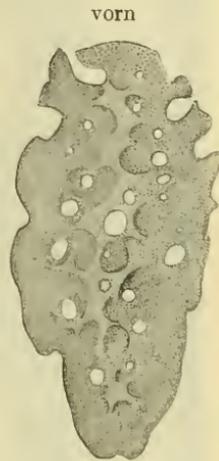
„Die Hautknochen bei den Krokodilen nehmen ihre Entstehung in dem Bindegewebe der Cutis. Untersucht man die Hautknochen bei jüngeren Tieren, so ergibt sich, daß dieselben gewöhnlich in den unteren und mittleren Schichten der Cutis ihren Ursprung nehmen und so allmählich nach der Peripherie sich ausdehnen.“

Nur mit wenigen Worten erwähnt LWOFF die Knochenschilder in der Cutis der Krokodile, welche bei dem *Crocodylus biporcatus* von 51 cm Länge bereits vorhanden waren, „doch nur an einer Stelle, nämlich in den Schuppen mit Kielen (auf dem Rücken)“. Auch bei den alten, ausgewachsenen Individuen der Gattung *Crocodylus* kommen in den Bauchschuppen niemals Verknöcherungen vor, wie bereits HUXLEY und später HOFFMANN genau festgestellt haben. Nur bei den Alligatorengattungen *Caiman* und *Jacare* wurden von HUXLEY Knochenplatten auch in den Bauchschildern gefunden.

Ich gehe nun auf die Besprechung meiner Befunde ein. Es stand mir die Haut eines jungen Exemplares von *Crocodylus vulgaris* von 42 cm Länge zur Verfügung.

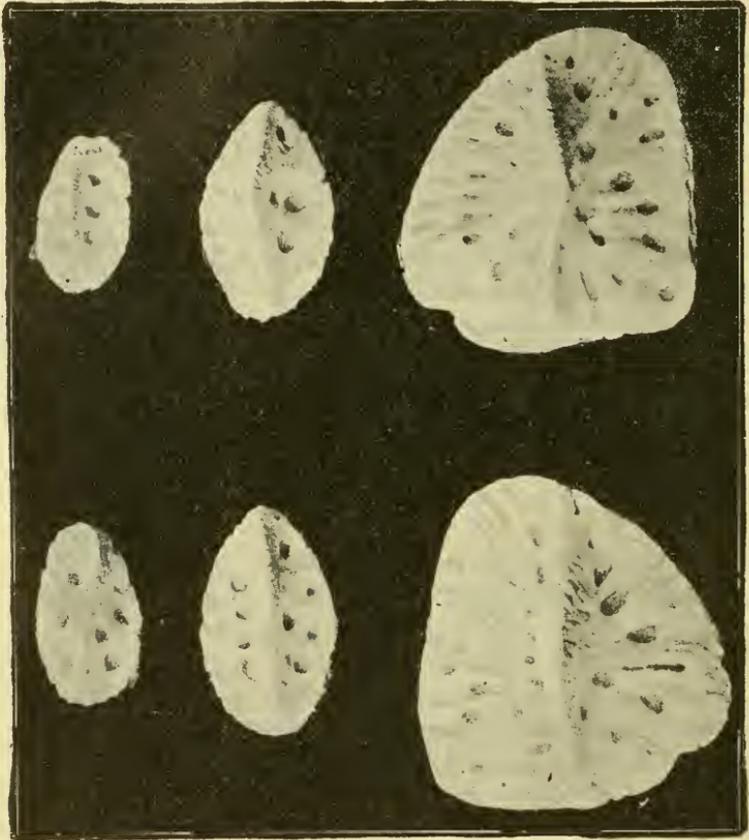
Der Rücken ist mit sechs Längsreihen gekielter Hornschilder besetzt, deren Ränder durch Nähte fest miteinander verbunden sind. Die Schuppen auf dem Bauche bilden glatte, viereckige Platten und sind dachziegelförmig gelagert. Während die Bauchschuppen völlig unverknöchert sind, finden wir unter den Rückenschuppen gut entwickelte Kalktafeln.

Nachdem ich die Haut längere Zeit mit Kalilauge gekocht und die Epidermis, welche sich als dünne Schicht zwischen Hornplatte und Knochenschuppe lagert — sie entspricht nach HOFFMANN dem „Stratum Malpighianum“ — hinwegpräpariert hatte, konnte ich unter jedem gekielten Rückenschild eine große, weiße, mit zahlreichen Kanälen durchzogene, ovale Knochenplatte von 4 mm Länge wahrnehmen, wie sie auf Textfig. 14 dargestellt ist. Der breitere Teil liegt vorn, und die Platte läuft allmählich kaudalwärts spitz zu. Die Platte ist mit zahlreichen Kanälen durchzogen, welche mit Bindegewebe und



Textfig. 14. Knochenplatte von *Crocodylus vulgaris* (42 cm), Rückenmitte.

Blutgefäßen ausgefüllt werden und zur Ernährung dienen. Der Rand der Platte besitzt zahlreiche buchtenartige Einschnitte, welche offenbar ebenfalls mit Bindegewebe und Gefäßen erfüllt sind. Die Knochensubstanz ist hell und von zahlreichen, sternförmigen Knochenzellen durchsetzt. Auf der Mitte der Platte verläuft ein



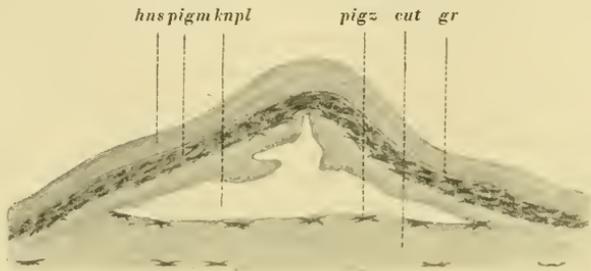
Textfig. 15. Knochensubstanzplatten aus der Lederhaut des Nilkrokodils. (Nach einer Photographie.) Aus „Hausschatz des Wissens“, Abt. VI: Das Tierreich, Bd. II, 1897, p. 82.

balkenartiges Gerüst von Knochensubstanz, welches sich im Querschnitt als Fortsatz der Knochenplatte darstellt, welcher in den Kiel der Hornschuppe ausläuft (siehe Textfig. 16). Die Angaben LWOFFS und HOFFMANNS über die Knochenschuppen kann ich hiermit völlig bestätigen; auch den Worten HOFFMANNS kann ich mich anschließen, daß „die Knochenplatten durch eine eigen-

tümliche, an der äußeren Fläche zahlreiche kleine grubenförmige Vertiefungen zeigende Skulptur ausgezeichnet sind und sich entwickeln wie bei den Sauriern in der Cutis selbst“.

Sehr interessant müßte es nun sein und für die histologische Kenntnis der Cutis der Krokodile von Bedeutung, an der Hand mehrerer Exemplare Krokodilen von verschiedener Länge die genaue Entwicklung der Knochenschilder zu verfolgen, zumal uns über deren Entwicklung nur wenige Mitteilungen vorliegen.

Die Bilder, welche MATSCHIE von den Knochenschuppen veröffentlicht, sind in ihrer Lage quer angeordnet und lassen daher den kaudalwärts gerichteten Verlauf der Leiste nicht erkennen. Ich habe daher die Abbildung in solcher Lage wiedergegeben, daß die vertikale Richtung der Längsrichtung des Tieres entspricht;



Textfig. 16. Querschnitt durch eine Schuppe des Rückens von *Crocodilus vulgaris* (42 cm), etwas schematisiert. Die Knochenschuppe ist weiß.

wobei allerdings der Vorderrand der Schuppe nach unten steht, da man in Anbetracht der vorhandenen Beleuchtung und Schattierung die Figur nicht umstellen konnte (Textfig. 15). — Die enge Beziehung, welche zwischen der Hornschuppe und der darunterliegenden Knochenplatte besteht, läßt sich am deutlichsten nachweisen auf einem Querschnitt durch die Rückenmitte eines Krokodils, wie ihn uns Textfig. 16 von *Crocodilus vulgaris* veranschaulicht.

Infolge der Mächtigkeit der Hornschicht und der voluminösen Knochenplatte läßt sich nur schwer ein einigermaßen brauchbarer Querschnitt herstellen. Zwecks feiner histologischer Untersuchungen ist es daher unbedingt erforderlich, Hautstücke von Krokodilen längere Zeit mit Celloidin zu durchtränken und in Celloidin-Paraffin einzubetten. Da ich nur die einfache Einbettung angewandt habe, konnte ich keine hinreichend feineren Schnitte erhalten, um auf den feineren histologischen Bau der Cutis sowie

der Epidermis näher einzugehen. Ich muß mich daher darauf beschränken, die Knochenschuppe, welche sehr deutlich hervortritt, und ihre Lage näher zu beschreiben und im übrigen auf die Arbeit von LWOFF verweisen, welcher besonders die Epidermis und ihre Beziehung zur Cutis ganz eingehend erörtert hat.

Mit *hms* ist auf Textfig. 16 die stark entwickelte Hornschicht bezeichnet. Ihre Zellen sind miteinander verschmolzen und in mehreren Schichten aufeinander gelagert. Die übrige Epidermis, besonders das Rete Malpighii, welches bei jüngeren Tieren sehr deutlich sichtbar ist, tritt infolge der starken Verhornung der Schuppe und der Ausdehnung der Knochenplatte sehr zurück. Immerhin läßt sich ganz gut die Grenze (*gr*) erkennen, welche die Epidermis sehr scharf von der Cutis trennt. Diese Grenzschrift, welche wir bereits bei der Besprechung von Anguis und Gongylus näher kennen gelernt haben, und von fast allen früheren Autoren als strukturlose Glashaut bezeichnet wurde, hat nun LWOFF einer eingehenden Untersuchung unterzogen und festgestellt, daß diese „Membran“ keineswegs strukturlos ist, sondern durch leistenförmige Fortsätze ausgefüllt wird, welche Epidermis und Cutis miteinander verbinden. Ich habe bei der Betrachtung von Anguis und Gongylus den Ausdruck „Glashaut“ (*glh*) beibehalten, weil ich diese Schicht tatsächlich als helle, durchscheinende, gegen Farbstoffe völlig indifferenten Schicht beobachten konnte und weil ferner die Ansichten über die nähere Beschaffenheit dieser Schicht noch weit auseinander gehen und noch keineswegs geklärt sind. LWOFF legt diesen Befunden große Bedeutung bei, da „es sich fragt, ob diese histologische Verbindung zwischen Epidermis und Cutis eine allgemeine Erscheinung in der Haut der Wirbeltiere ist“ (LWOFF, p. 327). Später wurde dieses Thema von KRAUSS (1906) wieder aufgenommen und ganz ausführlich behandelt. Da es mir natürlich unmöglich war, auf diese Spezialfrage näher einzugehen, so verweise ich auf die Arbeit von LWOFF und die Arbeit von KRAUSS über „den Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei den Sauriern und Krokodilen“ (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67, 1906).

Die Cutis ist ähnlich wie bei den Sauriern zusammengesetzt. Sie besteht auch hier aus drei Hauptschichten: Grundmasse und zwei Grenzschriften. In der obersten Grenzschrift der Cutis lagert ein ziemlich stark entwickeltes Pigment, das an verschiedenen Stellen des Körpers verschiedene Dicke erreicht. Während das Pigment am Bauche nur spärlich vorhanden ist, stellenweise sogar gänzlich verschwindet, erreicht es auf dem Rücken eine große

Ausdehnung, die sich ganz besonders in dem Kiel der Rückenschuppen bemerkbar macht. Unter der Pigmentschicht (*pigm*) liegt zwischen derben Bindegewebsfasern, die sich durch eine intensive dunkelrote Farbe (bei Färbung mit Alaunkarmin) von dem übrigen Bindegewebe der Cutis auszeichnen, eine ziemlich stark entwickelte weiße Knochenplatte (*kns*), von der ein Fortsatz in den Kiel der Hornschuppe läuft. Deutlich läßt sich auf Textfig. 16 die mit zahlreichen grubenförmigen Vertiefungen versehene Umrandung der Knochenplatte erkennen. Die dicken bindegewebigen Faserbündel, welche die Knochenplatte gleich einer Tasche eng umschließen, sind sehr unregelmäßig und verwickelt. In den unteren Lagen der Cutis, welche von lockeren, längs verlaufenden bindegewebigen Fasern ausgefüllt werden, sind dunkle Pigmentzellen (*pigz*) zerstreut und in großer Anzahl eingelagert. Auch an der unteren Fläche der Knochenplatte lassen sich dunkle Pigmentzellen in großer Anzahl erkennen.

## VII. Die Cutisverknöcherungen bei den Schildkröten.

(Hierzu Textfig. 17.)

Das Hauptmerkmal der Schildkröten, welche infolge ihrer eigentümlichen Organisation eine streng abgeschlossene Ordnung unter den Reptilien bilden, ist die verknöcherte Schale, welche den Rumpf gleich einem festen Panzer umschließt. Der Knochenpanzer setzt sich aus einem Rückenstück (*Discus*, *Carapax*) und einem Bauchstück (*Plastron*) zusammen, welche miteinander in mehr oder weniger fester Verbindung stehen können. Beide bestehen aus zwei Lagen: den knöchernen Platten und den darüberliegenden hornigen Schilden oder *Scuta*. Diese Hornschilder, welche das sogenannte Schildpatt bilden, entsprechen in Größe und Form den darunterliegenden Hautknochen nicht und bedecken pflasterartig den Rücken ohne bestimmte Beziehung zu den Knochenplatten. Bei den fossilen Schildkröten sind die Hornschilder durch den Versteinerungsprozeß meist vollständig zerstört worden. Doch sind die Begrenzungen der einzelnen Schilder oft auf der knöchernen Unterlage abgedruckt und erkennbar. Die Hornschilder sind in systematischer Hinsicht von großer Bedeutung für die Klassifikation der rezenten Schildkröten geworden. Man bezeichnet die median gelegenen Schilder als *Vertebral-Scuta*; seitlich davon liegen die *Lateral-Scuta* und am Rande

die Marginal-Scuta (Randschilder), von denen das vorn gelegene das Nackenschild (Nuchal-Scutum) und das hinten gelegene das Schwanzschild (Kaudal-Scutum) ist. Auf dem Bauchschild erkennt man vorn und hinten je ein Paar Gular-Scuta, Brachial-Scuta, Brustschilder (Pectoral-Scuta), Bauchschilder (Abdominal-, Femoral- und Anal-Scuta).

Ueber die Hautossifikationen der Schildkröten und ihre Entstehungen liegen nur sehr wenige Mitteilungen vor. Die einzigen feineren histologischen Studien über die Entstehung der Hautknochen finden wir bei K. C. HOFFMANN in seinem trefflichen Werk „Reptilien“ in BRONNS „Klassen und Ordnungen des Tierreichs“. Ich werde mich bei Beschreibung des Hautskeletts im wesentlichen an die Befunde HOFFMANNs anlehnen.

Der knöcherne Rückenpanzer entsteht durch Verbindung der als „Neuralplatten“ bezeichneten knöchernen Platten der 8 Rückenwirbel und der „Costalplatten“ der 8 Rippenpaare resp. vom 2. bis einschließlich zum 9. Auf dem 1. Rückenwirbel bildet sich die breite Nackenplatte (Nuchalplatte), welche die vordere mediane Begrenzung des Carapax bildet. Das dazu gehörende 1. Rippenpaar (sogenannte „falsche Rippe“) ist bei den rezenten Schildkröten nur noch als zierliche, kurze Knochenstange sichtbar. Bei den fossilen Schildkröten erreichten diese Rippen eine große Entwicklung und waren ehemals vollständig normal ausgebildet, doch völlig plattenlos. Hinter der 8. Neuralplatte folgen 2—4 mediane Schwanzplatten (Pygalplatten), von welchen die letzte den Rückenpanzer nach hinten abschließt. Die Vervollständigung des aus Neural- und Costalplatten zusammengesetzten Panzers bilden die 11 Randplatten (Marginalplatten).

Die erste Anlage der Costalplatten sehen wir bei jungen Schildkröten als eine dünne Knochenlamelle, welche den Rippenknorpel als eine Röhre umschließt. An der äußeren Fläche des Rippenperiostes vollzieht sich die Bildung des Knochens aus Bindegewebe, welches verknöchert; die Bildungsweise ist vollkommen derjenigen ähnlich, welche die Bildung neuer Knochenschichten des Plastrons liefert. Während die Rippe im Querschnitt noch von runder Form ist, tritt bald an den Seiten der Knochenröhre eine starke Entwicklung von neuem Knochengewebe auf, unter dessen fortwährender Neubildung in dem Bindegewebe der Haut der Rippenkörper breiter wird. Das neue Bindegewebe verwächst mit dem Periost der noch knorpeligen Rippe. Der hyaline Rippenknorpel wird nun in Kalkknorpel umgewandelt. Diese Umbildung,

welche wie die Breitezunahme von dem medialen Rippenrande allmählich lateralwärts fortschreitet, wird aber bald eine vollständige. Der Rippenknorpel wird resorbiert und in einen großen, vollständig von Markzellen ausgefüllten Markraum verwandelt. Durch Neubildung dicker breiter Knochenbalken wird der Markraum in eine große Anzahl kleiner Markräume umgebildet. Die Costalplatten sind demnach Hautverknöcherungen, welche rings um knorpelig präformierte Teile (Rippen) entstehen und diese endlich vollständig verdrängen.

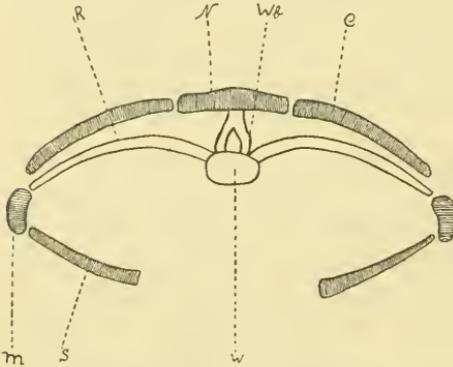
Bei den Trionyciden geht der Verknöcherungsprozeß nur sehr langsam vor sich, dagegen am schnellsten bei den Süßwasserschildkröten (Emydae). In den Costalplatten läßt sich keine Spur von Knorpelknochen mehr nachweisen. Bei erwachsenen Schildkröten sind die Rippen von den in der unmittelbaren Umgebung auftretenden Hautossifikationen vollständig verdrängt. Auf der Innenseite der Costalplatten bleiben die Rippen häufig mehr oder weniger deutlich sichtbar und ragen, wenn das Rückenschild keinen geschlossenen Panzer bildet, mit ihren distalen Enden meist über die Costalplatten hinaus.

Auch die Neuralplatten des Rückenschildes sind Hautossifikationen, welche wie die Costalplatten rings um die knorpeligen Dornfortsätze der Wirbelsäule entstehen und diese endlich vollständig verdrängen. Die Dornfortsätze der Wirbelsäule sind bei jungen Tieren von einer perichondralen Knochenkruste umgeben, welche sich aus Bindegewebe der Haut entwickelt. — Nuchalplatte, Pygal- und Marginalplatten sind reine Hautverknöcherungen ohne knorpelige präformierte Teile.

Das ganze Bauchschild (Plastron) tritt von Anfang an als selbständige Hautverknöcherung auf, deren einzelne Knochenstücke (in der Mehrzahl der Fälle 9, oder nur 8 wie bei Sphargis) in dem Bindegewebe selbst entstanden sind. Nirgends sind knorpelige präformierte Teile anzutreffen. „Das Plastron darf also keinenfalls einem Sternum oder Teilen eines Sternums verglichen werden, wie bereits RATHKE ausdrücklich hervorgehoben hat“ (HOFFMANN). Es setzt sich in der Regel aus 9 Stücken zusammen, einem median unpaaren am Vorderrand und 4 paarigen auf jeder Seite. „Ebensowenig wie das Plastron der Schildkröten als „Sternum“ betrachtet werden darf, kann man das vorderste Paar der 4 paarigen Stücke als „Claviculare“, das unpaarige Stück als das „Interclaviculare“ (Episternum) ansehen. Sämtliche Stücke sind Dermalossifikationen“ (HOFFMANN).

Am Rücken entsprechen die Knochenplatten den Körpersegmenten. Bei den jetzt lebenden Formen und den meisten fossilen Schildkröten sind auf jeder Seite 8 Costalplatten entwickelt, welche mit den entsprechenden Neuralplatten durch zackige Nähte fest verwachsen sind. Zu jeder Costalplatte gehört eine Rippe, welches ein Beweis dafür ist, daß auch die Beschuppung der Schildkröten in enger Beziehung zu den Körpersegmenten steht. Schon ZITTEL weist darauf hin, daß „Zahl und Anordnung der dorsalen Knochenplatten wesentlich bedingt ist durch die darin enthaltenen Wirbel und Rippen“ (ZITTEL, p. 503).

Die Randplatten schließen sich eng an die Costalplatten an und bilden mit der Nuchalplatte und letzten Pygalplatte die Umrandung des Rückenpanzers. Treten Rücken- und Bauchpanzer miteinander in Verbindung, so entsteht durch diese Verschmelzung eine Sternalbrücke. Die Löcher, welche bei ungenügender Verknöcherung offen bleiben, heißen Fontanellen.



Textfig. 17. Querschnitt des Skeletts der Cheloniden (Dorsalregion). Schema im Anschluß an ZITTEL (p. 505).

*W* Wirbelkörper, *wb* Wirbelbogen, *N* ausgebreitete Neuralplatte, *C* Costalplatte, *R* Rippe, *m* Randplatte, *S* Seitenplatte des Bauchschildes.

In Textfig. 17 habe ich ein Schema von der Anordnung der Knochenplatten des Panzers der Cheloniden gegeben, und zwar im Anschluß an ein Schema, welches wir bei ZITTEL als Querschnitt des Skeletts von *Chelone midas* finden (ZITTEL, p. 505). Der Panzer ist in der mittleren Dor-

salregion durchschnitten und zeigt die Beziehung der Knochenplatten zu den darunterliegenden Skeletteilen. Mit *N* ist die ausgebreitete Nuchalplatte über dem Wirbelbogen (*wb*) bezeichnet. Ihr zu beiden Seiten folgen die Costalplatten (*C*), unter denen die Rippen (*R*) eingezeichnet sind, welche an dem Wirbelkörper (*w*) ansitzen. Den Rand bilden die Marginalplatten (*m*). Mit *S* sind die Seitenplatten des Bauchschildes bezeichnet.

Das Hautskelett ist nicht bei allen Schildkröten gleichmäßig stark entwickelt. Am schwächsten ist es ausgebildet bei den Leder-

schildkröten (Dermochelyidae) und den Trionycidae (Lippen- oder Flußschildkröten). Sowohl das Bauch- wie das Rückenschild sind unvollständig verknöchert. Zu einer knöchernen Verbindung zwischen beiden kommt es niemals. — Bei den Meerschildkröten (Chelonidae) zeigt sich schon eine bessere Verbindung von innerem und Hautskelett. Aber nur in höchster Altersstufe umschließt das Hautskelett den ganzen Rumpf. Die einzelnen Knochenstücke des Bauchschildes sind durch eine große Fontanelle voneinander getrennt. — Bei den Landschildkröten und vielen Sumpfschildkröten erweitern sich die einzelnen Stücke derart, daß sie sich allseitig berühren und eine geschlossene Platte bilden. — Bei den Sumpf- und Küstenschildkröten kommen alle Uebergangsstufen zwischen dem vollkommenen und dem unvollständigen Panzer vor. Bei den pleuroderen Sumpfschildkröten (Chelydidae) ist außerdem das Becken mit dem Discus und Plastron unbeweglich fest verwachsen. — Bei den kryptoderen Süßwasserschildkröten (Eloditen) kann man mit Bezug auf die Verknöcherungen drei Gruppen unterscheiden; nämlich 1) die Chelydroiden, welche den langsamsten Fortschritt der Ossifikation unter den Süßwasserschildkröten vertreten; 2) die Emyden, bei denen sich die Fontanellen beider Schalenhälften schon früh schließen, und 3) die Chelydae oder pleuroderen Süßwasserschildkröten, welche in ihrer gesamten Ossifikation von den Emyden abweichen. Die Schalen bleiben äußerst dünn. Rücken- und Bauchschild gelangen viel rascher zum Schluß der jugendlichen Fontanellen als bei den Kryptoderen. Die Verbindung des Bauchschildes bei den Chelydae geschieht durch einen besonderen Schaltknochen („Mesosternum“ nach RÜTIMEYER), welcher bisher nur bei einigen fossilen Schildkröten bekannt war. Doch hat RÜTIMEYER nachgewiesen, daß auch unter den lebenden Chelyden sich ein Mesosternum findet bei einigen Genera: Podocnemis, Peltoccephalus, Pentomyx (nach HOFFMANN). — Bei den Landschildkröten kommen die einzelnen Knochenstücke des Rücken- und Bauchschildes schon ziemlich früh zur vollständigen Verbindung.

Ich werde nun eine kurze genetische Uebersicht der fossilen Schildkröten geben. Zum näheren Studium muß ich auf das große Sammelwerk von ZITTEL und die Spezialarbeiten von E. FRAAS verweisen. Ich werde nur auf die Thalassemyden etwas näher eingehen, da sie für die Stammesgeschichte der Schildkröten von Bedeutung sind.

Die ersten sicheren Ueberreste fossiler Schildkröten erscheinen in der oberen Trias, und zwar im Keuper. Als älteste Schildkröte ist Proganochelys (Psammochelys) keuperina QU. zu betrachten, welche in dem oberen Keupersandstein (Stubensandstein) von HÄFNER-Neuhausen an der Schaich gefunden wurde. Rücken- und Bauchschild sind vollständig verknöchert; das Becken ist sowohl mit dem Discus als auch mit dem Plastron durch eine Naht verbunden. Rücken- und Bauchpanzer sind durch eine lange Sternal-

brücke miteinander verbunden. Den 8 Rippen entsprechend, finden wir zu jeder Seite der Neuralplatten 8 Costalplatten. — In größerer Mannigfaltigkeit und Zahl erscheinen die Schildkröten in dem oberen Jura. Hier sind es besonders die lithographischen Schiefer aus Bayern und der schweizerische Jura, welche uns bedeutende Funde geliefert haben. In der Umgebung von Solothurn in der Schweiz wurden aus den Pteroceraskalken 14 Arten durch RÜTMEYER beschrieben. Am häufigsten kommt eine Pleurodire (*Plesiochelys*) mit stark verknöchertem Rückenpanzer vor. Eine andere wichtige Gattung der jurassischen Schildkröten sind die Kryptodiren aus den oberjurassischen Meeren der Westschweiz. Die Formen, welche hierhin gehören, nehmen eine besondere Mittelstellung ein zwischen den Sumpfschildkröten (*Emyden*) und den Meerschildkröten (*Cheloniden*). Diese Gruppe wurde bereits wegen ihrer Sonderstellung von RÜTMEYER und ZITTEL als *Thalassemyden* zusammengefaßt. Die Schale ist von entschieden thalassitischem Gepräge, „jedoch mit Füßen, wie sie gegenwärtig nur bei Sumpfschildkröten vorkommen“ (ZITTEL). Eine isolierte Stellung nimmt *Platychelys* (= *Helemys*) WAGNER ein wegen des sehr auffälligen Merkmales der Schale gegenüber den heutigen *Emyden*. Sie ist durch einen seitlichen Schaltknochen des Bauchschildes (*Mesosternalia*) ausgezeichnet. Diese Species stellt eine Verbindung zwischen den Pleurodiren und den Chelydroiden (*Alligatorschildkröten*) dar. Zu den Süßwasserformen der jurassischen Schildkröten gehören: A. die Pleurodiren (*Chelydidae*): *Craspodochelyden* sind *Plesiochelyden* und B. die *Cryptodira* (*Emydae* RÜTMEYER), welche sich in die 1) *Chelydridae* (*Platychelys*) und die Meerwasserformen: 2) *Halmyrachelydae* (*Brackwasser-Chelyden*) und 3) *Thalassemydae* (*marine Chelyden*) zergliedern.

*Thalassemys marina* E. FRAAS, welche in den Oolithen von Schnaitheim, dem Abschluß der schwäbischen Jura, gefunden und von Prof. E. FRAAS beschrieben wurde, ist eine rein thalassitische Art der *Thalassemyden* (*Küstenschildkröten*). Die Costalplatten sind nicht voll verknöchert und reichen nicht ganz bis zum Rand, sondern lassen dazwischen Fontanellen erkennen. Die Rippen darunter gehen bis zum Rand des Discus. Von der 6. Costalplatte an wird der Discus wieder vollständig. Zu jeder Costalplatte gehört eine Rippe. Wo sich die Marginalplatten nicht fest an die Costalplatten anschließen, greifen die Rippen in die Marginalplatten ein (2.—5. Rippe). Die Knochenplatten des Plastron bilden ein zusammenhängendes Stück. Das Plastron bildet mit dem Discus keine Sternalbrücke, sondern legt sich fest an den Rand desselben an unter einem spitzen Winkel.

Die Schildkröten der Kreidezeit sind nicht sehr häufig; sie stehen mit denen der früheren Epoche in Verbindung. Süßwasserschildkröten, und zwar in der Form der Chelyden als auch in der der *Emyden* gibt es noch häufig in der Kreide; auch die *Thalassemyden* kommen noch vor. Bemerkenswert für diese Periode ist das erste Auftreten der Meerschildkröten und eines *Trionyx*. Bei weitem

reicher an fossilen Schildkröten als in Europa erweist sich die obere Kreide von Nordamerika (Chelonemydidae und Thalassemydidae). Zu den echten Meerschildkröten gehört die große *Chelone Hoffmanni* aus der Kreide von Maastricht. Auch treten schon reichlich die Vertreter der noch jetzt in den wärmeren Gewässern Amerikas heimischen Dermatemyden auf. — Die Tertiärperiode zeigt keinen großen Aufschwung der Schildkrötenfauna im Vergleich mit der oberen Kreide. Am ergiebigsten in bezug auf Vollständigkeit der Ueberreste ist das Eocän. Echte Landschildkröten werden noch immer vermißt; dagegen ist hier ein großer Reichtum an Trionychiden und Süßwasserschildkröten. — Im Oligocän zeichnen sich die Trionychia durch Häufigkeit aus. Thalassemyden sind in dieser Periode bis jetzt noch nicht gefunden worden. — Erst im Miocän sind echte Landschildkröten in größerer Zahl gefunden worden. In den jüngsten Tertiärablagerungen der Sivalikhügel am Himalaya hat man eine Landschildkröte (*Colossochelys atlas*), zu der Gattung *Colossochelys* s. *Megalochelys* gehörend, gefunden, welche in Rückenpanzer, Extremitäten und Schädel an Dimensionen bei weitem die Verhältnisse der größten jetzt lebenden Landschildkröte (*Testudo elephantia* DUM. et BIBR.) übertrifft. — Die aus dem Diluvium von Europa gefundenen Schildkröten schließen sich an Formen an, welche noch jetzt in kaum veränderter Gestalt existieren.

Die Herkunft und die Stammesgeschichte der Schildkröten ist noch in Dunkel gehüllt<sup>1)</sup>. E. FRAAS versucht im Anschluß an seine Studien über *Thalassemys marina* eine Entwicklungsreihe der Schildkröten aufzustellen, welche ich in wenigen Worten hier wiedergeben will, da sie als ein bedeutender Fortschritt in der Stammesgeschichte der Schildkröten zu bezeichnen ist.

Die Thalassemyden zeigen eine Mischung der Charaktere von Meer- und Süßwasserschildkröten; ihre Stellung im System ist bis jetzt noch recht unklar. Die Lederschildkröten (*Dermodochelyidae*) und Flußschildkröten (*Trionychia*) zeigen die geringste Verknöcherung der Schale. Sie sind „als hochentwickelte spezialisierte Cheloniden zu betrachten“ (FRAAS). FRAAS kommt zu dem Ergebnis, daß die Thalassemyden Formen von Sumpfschildkröten sind, die sich an das Meeresleben angepaßt haben. Prof. FRAAS schließt sich völlig der Ansicht von O. JAECKEL an, daß die Meer- und Flußschildkröten, welche durch

---

1) Die lückenhafte Kenntnis der Schildkröten sieht FRAAS darin begründet, daß uns nur wenige terrestrische Ablagerungen der mesozoischen Periode bekannt sind und diese immer spärlicher werden, je weiter wir in den geologischen Formationen zurückgreifen.

die Anpassung an das Meeresleben ihren Panzer verloren haben, von den Land- und Sumpfschildkröten abstammen, und nicht umgekehrt. Der Panzer der Landschildkröten ist eine Schutzvorrichtung, welcher die im Meer lebenden Schildkröten nicht mehr bedürfen. Wie alle fossilen Reptilien verlieren auch die Meerschildkröten mit dem Wasserleben ihren Panzer. Den Uebergang der Landschildkröten zu den pelagischen bilden die Süßwasserschildkröten, welche nach FRAAS die direkten Vorfahren der Meerschildkröten sind: flache Form der Schale (breite Fläche und Stabilität beim Schwimmen). Die Differenzierung zwischen den beiden heutigen Hauptgruppen der Schildkröten in Cryptodira und Pleurodira war bereits vor der oberen Juraperiode vor sich gegangen. Die Stammesgeschichte der letzteren reicht bis in die obere Trias zurück; es haben also schon damals typische Landschildkröten gelebt.

Von O. JAECKEL werden die Placodontier, welche gepanzerte, schildkrötenartige Meeressaurier im Untermuschelkalk der Trias waren, als die bezahnten Vorläufer der Schildkröten angesehen, was aber FRAAS, ebenso wie ZITTEL, in Abrede stellt. Von ZITTEL werden die Placodontia unter die Theromorpha und speziell unter die Anomodontia gestellt. Nach FRAAS stehen sie mehr bei den Sauropterygiern. Die Placodontia sind schon deshalb nicht als Vorläufer der Schildkröten zu bezeichnen, weil „solch spezialisierte Formen nie den Ausgangspunkt einer fast in derselben geologischen Periode bereits konsolidierten und im Aufbau ganz wesentlich abweichenden Tiergruppe wie die Schildkröten gewesen sein können“ (FRAAS). Prof. FRAAS stellt als Resultat seiner Untersuchungen folgenden Stammbaum der Schildkröten auf, welcher eine sehr klare und ansprechende Definition der Stammesgeschichte der Schildkröten bildet.

1) Die Urformen der Schildkröten sind zurzeit noch nicht bekannt, scheinen jedoch mit den Anomodontiern (Theromorphen) am nächsten verwandt zu sein, aus denen auch die Placodontia entstammen, bei welchen eine homologe Hautverknöcherung vorkommt.

2) Der Stamm der Schildkröten ist durchaus einheitlich; die Differenzierungen traten erst auf, nachdem sich die wesentlichen Merkmale konsolidiert hatten.

3) Die erste Entwicklung der Schildkröten fand auf dem Land statt. Prof. FRAAS ist der Ansicht, daß dabei an grabende, in der Erde lebende Reptilien zu denken ist.

4) Die Differenzierung in Pleurodira und Cryptodira fällt bereits in die Triasperiode.

5) Die Pleurodira stellten von der Keuperzeit an Tiere dar, welche im allgemeinen auf dem Land leben und nur wenige, gering differenzierte marine Typen am Ende der Juraperiode und vielleicht auch in der Kreidezeit entwickelten.

6) Die Cryptodiren haben sich schon zu Ende der Jurazeit sehr verschiedenfach gestaltet. Die spätere Differenzierung in: Landschildkröten (Chersidae), Sumpfschildkröten (Emydidae), Alligatorschildkröten (Chelydridae) und Meerschildkröten (Chelonidae) war damals schon angebahnt.

7) Aus süßwasserbewohnenden Cryptodiren haben sich durch Anpassung an das Meerleben die Thalassemyden der obersten Jura entwickelt.

8) Entweder direkt aus Thalassemyden oder aber auf ganz analogem Weg der Anpassung haben sich die Meerschildkröten (Cheloniden) entwickelt, deren spezialisierteste Formen die Lederschildkröten (Dermochelyden) sind.

9) Die Flußschildkröten (Trionychiden) sind ein alter Zweig der Cryptoderen mit Differenzierung und Anpassung an das Süßwasserleben.

Ohne auf alle die strittigen Fragen der Schildkrötenentwicklung einzugehen, möchte ich meine Ansicht, welche den Anschauungen von E. FRAAS nahesteht, in folgenden Sätzen zum Ausdruck bringen.

Der Rückenpanzer der Schildkröten nimmt seinen Ursprung von segmentalen Hautknochen, welche mit den Rippen und mit den Dornfortsätzen der Wirbel verwachsen. Die segmentale Anordnung ist für die Reptilien als ursprünglich anzusehen, wie ich auch schon an anderen Stellen meiner Arbeit gezeigt habe. Bei den ins Meer gehenden Formen kann die Panzerung eine Rückbildung erfahren (Thalassemyden).

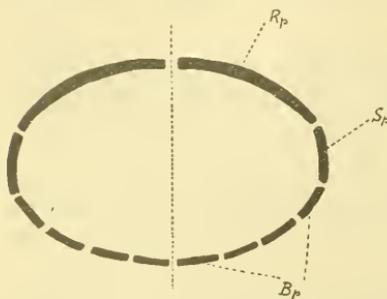
Diejenigen Fälle fossiler Schildkröten, in welchen der Panzer aus kleinen mosaikartigen Knochenplättchen besteht (z. B. *Psechoderma alpinum* H. v. MEYER und *Placochelys placodonta* JAECKEL) betrachte ich nicht als Repräsentanten eines ursprünglichen Zustandes, sondern denke an einen Zerfall der ursprünglichen Knochenplatten, in welchem man wohl mit FRAAS eine Folge der Anpassung an die marine Lebensweise sehen kann.

### VIII. Die segmentale Anordnung der Hautknochen bei *Aëtosaurus ferratus* FR.

(Hierzu Textfig. 18 und 19.)

*Aëtosaurus ferratus* aus dem Keupersandstein der schwäbischen Trias nimmt eine ganz besondere Stellung in dem System der Reptilien ein. Die „*Aëtosaurus*-Gruppe“ bildet eine eigene Gruppe unter den Vorläufern der Krokodilier, welche von ZITTEL als selbständige Unterordnung (*Pseudosuchia*) an die *Parasuchia* oder *Belodonten* angeschlossen werden.

Diese Gruppe fossiler Reptilien ist für meine Betrachtung von besonderer Wichtigkeit, weil wir hier offenbar eine relativ ur-



Textfig. 18. Panzerung von  
*Aëtosaurus ferratus* FR. Schema.  
*Rp* Rückenplatte, *Sp* Seitenplatte,  
*Bp* Bauchplatten.

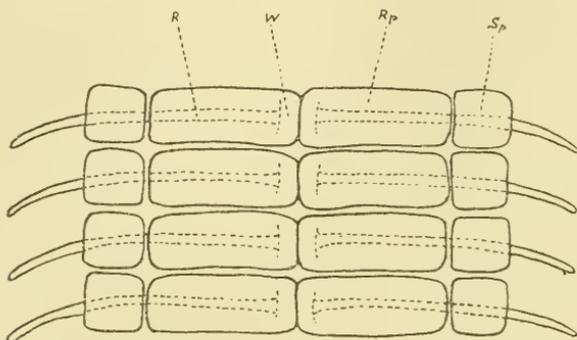
sprüngliche Art der Beschuppung vor uns haben, aus welchen sich leicht die Verhältnisse ableiten lassen, wie sie bei den echten Krokodiliern und bei den Schildkröten bestehen. Insbesondere ist die Tatsache von Wichtigkeit, daß die Panzerplatten bei *Aëtosaurus* deutlich segmental angeordnet sind.

Der ganze eidechsenähnliche Körper des *Aëtosaurus ferratus* ist vom Hinterhaupt an bis zum letzten Schwanzwirbel in ein knöchernes Panzerhemd gehüllt, welches aus ca. 70 knöchernen Schuppenringen besteht. Diese dachziegelartig sich deckenden Schuppenringe bedecken den ganzen Leib. Jeder einzelne Panzer ring setzt sich aus 12 Platten zusammen, wie uns Textfig. 18 schematisch darstellt. Zu beiden Seiten der medianen Rückenlinie liegen die paarigen großen rektangulären Knochenplatten (*Rp*), welche in der Medianlinie zusammenstoßend die Oberseite des Tieres vollständig decken. Sämtliche Platten, welche kaudalwärts an Breite und an Größe abnehmen, sind über dem Rücken flach gewölbt; am Hals ist die Wölbung etwas stärker. Auf der nach außen gekehrten Seite zeigen alle Schilder ohne Ausnahme eine zarte radiäre Skulptur.

Kleinere, nahezu quadratische Platten sind zu beiden Seiten der oblongen Rückenplatten eingefügt. Auch diese Seitenschilder

(*Sp*) sind mit feinen radiären Furchen und Rinnen verziert. „Dadurch gewinnt der Schild das Aussehen einer gestreiften Muschelschale, etwa *Mytilus*“ (O. FRAAS). Auf dem Nacken liegen zierliche runde und ovale Schüppchen, desgleichen sind Vorder- und Hinterfuß mit äußerst zierlichen runden Schuppen bedeckt.

Ventralwärts schließen sich an die Seitenschilder die Bauchplatten an, von denen jederseits 4 zu einem segmentalen Ring gehören (Textfig. 18). Die Bauchplatten (*Bp*) sind viereckig und greifen dachziegelförmig übereinander. Nur die beiden mittelsten Platten decken sich nicht, sondern stoßen in der Mediane zusammen. Die Bauchplatten entsprechen in der Größe den Rücken-



Textfig. 19. Rückenmitte von *Aëtosaurus ferratus* FR. Schema. *R* Rippe, *W* Wirbelkörper, *Rp* Rückenplatte, *Sp* Seitenplatte.

schildern, d. h. jederseits die 4 Bauchplatten dem einen Rückenschilder (Textfig. 18).

Für die Tatsache, daß die Reptilienbeschuppung ursprünglich eine segmentale war, liefert uns *Aëtosaurus* den treffendsten Beweis. Textfig. 19 gibt uns ein Schema von der segmentalen Anordnung der Knochenplatten bei *Aëtosaurus ferratus*. Zu jedem Rippenpaar gehört ein Panzerring. Ueber jeder Rippe (*R*), welche in *W* an den Wirbel anstößt, liegt eine Rückenplatte (*Rp*), an welche sich die Seitenplatte (*Sp*) anschließt.

*Aëtosaurus ferratus* steht bezüglich seiner Beschuppung in der Stammesgeschichte der Reptilien einzig da. Wir haben unter den rezenten Reptilien keine Formen, welche ein derartig regelmäßiges System von Panzerplatten aufweisen. Die rezenten Krokodile zeigen zwar segmentale Rückenplatten in ähnlicher Anordnung, aber lateral und ventral sind kleinere Schuppen vor-

handen, welche keine segmentale Anordnung erkennen lassen. Auch sind Knochenplatten nur unter den dorsalen, gekielten Schuppen entwickelt, während bei *Aëtosaurus* der ganze walzenförmige Körper in ein vollkommen knöchernes Panzerkleid eingeschlossen ist.

### IX. Schlußwort.

Um mich kurz zu fassen, will ich die Resultate meiner Untersuchungen, welche in den einzelnen Kapiteln ausgesprochen sind, hier nicht wiederholen. Ich will nur meiner Gesamtauffassung der Reptilienbeschuppung Ausdruck geben.

Nachdem HASE (1907) gezeigt hatte, daß bei den Knochenfischen und Ganoiden eine segmentale Anordnung der Schuppen den ursprünglichen Zustand darstellt, wies OTTO (1908) darauf hin, daß auch bei den Reptilien Fälle segmentaler Beschuppung vorkommen (*Gongylus*, OTTO p. 213). Er hält die Reptilienschuppe für homolog mit der Fischschuppe und stützt sich dabei in erster Linie auf diejenigen Fälle, in welchen unter der Hornschuppe eine entsprechende einheitliche Knochenschuppe liegt (*Anguis*, *Pseudopus*, *Zonurus*). Den Zerfall der Knochenschuppe in mehrere Platten (*Gongylus*, *Scincus*, *Seps*, *Lygosoma*, *Aconthias*, *Mabuia* und *Ablepharus*) hält er für eine sekundäre Abänderung. Ebenfalls sekundär ist der in vielen Fällen erfolgte Schwund der Knochenplatten.

Meine Befunde schließen sich an diejenigen von HASE und OTTO an und führen zu der Auffassung, daß für die Reptilien eine segmentale Anordnung der Schuppen das Ursprüngliche ist, wobei zu jeder Hornschuppe eine darunterliegende Knochenschuppe gehört<sup>1)</sup>.

1) Nach dem Abschluß meiner Untersuchungen erschien die Arbeit von W. J. SCHMIDT, welche sich auf eine den Scincoiden nahestehende Form (*Voeltzkowia mira* BTTGR.) bezieht (W. J. SCHMIDT, Das Integument von *Voeltzkowia mira* BTTGR. in Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 94, 1910). SCHMIDT bestreitet die von OTTO ausgesprochene und auch von mir vertretene Auffassung, daß ursprünglich jede Hornschuppe einer Knochenschuppe entsprach. Ich glaube aber mit Bestimmtheit durch meine Befunde gezeigt zu haben, daß die Ansicht von SCHMIDT, „daß Horn- und Knochenschuppe in so hohem Grade voneinander unabhängig sind, daß ein formbestimmender Einfluß der einen auf die andere unwahrscheinlich wird“ (W. J. SCHMIDT, 1910, p. 640), nicht zutreffend ist.

Ich habe gezeigt, daß die Entwicklung der Knochenschuppen bei *Anguis fragilis* und bei *Gongylus ocellatus* mit der Entwicklung der Teleosteerschuppe die größte Aehnlichkeit besitzt; wir finden hier Knochenschuppen, welche in der Lage und Form den darüberliegenden Hornschuppen entsprechen und streng segmental gelagert sind. Jedem Myomer entsprechen jeweils zwei Schuppenreihen. Bei denjenigen Sauriern, bei welchen die Knochenplatten verschwinden und die Hornschuppen vermehrt werden, vermischt sich allmählich die segmentale Anordnung (z. B. bei den Lacertiliern und Ascalaboten).

Bei den Schlangen sind die Schuppen segmental angeordnet, und zwar so, daß auf jedes Segment eine Schuppenreihe kommt, aber sie entbehren der Verknöcherungen.

Bei den Krokodilen zeigen die großen Rückenschilder deutlich noch eine segmentale Anordnung. Die Ursprünglichkeit dieses Verhältnisses wird durch die segmentale Anordnung der Knochenplatten bei *Aëtosaurus ferratus* Fr. bewiesen.

Auch bei den Schildkröten besitzen die Rückenplatten die segmentale Anordnung; nur bei wenigen fossilen und marinen Formen (z. B. *Pseudoderma alpinum* H. v. MEYER und *Placochelys placodontia* JÄCKEL) ist an die Stelle der großen segmentalen Platten ein aus kleinen Mosaikplatten bestehendes Hautskelett getreten.

Wie bereits ZITTEL hervorhebt (welcher Ansicht ich mich völlig anschließe), führt der Stammbaum der Reptilien aller Wahrscheinlichkeit nach auf Urformen von lacertiler Gestalt zurück, die eine beschuppte Haut besaßen. Ursprünglich gehören Hornschuppen und darunterliegende Knochenschuppen zusammen, wie wir das bei *Aëtosaurus ferratus* sehen.

„Die Haut der Reptilien ist durch Verknöcherungen der Cutis und Verhornung der Epidermis zu einem förmlichen Hautskelett umgestaltet“ (ZITTEL). In der Regel haben die Verhornungen und Verknöcherungen die Form von Schuppen (*squamae*), Schildern (*scuta*) oder Platten. Erstere legen sich dachziegelartig übereinander, wie besonders die Ophidier recht deutlich zeigen. Da die Verknöcherungen bei Schildkröten, Krokodilen und gewissen Dinosauriern infolge ihrer Mächtigkeit förmliche Panzer bilden, tritt die verhornte Epidermis gewöhnlich als Ueberzug der Knochenplatten auf und paßt sich in der Regel in Form und Umfang denselben an, nimmt aber auch oft eine selbständige von den darunterliegenden Knochenplatten unabhängige Beschaffenheit an wie bei

Schildkröten. Bei den letzteren geht jede Beziehung zwischen den Hornschildern und den Knochenplatten verloren; es kommt dann bei manchen Meerschildkröten zu dem erwähnten Zerfall der Knochenplatten und in manchen Fällen zu einem Schwund derselben.

Schließlich muß ich noch darauf hinweisen, daß auch die Rhynchocephalen nach aller Wahrscheinlichkeit früher Knochen-  
schuppen gehabt haben; denn bei *Hatteria punctata* wurden Reste von Verknöcherungen in der Haut gefunden. Trotz der Mitteilung von A. GÜNTHER (*Contributions to the Anatomy of Hatteria*, 1867), welcher überhaupt die ersten näheren Angaben über die Haut dieser Brückenechse gab, daß „no part of the cutis contains any ossification“ (A. GÜNTHER, p. 620, zitiert nach LWOFF), ist dann von LWOFF<sup>1)</sup> nachgewiesen worden, daß in dem Kamm des Schwanzes Verknöcherungen vorkommen als „kleine Körnchen, welche dem unbewaffneten Auge sichtbar sind“. Diese kleinen Verknöcherungen, welche im Durchschnitt als rundliche oder ovale Platten von 0,3 mm Länge erscheinen, erstrecken sich nicht auf die ganze Länge des Kammes, sondern auf die Zähne des Kammes des Schwanzes; sie bilden „ein Körnchen in dem Vorderteil jedes Zahnes“ (LWOFF). Diese Befunde sind für die Phylogenie der Rhynchocephalen von Bedeutung, zeigen sie doch, daß auch hier noch ursprünglich ein aus Knochenplatten bestehendes Schuppenkleid vorhanden war, welches erst im Laufe der weiteren phylogenetischen Fortentwicklung rudimentär wurde. Aus den Rhynchocephalen haben sich die Lacertilia und die Ophidia entwickelt, welche aber den Höhepunkt ihrer Entwicklung erst in der Jetztzeit erreichten. Die Lacertilia und die Ophidier werden daher mit Recht von ZITTEL als die jüngsten Seitenäste des Reptilienstammes bezeichnet. Die übrigen Ordnungen der Reptilien haben sich schon im paläozoischen und Beginn des mesozoischen Zeitalters abgezweigt und derart rasch differenziert, daß ihre phylogenetischen Beziehungen sowohl untereinander als zu den Urreptilien ziemlich verwischt erscheinen, worauf bereits ZITTEL hinwies.

Die phyletischen Stufen der Umbildung der Reptilienbeschuppung sind meiner Ansicht nach folgende:

---

1) LWOFF, W., Beiträge zur Histologie der Haut der Reptilien. Bull. de la Soc. Imp. des Natural. de Moscou, T. LX, 1884.

1) Segmentale Hornschuppe mit darunterliegender Knochenschuppe. Auf ein Segment kommen eine Schuppenreihe oder durch Verdoppelung zwei Schuppenreihen.

2) Zerfall der Knochenschuppe in mosaikartige Plättchen (wie z. B. bei den Scincoiden).

3) Schwund der Knochenschuppe.

4) Vermehrung der Hornschuppen und Verlust der segmentalen Anordnung.

Stuttgart, im Mai 1910.

### Literaturverzeichnis.

- 1) BATELLI, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Reptilienhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVII, 1880.
- 2) BEDRIAGA, J. v., Beiträge zur Kenntnis der Lacertiden. Abh. d. Senckenbg. Naturf. Ges. Frankfurt a/M., 1886.
- 3) BLANCHARD, EMILE, Recherches anatomiques et physiologiques sur le système tégumentaire des Reptiles (Sauriens et Ophiidiens). Annales d. Sciences nat., Série Zool., T. XV, 1861, p. 375—381.
- 4) BLANCHARD, R., Recherches sur la structure de la peau des Lézards. Bull. de la Soc. Zool. de la France, 1880.
- 5) CARTIER, O., a) Studien über den feineren Bau der Epidermis bei den Geckotiden. Verh. d. Würzb. phys.-med. Ges., N. F., Bd. III, 1872.
- 6) — b) Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. I. Abt.: Die Epidermis der Geckotiden. Arb. aus d. zool. Inst. in Würzburg, Bd. I, 1874, p. 83—96.
- 7) — c) Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. II. Abt.: Ueber Wachstumserscheinungen der Oberhaut von Schlangen und Eidechsen bei der Häutung. Verh. d. Würzb. phys.-med. Ges., N. F., Bd. V, 1874.
- 8) DAVIES, H. R., Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentalgebilden. Morph. Jahrb., Bd. XV, 1889.

- 9) DUMÉRIL, A. et BIBRON, G., *Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles*, Paris 1837.
- 10) FRAAS, EB., a) *Thalassemys marina* E. FRAAS aus dem oberen weißen Jura von Schnaitheim nebst Bemerkungen über die Stammesgeschichte der Schildkröten. Jahreshefte d. Vereins f. vaterl. Naturkunde in Württemberg, Jahrg. 59, Stuttgart 1903.
- 11) — b) Die Schwäbischen Trias-Saurier. Festgabe d. K. Naturkab. in Stuttgart zur 42. Vers. d. Deutsch. geol. Ges. in Stuttgart. Stuttgart 1896.
- 12) FRAAS, O., *Aëtosaurus ferratus*, die gepanzerte Vogel-Echse aus dem Stubensandstein bei Stuttgart. Festschr. d. Vereins f. vaterl. Naturk. in Württemberg zur Feier d. 400-jähr. Jubiläums der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen, 1877.
- 13) GEGENBAUR, C., *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*, Leipzig 1898.
- 14) GÖTTE, A., Ueber den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbeltieren. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. LXII, 1897.
- 15) HAECKEL, E., *Systematische Phylogenie*. Leipzig 1894.
- 16) HALLER, B., *Vergleichende Anatomie*, p. 471—477. Jena 1904.
- 17) HEUSINGER, *System der Histologie*, Eisenach 1822.
- 18) HASE, A., Ueber das Schuppenkleid der Teleosteer. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. XLII, 1907.
- 19) HOFFMANN, K. C., a) *Reptilien (in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches)*. Leipzig 1890.
- 20) — b) Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. *Morph. Jahrb.*, Bd. XI, 1886.
- 21) KERBERT, C., Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbeltiere. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. XIII, 1876.
- 22) KÖLLIKER, *Entwicklungsgeschichte*, II. Aufl. Leipzig 1879.
- 23) KRAUSS, F., Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei den Sauriern und Krokodilen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. LXVII, 1906.
- 24) LACHMANN, H., *Die Reptilien und Amphibien Deutschlands in Wort und Bild*. Berlin 1890.
- 25) LATASTE, M., Notes sur les canaux prétendus aërifères qui se voient dans les écailles ossifiées des Scincoides. *Comptes rend. de la Soc. de Biologie*, 13. Mai 1876.
- 26) LEYDIG, FR., a) *Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien*. Berlin 1853.
- 27) — b) *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere*. Frankfurt a/M. 1857.
- 28) — c) Ueber Organe eines sechsten Sinnes. *Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. Germ. Nat. Cur.*, T. XXXIV. Dresden 1868.
- 29) — d) Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

- 30) LEYDIG, FR., e) Ueber die äußeren Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. IX, 1873.
- 31) — f) Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XII, 1876.
- 32) — g) Besteht eine Beziehung zwischen Hautsinnesorganen und Haaren? Biol. Centralbl., 1893.
- 33) LWOFF, W., Beiträge zur Histologie der Haut der Reptilien. Bull. de la Soc. Imp. des Natural. de Moscou, T. LX, 1884.
- 34) MATSCHIE, P., Kriechtiere und Vögel (in „Hausschatz des Wissens“, Abt. VI: Das Tierreich, Bd. II), 1897.
- 35) MAURER, FR., a) Hautsinnesorgane, Federn und Haaranlagen. Morph. Jahrb., Bd. XVIII, 1892.
- 36) — b) Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.
- 37) OPPENHEIMER, E., Ueber eigentümliche Organe in der Haut einiger Reptilien. Morph. Arbeiten, Bd. V, 1896.
- 38) OTTO, H., Die Beschuppung der Brevilinguier und Ascalaboten. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLIV, 1908.
- 39) RATHKE, H., Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodilen. Braunschweig 1866.
- 40) REH, Die Schuppen der Säugetiere. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXIX, 1895.
- 41) RÖMER, Zur Frage nach dem Ursprung der Schuppen der Säugetiere. Anat. Anz., Bd. VIII, 1893.
- 42) SCHMIDT, W. J., Das Integument von *Voeltzkowia mira* BÜTGR. Ein Beitrag zur Morphologie und Histologie der Eidechsenhaut. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCIV, 1910, Heft 4.
- 43) SCHREIBER, E., Herpetologia Europaea, Systematische Bearbeitung der europäischen Reptilien und Amphibien. Braunschweig 1875.
- 44) SCHULZE, F. E., Ueber cuticulare Bildung und Verhornung von Epithelzellen bei den Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat., Bd. V, 1869.
- 45) SOKOLOWSKY, A., a) Ueber die äußere Bedeckung der Lacertilien. Ein Beitrag zur Phylogenie der Lacertilien. Zürich 1899.
- 46) — b) Die Variation der Schuppenbildung des Kopfes von *Scincus* off. GRAY. Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904, p. 754 bis 761.
- 47) VOELTZKOW, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Biologie und Entwicklung der äußeren Körperform von *Crocodylus madagascariensis* GRAND. Abh. d. Senckenbg. Naturf. Ges. Frankfurt a/M., Bd. XXVI, 1899.
- 48) WEBER, M., a) Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen der Säugetiere. Anat. Anz., Jahrg. 8, No. 12 und 13, 1893.

- 49) WEBER, M., b) Zur Frage nach dem Ursprung der Schuppen der Säugetiere. Anat. Anz., Jahrg. 8, 1893, No. 18 und 19.
- 50) WERNER, F., a) Ueber die Schuppenbekleidung des regenerierten Schwanzes bei Eidechsen. Sitz.-Ber. d. Akad. Wien, Bd. CV, 1896.
- 51) — b) Beiträge zur Biologie der Reptilien und Batrachier. Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904.
- 52) WIEDERSHEIM, R., a) Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 7. Aufl. Jena 1909.
- 53) — b) Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus. Morph. Jahrb., Bd. I, 1876.
- 54) ZITTEL, K. A., Handbuch der Paläontologie. Abt. I: Paläozoologie, Bd. III. München und Leipzig, 1887—1890.

### Erklärungen der Text- und Tafelfiguren.

#### Durchgehende Bezeichnung.

<i>ags</i> äußere Grenzschicht der Cutis	<i>lbi</i> lockeres Bindegewebe
<i>bifib</i> Bindegewebsfibrillen	<i>m</i> Muskulatur
<i>biz</i> Bindegewebszellen	<i>mr</i> Markkräume
<i>bs</i> Basalschicht der Epidermis	<i>mk</i> Markkanäle
<i>dhi</i> derberes Bindegewebe	<i>my</i> Myomeren
<i>cut</i> Cutis	<i>pigm</i> Pigmentschicht
<i>dml</i> dorsale Mittellinie	<i>pigz</i> Pigmentzellen
<i>ep</i> Epidermis	<i>plep</i> Plattenepithel
<i>ept</i> Eptirichialschicht	<i>RM</i> Rete Malpighii
<i>e'</i> neue Eptirichialschicht	<i>rqu</i> Rippenquerschnitt
<i>epf</i> Epidermisfalte	<i>squ</i> Schuppe
<i>gef</i> Gefäß	<i>s</i> embryonale Schleimschicht
<i>gr</i> Grenze der Cutis und mit ihr der Pigmentschicht	<i>strl</i> Stratum lucidum
<i>glh</i> Glashaut	<i>sebl</i> Scleroblasten
<i>hms</i> Hornschuppe	<i>sk</i> Schuppenkeim
<i>int</i> Integument	<i>schf</i> Schuppenfuß
<i>kns</i> Knochenschuppe	<i>tsp</i> Teilspalt
<i>knpl</i> Knorpelplatte	<i>ugs</i> untere Grenzschicht der Cutis
<i>knz</i> Knochenzellen	<i>ve</i> Vorderende der Schuppe
<i>ks</i> Körpersegment	<i>w</i> Wirbelkörper.

## Tafel 28.

Fig. 1. Hautstück von *Anguis fragilis* (6 cm) aus der Rückenmitte. Erstes Stadium der Entwicklung der Knochenschuppe. Bei *sk* die erste Schuppenanlage (Schuppenkeim). Die Epidermis besteht aus der Epitrichialschicht (*ept*), der darunterliegenden Hornschicht (*hms*), dem folgenden Stratum lucidum (*strl*) und der Schleimschicht (*RM*). Das Pigment (*pigm*) reicht noch in die Epidermis hinein. Die Cutis besteht noch aus embryonalem Bindegewebe mit runden Zellen (*bix*). Färbung mit Alaunkarmin. Längsschnitt. Gez. mit Ok. 5 und Oelimmersion (Leitz)  $\frac{1}{12}$ .

Fig. 2. Hautstück von *Anguis fragilis* (13 cm) aus dem hinteren Teil des Rückens. Drittes Stadium. Die junge Knochenschuppe (*kns*) ist zwischen den Scleroblastenschichten angelegt. Die schräge, dachziegelartige Deckung der Knochenschuppen hat sich schon vollzogen. Die Epidermis zeigt dieselbe Struktur wie in Fig. 1. Neu hinzu kommt die unter der Hornschicht auftretende neue Epitrichialschicht (*e'*). Mit *a* ist die Strecke bezeichnet, welche stärker vergrößert in Textfig. 2 wiedergegeben ist. Färbung wie in Fig. 1. Längsschnitt. Gez. mit Ok. 5 und Oelimmersion (Leitz)  $\frac{1}{12}$ .

Fig. 3. Hautstück von *Anguis fragilis* (16 cm) aus der Rückenmitte. Viertes Stadium. Die Knochenschuppe ist völlig ausgebildet. Das derbere Bindegewebe umhüllt die Knochenschuppe vollständig (Schuppentasche). Die Epidermis wie in Fig. 1. Die Glashaut (*glh*) deutlich sichtbar. Ein Strang derberes Bindegewebe (*dbi*) verläuft von Knochenschuppe zu Knochenschuppe. Blutgefäße (*gef*) und vereinzelte Pigmentzellen (*pigx*) in dem lockeren Bindegewebe (*lbi*) reichlich vorhanden. Färbung mit Hämatoxylin nach DELAFIELD und Ammonium-Rubin pikrat. Längsschnitt. Gez. mit Ok. 5 und Oelimmersion  $\frac{1}{12}$  (Leitz).

Fig. 4. Hautstück von *Gongylus ocellatus* (Jugendstadium) aus dem hinteren Teil des Rückens. Erstes Stadium der Entwicklung der Knochenschuppe. Der Schuppenkeim (*sk*) ist in die Länge gestreckt. Die Scleroblasten (*scbh*) ordnen sich in zwei Reihen an. Die Epidermis wie in Fig. 1. Das Pigment reicht noch in die Epidermis hinein. In dem lockeren Bindegewebe finden wir noch teilweise runde Bindegewebszellen. Die Richtung des Schuppenkeims verläuft annähernd parallel mit der Richtung der darüberliegenden Hornschuppe. Färbung mit Alaunkarmin. Längsschnitt. Gez. mit Ok. 5 und Oelimmersion (Leitz)  $\frac{1}{12}$ .

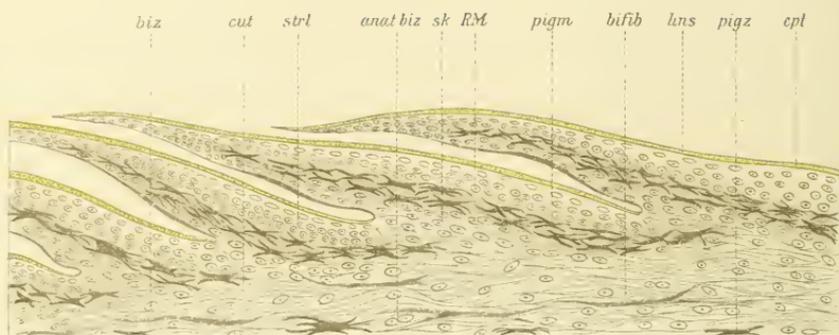
Fig. 5. Hautstück von *Gongylus ocellatus* (5 cm) aus der Rückenmitte. Zweites Stadium. Zwischen den beiden Scleroblastenschichten tritt die dünne Kalkplatte auf. Die ganze Knochenschuppe wird von dem derben Bindegewebe in eine „Schuppentasche“ eingeschlossen. Das Vorderende (*ve*) der Knochenschuppe ragt tief in die Cutis hinein. Ein Strang derbes Bindegewebe geht von einer Schuppentasche zur nächsten. Zahlreiche Pigmentzellen liegen der unteren Fläche der Knochenschuppe nahe an. Die Epi-

dermis genau wie in vorhergehender Figur. Färbung mit Alaunkarmin. Längsschnitt. Gez. mit Ok. 5 und Syst. 6 (Leitz).

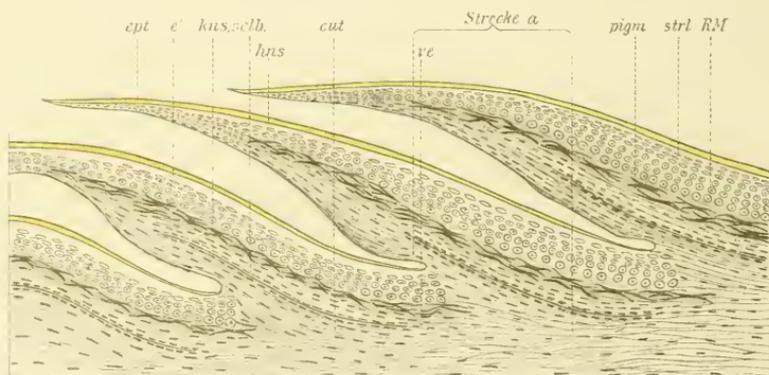
Fig. 6. Hautstück von *Gongylus ocellatus* (9 cm) aus der Rückenmitte. Drittes Stadium. Die Knochenschuppe ist völlig entwickelt und setzt sich aus mehreren Kalkplatten zusammen. Die Knochenplatten sind von dem derben Bindegewebe in eine „Schuppentasche“ eingeschlossen. Ein Strang derberes Bindegewebe verläuft auch hier von Schuppentasche zu Schuppentasche. Das Tier stand vor der Häutung; denn die neue Epitrichalschicht (*e'*) ist bereits angelegt. Sonst zeigt die Epidermis das gewöhnliche Aussehen wie in vorhergehenden Figuren. Pigment ist in der Epidermis nicht mehr vorhanden. Es bildet eine breite Schicht (*pigm*) in der obersten Grenzschicht der Cutis. Färbung mit Hämatoxylin nach DELAFIELD und Ammonium-Rubinpikrat. Längsschnitt. Gez. mit Ok. 5 und Syst. 6 (Leitz).

---

*Fig. 1.*



*Fig. 2.*



*Fig. 3.*

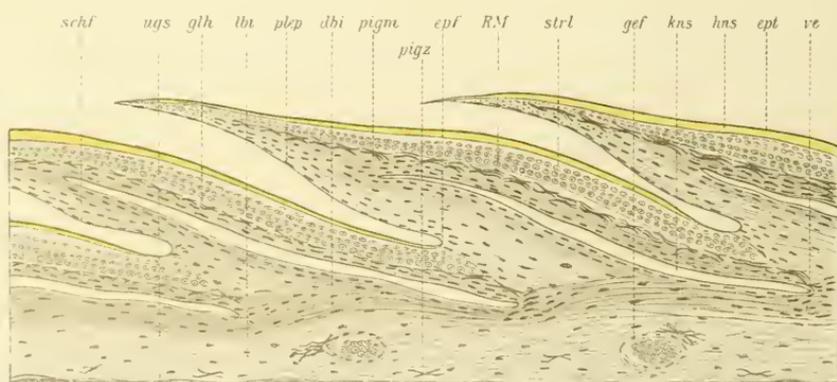


fig. 4.

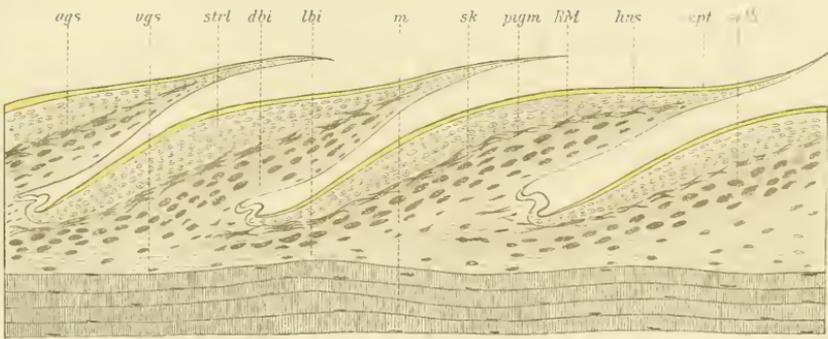


fig. 5.

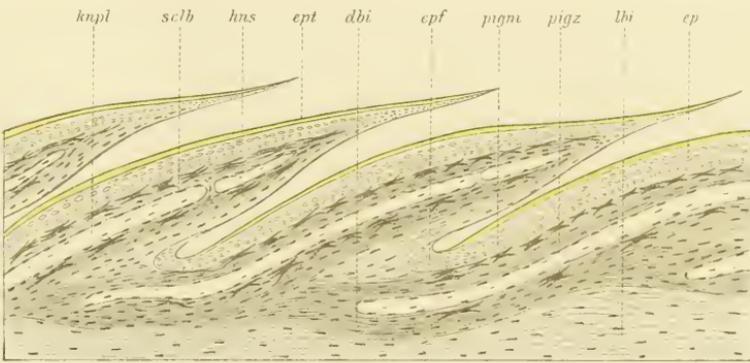


fig. 6.

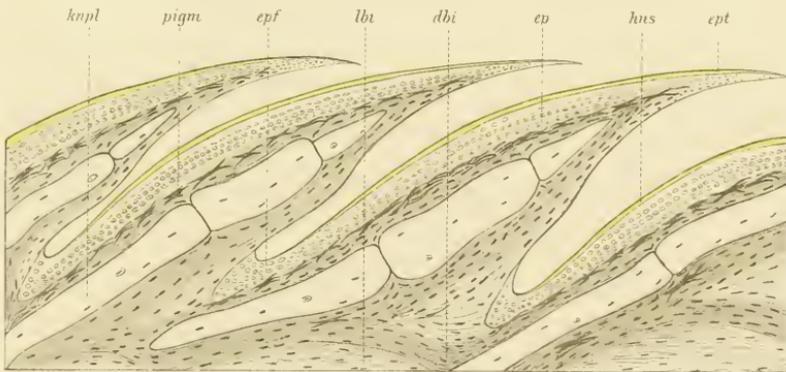




Fig. 1.

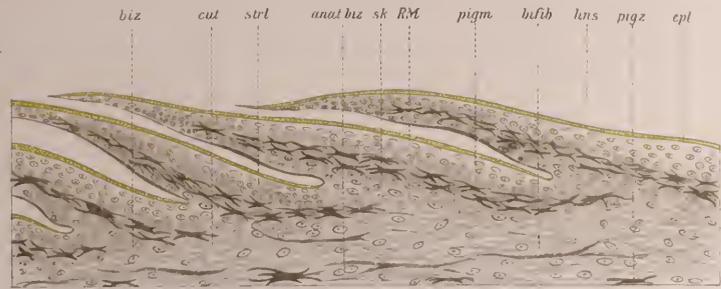


Fig. 2.

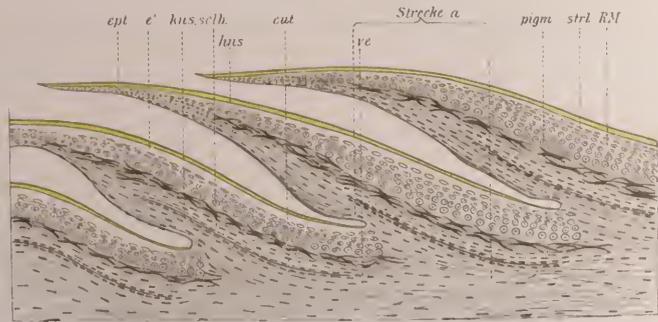


Fig. 3.

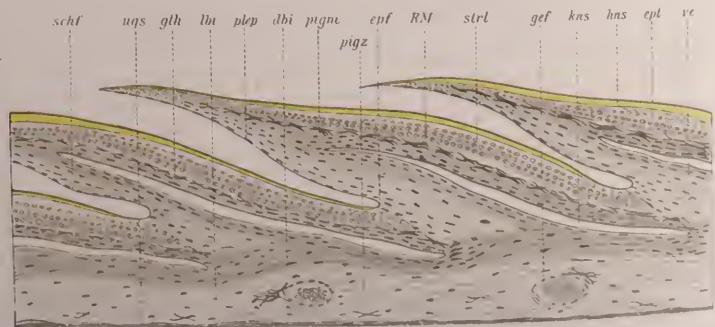


Fig. 4.

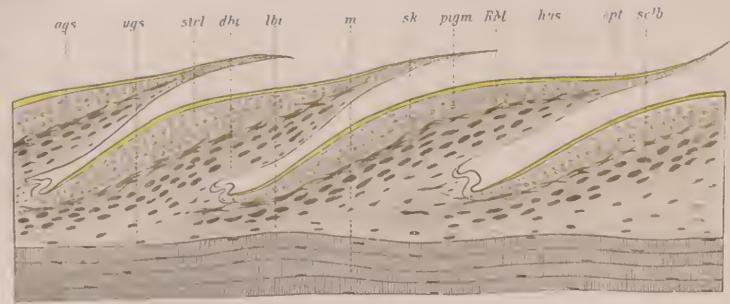


Fig. 5.

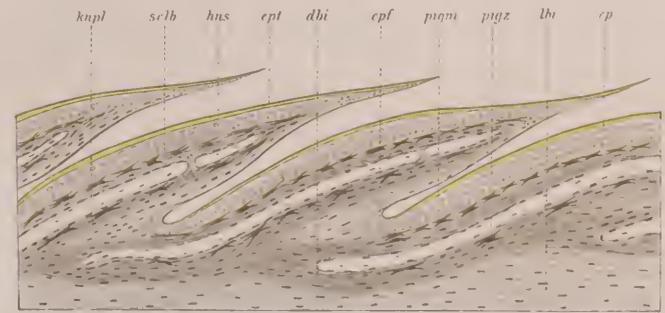


Fig. 6.

