

Zur Phylogenie der sogenannten Schenkelporen.

Von

H. v. Eggeling.

Mit 9 Figuren im Text.

Bekanntlich kommen bei zahlreichen Eidechsen an der Ventralfläche des hinteren Rumpfes und des Oberschenkels eigentümlich gebaute Organbildungen des Integumentes vor, die bei der Frage nach dem Vorhandensein von Hautdrüsen in der Haut der Reptilien eine große Rolle spielen. Das eigentliche Wesen dieser Gebilde ist in morphologischer wie in physiologischer Hinsicht noch dunkel. Die meisten bisherigen Untersucher haben sich bemüht, durch genauestes Studium des Baues dieser Organe zu einer Aufklärung über ihre Bedeutung zu gelangen. Nun kann man aber, wie MAURER (1895, p. 216) hervorgehoben hat, nicht der Ansicht sein, „daß diese Organe, so wie wir sie vor uns sehen, bei Lacertiliern von vornherein entstanden sind. Es wäre nicht verständlich, daß ohne andere morphologische Grundlage ein so eigentümliches Organ in dieser Anordnung sich primär bildete“. Es ist im Auge zu behalten, „daß diese Organe eine lange Geschichte hinter sich haben und daß der uns heute vorliegende Zustand nicht ihrem primären Verhalten entspricht“. Wie letzteres wohl gewesen sein mag, gelang MAURER nicht festzustellen. Ein zweiter Versuch zur Aufklärung der Stammesgeschichte dieser Organbildungen ist von TÖLG (1905) gemacht worden, blieb aber auf die Gruppe der Lacertilier beschränkt.

Nirgends findet sich in der vergleichend-anatomischen Literatur ein Hinweis darauf, daß bereits in der Gruppe der Amphibien Bildungen vorkommen, die, jedenfalls bei oberflächlicher Betrachtung, eine gewisse Übereinstimmung mit den Einrichtungen der Lacertilier erkennen lassen. In der systematisch-zoologischen und biologischen Literatur aber sind diese Organe nicht ganz unbekannt geblieben. So findet sich bei COPE (1889, p. 209) folgende Angabe: Beim Männchen von *Diemyctylus*

viridescens sind während der Brunstzeit die hinteren Gliedmaßen verdickt, besonders die Haut an deren Innenfläche. Auf letzterer erheben sich dann quere Falten und die Gebiete zwischen den Falten werden hornig oder chitinös. So finden sich zwischen 10 und 12 quergestellte hornige Platten an der Innenfläche des Oberschenkels und eine unregelmäßige Zahl von solchen auf der Innenfläche der Tibia und des Tarsus. Die rudimentäre äußere und innere Zehe erhalten einen Überzug von derselben Substanz. Diese Bildungen helfen dem Männchen sich während des Vorganges der Kopulation auf dem Weibchen festzuhalten. Die beigegebene Fig. 3b auf Taf. 42 ist nicht sehr geeignet diese Verhältnisse zu illustrieren. In anderen systematischen Werken, wie z. B. bei GADOW (1901) fehlt ein Hinweis auf diese Beobachtungen von COPE. Andererseits weist WERNER (1908, p. 141) ganz kurz darauf hin, daß bei *Mantidaectylus*, *Petropedetes* und anderen Amphibien Drüsen an dem Oberschenkel vorkommen, die bei beiden Geschlechtern sich verschieden verhalten. Genauere Kenntnis von diesen Organe bei Amphibien ist erwünscht, weil wir vielleicht hier Aufklärungen über die Befunde bei Reptilien gewinnen können.

In der vorliegenden Mitteilung soll nur über die Einrichtungen bei *Diemyctylus*, also einem Vertreter der Urodelen, ausführlicher berichtet werden, während ich auf die Zustände bei *Mantidaectylus* und *Petropedetes*, beides Gattungen aus der Familie der Ranidae, in einer späteren Veröffentlichung näher einzugehen beabsichtige.

Zum Zwecke der späteren Vergleichung schicken wir der Beschreibung unserer neuen Beobachtungen eine zusammenfassende Übersicht über die bisherigen Kenntnisse von den Organbildungen des Integumentes an der Ventralfläche des hinteren Rumpfes und der Oberschenkel bei Lacertiliern voraus. Eine klare und sehr anschauliche Schilderung derselben verdanken wir TÖLG (1905). Seinem Vorschlag entsprechend bezeichnen wir diese Gebilde als drüsenartige Epidermoidalorgane und verstehen darunter Epidermisgebilde, „die aus einem mehr oder weniger vertieften Epidermisfollikel mit basalem Keimlager und einer aus diesem hervorgegangenen Zellmasse bestehen, die in Form einer Warze aus dem Follikel austritt“. Gewöhnlich ist ein solches Organ einer einzigen kegelförmig erhobenen und in ihrer Form abgeänderten Schuppe eingelagert. Selten liegt es inmitten einer Gruppe von Schuppen, die eine Art Rosette um

dasselbe formieren. Die Organe sind immer in der Mehrzahl vorhanden und entweder in einer kontinuierlichen Reihe oder auf einem schildförmigen Komplex von Schuppen angeordnet. In Bau und Anordnung der Organe bestehen mancherlei Verschiedenheiten. Die Bauverhältnisse geben TÖLG Anlaß zwei Haupttypen in der Bildung der drüsenartigen Epidermoidalorgane zu unterscheiden. Bei dem ersten Typus, den TÖLG nach dem Vorgang von BOULENGER (1885) als Papillarorgane bezeichnet, besteht eine geringe napfförmige Einsenkung der Epidermis, die öfters gelappt ist. Sie dringt nur wenig in das unterliegende Bindegewebe ein und bewirkt auf der Unterseite der Schuppe keine bemerkbare Vorwölbung. Bei dem zweiten Typus ist die Einsenkung der Epidermis sehr viel stärker. Sie geht soweit, daß unterhalb der Schuppe ein, einem Drüsenkörper ähnlicher Follikel sich vorfindet. Nur dieser zweite Typus von Epidermoidalorganen ist bereits länger bekannt und mehrfach bearbeitet worden. Über den ersten Typus haben wir genauere Mitteilungen allein von TÖLG. Ein kurzer Hinweis darauf, daß die Papillarorgane wesentlich verschieden sind von den bereits länger bekannten ähnlichen Organen, findet sich bereits bei BOULENGER (1885, Vol. 1, p. 251, Anmerkung).

Die Papillarorgane sind scheinbar primitiver gebaut als die Organe des zweiten Typus, weshalb wir mit ihrer Beschreibung beginnen. Nach dem Ort ihres Vorkommens unterscheidet TÖLG präanale, ventrale und inguinale Papillarorgane. Ihre Größe ist gering und da sonstige besondere Merkmale fehlen, sind sie wenig auffällig. Sie kommen bei den Gattungen *Agama* und *Aporoscelis*, aber nicht bei allen Arten und gewöhnlich nur bei männlichen Tieren vor. Außerdem fand sie TÖLG bei *Varanus griseus*, wo sie bisher noch nicht beobachtet wurden. Präanale Papillarorgane finden sich in einer oder höchstens zwei Reihen bei *Agama inermis*. Sie „liegen unmittelbar vor der Afterspalte auf den zwei letzten Reihen der größeren Schuppen. Sie werden von der Medianlinie gegen die Inguinalgegend immer kleiner und erstrecken sich distal bis zu den beiden Enden der Kloakenspalte. Dem freien Auge erscheinen sie als gelbliche niedrige Warzen von ovaler Form, welche die Spitze der zugehörigen Schuppen etwas abstumpfen. Die Papillarschuppe nimmt durch die Einlagerung des Papillarorgans naturgemäß eine voluminösere Entwicklung an als die übrigen Schuppen ohne solche Organe. Die Zahl dieser Papillarorgane unterliegt den größten Schwankungen“ (p. 30).

Gewöhnlich enthält die hintere Reihe 8—10 Papillarorgane, von denen die am weitesten außen gelegenen stets rudimentär sind. Letzteres gilt auch für die Organe der vorderen Reihe, falls solche überhaupt vorhanden sind. Bei *Agama stellio* ist neben mehreren Reihen von präanalen Papillarorganen noch eine auf diesen senkrecht stehende Doppelreihe von ebensolchen Papillarorganen in der Mitte der Bauchfläche, also ventrale Papillarorgane, vorhanden. Diese treten hier sehr deutlich hervor und bilden einen gelblichen Streifen. Inguinale Papillarorgane wurden bei einem Exemplar von *Varanus griseus* in der Zahl von 4—5 auf jeder Seite beobachtet.

Die Schilderung, die TÖLG von dem feineren Bau der Papillarorgane gibt, bezieht sich nur auf die präanalen Gebilde. Ein Querschnitt durch eine Papillarschuppe läßt erkennen, daß jedes Papillarorgan aus zwei Hauptteilen besteht, einem basalen plasmatischen und einem äußeren verhornten Abschnitt. Der letztere ragt als eine Hornpapille in Form einer breiten gelblichen Warze über die zugehörige Schuppe hervor, wie eine Eichel aus dem napfförmigen Becher (TÖLG, 1905, Taf. 2, Fig. 11). In den Einzelheiten ihres Aufbaues zeigen die Papillarorgane Unterschiede je nach ihrer Größe und nach dem augenblicklichen Zustand des Hornüberzuges des Körpers. Je kleiner die Papillarorgane sind, um so mehr stimmen sie in ihrem Bau mit der benachbarten Epidermis überein. Der Verhornungsprozeß verläuft an ihnen periodisch wie in der übrigen Haut und infolgedessen werden sich die Papillarorgane verschieden verhalten vor, nach und zwischen zwei Häutungen. Ein kleines, ganz einfach gebautes Papillarorgan besteht aus einer seichten becherförmigen Einsenkung des Stratum profundum der Epidermis in das darunter gelegene Bindegewebe der Schuppe. Diese Einsenkung ist hervorgerufen durch eine Vermehrung und Vergrößerung der Zellen im Vergleich mit der benachbarten Epidermis. Sie bietet die Grundlage für eine intensive Wucherung der Körnchenzellen. Diese verhornen nur zum kleinsten Teil vollständig. Die übrigen bleiben bis zur nächsten Häutung als teilweise verhornte Elemente bestehen. Die starke Steigerung des Verhornungsprozesses führt zur Bildung der obenerwähnten Hornpapille, die beim einfachsten Verhalten außen von dem Stratum corneum compactum und endlich von der Grenzschicht (Epitrichialschicht) der Epidermis überzogen wird. Diese beiden Schichten setzen sich ohne Unterbrechung in die entsprechenden Bestandteile der benachbarten

Epidermis fort. Sie sind auf der Höhe des Papillarorganes nur mäßig verdickt im Vergleich mit der Umgebung. Bei größeren und komplizierteren Papillarorganen ist der basale plasmatische Teil beinahe ganz in das Bindegewebe der Schuppe versenkt. Er schickt zahlreiche Lläppchen in dieses hinein und enthält nur eine einzige Lage von kubischen Basalzellen, die den Keimzellen des benachbarten Rete Malpighii entsprechen. Die Hauptmasse des plasmatischen Abschnittes bilden polyedrische Körnerzellen, die unter wesentlicher Größenzunahme aus den basalen Keimzellen hervorgegangen sind. Indem die Zellen von unten nach oben und außen vorrücken, platten sie sich immer mehr ab und verlieren plötzlich in einer konkav begrenzten Schicht den Kern. Indem außerdem an ihrer Peripherie Verhornung einsetzt, geht ihr plasmatischer Charakter verloren. So entsteht eine kegelförmige Masse, die aus einer großen Zahl spindelförmiger Zellschichten besteht, deren Elemente nur peripher verhornt sind, während sie im Innern noch plasmatische Bestandteile und einzelne Körnchen enthalten. Bisweilen wird diese Hornpapille noch von einem Stratum corneum compactum und einer Grenzschicht der Epidermis überzogen, die sich in aufgefaserterem Zustand von der Umgebung her darüber erstrecken. Bei voller Ausbildung des Papillarorganes aber finden sich am Rande des Kegels nur noch einzelne kurze Hornfäserchen, während die beiden Schichten des Stratum corneum compactum und der Grenzschicht in der Peripherie des Kegels aufhören. Das Stratum corneum relaxatum ist in der Epidermis von *Agama inermis* und *Agama stellio* stets nur sehr geringentwickelt und besteht aus ein bis zwei feinen Lamellen.

Überblicken wir noch einmal die verschiedenen Formen von Papillarorganen, so ergibt sich aus der obigen Schilderung folgendes Gesamtbild: Jedes Papillarorgan wird dargestellt durch eine kugelige Verdickung der Epidermis, die eine Vorwölbung nach außen wie nach innen verursacht. Die Verdickung kommt zustande durch eine Vermehrung der Zellen des Stratum malpighii, die verbunden ist mit einer sehr starken Hornbildung. Je lebhafter die letztere ist, um so stärker sind die Körnerzellen vermehrt, und deren massenhafte Produktion mit anschließender Verhornung bewirkt, daß die sich immer mehr vorwölbende Hornmasse die offenbar gar nicht oder nur wenig dehnbaren Hornschichten der gewöhnlichen Epidermis, die den äußeren Abschluß bilden, nämlich das Stratum corneum compactum und die Grenzschicht, durchbricht.

Der zweite Typus der drüsenartigen Epidermoidalorgane ist nach der Schilderung von TÖLG (1905), wie oben bereits erwähnt, durch den Besitz einer Art von Drüsenkörper ausgezeichnet, eines Säckchens oder Follikels, der unterhalb der Schuppe gelegen ist. Wegen dieser Eigentümlichkeit sind die Organe des zweiten Typus am besten unter dem Namen der Follikularorgane zusammenzufassen.

Die Follikularorgane sind schon seit langer Zeit bekannt und wiederholt Gegenstand eingehender Untersuchungen geworden. Unter den vorliegenden Schilderungen dieser Organe ist die von LEYDIG (1872) von grundlegender Bedeutung. Eine weitere wesentliche Förderung erfuhr unsere Kenntnis derselben durch MAURER (1895), SCHAEFER (1902), TÖLG (1905).

Es werden an den Follikularorganen schon seit MEISSNER (1832) zweckmäßig drei Hauptteile unterschieden. Diese sind: 1. Die Schuppe, die sich durch ihre Größe oder ihre Form von benachbarten Schuppen unterscheidet; 2. eine Papille, die aus mehr oder weniger fester Hornmasse besteht, in wechselndem Umfang über die Oberfläche der Schuppe vörragt und meistens aus einer Art Grübchen oder Pore an der Schuppenoberfläche hervortritt; und endlich 3. der unterhalb der Schuppe gelegene Follikel.

Derartig zusammengesetzte Follikularorgane kommen an verschiedenen Stellen der ventralen Oberfläche des hinteren Körperendes und des Oberschenkels vor. Je nach ihrer Lokalisation pflegt man vier verschiedene Unterarten von Follikularorganen zu unterscheiden. Es sind dies folgende:

1. Femoralorgane; sie stellen die am weitesten verbreitete und am meisten untersuchte Form der Follikularorgane dar. Sie liegen an der Ventralfläche des Oberschenkels, nahe dessen hinterem medialen Rand und bilden eine kontinuierliche Reihe, die sich von der Kniebeuge bis zur Inguinalgegend ausdehnt, (TÖLG 1905, Taf. I, Fig. 1).

2. Analorgane; sie liegen unmittelbar vor der Kloakenspalte.

3. Präanalorgane in einiger Entfernung kranial von der Kloakenspalte gelegen. Ein ausschließliches Vorkommen von Präanalorganen findet sich namentlich beim Fehlen der hinteren Gliedmaßen.

4. Inguinalorgane; dargestellt durch mediale Reste verlorener Femoralorgane, in der Leistengegend, gewöhnlich nur in geringer Anzahl.

Öfters finden sich Femoralorgane, Inguinalorgane und Prä-analorgane bei demselben Tier vereinigt vor (TÖLG, Taf. 1, Fig. 3).

Die Femoralorgane sind am längsten bekannt und am meisten untersucht worden. Die älteren Angaben über dieselben sollen hier nur kurz erwähnt werden nach den Darstellungen von LEYDIG (1872), SCHAEFER (1902), TÖLG (1905). Danach sind diese Organe zuerst von LINNÉ (1758) unter dem Namen der *Puncta callosa* beschrieben worden. In den folgenden Jahren findet man sie mehrfach erwähnt in systematisch-zoologischen Werken, da sie nur insofern berücksichtigt wurden, als sie verwertbar waren für die Unterscheidung von Arten und Gattungen (z. B. DUMÉRIL 1834). Auf das Vorhandensein der drüsenartigen Follikel unter den Organen wies zuerst DUVERNOY (1768) hin. Die ersten Abbildungen der Follikel enthalten die Abhandlungen von BRANDT (1829) und JOHANNES MÜLLER (1830). DUGÉS (1829) erkannte, daß die Papillen das Produkt der Follikel sind, und WAGLER (1830) wies zum erstenmal darauf hin, daß die Follikularorgane offenbar in Beziehung zum Geschlechtsleben stehen. Eine recht genaue Beschreibung von der Anatomie der Organe lieferte bereits C. F. MEISSNER (1832). Er erklärte, daß nach seinen Beobachtungen an lebenden Tieren niemals ein Austritt von Flüssigkeit aus diesen Organen festgestellt werden konnte, während CUVIER (1835) wiederum den Austritt von schleimiger Flüssigkeit aus den Organen behauptet. Nach der Schilderung von OTH (1833) hat die Papille eine hornartige Beschaffenheit. Die Benennung der Organe hat mancherlei Wechsel erfahren. Viele Namen sind rasch wieder verschwunden, dagegen hielt sich sehr lange Zeit die von BRANDT (1829) eingeführte Bezeichnung Schenkelporen und die der Auffassung der Organe entsprechende Benennung Schenkeldrüsen, die wir auch bei LEYDIG (1857, 1872) im Gebrauch finden. MAURER (1895) zeigte beide Namen als nicht dem Bau der Organe entsprechend und führte deshalb die Benennung Schenkelorgane oder Femoralorgane ein.

Die Lage der Femoralorgane ist regelmäßig an der medialen Kante der Ventralfläche des Oberschenkels, meist in einer einfachen Längsreihe, die niemals unterbrochen ist. Nach einer Angabe von GEGENBAUR (1898, p. 116) sollen sie gelegentlich auch, und zwar bei den Gattungen *Aleponotus* und *Metopoceras*, in doppelter Reihe vorkommen, was von anderer Seite nicht bestätigt wurde (SCHAEFER 1902, p. 38 Anmerkung). In distaler Richtung dehnen sich die Femoralorgane niemals über die Knie-

beuge hinaus aus; proximalwärts können sie bis zur ventralen Mittellinie reichen, so daß die beiderseitigen Reihen in einem stumpfen Winkel ineinander übergehen. Je ein Femoralorgan entspricht einer besonders ausgestalteten Schuppe, die TÖLG zweckmäßig als Papillarschuppe bezeichnet. Diese Papillarschuppen erheben sich in Form eines abgestutzten Kegels über ihre Umgebung und bilden in ihrer Gesamtheit eine Art Leiste. Vor dieser Leiste ist der Oberschenkel mit verhältnismäßig großen, sich dachziegelartig deckenden Schuppen überzogen. Hinter der Leiste liegen nur sog. Körnerschuppen (TÖLG 1905, p. 9). Nach SCHAEFER (1902, p. 44) sind die Papillarschuppen an ihrem hinteren Rande gezackt. Dagegen findet TÖLG, daß die Papillarschuppen an der Basis kontinuierlich in kleinere Schuppen übergehen und deutet an, daß die Zacken vielleicht vorgetäuscht werden durch mindestens zwei, vielleicht auch mehrere, Körnerschuppen, die sich an die Papillarschuppen anschließen (1905, p. 13). Auf der Spitze der kegelförmigen Erhebung einer Papillarschuppe, entsprechend der Grenze zwischen Ober- und Unterseite der Schuppe (TÖLG, p. 12), findet sich eine Öffnung oder Pore, die meist als oval angegeben wird, während sie nach MAURER (1895) und SCHAEFER (1902, p. 44) auch rund sein kann. Über die Lage der Pore zur Oberfläche oder Ausdehnung der Schuppe gehen die Angaben auseinander. Nach älteren Darstellungen würde die Pore etwa auf der Mitte der Papillarschuppe zu liegen kommen. Nach BATELLI (1880, p. 358) findet sich die Öffnung des Femoralorganes im unteren Drittel der großen Schuppen, deren Crista hier eine Unterbrechung zeigt. Aus der Darstellung von SCHAEFER (1902, p. 44) ist zu entnehmen, daß die Pore wohl mehr nach dem hinteren Rand der Schuppe zu gelegen ist, während TÖLG (1905, p. 14) betont, daß die Pore größtenteils noch auf der Vorderfläche der Schuppe sich öffnet. Ein Widerspruch liegt auch darin, daß nach SCHAEFER (1902, p. 45) die Längsachse der ovalen Pore der Längsachse der Schuppe parallel verläuft, während nach TÖLG (1905, p. 12) die ovale Öffnung senkrecht zur Längsachse der Schuppe steht. In manchen Fällen, und zwar namentlich bei weiblichen Tieren, erscheint die Pore als eine seichte Vertiefung, die allein das Vorhandensein eines Femoralorganes kundgibt. Meist aber tritt aus der Pore eine Papille hervor, deren Ausbildungsgrad sehr verschieden ist. Sie ist am mächtigsten entfaltet bei männlichen Individuen zur Paarungszeit. Kleiner ist sie während des übrigen Teiles des Jahres, sehr klein, da sie leicht abfällt, vor allem bei weiblichen Individuen. Eine in die Tiefe

gehende Furche liegt nach der Angabe von MAURER zwischen der Papille und dem scharf umgrenzten Epidermisrand der Pore. Zur Zeit der Kopulation hat die Papille eine gelbe Farbe, während sie sonst grau erscheint (LEYDIG 1872, p. 12). Sie stellt einen festen hornartigen Körper dar, der nicht eigentlich kegelförmig, sondern etwas seitlich zusammengedrückt ist. LEYDIG (1872) beschreibt den freien bogigen Rand der Papille als eingekerbt. Er trägt Furchen, die sich auf den Seitenflächen nach unten fortsetzen und erkennen lassen, daß die gesamte Papille aus der Verschmelzung einzelner stäbchen- oder walzenförmiger Massen hervorgegangen ist, die aus der Tiefe des Follikels auf die Oberfläche emporsteigen (LEYDIG 1872, p. 12, Taf. VII, Fig. 89, 90; TÖLG 1905, p. 13, Taf. II, Fig. 9). Die einzelnen Stäbchen des Hornzapfens stehen nebeneinander in einer Reihe quer zur Längsachse der Schuppe.

Eine von der eben gegebenen Beschreibung abweichende Form der Papille beobachtete TÖLG (1905, p. 26) an den Femoralorganen von *Lacerta viridis* var. *major*; sie zeigt hier nämlich keine Furchen und keine Zusammensetzung aus einzelnen stäbchenförmigen Gebilden, sondern erscheint als eine kompakte, ziemlich feste Masse von der Gestalt eines außen abgerundeten Pfropfens, der die Pore verschließt.

Über die Verteilung der Femoralorgane unter den verschiedenen Gattungen und Arten von Lacertiliern gibt das Werk von BOULENGER (1885) Auskunft. Einen Auszug aus demselben in tabellarischer Zusammenstellung bringt die Abhandlung von SCHAEFER (1902, p. 31—40), doch soll sie nach TÖLG (1905, p. 2) einige Unrichtigkeiten enthalten. Aus diesen Angaben ist zu entnehmen, daß unter den Lacertiden die Femoralorgane nur bei den beiden Gattungen *Tachydromus* und *Aporosaura* fehlen. Im übrigen kommen unter den Lacertiden die Femoralorgane bei beiden Geschlechtern vor. Dagegen fehlen sie dem Weibchen stets bei der Gattung *Hemidactylus* unter den Geckonidae und auch sonst noch gelegentlich bei anderen Familien.

Die Größe und Zahl der Femoralorgane wechselt nicht bloß bei verschiedenen Tierformen, sondern innerhalb derselben Art auch bei verschiedenen Individuen und auf beiden Seiten desselben Individuums. Offenbar schwankt die Größe weniger als die Zahl der Femoralorgane bei derselben Tierart und nimmt gleichzeitig mit der Komplikation des Baues von der Bauchgegend gegen das Knie hin ab. Anscheinend ist die Zahl der Organe weniger von der Größe der Tierart als von der Größe der Schuppen des be-

treffenden Tieres abhängig (TÖLG 1905, p. 10). Über die individuellen Schwankungen in der Zahl der Femoralorgane bei den leicht zugänglichen einheimischen Eidechsenarten geben eine ganze Reihe von Angaben in der Literatur Auskunft. So findet LEYDIG (1872, p. 183 u. 213) bei *Lacerta viridis* 16—20 Organe (15—17 nach VOGT und YUNG 1889, p. 639), bei *Lacerta vivipara* 9—12. Noch ausgiebiger sind die Mitteilungen über *Lacerta agilis* und *Lacerta muralis*. Bei ersterer Form beobachtete LEYDIG (1872, p. 198) 11—14 Organe, SCHAEFER (1902, p. 43) 10—15, während TÖLG (1905, p. 10) als Mittelzahl 16 angibt. Bei *Lacerta muralis* soll nach LEYDIG (1872, p. 226) die Zahl der Organe jederseits bis zu 20 betragen. SCHAEFER (1902, p. 43) fand bei 30 Individuen ein Schwanken zwischen 19 und 25 und TÖLG (1905, p. 10) gibt als Durchschnitt 20 Organe an.

Außer den Femoralorganen sind in dem Werk von BOULENGER (1885) und den Tabellen von SCHAEFER (1902) auch alle übrigen Typen von Follikularorganen nach ihrer Verteilung bei Lacertiliern berücksichtigt.

Der Bau der Femoralorgane ist offenbar bei sehr zahlreichen Formen derselbe. Er ist von verschiedenen Forschern an einem zahlreichen Material untersucht worden. Besonders ausgedehnt waren die Forschungen von TÖLG. Er lernte die Femoralorgane kennen bei *Lacerta agilis*, *Lacerta muralis*, *Lacerta serpa*, *Lacerta viridis*, *Lacerta viridis* var. *major* und *Acanthodactylus pardalis*. Ferner untersuchte er von Formen mit Femoral- und Präanalorganen *Uromastix acanthinurus* und studierte die Analorgane bei *Liolaemus pictus*, die Präanalorgane bei *Blanus cinereus*, die Inguinalorgane bei *Tachydromus tachydromoides*. Frühere Autoren haben außer einigen der bereits bei TÖLG genannten Lacertilien noch verschiedene andere Formen untersucht; so LEYDIG (1872, 1892) *Lacerta vivipara* und *Lacerta ocellata*; MAURER (1895, p. 332) erwähnt ein gleichartiges Verhalten der Femoralorgane bei *Lacerta* und beim Gecko, und SCHAEFER (1902) hat auch männliche und weibliche Tiere von *Sceloporus acanthinus* und *Acanthodactylus velox* untersucht.

Den näheren Schilderungen vom Bau der Femoralorgane ist fast ausnahmslos als Typus die Gattung *Lacerta* zugrunde gelegt. Wenn man die Haut von der Ventralfläche des Oberschenkels ablöst und die Femoralorgane von der Innenseite betrachtet, so erkennt man die Follikel, die unter der Schuppe gelegen sind, als kleine abgeplattete linsenförmige Körper. Die Abflachung erfolgte

senkrecht zur Schuppe (TÖLG, p. 11). Allgemein wurde beobachtet, daß die Follikel ebenso wie die Papillen beim Weibchen kleiner sind als beim Männchen. Besonders klein und unvollkommen in ihrer Ausbildung sind nach der näheren Beschreibung von SCHAEFER (1902, p. 53) die Follikel bei den Weibchen von *Sceloporus acanthinus*. Außerdem bestehen Unterschiede in der Größe der Follikel nach den Jahreszeiten respektive Funktionszuständen. Zur Brunstzeit haben die Follikel des Männchens eine honiggelbe Farbe und erscheinen saftig geschwollen und verdickt. Während der übrigen Jahreszeit haben sie mehr eine grauweiße Färbung und sehen trockener aus (SCHAEFER 1902, p. 54). Jeder einzelne Follikel zerfällt in einen schmalen stiel förmigen Anfangsteil und in einen breiten, angeschwollenen blinden Endabschnitt, den Fundusteil.

Der Stielteil hat eine zylindrische oder etwas abgeplattete Form. Beim Herantreten an die Unterfläche der Schuppe bildet er eine mehr oder weniger ausgeprägte Krümmung und durchsetzt dann die bindegewebige Unterlage der Schuppe, meist in schräger, gelegentlich auch in senkrechter Richtung (SCHAEFER 1902, p. 45; TÖLG 1905, Taf. II, Fig. 8). Der angeschwollene Fundusteil ist offenbar, wie aus den Schilderungen von LEYDIG (1872), SCHAEFER (1902), TÖLG (1905) entnommen werden muß, je nach Tierart, Geschlecht und Jahreszeit in verschieden starkem Maße von dem Stielteil abgesetzt. Während er bei geringer Ausbildung (LEYDIG, Taf. VII, Fig. 89) unter allmählicher Zunahme an Breite und Dicke aus dem Stielteil hervorgeht, erscheint er bei starker Ausbildung wulstförmig, scharf vom Stielteil abgehoben, so daß der ganze Follikel die Gestalt eines seitlich zusammengedrückten, mehr oder weniger verzerrten Pilzes darbietet. Die Ränder des angeschwollenen Fundusteiles überragen dabei den Stielteil wie der Hut eines Pilzes dessen Stiel. Diese Form des Follikels hat TÖLG (p. 11—12) mit geringen Abweichungen und unwesentlichen Verschiedenheiten bei sämtlichen Lacertiden beobachtet. Nach den übereinstimmenden Angaben aller Autoren besteht ein gut ausgebildeter Follikel bei weitem in der Mehrzahl aller Fälle aus einer Anzahl von schlauchartigen Unterabteilungen, deren Zahl je nach der Größe des Follikels schwankt. Diese beträgt im höchsten Falle 9, meist 7, oft auch in den kleineren Follikeln am Ende der Reihe nur 2—3. Die Zerlegung des Follikels in einzelne Schläuche geschieht durch Bindegewebssepten, die von der einen Fläche zu der anderen Fläche hindurchgehen und sehr verschieden weit nach oben hin sich ausdehnen. Oft greifen sie auch nicht so tief, daß sie bis auf die ent-

gegengesetzte Fläche gelangen, sondern stellen nur Rinnen an der Oberfläche des Organes dar. Dies gilt namentlich für den Stielteil. Hier beobachtet man auf dessen freigelegter Fläche Einkerbungen, die parallel zur Längsrichtung verlaufen. Sie verschwinden nach außen hin gegen die Stelle, wo der Stielteil in die Schuppe eintritt und nach der Darstellung von TÖLG (p. 12) auch nach abwärts gegen den Fundusteil. Dies ist deutlich sichtbar auf Taf. II, Fig. 8 bei TÖLG. Dagegen läßt keine Figur (auch nicht bei LEYDIG 1872 und bei SCHAEFER 1902) die Zusammensetzung des gesamten Organes aus einer Reihe röhrenförmiger Unterabschnitte deutlich sehen. Am ersten ist dies noch kenntlich auf SCHAEFERS Taf. III, Fig. 1. Nach TÖLG dehnt sich die Zerlegung in röhrenförmige Unterabteilungen bis etwa zur Hälfte des Stielteiles hinauf aus. Die einzelnen Röhren sind so angeordnet, daß das ganze Organ, von der Fläche gesehen, fächerförmig aufgebaut erscheint. (LEYDIG, MAURER, SCHAEFER, TÖLG.) Wenn auch diese Lappung offenbar sehr verschiedengradig ausgebildet sein kann, nimmt doch der Follikel des Femoralorganes von *Lacerta viridis* var. major eine ganz besondere Stellung dadurch ein, daß hier selbst bei ganz voll ausgebildeten Organen die Zusammensetzung aus fächerförmig angeordneten Röhren gänzlich fehlt. Vielmehr erscheint der ganze Follikel als ein gleichförmiger Sack, der von einem schmalen Stielteil aus allmählich immer mehr anschwillt und infolge der Abflachung mit einer ziemlich scharfen Kante basal endigt. Die in den Sack eindringenden Bindegewebssepten fehlen hier durchaus. Dagegen sind an dem einheitlichen Follikel von *Lacerta viridis* var. major ebenso wie bei den fächerförmig gelappten Follikeln anderer Lacertilier weitere Zerlegungen in feinere Unterabteilungen bemerklich. Bei schärferem Zusehen bemerkt man nämlich auf der Oberfläche scharf begrenzte, scheinbar polygonale Bezirke, die erkennen lassen, daß die beiden Außenflächen des Follikels mit einer sehr großen Zahl kleiner, eng aneinanderliegender, sackförmiger Ausstülpungen besetzt sind. Auf dem Stielteil fehlen diese Säckchen. Den röhrenförmigen Hauptabschnitten der Follikel entsprechen die stäbchenartigen Bestandteile der Hornpapille, die oben erwähnt wurden (TÖLG 1905, p. 13).

Betrachten wir endlich die Lage und Anordnung der Follikel, so finden wir die Angabe von LEYDIG (1872, p. 11), daß die Follikel unter der Lederhaut sich befinden und nicht in deren Dicke eingebettet sind. Ihr blindes Ende steht immer in nahen Beziehungen zu einem großen Lymphraum, der auch veranlaßt, daß die Prä-

paration und Ablösung der Follikel von der darunter gelegenen Muskulatur außerordentlich leicht geschieht. Bei weiblichen Tieren liegen die relativ kleinen Follikel einzeln. Sie füllen kaum den Raum unter der entsprechenden Schuppe aus und berühren sich gegenseitig meist gar nicht. Sie liegen ebenso wie die zugehörigen Poren und Papillen in einer geraden Linie (SCHAEFER, p. 44). Bei männlichen Tieren überragt jeder gut ausgebildete Follikel den Bezirk der zugehörigen Schuppe. Alle einzelnen Follikel sind zu einer einheitlichen Organgruppe zusammengefaßt und bilden einen von gemeinsamer Bindegewebshülle bedeckten Wulst. Innerhalb dieses Wulstes überlagern sich die einzelnen Follikel gegenseitig wegen Raummangels in einer regelmäßigen Folge gegen das mediane Ende der Reihe. Mit dieser Darstellung von TÖLG (1905, p. 10) stimmt die von SCHAEFER (1902, p. 45) gegebene insofern nicht überein, als letzterer angibt, daß die Follikel nicht sich gegenseitig überlagern, sondern abwechselnd nach rechts und links von der geraden Linie abweichen. Die schräge Lagerung des Follikels bringt es mit sich, daß die Außenfläche des Stielteiles und ein kleiner Abschnitt des Fundusteiles mit der Cutis der Schuppenunterfläche fest verwachsen ist. Nur ein beschränkter Teil der Follikel liegt auf der Innenfläche des ganzen Organwulstes frei und steht in Beziehung zu dem erwähnten Lymphraum, während der Hauptteil der Follikeloberflächen der Verbindung mit den benachbarten und der Schuppe dient.

Nach dem feineren Bau der Follikel unterscheidet TÖLG (1905, p. 7) zwei Unterarten von Femoralorganen. Bei der ersten Unterart funktioniert die ganze Wand des Follikels, bei der zweiten nur deren basaler Teil als Keimlager für die aus der Öffnung der Schuppe hervorragende Hornpapille.

Die erste Unterart wurde von TÖLG nur bei *Lacerta viridis* var. *major* beobachtet und beschrieben (1905, p. 27 ff., Taf. II, Fig. 12). Die Wand des ganzen Follikels, des Stielteiles und des Fundusteiles mit seinen zahlreichen kleinen seitlichen Ausstülpungen ist gleichmäßig ausgekleidet von einem mehrschichtigen Epithel, das als direkte Fortsetzung der tieferen Schichten der freien Epidermis erscheint. Nur die Grenzschicht und das Stratum corneum compactum der Epidermis hören auf der Schuppenoberfläche dort auf, wo der Follikel in die Tiefe sich einsenkt. Alle anderen Epidermisschichten sind in den Follikel hinein fortgesetzt. Man findet also in dessen Wand, dem Bindegewebe angelagert, zunächst ein basales Stratum malpighii aus kubischen Zellen mit rundem,

zentral gelegenen Kern und einem feinkörnigen Protoplasma. Oberhalb dieser Schicht von Basalzellen liegen ein bis zwei Lagen ebenfalls feinkörniger, plasmatischer Zellen, die nach oben hin sich abflachen. Daran schließen sich spindelförmige Zellen mit flachem Kern und zahlreichen Körnchen im Protoplasma. Diese Körnchenzellen wandeln sich dann in äußerst feine Hornschüppchen auf der Oberfläche um. Die letzteren bleiben nicht lose nebeneinander liegen, sondern schließen sich mit ihren verhornten Randzonen zu einem einheitlichen System von Hornlamellen zusammen. Diese entsprechen dem Stratum corneum relaxatum der Epidermis. In kleinen, schwach ausgebildeten Femoralorganen lassen sich die Hornlamellen in vielfach gewundenem Verlauf längs der ganzen Wand ohne Unterbrechung in die entsprechenden Teile der Epidermis verfolgen. Bei *Lacerta viridis* var. *major* ist die Periodicität der Verhornung auch innerhalb des Follikels noch nicht ganz verschwunden. Sie macht sich bemerklich durch Schichtenbildung, die aber innerhalb des Follikels nicht so ausgesprochen ist wie auf der freien Epidermis. „... immerhin finden wir aber auch hier von der Peripherie gegen das Zentrum fortschreitend gleichwertige Schichten übereinander, die ihre gleichzeitige, periodische Entstehung durch ihr Verhalten zu Farbstoffen verraten. Wahrscheinlich ist die Schichtenbildung hier nicht auf eine Unterbrechung des Verhornungsprozesses, sondern nur auf eine Steigerung desselben zur Zeit der Häutung zurückzuführen.“ In welcher Weise in den ganz großen Follikeln der ersten Unterart die Hornlamellen zusammengeschlossen sind zu dem die Lichtung völlig erfüllenden und den Porus verschließenden Hornpfropf, ist von TÖLG nicht näher geschildert. Jedenfalls ist ganz unabhängig von der Größe des Follikels an der Bildung des Hornpfropfens die gesamte Auskleidung des Follikels gleichmäßig beteiligt. Das Verhalten dieser ersten Unterart der Follikelbildung zeigt eine große Ähnlichkeit mit dem Bau einer Schuppentasche, wie TÖLG wiederholt hervorhebt, ohne daß aber an einen genetischen Zusammenhang beider Bildungen gedacht werden könnte.

Die zweite Unterart von Follikularorganen, bei welcher nur der basale Teil des Follikels als Keimlager für die Hornpapille dient, zeichnet sich vor der ersten Unterart schon bei flüchtiger Betrachtung dadurch aus, daß die gesamte Follikelwand nicht eine gleichmäßige ist, sondern in zwei Hauptteile sich gliedert, einen äußeren oberflächlichen und einen tiefen basalen Abschnitt. Diese Gliederung fällt nicht ganz zusammen mit der äußerlichen Son-

derung in einen Stielteil und Fundusteil. Der äußere oberflächliche Abschnitt des Follikels umfaßt nämlich nur eine größere oder geringere Strecke des Stielteiles, während der basale Abschnitt durch den Rest des Stielteils und den gesamten Fundusteil dargestellt wird. Auf einem Längsschnitt oder Frontalschnitt, wie sie bei MAURER (1895, Taf. VII, Fig. 10) und TÖLG (Taf. II, Fig. 10, Taf. III, Fig. 14) abgebildet sind, lassen sich die beiden in ihrem inneren Bau verschiedenen Abschnitte des Follikels leicht erkennen. Der oberflächliche oder äußere Abschnitt zeichnet sich aus durch den Besitz eines Lumen, das mehr oder weniger vollständig durch die in die Tiefe des Follikels hineinreichende Hornpapille ausgefüllt wird. Der tiefe basale Abschnitt des Follikels aber ist vollständig massiv und besteht aus Zellen epidermoidaler Herkunft, die das Keimlager für den Hornzapfen bilden. Über die Einzelheiten des Baues und der Funktion der verschiedenen Abschnitte gehen die Meinungen stellenweise auseinander. Wir betrachten am besten zuerst den oberflächlichen, dann den basalen Abschnitt und endlich den von beiden umfaßten, respektive gebildeten, Hornzapfen.

Der oberflächliche Teil erscheint von einem mehrschichtigen Plattenepithel ausgekleidet, das sich von der Epidermis her unverändert in die Tiefe des Follikels hinein einsenkt. Dabei nimmt seine Dicke allmählich ab, bis schließlich an der Grenze gegen den tiefen Teil nur noch eine einfache Lage von kubischen Basalzellen in ursprünglichem Verhalten übrig geblieben ist, während die polygonalen und abgeplatteten Zellen des Stratum malpighii durch andere Elemente ersetzt werden. SCHAEFER (1902, p. 47) beobachtete bei *Lacerta muralis*, daß an dem der Unterfläche der Schuppe zugekehrten Wandabschnitt des obersten Follikelteiles stets eine stark abgeplattete Zellenlage sich findet. Zwischen der Epidermis, die den Anfangsteil des Follikels auskleidet, und dem im Lumen enthaltenen Hornzapfen besteht nach MAURER (1895, p. 213) ein schmaler Spaltraum, der nach unten hin sich immer mehr verjüngt und schließlich verschwindet. Dies geschieht dadurch, daß die den Hornzapfen zusammensetzenden Zellen in die epidermoidale Auskleidung der Follikelröhre kontinuierlich übergehen, indem sie nach außen umbiegen. Während nach der Darstellung von MAURER nur das Rete malpighii ohne Stratum corneum in den Follikel hinein sich fortsetzt, so daß also das Stratum corneum der freien Epidermis von dem Hornzapfen durchbrochen wird, stimmen SCHAEFER (p. 48) und TÖLG (p. 21) darin überein, daß auch Bestandteile der Hornschicht noch eine Strecke weit in

den Follikel sich fortsetzen. Sie geben beide an, daß die Grenzschicht der Epidermis am Rand der Femoralpore aufhört, ebenso ein Teil des Stratum corneum compactum. Aber ein anderer Teil des letzteren setzt sich mit den übrigen Schichten der Epidermis in die Tiefe fort und bildet in der Gestalt vielfach aufgefasertes feiner Hornlamellen, die als feinmaschige zarte Schicht erscheinen, eine Verbindung zwischen der Oberfläche der epidermoidalen Auskleidung und der des Hornzapfens. TÖLG (p. 27) findet, daß die Auskleidung des oberen Follikelteiles dem gesamten Follikel von *Lacerta viridis* var. *major* sehr ähnlich ist.

Bei der Beschreibung des tiefen Abschnittes des Follikels, der, wie erwähnt, die tiefere Strecke des Stielteiles und den gesamten röhrenförmig gestalteten Fundusteil nebst dessen zahlreichen kleinen Aussackungen umfaßt, gehen wir am besten von der Wand aus nach innen. Hier finden wir zu äußerst dem Bindegewebe anliegend eine basale Zellenlage aus kleinen kubischen Elementen. Diese besitzen ein feinwabiges (SCHAEFER, p. 48) oder sehr feinkörniges dunkles Protoplasma (TÖLG, p. 21) und einen großen Kern. Stellenweise sollen diese Elemente auch durch den Druck abgeplattet sein (MAURER, p. 213, TÖLG, p. 21). Offenbar finden sich diese abgeplatteten Zellen in der Gegend der Grenze zwischen dem oberflächlichen und tiefen Abschnitt der Follikel- auskleidung respektive am oberen Ende der röhrenförmigen Follikel- abschnitte, ehe diese zu dem einheitlichen Anfangsstück des Stiel- teiles zusammen fließen. Die vorliegenden Angaben und Abbildungen lassen dies nicht genau erkennen¹⁾. Während MAURER und TÖLG keinen Zweifel darüber lassen, daß die kubischen oder abgeplatteten Basalzellen des tiefen Follikelabschnittes in die Keimzellen des Stratum malpighii oder des oberen Follikelabschnittes und weiterhin der freien Epidermis übergehen, ist SCHAEFER (p. 49) zu einer abweichenden Meinung gelangt. Diese erläutert er in folgenden,

1) Nach TÖLG (p. 24) muß angenommen werden, daß zwischen dem unteren Ende des mehrschichtigen Plattenepithels des oberflächlichen Follikelabschnittes und dem an Körnchenzellen reichen Epithel des tiefen Abschnittes, etwa dort, wo die Follikelröhren zum gemeinsamen Gang zusammenfließen, die Epithelzellen der Septen und des gemeinsamen Ganges, „wenn überhaupt noch vorhanden, sich in äußerst feine Hornfäserchen umwandeln, die schließlich überhaupt den letzten Rest des Epithels der Septen repräsentieren“. Die Figuren von MAURER, Taf. VII, Fig. 10 und TÖLG, Taf. II, Fig. 10 einerseits lassen sich nicht gut mit TÖLG, Taf. III, Fig. 14 andererseits in Einklang bringen.

nicht recht verständlichen Sätzen: „Zu der von MAURER vertretenen Auffassung, daß die periphere Zellage des Drüsenkörpers in die basale Zellage der Epidermis übergeht, . . . kann ich mich nach den von mir gemachten Untersuchungen nicht verstehen. Man sieht auf Schnitten ganz deutlich, daß nicht die periphere Schicht des Drüsenkörpers in die basale Zellage der Epidermis übergeht, sondern daß von der untersten Zellschicht der Epidermis, welche beim Übergang in die Drüsenmündung sich in die Tiefe gesenkt hat, erst die periphere Begrenzung des untersten Teils des Drüsenkörpers gebildet wird.“

Das Zentrum des tiefen Follikelabschnittes wird vollständig ausgefüllt durch zwei Arten von Zellen, die wir nach dem Vorgang von TÖLG am besten als Körnerzellen und Zwischenzellen unterscheiden. Während MAURER und TÖLG über den histologischen Charakter dieser beiden Zellarten im ganzen übereinstimmen, nimmt SCHAEFER einen abweichenden Standpunkt ein. LEYDIG hat offenbar nur die Körnerzellen beobachtet; er schildert sie (1872, p. 12) als Elemente von zarter Umgrenzung, aufgebaut aus feinkörniger Substanz, untermischt mit feinkörnigem Fett, und vergleicht sie mit den Zellen in der Tiefe der Talgdrüsen. Die Körnerzellen überwiegen an Zahl bedeutend die Zwischenzellen. Es sind große, eiförmige oder polyedrische Elemente, deren Plasmakörper eine große Zahl dicht beisammen liegender, stark lichtbrechender Körner enthält. Ein kugelig Kern, der meist mehrere Kernkörperchen einschließt, befindet sich im Zentrum der Zelle. Die Körnerchen zeichnen sich dadurch aus, daß sie bei der Färbung nach VAN GIESON in jugendlichen und vollentwickelten Körnerzellen nicht färbbar sind (MAURER). SCHAEFER beobachtete in der Regel an den großen Körnerzellen ein schaumiges, grobmaschiges Protoplasma und hebt nur gelegentlich eine grobe Körnelung der Zelle hervor, die offenbar in der Mehrzahl seiner Präparate durch Lösung der Körnersubstanz verschwunden ist, woraus sich die netzige Protoplasmastruktur erklärt (TÖLG). MAURER (p. 220) schreibt den Körnern der Körnerzellen ähnlich wie LEYDIG einen fettartigen Charakter zu. Die Zwischenzellen liegen als kleine, stark abgeplattete Elemente zwischen den großen Körnerzellen. Sie besitzen ein feinkörniges Protoplasma und einen flachen scheibenförmigen Kern (MAURER, p. 213; TÖLG, p. 22). SCHAEFER erkennt die sogenannten Zwischenzellen von MAURER und TÖLG nicht als selbständige zellige Elemente an, sondern deutet sie als oberflächliche Teile des Protoplasmas von Epidermiszellen, deren Zentrum in

eine Körnerzelle umgewandelt wurde. Diese oberflächlichen Protoplasmaschichten sollen ein Netzwerk zwischen den Körnerzellen bilden, das später verschwindet.

Ein anderer Punkt, über den die Ansichten der Forscher auseinandergehen, ist die Frage nach der Verteilung der beiden Zellarten im Zentrum des tiefen Follikelabschnittes. Körnerzellen finden sich überall in voller Ausbildung bis gegen den oberflächlichen Follikelabschnitt hin. Zwischenzellen kommen nach MAURER (p. 215) auch bereits in den tiefsten Lagen des röhrenförmigen Follikels vor. Dagegen muß aus den Schilderungen von SCHAEFER (p. 49) entnommen werden, daß er die netzartigen Maschen, die den Zwischenzellen anderer Forscher entsprechen, erst in der obersten Region des tiefen Follikelabschnittes, also gegen den Übergang zum oberflächlichen Abschnitt, gesehen hat. In demselben Sinne spricht sich TÖLG (p. 22) aus, indem er angibt, daß er im basalen Follikelabschnitt ausschließlich Körnerzellen gefunden hat. Zwischenzellen treten erst im mittleren Abschnitt des Follikels bei dem von ihm untersuchten Material auf. Weder SCHAEFER (p. 49) noch TÖLG (p. 24, 25) haben eine regelmäßige Schichtung von Körnerzellen und Zwischenzellen beobachten können. MAURER (p. 215) dagegen fand, daß zwar in den blinden Aussackungen des Follikels Körnerzellen und Zwischenzellen unregelmäßig durcheinanderliegen, in dem eigentlichen röhrenförmigen Follikelabschnitt aber mehr oder weniger regelmäßig geschichtet erscheinen. In den tiefsten Follikelteilen sind sie zwar dicht zusammengeschlossen, aber nicht gedrängt. Gegen die Oberfläche hin sieht man sie sehr dicht zusammengepreßt und jede Schicht wölbt sich gegen die Tiefe hin in leicht konvexer Krümmung vor.

Über die Herkunft der beiden Arten von Zellen aus dem Epithel des tiefen Follikelabschnittes ist kein Zweifel. In Einzelheiten aber bestehen noch Meinungsverschiedenheiten. Meist werden allmähliche Übergänge zwischen den Körnerzellen und den kubischen basalen Epithelien der tiefsten Follikelabschnitte beobachtet. Es wandeln sich also offenbar die indifferenten, fortwährend sich vermehrenden Zellen der Keimschicht unter starker Größenzunahme in die Körnerzellen des Zentrums um. SCHAEFER schreibt anscheinend dem gesamten Epithel des tiefen Follikelabschnittes die Fähigkeit zu, Körnchenzellen zu produzieren. Auch MAURER führt beide Zellarten auf dieselbe Quelle zurück, sondert sie aber insofern voneinander, als er die großen Körnerzellen mit den entsprechenden Gebilden der freien Epidermis vergleicht, die später

zur Hornschicht werden, während er die flachen Zwischenzellen den stark abgeplatteten Elementen der Grenzschicht oder Epitrichialschicht der freien Epidermis gleichsetzt. Diesen Vergleich hält TÖLG nicht für zutreffend. Ihm erscheinen beide Zellarten im Grunde für gleichartig, und ihre Unterschiede will er daraus erklären, daß Körnerzellen und Zwischenzellen von verschiedenen Strecken des kubischen Epithels gebildet werden, daß sie sich infolgedessen unter verschiedenen Druckverhältnissen ausbilden. Er hebt hervor, daß im untersten Teil des tiefen Follikelabschnittes ausschließlich Körnchenzellen vorkommen, während die Zwischenzellen erst in den oberen Partien auftreten. Dies erklärt er damit, daß alle Zellen, die aus der Keimschicht der Epidermis des tiefen Follikelabschnittes hervorgehen und nach dem Zentrum zu rücken, die Neigung besitzen, unter starker Größenzunahme und Auftreten von Körnchen sich in Körnchenzellen umzuwandeln. Diese Neigung erfährt in den tiefsten Teilen des Follikels, wo alle vorhandenen Zellen weich sind, keinerlei Hemmnis. Indem aber die Körnerzellen nach oben rücken, wird ihre äußere Umhüllung fest durch Verhornung. Dadurch wird den Zellen, welche im mittleren Follikelteil neu gebildet werden, die Möglichkeit genommen, sich frei zu entfalten und sich zu typischen Körnerzellen auszubilden. Es wären also rein mechanische Momente, die den Anlaß dazu geben, daß im mittleren Follikelabschnitt die aus den plasmatischen Lagen des Epithels neugebildeten und sich loslösenden Zellen nicht mehr in ihrem ursprünglichen Verband miteinander bleiben, sondern getrennt zwischen die aus den basalen Teilen des Organes empordringenden Zellen hineinziehen, wobei sie sich in die Länge strecken und wegen Raum mangels keine Körnchen bilden können. Diese Zellen sollen die Zwischenzellen darstellen (TÖLG, Taf. III, Fig. 19). Zur Begründung dieser Ansicht weist TÖLG (p. 23) auf einige Beobachtungen hin. Er hat häufig gesehen, daß einzelne nur unbedeutend vergrößerte Zwischenzellen ebenfalls Körnchen einschließen können. Bei *Acanthodaetylus pardalis* aber, wo die Verhornung im allgemeinen weniger tiefgreifend ist, wandeln sich beinahe sämtliche Zwischenzellen in Körnchenzellen um.

Wir verfolgen nunmehr die weiteren Schicksale der beiden Zellarten im Vorrücken nach oben gegen den Porus der Schuppe. Die Körnerzellen verhornen in der Peripherie und platten sich etwas ab. Endlich vereinigt sich ihr Inhalt an Körnchen und Kern zu einer einheitlichen Masse, die sich bei VAN GIESON-Färbung gleichmäßig rot färbt (MAURER, p. 214; TÖLG, p. 22). Auch die Zwischen-

zellen werden immer stärker abgeplattet, färben sich dunkel, zeigen eine Zeitlang noch den ebenfalls stark abgeplatteten Kern und wandeln sich endlich in dünne Schüppchen um (MAURER, p. 214, 215; TÖLG, p. 22), so daß sie schließlich eine Art Netzwerk zwischen den Körnerzellen bilden, wobei auch ihr Kern sich verliert. TÖLG (p. 21) findet, daß die Umwandlung, die die Zwischenzellen erfahren, eher einem Verfall als einer Verhornung gleicht. Während der Brunstzeit will SCHAEFER (p. 54) an Femoralorganen von *Lacerta agilis* und *Lacerta muralis* beobachtet haben, daß die Bildung grobkörniger Zellen eine ganz besonders intensive ist. Zu dieser Zeit sollen feinkörnige Basalzellen im Fundusabschnitt des Follikels überhaupt gänzlich fehlen und die in besonders reicher Zahl produzierten Körnerzellen gar nicht oder nur unvollkommen einer Verhornung unterliegen. Aber auch zu anderen Jahreszeiten hat SCHAEFER bei verschiedenen Eidechsen Beobachtungen gemacht, die von denen anderer Forscher nicht unerheblich abweichen. Nach seinen Schilderungen soll bei *Lacerta muralis*, (p. 48, 49) in den Körnerzellen nach dem Verlust des Kernes das von ihm besonders hervorgehobene protoplasmatische Maschenwerk des Zelleibes in unregelmäßige netzförmige Linien zerfallen und die Zellen schließlich zu Schollen werden. Noch etwas anders wird das Schicksal der Körnerzellen bei *Sceloporus acanthinus* ♂ beschrieben (p. 53). Danach erscheint deren Begrenzung gegen die Basis des Hornzapfens hin „undeutlich und verschwommen, und sie zerfallen in eine gleichmäßige feinkörnige Detritusmasse, in der man nur hin und wieder schollenähnliche Elemente und netzförmige Linien unterscheiden kann“.

Die an der Oberfläche des Femoralorganes hervortretende Hornpapille ist aus einer Anzahl zylindrischer Stäbe zusammengesetzt, die den einzelnen röhrenförmigen Abschnitten des Follikels entsprechen und büschelförmig zu einem mehr oder weniger einheitlichen Gebilde zusammentreten. Jeder Stab geht aus dem basalen Teil eines Follikels hervor und füllt den oberen Abschnitt einer Follikelröhre mehr oder weniger vollständig aus. Die Gesamtheit der Stäbe von dem mittleren Abschnitt der Follikelröhren bis zur Spitze der Hornpapille ist aus einzelnen Bestandteilen aufgebaut, deren ursprünglich zellige Natur bereits LEYDIG (1872) erkannte. Diese Elemente sind nach der Ansicht der meisten Forscher völlig verhornt. Sie erscheinen stark lichtbrechend, kernlos und färben sich nach VAN GIESON intensiv gelb wie das Stratum corneum der Epidermis (MAURER, p. 214). Nach Größe

und Form sind unter ihnen zwei verschiedene Bestandteile zu unterscheiden, nämlich erstens größere Hornschuppen, die aus eiförmigen Körnerzellen hervorgegangen sind, an Zahl bedeutend die anderen Elemente überwiegen und mit ihrer Längsachse senkrecht zur Längsachse des Zylinders stehen. Diese Zellprodukte sollen nach LEYDIG (p. 14) etwas Fett enthalten. Zwischen ihnen liegen als zweiter Bestandteil äußerst feine Schüppchen, die aus Zwischenzellen entstanden sind. TÖLG (p. 23, 24) schildert ihre unregelmäßige Verteilung zwischen den größeren Elementen, während sie nach MAURER (p. 214) eigentlich schichtweise gelagert sind. Er gibt aber zu, daß beide Gebilde oft gegeneinander verschoben sind, so daß streng durchgreifende horizontale Lagen nicht mehr bestehen. An der Oberfläche des Hornzapfens treten die feineren Schüppchen frei hervor, aber ohne hier eine regelmäßige Lage zu bilden. Nach den Beobachtungen von SCHAEFER (p. 49, 53, 54, 58) sollen nur zeitweise und partiell strukturlose Schollen, die völlig verhornte Zellen darstellen, den sogenannten Hornzapfen aufbauen. An manchen Teilen des Hornzapfens aber und namentlich zur Brunstzeit sei die Verhornung nur unvollständig oder bleibe vollständig aus, so daß (*Sceloporus acanthinus* ♂) ein talgartiges Sekret aus strukturlosen körnigen Massen erscheint, in dem verhornte Elemente gänzlich fehlen.

Die äußere Umhüllung des Follikels bildet ein lockeres faseriges Bindegewebe. In diesem kommen nach der Ansicht der meisten Untersucher keine Muskeln vor und auch keine besonderen Nerven. Dagegen ist es reichlich durchsetzt von dichtmaschig verbundenen Blutgefäßen, besonders zur Paarungszeit. Eine ganz dünne Bindegewebsschicht nur trennt den tiefsten blinden Teil des Follikels von dem großen Lymphraum, der an der Grenze gegen die Muskulatur gelegen ist (LEYDIG, p. 12; MAURER, p. 219; TÖLG, p. 14). BATELLI (1880, p. 359) ist der einzige Forscher, der beobachtet hat, daß im Stratum subcutaneum eigentümliche Fasern vorkommen, die ihn an glatte Muskelfasern erinnern und von deren Kontraktion er annimmt, daß sie imstande sein würde, den Inhalt des Follikels auszupressen.

Auch über die Entwicklung der Femoralorgane liegen eine Anzahl von Beobachtungen vor. Sie finden sich in den Abhandlungen von MAURER (p. 216ff., Taf. VII, Figg. 7, 8, 9) und SCHAEFER (p. 55—58). Ersterer untersuchte *Lacerta agilis*, letzterer *Lacerta muralis*. Das jüngste Stadium schildert MAURER bei einem Embryo von 3 cm Länge. Hier erscheint die erste Anlage

des Femoralorganes als eine geringe Zellvermehrung der Epidermis besonders in den mittleren Lagen. Diese tritt zurück gegenüber einer Wucherung der Bindegewebszellen, respektive Infiltration des subepidermoidalen Gewebes mit kleinen Rundzellen. Hieran schließt sich wahrscheinlich das von SCHAEFER als jüngstes beobachtete Stadium bei einem Embryo, der von der Schnauzenspitze bis zur Kloake 1,5 em, in seiner Gesamtlänge 3,8 em mißt. Hier soll die Epidermisverdickung vorwiegend aus radiär angeordneten zylindrischen Zellen bestehen, während MAURER eine Knospenform in der Anordnung der basalen Zellen nicht entdecken konnte. Entsprechend der Epidermisverdickung beobachtete SCHAEFER eine kleine dellenförmige Einsenkung der Oberfläche. Unterhalb der epidermoidalen Anlage ist eine lokale Vermehrung und Anhäufung von Bindegewebszellen aufgetreten, die, wie die Untersuchung älterer Stadien lehrt, später wieder verschwindet. Über die weiteren Entwicklungsvorgänge gibt namentlich MAURER nähere Auskunft. Er zeigt, wie ein drehrunder Epidermiszapfen in das Bindegewebe hineinwächst und wie allmählich aus dessen Differenzierung das Femoralorgan mit allen seinen wesentlichen Bestandteilen bereits bei ganz jungen Tieren zur Ausbildung gelangt¹⁾.

Endlich stellen wir die Ansichten zusammen, zu welchen die verschiedenen Forscher über die morphologische und physiologische Bedeutung der Femoral- respektive Follikularorgane gelangt sind. Unter den älteren Autoren galten sie fast ausnahmslos als drüsige Organe, über deren Charakter im allgemeinen keine näheren Angaben vorliegen. Die Auffassung, daß es sich um drüsige Gebilde handelt, hat sich bis in neuere und neueste Zeit erhalten. Bei VOGT und YUNG (1889, p. 629, 639, Fig. 272, p. 654) ebenso wie bei v. HAYEK (1893) finden wir noch die ganz alte Ansicht vertreten, daß die Femoralorgane Schleimdrüsen sind, respektive den Hautdrüsen der Amphibien analoge Bildungen. Schon MEISSNER (1832) verglich die Femoralorgane mit Talgdrüsen, und auch SCHAEFER (1902, p. 60) äußert sich noch dahin, daß es talgdrüsenähnliche Gebilde sind, ohne diese Ansicht recht eigentlich zu begründen. Zu diesen beiden Forschern

1) Leider bemerke ich erst beim Abschluß der Korrektur, daß in der Übersicht über den Bau der Femoralorgane die Abhandlungen von COHN (Zool. Anz., Bd. XXVII, 1904) und von FÉLIZET (Journ. anat. et phys., T. XLVII, 1911) nicht berücksichtigt sind. Ersterer schildert *Cnemidophorus truncatus*, letzterer *Lacerta muralis*. Beide Autoren sehen in den Schenkelzonen sekretische Organe. FÉLIZET betont wiederholt ihre Ähnlichkeit mit Talgdrüsen.

gesellt sich in gewissem Sinne LEYDIG, dessen Anschauungen über diesen Punkt aber etwas dehnbar erscheinen. Er sagt (1872, p. 14), daß die Schenkelorgane Talgdrüsen darstellen, deren Sekret zellig und bis zu einem gewissen Grade verhornt sei. Er erklärt sie für ein abgeändertes Stück Oberhaut, dessen Sekret eine Übergangsform zwischen gewöhnlichen Epidermiswucherungen und Haaren sei. Weiterhin nimmt er (1892, p. 217, 1893, p. 374) nähere verwandtschaftliche Beziehungen der Femoralorgane zu Perlorganen der Fische an. Alle übrigen Autoren von OTTH (1833) bis zu TÖLG (1905) sprechen sich mehr oder weniger deutlich gegen eine drüsige Natur der Femoralorgane aus. MAURER (1895, p. 212, 215, 216, 237, 332) betont vor allen Dingen, daß die Femoralorgane von Hautdrüsen der Amphibien nicht ableitbar sind, trotz der Übereinstimmung in den ersten Anlagen beider Bildungen. Große Bedeutung mißt er dabei dem Fehlen glatter Muskelzellen in der Wand der Femoralorgane bei. Auch eine Beziehung zu Hautsinnesorganen ist nicht nachweisbar und eine Ableitung von Perlorganen der Knochenfische läßt sich nicht begründen. Vielmehr erklärt sie MAURER als Punkte der Oberhaut mit sehr intensiver Zellenvermehrung und Verhornung. In ihrem feineren Bau legt er besonderen Wert auf die Schichtenbildung von kleinen Zwischenzellen und großen Körnerzellen und gründet darauf einen näheren Vergleich mit der regelmäßig sich häutenden freien Epidermis. Was die Funktion der Femoralorgane betrifft, so nimmt MAURER an, daß sie wohl eine Rolle im Geschlechtsleben spielen, und zwar vielleicht als Duftorgan. Er hält es also für möglich, daß diese Gebilde, wenn sie auch nicht morphologisch als Drüsen anzusehen sind, doch physiologisch als solche wirken, indem sie talgartige Massen absondern. Er führt aus, daß die Hornzellen des Zapfens so locker aneinander gefügt sind, daß flüssige Stoffe, die dem Lymphraum entnommen wurden, zwischen ihnen durchsickern können. Diese sollen an der Oberfläche verdunsten und möglicherweise Riechstoffe enthalten. TÖLG sieht ausschließlich die Verhornung als die wesentliche Leistung der Femoralorgane an. Er betrachtet sie als scharf begrenzte Teile der Oberhaut „die sich von dieser nur dadurch unterscheiden, daß sich hier der Verhornungsprozeß mit einer besonderen Intensität, aber nicht periodisch wie in der Haut, abspielt, sondern einen mehr regelmäßigen stetigen Verlauf nimmt“ (p. 26, 33). Die Beziehungen des Follikels zu einem großen Lymphraum erscheinen TÖLG ohne Bedeutung, da sie in manchen Fällen auch

fehlen können und da derartige Lymphräume subkutan überhaupt in weiter Verbreitung vorkommen. Angaben über die Funktion der Femoralorgane finden wir bei TÖLG nicht. OTTH (1833) war offenbar der erste, der den Gedanken aussprach, daß die Femoralorgane zum Anklammern des Männchens an der glatten Haut des Weibchens bei dem Akt der Kopulation dienen könnten. Diese Ansicht halten auch andere Autoren für wohl möglich (GEGENBAUR 1898, p. 116, WIEDERSHEIM 1902, p. 90; BÜTSCHLI 1910, p. 143).

Über die phylogenetische Ableitung der Follikularorgane liegen nur wenige Äußerungen vor. GEGENBAUR und WIEDERSHEIM halten es für möglich, daß die Schenkelorgane aus ursprünglichen Drüsen hervorgegangen sind. MAURER (p. 238) und TÖLG (p. 25) begründen ausführlicher die Schwierigkeit der phylogenetischen Ableitung dieser Organe. Beide sind offenbar der Ansicht, daß sie aus andersartigen Organen hervorgegangen sind. MAURER meint, ihr ursprünglicher Bau sei durch einen Funktionswechsel so sehr verdeckt, daß man kein sicheres Urteil abgeben könne, und auch TÖLG hält sie für kein primäres, sondern ein stark verändertes Gebilde. Er hebt hervor, daß es eine allgemeine Erscheinung an der Haut der Wirbeltiere sei, „daß der Verhornungsprozeß einsetzt, wenn irgend ein Organ der Epidermis seine primäre Bedeutung für den Organismus verliert und funktionslos wird“.

Meist nur kurze und anscheinend nicht auf eigenen Untersuchungen beruhende Angaben über die Femoralorgane und ihre Bedeutung enthalten die übrigen, hier nicht einzeln aufgeführten Lehrbücher der Zoologie und vergleichenden Anatomie.

Nachdem wir durch die obenstehende Zusammenfassung unserer bisherigen Kenntnisse von den drüsenartigen Epidermoidalorganen der Lacertilier eine breite Basis für die Vergleichung gewonnen haben, gehen wir zu der Beschreibung meiner eigenen Befunde bei *Diemyctylus* (*Triton*, *Molge*) *viridescens* über. Als Untersuchungsmaterial dienten acht bereits konservierte Exemplare, deren Länge zwischen 70—100 mm schwankt. Unter diesen acht Tieren befanden sich jedenfalls drei Männchen. Zwei der letzteren zeigten an den hinteren Gliedmaßen einen Befund, der einigermaßen der von COPE gegebenen, oben bereits erwähnten Beschreibung entspricht. Diese beiden Tiere waren offenbar in der Brunstzeit getötet, wie der breite Hautsaum ihres Schwanzes andeutet. Bei dem dritten Männchen war der Hautsaum am Schwanz sehr viel geringer und an den hinteren Gliedmaßen nichts Bemerkenswertes zu entdecken. Dasselbe galt für die

fünf anderen Tiere. Von jedem der drei Männchen wurden Hautstücke zu näherer mikroskopischer Untersuchung verwandt, nachdem der makroskopische Befund genau beachtet war. Die eine hintere Gliedmaße des einen brünstigen Männchens, das neben einer Gesamtlänge von 80 mm eine Länge von der Schnauzenspitze bis zur Kloake von 36 mm besitzt, wurde bereits früher für meine Untersuchungen über den Aufbau der Skeletteile verwandt und gab den Anlaß zu der vorliegenden Abhandlung. Angaben über die Fixierung fehlen. Wahrscheinlich erfolgte sie mit Formalin oder Alkohol, ebenso wie bei dem zweiten brünstigen Tier. Die in Boraxkarmin durchgefärbte Gliedmaße wurde in Paraffin eingebettet und z. T. in Längs-, z. T. in Querschnitte zerlegt, bei einer Schnittdicke von 25 μ . Von dem zweiten brünstigen Tier, das etwa dieselbe Größe hatte wie das erste, und ebenso von dem nichtbrünstigen Männchen, dessen Gesamtlänge 90 mm beträgt bei einer Länge von 42 mm zwischen der Schnauzenspitze und Kloake, wurde je ein Hautstück entnommen, das die ganze Ventralfläche des Oberschenkels umfaßt, in Paraffin eingebettet, in eine Längsschnittserie von 15 μ Dicke zerlegt und dann mit Hämalaun nach P. MAYER und Eosin gefärbt. Das nichtbrünstige Tier war in Chromessigsäure fixiert.

Betrachten wir zuerst das makroskopische Verhalten, so finden wir an der Ventralfläche des Oberschenkels, mehr nach dessen hinteren Rand zu, beim nichtbrünstigen Tier eine Anzahl kleiner niedriger, quer zur Längsachse des Oberschenkels stehender Falten, die für uns nur durch den Vergleich mit dem brünstigen Tier Bedeutung gewinnen. Ohne diesen Umstand wären sie wohl kaum beachtet worden, da sie sich weder durch ihren Umfang noch durch ihre Färbung besonders hervorheben. Ähnliche Falten fanden sich noch bei zwei anderen Exemplaren, fehlten also nur bei drei Individuen, wahrscheinlich Weibchen. Daraus muß schon entnommen werden, daß es sich nicht um nebensächliche, durch die Konservierung und Härtung bedingte Verschiebungen des Integumentes handelt. Am Unterschenkel und Fuß waren keine durch Färbung oder Verdickung ausgezeichnete Stellen aufzufinden. Den Befund bei dem brünstigen Tiere veranschaulicht Textfig. 1. Wir sehen hier an der Unterfläche des Oberschenkels nahe dem hinteren Rand eine dichtzusammengedrückte Reihe von etwa 7—9 querstehenden, ansehnlichen Hautfalten, die sich vor dem umgebenden Integument auch noch durch ihre schwarzbraune Färbung auszeichnen. Unser Befund weicht aber insofern von

der Beschreibung COPES ab, als wir nicht bloß in den Tälern zwischen zwei Falten eine schwarzbraune, chitin- oder hornartige Masse vorfinden, sondern den Eindruck gewinnen, als ob eine solche Masse die gesamten Falten bis in die Täler hinein überzieht. Die Täler sind viel zu schmal, um eine Hornplatte aufnehmen zu können. An der Innenseite des Unterschenkels, ebenfalls mehr nach dem hinteren Rand zu, bemerken wir eine Anzahl unregelmäßiger schwarzbrauner, etwas erhabener Flecke, von wechselnder Größe, die sich auf beiden Seiten ganz verschieden verhalten. Ähnliche Flecke dehnen sich bis nach der Sohlfläche des Fußes aus. Endlich finden wir auch die Enden sämtlicher fünf Zehen

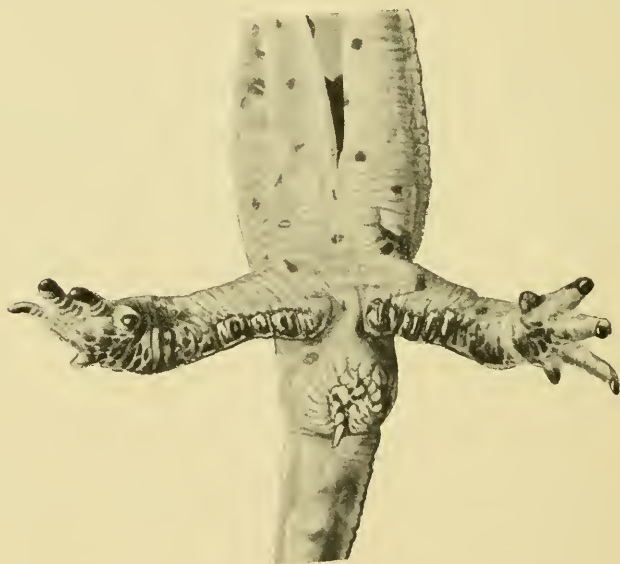


Fig. 1. Ventralfläche des hinteren Rumpfes von *Diemyctylus viridescens*.
Vergr. 2,7/1.

auf der Plantarseite leicht verdickt und mit einem braunschwarzen, hart erscheinenden Überzug versehen. Auch hierin weichen unsere Beobachtungen von der Darstellung COPES ab.

Die Beschreibung des mikroskopischen Verhaltens beginnen wir am besten mit dem nichtbrünstigen Tier, das die einfacheren Verhältnisse darbietet. Ein Längsschnitt durch die ganze Faltenreihe an der Ventralfläche des Oberschenkels ist auf Fig. 2 dargestellt. Wir sehen hier die Falten sämtlich in Querschnitten getroffen. Oberhalb der Muskulatur liegt eine dünne Lage von lockerem Bindegewebe, die Lederhaut darstellend. Diese Bindegewebsschicht erhebt sich zu einer ganzen Anzahl leistenförmiger

Vorsprünge, die ziemlich dicht nebeneinander gelegen sind und mit breiter Basis von der Lederhaut ausgehen. Ihre obere Kante ist stellenweise etwas verjüngt, stellenweise aber auch verbreitert. Gelegentlich sind benachbarte Erhebungen dieser Art mit ihren Basen verbunden. Diese Erhebungen der Lederhaut bilden die Grundlage für die erwähnten Falten. Sie werden alle überzogen von einer dünnen Epidermis, die sich auf der Höhe der Falten, wie in den Tälern zwischen ihnen, etwa gleichartig verhält. Die Größe der Faltenquerschnitte ist sehr verschieden; als Mittel aus einer Reihe von Messungen können wir eine Höhe von 380μ neben einer basalen Breite von 310μ annehmen. Das lockere Bindegewebe der Lederhaut ist reich an Kernen, aus feinen Fasern aufgebaut und nicht in einzelne Schichten gesondert. Es enthält Blutgefäße und Nerven und nahe seiner Oberfläche an der Grenze gegen die Epidermis hin vereinzelte, wenig verästelte Chromatophoren. Die Epidermis erscheint an reinen Querschnitten sowohl nach unten gegen die Lederhaut wie nach oben gegen die Oberfläche glatt begrenzt. Sie besteht im Bereich der Falten aus etwa 3—5 Lagen von Zellen. Es scheint, daß sie dort, wo die Falten gut entwickelt sind, etwas Weniges dicker ist als in der Umgebung. Die Differenz beträgt höchstens 1—2 Schichten von Zellen. Auf der Oberfläche der Lederhaut ruht als unterste Schicht der Epidermis eine Reihe kubisch-zylindrischer Basalzellen mit ovalen



Fig. 2. Längsschnitt durch die Schenkelfalten eines nicht brünstigen Tieres. Vergr. 59/1.

Kernen, deren Längsachse senkrecht auf der Unterlage steht. Darüber folgen 1—2 Reihen von rundlichen oder polygonalen

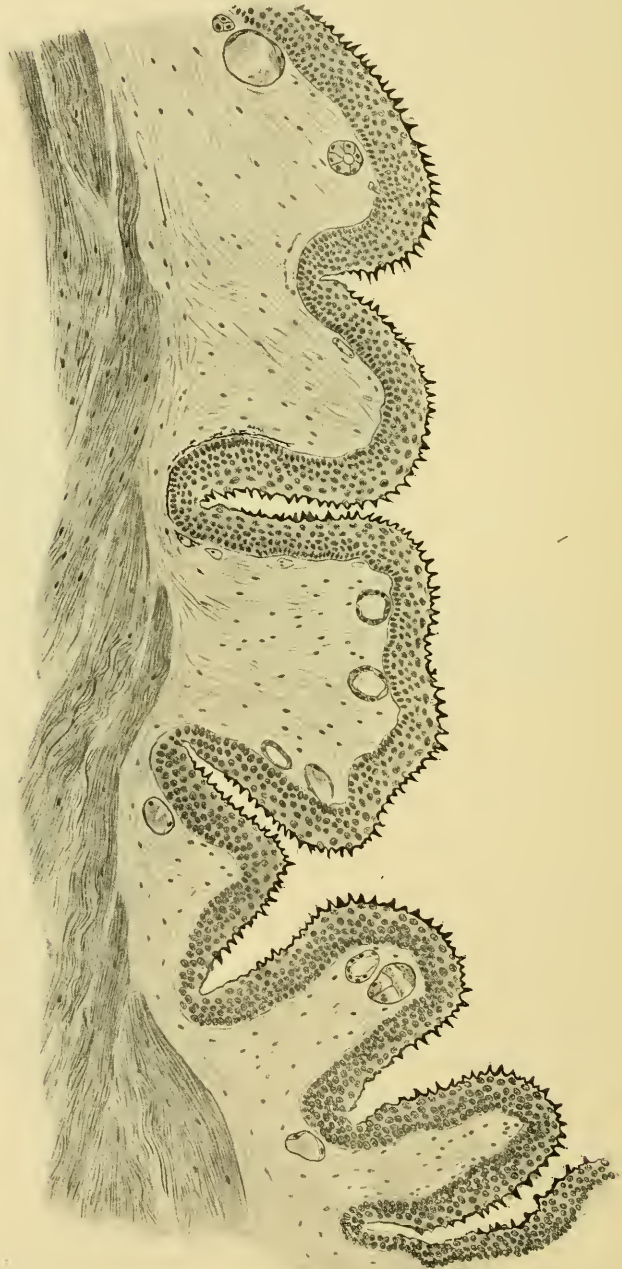


Fig. 4. Längsschnitt durch die Schenkelfalten eines brünstigen Tieres. Vergr. 50/1.

Zellen mit runden Kernen und weiter eine Schicht von abgeplatteten Zellen, deren ovale Kerne parallel zur Oberfläche der Epidermis stehen. Den äußeren Abschluß bilden mehr oder weniger vollständig verhornte Plättchen, ganz flache Zellen, die entweder vollständig in Hornsubstanz umgewandelt sind, so daß sie nur als helle stark lichtbrechende gelbliche Streifen erscheinen, oder auch gelegentlich noch einen flachen, schmalen, stäbchenförmigen, ganz dunkelgefärbten Kern einschließen. Bisweilen sind die verhornten, oberflächlichen Elemente nicht vollständig abgeflacht, sondern ragen als kleine Höckerchen auf der Oberfläche der Epidermis vor (Fig. 3).



Fig. 3.

Nicht selten bemerkt man in den verschiedenen Höhen der Oberhaut helle Bläschen, die stellenweise den Umfang einer Zelle besitzen, meist aber als Einlagerungen eines Kernes erscheinen, dessen chromatische Bestandteile wie zu einem Halbmond zusammengepreßt dem Bläschen angelagert sind. Hier und da zieht der Ausführungsgang einer Drüse durch die Epidermis hindurch. Er ist nur selten völlig zu übersehen wegen seines geringen Durch-

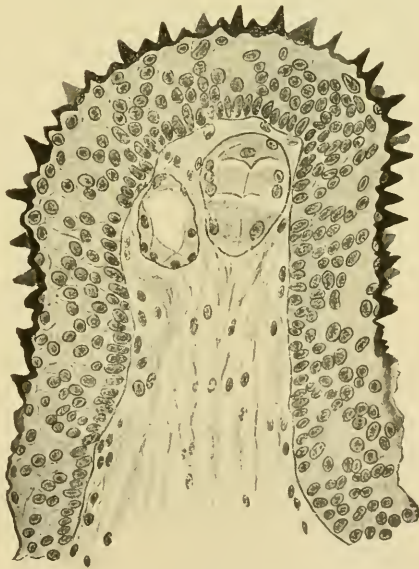


Fig. 5. Vergr. 136/1.

messers und seiner geringen Selbständigkeit. Die zugehörigen Drüsenkörper liegen in den oberflächlichen Teilen der Lederhaut. Sie sind meist deutlich zu unterscheiden als Schleimdrüsen mit

mehr oder weniger weiter Lichtung und einem teils niedrigen, teils ziemlich hohen körnigen Epithel und scharfen Zellgrenzen, und außerdem Körnerdrüsen ohne deutliche Lichtung, ausgezeichnet durch den Besitz einiger weniger sehr großer Zellen mit umfangreichem Kern und ausgeprägter Granulierung des Zelleibes neben vereinzelt ganz kleinen Elementen. Alle diese Drüsen sind nur gering an Umfang; bald sind die einen bald die anderen zahlreicher. Der Drüsenreichtum wechselt in den einzelnen Schnitten in geringen Grenzen. Im ganzen scheinen die Körnerdrüsen etwas größeren Umfang zu besitzen als die Schleimdrüsen.

Ziehen wir nun zum Vergleich einen Längsschnitt durch die Faltenreihe der Oberschenkelhaut bei einem brünstigen Männchen heran, wie ihn Fig. 4 darstellt, so finden wir, daß die Falten sowohl nach Höhe wie nach Breite ganz beträchtlich zugenommen haben. Als Mittel berechnete ich eine basale Breite von 500μ neben einer Gesamthöhe von 630μ . Ihre Zahl ist offenbar dieselbe geblieben. Ebenso hat sich die Form nicht wesentlich geändert. Die Querschnitte durch die Falten zeigen ziemlich plumpe Wülste, die nach der freien Oberfläche hin abgerundet enden. Die Vergrößerung der Falten wird teilweise durch Zunahme der bindegewebigen Grundlage, teilweise durch Verdickung der Epidermis hervorgerufen. Am ansehnlichsten erscheint die Zunahme der bindegewebigen Grundlage, wobei sich aber der Charakter des Gewebes nicht verändert. Es bleibt ein lockeres, ziemlich feinfaseriges, zellreiches, von Blutgefäßen und Nerven durchzogenes Bindegewebe, an welchem eine Schichtung oder Gliederung in mehrere Lagen nicht sichtbar wird. Die Epidermis hat sich insofern verändert, als ihre Dicke, namentlich auf der Höhe der Falten, um 2—3 Zellagen mindestens zugenommen hat (Fig. 5). Sie besteht also jetzt aus 7—8, gelegentlich auch mehr Schichten von Zellen. Geringer ist die Epidermisverdickung in den Tälern zwischen den Falten. Die Verdickung kommt vor allen Dingen den polygonalen Zellen zugute. Außerdem aber haben die obersten Zellagen ihre Form verändert. Wir finden als Begrenzung der Oberfläche nicht mehr platte Hornschuppen von hellem, stark lichtbrechendem Aussehen, sondern fast über die ganze Ausdehnung der Falten, mit alleiniger Ausnahme der tiefsten Abschnitte der Täler, stark vorragende Kegel oder gelegentlich hakenförmige Hornzacken. Über deren Bau und Charakter geben die Fig. 6 und 7 Aufschluß. Sie lassen keinen Zweifel darüber, daß jede Hornzacke einer Zelle entspricht, welche an ihrer gesamten Oberfläche eine Ver-

änderung erfahren hat, die nach dem Verhalten der Farbe und nach der Festigkeit wohl als Verhornung zu deuten ist. Mikrochemische Reaktionen und besondere Färbeversuche wurden nicht vorgenommen. Die Umwandlung in Hornsubstanz scheint meist nur die Oberfläche zu betreffen. In vielen derartigen Zellen ist der etwas geschrumpfte und leicht abgeplattete Kern noch deutlich zu erkennen. Am ansehnlichsten ist die Verhornung an dem Teil der Zelle, der nach der freien Oberfläche zu gewandt ist. Hier ist die Hornmasse sehr dunkel gefärbt, so daß das ganze Gebilde einen schwarzbraunen Ton erhält. Viel unbedeutender ist offenbar die Verhornung an der Basis der in eine kegelförmige Spitze ausgezogenen Zelle. Diese Basis ist etwas dellenförmig vertieft, so daß die darunter gelegene Zellschicht, die ebenfalls aus kegelförmigen, etwas abgestumpften Elementen besteht, mit ihren Spitzen in die Delle der oberflächlichen Hornzelle hineinragt. Ein solches Verhalten ist namentlich an



Fig. 6 und 7. Vergr. 405/1.

solchen Stellen deutlich, wo wie in Fig. 7 die verhornte Lage sich von dem übrigen Teil der Epidermis getrennt hat. Auf Fig. 6 rechts ist außerdem zu erkennen, wie in der Tiefe des Tales zwischen zwei Falten die mit starken Hornzacken versehene Epidermis in einen mehr glatten Abschnitt übergeht. Das Verhalten des letzteren erinnert stark an die Epidermisoberfläche beim nichtbrünstigen Tier. Den äußeren Abschluß des plasmatischen Epidermisteilcs bilden hier stark abgeplattete Zellen, die noch deutlich einen Kern erkennen lassen.

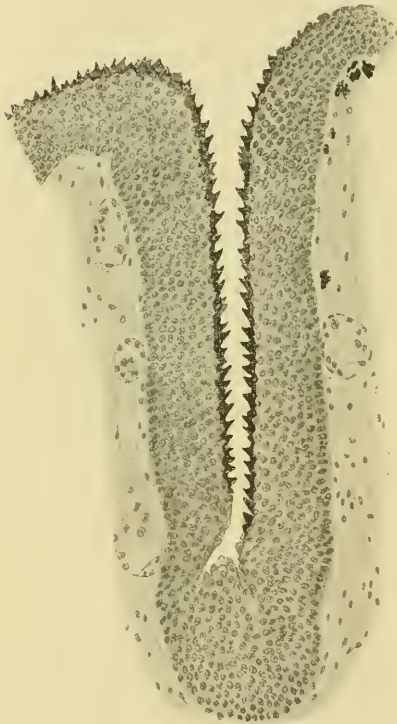


Fig. 8. Vergr. 80/1.

Streckenweise sind die Zellen vollständig flach und nach außen geradlinig begrenzt. Gegen die Hornzacken hin werden sie allmählich höher, mehr oder weniger deutlich kegelförmig und an ihrer Oberfläche ganz schwach verhornt, was sich durch eine helle gelbliche Färbung kundgibt. Gelegentlich kommt es vor, daß die Hornzacken bis in die tiefsten Teile der Täler zwischen zwei Falten sich ausdehnen, so daß deren beiderseitige Hornüberzüge kontinuierlich ineinander übergehen. Auch nach dem mikroskopischen Befund läßt sich die von COPE gegebene Beschreibung nicht mehr als richtig ansehen.

Auf den Längsschnitten durch den Oberschenkel des anderen brünstigen Männchens liegen stellenweise schräge Schnitte durch die Reihe der Falten vor. Damit mag es zusammenhängen, daß die Falten hier ganz besonders hoch erscheinen. Die Befunde bezüglich des bindegewebigen und epidermoidalen Anteiles der Falten sind genau dieselben wie eben geschildert. Ich gebe nur in Fig. 8 eine Abbildung eines solchen Schrägschnittes, weil man hier ganz besonders gut sehen kann, daß offenbar die Hornzacken nicht

...

gleichmäßige Kegel darstellen, sondern eine ganz bestimmte Richtung stellenweise erkennen lassen. Man bemerkt hier, daß die kegelförmigen Hornzacken fast alle so geformt sind, daß die Spitzen der Zacken nach der Öffnung eines Tales zwischen zwei Falten hin schauen. Besondere Bemerkung verdient die Tatsache, daß die Drüsen an der Vergrößerung der Falten auch nicht den geringsten Anteil haben. Die Schnitte auf Fig. 2 und 3 zeigen deutlich zwei Drüsenarten, ebenso wie Fig. 4 und 5, nämlich Schleimdrüsen und Körnerdrüsen. Diese verhalten sich beim brünstigen Tier genau ebenso wie beim nichtbrünstigen. Nach den



Fig. 9. Querschnitt durch den Unterschenkel. Vergr. $31,75/1$.

abgebildeten Schnitten könnte man sogar glauben, daß sie beim brünstigen Tier eher spärlicher vorhanden seien als außerhalb der Brunstzeit. In anderen Schnitten aber finden sie sich auch wieder reichlicher. Es scheint, daß beide Arten ungefähr in gleicher Anzahl vertreten sind. Ihre Ausführungsgänge sind auch hier nur ganz schmal und selten deutlich zu übersehen, soweit sie innerhalb der Epidermis verlaufen.

Über das Verhalten des Integumentes am Unterschenkel gibt am besten Fig. 9 Auskunft. Wir sehen hier dicht nebeneinander an der Innenfläche des Unterschenkels fünf Verdickungen des Integumentes, die aber hier nicht von dem bindegewebigen Bestandteil, sondern fast ausschließlich von der Epidermis geliefert werden. Die Epidermis scheint auf etwa das Doppelte der übrigen Epidermis verdickt zu sein. Dadurch entstehen leichte Vorwölbungen, die nach den beiden Seiten hin allmählich auslaufen. Auf der Kuppe der Vorwölbungen ist mehr oder weniger deutlich eine Umwandlung der obersten Zellen in schwarzbraune Zacken genau wie am Oberschenkel zu bemerken. Durchmustert man die ganze Serie, so zeigt sich, daß diese Vorwölbungen des Querschnittes eine leistenartige Ausdehnung über geringere oder größere Strecken des Unterschenkels darstellen. Während die eine leistenartige Vorwölbung verschwindet, tritt eine neue auf. Nicht die gesamte Oberfläche der Vorwölbung ist von Hornzacken bedeckt, sondern nur deren am stärksten ausgeprägter mittlerer Abschnitt. Dies stimmt sehr wohl zu den makroskopischen Befunden. Ähnliches finden wir auf den Schnitten durch die Fußsohlenhaut. Auch hier zeigen sich Verdickungen, die lediglich der Epidermis angehören, welche eine höhere Zahl von Zellagen besitzt als die unveränderte Nachbarschaft. Die oberste Zellschicht ist stets mehr oder weniger ausgeprägt in kegelförmig erhobene, schwarzbraun gefärbte Hornzacken umgewandelt. Ganz genau dasselbe gilt auch für die Enden sämtlicher Zehen.

Versuchen wir in wenig Worten die wesentlichen Veränderungen zusammenzufassen, welche das Integument an der hinteren Gliedmaße und zwar an deren Innenseite beim brünstigen Männchen von *Triton viridescens* erfährt, so können wir sagen, daß das gesamte Integument sich verdickt. Am Oberschenkel ist die Zunahme des Bindegewebes der Lederhaut so erheblich, daß sich hier Falten bilden, die beim ♀ fehlen, beim ♂ in geringerem Umfang auch außerhalb der Brunstzeit sich erhalten. Daneben verdickt sich an bestimmten Stellen der ganzen Hintergliedmasse die Epidermis. Hand in Hand damit geht eine stärkere Verhornung der obersten Schicht der Epidermis, wobei die Zellen kegelförmige Vorrangungen bilden, die in eine scharfe Spitze auslaufen. Die Verhornung ist verbunden mit einer stark hervortretenden schwarzbraunen Färbung. Der Kern der Zelle bleibt offenbar vollständig erhalten. Die Hautdrüsen sind an den Veränderungen der Brunstzeit in keiner Weise beteiligt. Daß die

Haut bei verschiedenen Amphibien zur Brunstzeit anschwillt und gleichzeitig auch Veränderungen der Epidermis auftreten, ist längst bekannt. (Vgl. LEYDIG 1892, wo sich weitere Angaben finden.) Die hier mitgeteilten Beobachtungen stellen somit nur einen speziellen Fall aus einem bekannten Symptomenkomplex dar, der aber durch die Vergleichung mit ähnlichen Zuständen bei Reptilien besonderes Interesse darbietet.

Die Funktion der Zacken ist offenbar die, dem Männchen während des Kopulationsaktes das Festhalten auf der glatten Haut des Weibchens zu erleichtern. Möglicherweise wirken die spitzen Vorsprünge der männlichen Hintergliedmaßen auch als Reizorgane für das weibliche Tier. Natürlich habe ich mir auch die Frage vorgelegt, warum man diesen eigentümlichen Apparat nur bei *Triton viridescens* und nicht bei verwandten Gattungen und Arten findet. Diese Frage ließe sich nur durch längeres Studium der lebenden Tiere lösen, was mir bisher nicht geglückt ist. Aus den in der Literatur mitgeteilten Beobachtungen über die Lebensweise von *Triton viridescens* muß aber hervorgehoben werden, daß diese Form sich vor anderen durch ihren ausdauernden Aufenthalt im Wasser und ihre besondere Neigung zum Schwimmen im Wasser auszeichnet. COPE (1889, p. 203) nennt *Triton viridescens* als eine Ausnahme unter den nordamerikanischen Salamandrinen wegen seiner ausschließlich aquatischen Lebensweise. Diese Form lebt nicht auf dem Boden des Gewässers und unter den Steinen, sondern schwimmt in verhältnismäßig tiefem Wasser oder erhält sich schwimmend. Dasselbe drückt GADOW (1901, p. 128) aus, wenn er *Triton viridescens* als „eminently aquatic“ bezeichnet. Freilich kann ich nicht sagen, wieso diese Lebensgewohnheit das Auftreten der Falten und Hornzacken begünstigt oder erforderlich macht.

Ich erwähnte bereits am Beginn meiner Abhandlung, daß auch bei schwanzlosen Amphibien an der Ventralfläche des Oberschenkels Organe vorkommen, die den Gedanken einer Vergleichung mit den drüsenartigen Organen am Oberschenkel der Eidechsen aufkommen lassen. Als Träger solcher Organe sind von WERNER (1908) die Gattungen *Mantidactylus* und *Petropedetes* erwähnt¹⁾.

1) Durch das gütige Entgegenkommen der Direktion des Kgl. Zoologischen Museums in Berlin und des Naturhistorischen Museums der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M. war es mir möglich, beide Formen auch anatomisch zu untersuchen. Ich benutze gern die Gelegenheit, meiner großen Dankbarkeit dafür

Auf die feineren Befunde an diesen Organen soll bei einer anderen Gelegenheit näher eingegangen werden. Hier sei nur betont, daß wir in den erwähnten Organen Ansammlungen typischer Hautdrüsen, ausgestattet mit einer epithelialen Muskulatur, vor uns haben. In diesen Hautdrüsen liegen mancherlei Besonderheiten bezüglich der Anordnung und des Verhaltens des Epithels vor, die für unsere nächste Frage nicht von grundlegender Bedeutung sind, weshalb wir sie fürs erste unberücksichtigt lassen können.

Eine Vergleichung der verschiedenen Befunde läßt leicht erkennen, daß zwischen den Einrichtungen bei den beiden Unterordnungen der Amphibien kein näherer Zusammenhang besteht. Die Schenkeldrüsen der Anuren und die mit Zacken versehenen Schenkelfalten bei einem Urodelen haben außer der Lage an der Ventralfläche des Oberschenkels und der Herkunft aus dem Integument sowie ihrem Charakter als sekundäre Geschlechtsmerkmale nichts Gemeinsames. Ziehen wir weiter die Zustände bei Lacertiliern zum Vergleich heran, so können wir diese nur mit den Einrichtungen bei Triton viridescens in nähere Verbindung setzen. Ganz gewiß ist die Übereinstimmung zwischen beiden keine große. Sie sind einander vor allem ähnlich in der Ausdehnung über die ganze Länge der Ventralfläche des Oberschenkels, in der ungefähren Zahl der Organe und in der großen Rolle, die bei ihrer Ausbildung die Verhornung spielt. In der Zahl von Femoralfalten steht Triton viridescens dem Verhalten von Lacerta vivipara sehr nahe. Es bleibt beträchtlich hinter den übrigen Lacertiliern zurück, was sich aber wohl mit der geringen Größe des Tieres und der geringen Länge seines Oberschenkels in Einklang bringen läßt. Aus der Schilderung des feineren Baues der verschiedenen Formen von drüsenartigen Epidermoidalorganen hatte sich ergeben, daß in allen Fällen die im Vergleich mit der freien Epidermis sehr gesteigerte Verhornung eine erhebliche Rolle spielt. Daneben konnte nicht ausgeschlossen werden, daß auch noch in geringer Menge Stoffe gebildet werden, die vielleicht Duftstoffe sind. Ein sicherer Nachweis derselben kann aber nicht als gelungen angesehen werden. Eine genaue färberische respektive mikrochemische Analyse der Körnerzellen der Femoralorgane steht noch aus. Der primitivste Zustand von Femoralorganen lag jedenfalls bei

auch hier Ausdruck zu geben, besonders gegenüber den Herren Professor Dr. BRAUER und Dr. LEHRs und endlich auch Herrn Professor Dr. VOELTZKOW für seine freundliche Vermittlung.

Lacerta viridis var. *major* vor. Hier erscheint das ganze Organ lediglich als ein in die Tiefe gesenkter Epidermisbezirk, der sich durch exzessive Verhornung auszeichnet. Von diesem Zustand aus gelangen wir zu den Formverhältnissen der typischen Femoralorgane durch die Annahme, daß der Verhornungsprozeß im Grunde der Einsenkung sich noch weiter ausgebildet hat und mit der starken Produktion von Körnerzellen eine ganz eigenartige Form annahm, als deren Resultat wir die Bildung des Hornzapfens erblicken. Erst von hier aus erklären sich dann die Verhältnisse bei den Papillarorganen der Agamiden. Ich vermag diese letzteren nicht als einen besonders primitiven Zustand anzusehen, sondern könnte mir diese entstanden denken dadurch, daß die bei Lacertiden vorhandene Einsenkung der Epidermis allmählich wieder gehoben wurde, so daß das Keimlager für die Bildung des Epidermiszapfens mit seiner exzessiven Produktion von Körnerzellen wieder auf die Oberfläche in dasselbe Niveau mit der freien Epidermis gelangte. Diese Auffassung stimmt auch sehr wohl zu der von HAECKEL (1895, p. 348) vertretenen Ansicht von den stammesgeschichtlichen Beziehungen der Agamiden und der Lacertiden. Es wird hier nämlich ausgeführt, daß die Lacertiden und Ameviden eine primitivere Stellung einnehmen, dagegen die formenreiche Gruppe der Leguane, die Agamiden und Iguaniden, mehr differenziert sind. Bei dieser Stellung der verschiedenen Lacertiliengruppen im Stammbaum würde es immerhin überraschend sein, wenn wir bei Agamiden die niedersten, bei Lacertiden die höheren Zustände finden würden.

Varanus griseus freilich, bei dem TÖLG ebenfalls Papillarorgane fand, gehört zu den primitivsten Lacertiliern, doch bedarf dieser Befund noch näherer mikroskopischer Prüfung und Erwägung.

Versuchen wir nunmehr, uns über die Bedeutung der neu zusammengestellten Befunde klar zu werden. Keinesfalls kann davon die Rede sein, daß die Femoralfalten bei *Diemytilus* direkte Vorstadien der Femoralorgane respektive drüsenartigen Epidermoidalorgane der Lacertilier darstellen, wohl aber ist daran zu denken, daß sich beide Einrichtungen von einem gemeinsamen Anfangszustand herleiten lassen. Die Neigung zur Produktion von Haft- und Halteapparaten, die dem Männchen zum Festhalten des Weibchens während des Kopulationsaktes dienen, ist offenbar in der Gruppe der Amphibien weit verbreitet und unter den uns bekannten lebenden Formen in sehr verschiedener

Weise zum Ausdruck gekommen. Unsere Kenntnisse sind noch zu unvollkommen, um beurteilen zu können, von welcher grundlegenden Einrichtung bei der Stammgruppe der Stegocephalen alle diese Bildungen ihren Ausgangspunkt genommen haben mögen. Wir können uns aber wohl vorstellen, daß die Bildung von Hornzacken seitens der oberflächlichen Epidermisschichten und gleichzeitig die Produktion von Falten oder von polsterähnlichen Verdickungen gemeinsame Eigentümlichkeiten zahlreicher solcher Einrichtungen waren. Derartige Gebilde können sehr wohl auch der Ausgangspunkt für die bei Lacertiliern vorhandenen Zustände geworden sein. Die Einsenkungen der Epidermis, in welchen bei Lacertiliern die Hornzapfen zur Ausbildung kommen, können sehr wohl den Tälern zwischen zwei zur Längsachse des Oberschenkels querstehenden Falten des Integumentes entsprechen. Unter diesem Gesichtspunkt erscheinen mir die Fig. 7 und 8 auf MAURERS Taf. VII sehr beachtenswert. Sie zeigen, daß die Rundzellendurchsetzung oder Zellwucherung im Bindegewebe der ersten Anlage des Femoralorganes schon ganz früh in zwei Teile zerfällt, einen proximalen und einen distalen. Aus einer Zunahme dieser Bindegewebsvermehrung würden zwei Falten entstehen, zwischen denen, dem Tal vergleichbar, das Femoralorgan liegt. Es geht daraus hervor, daß das in die Tiefe der Lederhaut eingesenkte Femoralorgan und die über das allgemeine Niveau der Haut sich erhebenden Femoralfalten vielleicht auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt sich zurückführen lassen, der dem heutigen Verhalten der Femoralfalten in der Form ganz ähnlich gewesen sein kann. Die Hornzacken der Epidermis von *Diemyctylus*, die nur aus einzelnen oberflächlich verhornten Zellen bestehen, und der aus Massen total verhornter Zellen aufgebaute Hornzapfen der Femoralorgane sind gewiß sehr verschiedene Gebilde. Der Unterschied liegt aber schon in dem außerordentlich verschiedenen Verhalten der Epidermis bei den vorwiegend im Wasser lebenden Amphibien und den völlig an das Landleben angepaßten Reptilien begründet und beide so verschiedenen Gebilde sind auf das engste verbunden durch die gemeinsame Erscheinung einer Umwandlung plasmatischer Gebilde in Hornsubstanz.

Wir können also das Ergebnis unserer Vergleichung in folgenden Sätzen zusammenfassen: Es finden sich an der Ventralfläche des Oberschenkels bei einzelnen anuren und urodelen Amphibien Organbildungen des Integumentes,

die an die Schenkelporen der Eidechsen erinnern. Bei Anuren sind es typische Hautdrüsen. Sie haben mit den Schenkelporen und überhaupt den drüsenartigen Epidermoidalorganen der Lacertilier nichts zu tun. Wohl aber scheint ein näherer Zusammenhang zwischen letzteren Bildungen und den Femoralfalten von *Diemecytilus viridescens* zu bestehen. Verdickungen des Integumentes zur Brunstzeit, auf denen eine stärkere Verhornung einsetzt, die dem Männchen zum Festhalten des Weibchens, vielleicht auch als Reizorgan dienen, sind deshalb als Ausgangspunkt für die Herausbildung der drüsenartigen Epidermoidalorgane der Lacertilier anzusehen.

Dankbar erkenne ich an, mit welchem Eifer und Erfolg Herr HERRMANN GILTSCH in Jena sich bemüht hat, auf den beigefügten Figuren den Charakter der Originalpräparate wiederzugeben.

Literaturverzeichnis.

1880. BATELLI, ANDREA, Beiträge zur Kenntnis des Baues der Reptilienhaut. Arch. mikr. Anat., Bd. XVII, p. 346—361, 2 Taf.
1911. BOAS, J. E. V., Lehrbuch der Zoologie. 6. Aufl.
1885. BOULENGER, G. A., Catalogue of the Lizards in the British Museum Natural History, Vol. I—III.
1829. BRANDT und RATZEBURG, Darstellung und Beschreibung der Tiere. Medizin. Zoologie, Bd. I, p. 160.
1886. BRAUN, M., Das zootomische Praktikum, Reptilien.
1910. BÜTSCHLI, OTTO, Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Lief. 1.
1905. CLAUS, C., Lehrbuch der Zoologie, 7. Aufl., bearb. von Karl Grobben.
1889. COPE, E. D., The Batrachia of North Amerika. Bull. U. St. National Museum, No. 34, p. 203, 209.
1835. CUVIER, GEORGES, Leçons d'anatomie comparée, 2 éd., I Partie.
1829. DUGÉS, ANTON, Mémoire sur les espèces indigènes du genre Lacerta. Annal. Sc. natur., T. XVI.
1834. DUMÉRIL, A. M., Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des Reptiles, T. I, p. 203.
1768. DUVERNOY, Über Schenkelporen der Eidechsen in Valmont de Bomare's Dictionnaire d'hist. natur. 1768—77.
1901. GADOW, HANS, Amphibia and Reptiles. The Cambridge Natural History, Vol. VIII, p. 128.
1898. GEGENBAUR, CARL, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I.

- 162 H. v. Eggeling, Zur Phylogenie der sogen. Schenkelsporen.
1895. HAECKEL, ERNST, Systematische Phylogenie der Wirbeltiere, 3. Teil.
1904. HALLER, B., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.
1893. v. HAYECK, GUSTAV, Handbuch der Zoologie, Bd. IV: Vertebrata Allantoidica.
1900. HERTWIG, RICHARD, Lehrbuch der Zoologie, 5. Aufl.
1890. HOFFMANN, C. K., Eidechsen und Wasserechsen in C. K. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. VI, 2, p. 454.
1857. LEYDIG, FRANZ, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere.
1872. Ders., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier.
1892. Ders., Integument brünstiger Fische und Amphibien. Biolog. Centralbl., Bd. XII, p. 205—221.
1893. Ders., Besteht eine Beziehung zwischen Hautsinnesorganen und Haaren? Biolog. Centralbl., Bd. XIII, p. 359—375.
1758. LINNAEI, CAROLI, Systema Naturae, Tom. I.
1895. MAURER, FRIEDRICH, Die Epidermis und ihre Abkömmlinge.
1832. MEISSNER, C. F., De amphibiorum quorundam papillis glandulisque femoralibus.
1833. OTTH, A., Über die Schenkelwarzen der Eidechsen. Tiedemanns Zeitschr. Physiol., Bd. V, p. 101—104.
1830. MÜLLER, JOHANNES, De glandularum scernentium structura penitiori earumque formatio in homine atque animalibus, Lib. III, p. 14.
1901. SCHAEFER, F., Über die Schenkelporen der Lacertilier. Zool. Anz., Bd. XXIV, p. 308—309.
1902. Ders., Über die Schenkeldrüsen der Eidechsen. Arch. Naturgesch., Jahrg. 68, Bd. I, p. 27—64, 2 Taf.
1910. SCHIMKEWITSCH, W., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.
1905. TÖLG, FRANZ, Beiträge zur Kenntnis drüsenartiger Epidermoidalorgane der Eidechsen. Arb. zool. Inst. Wien, Bd. XV, p. 119—154, 3 Taf.
1889. VOGT, CARL et YUNG, EMIL, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie, Bd. II: Wirbeltiere, 1889—94.
1830. WAGLER, Natürliches System der Amphibien. p. 235.
1908. WERNER, FRANZ, Reptilien und Amphibien in Sammlung Göschen „Das Tierreich“, Bd. III, H. 383.
1886. WIEDERSHEIM, ROBERT, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl.
1902. Ders., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 5. Aufl. des Grundrisses.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [NF_44](#)

Autor(en)/Author(s): Eggeling H.

Artikel/Article: [Zur Phylogenie der sogenannten Schenkelporen. 123-162](#)