

Beiträge zur vergleichenden Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien.

Von

August Schuberg.

Mit Tafel I.

Obwohl die Literatur über die Haut der Amphibien fast unüberschaubar genannt werden muß, gibt es keine umfangreichere und eingehendere Darstellung des Baues der Lederhaut, des Coriums. In der Regel wurde es als das Gewebe, welches die Epidermis begrenzt oder in welches die Drüsen, das Pigment und die Nerven eingebettet sind, so nebenbei geschildert und erfuhr nicht selten, noch in neuerer Zeit, die für die Periode der Kernfärbung und des Kanadabalsams übliche Darstellung des Bindegewebes, indem einige Zellkerne und mehr oder weniger verworrene Linien, welche die »Fasern« des Bindegewebes darstellen, als zur histologischen Charakterisierung genügend crachtet wurden. Und doch ist auch das Corium ein Organ des Körpers, oder wenigstens ein wesentlicher Teil eines solchen, des Integuments, und ebenso wie andre einer vergleichend-anatomischen Betrachtung zugänglich. Es war wohl die Erwartung, daß große Erfolge auf diesem Gebiete nicht zu erringen seien, welche von einer solchen zumeist abhielten. Ich selbst muß gestehen, daß auch ich nicht gerade durch die Hoffnung, besondere Lorbeeren zu pflücken, zu einer eingehenderen Beschäftigung mit der Lederhaut der Amphibien veranlaßt wurde; immerhin glaube ich, daß die Beobachtungen, welche ich im Anschluß an meine Untersuchungen über Zellverbindungen ausführte, nicht ganz ohne Interesse sein werden.

Wenig besser als der Bau ist die Entwicklung des Coriums bisher meistens behandelt worden, so zahlreich die einzelnen Angaben sind, die auch hierüber vorliegen. Vielleicht ist hier ebenfalls die Masse der einzelnen gelegentlichen Angaben mit daran schuld gewesen, daß

eine eingehendere Darstellung nur in seltenen Fällen unternommen wurde.

Den Mangel zusammenfassender Darstellungen des Baues und der Entwicklung des Coriums habe ich selbst bei meinen Untersuchungen über das Vorkommen von Zellverbindungen in der Haut der Amphibien (03, 07) sehr vermißt. Es war nicht möglich, diese Untersuchungen auszuführen, ohne dem Bau und der Entwicklung des Coriums genauere Aufmerksamkeit zu widmen, und so wurde ich, aus verschiedenen Gründen, nicht nur bald zu einer Ausdehnung meiner Beobachtungen auf mehrere Arten und Gattungen veranlaßt, sondern auch zu einer eingehenden Beschäftigung mit der umfangreichen Literatur gezwungen. Die Ergebnisse dieser Studien, und zwar der praktischen wie der literarischen, zusammenzufassen, ist der Zweck der vorliegenden Arbeit. Sie muß, ihrer Entstehung nach, in mancher Hinsicht Lücken offen lassen, die auszufüllen mir selbst zurzeit leider nicht möglich ist. Es wäre wohl wünschenswert gewesen, die Untersuchung des ausgebildeten Coriums mindestens auf alle einheimischen, vielleicht auch auf noch einige fremde Amphibienarten auszudehnen; auch einzelne Punkte hätten eingehender behandelt werden können — indessen muß ich leider hierauf verzichten, um zunächst die Untersuchungen, durch welche die vorliegenden veranlaßt wurden, weiter führen zu können. Vielleicht gibt die hier folgende Zusammenfassung dessen, was mir aus der Literatur und aus eigener Beobachtung bekannt ist, einmal die Grundlage ab für allseitiger und weiter ausgreifende Studien.

Da ich mich im ersten Teil meiner Untersuchungen über Zellverbindungen (03) mit dem feineren Bau des Coriums des Axolotls und im zweiten (07) mit dem Bau und der Entwicklung des Coriums verschiedener Formen zum Teil sehr eingehend beschäftigt habe, so kann ich in vielen Punkten auf diese früheren Darstellungen verweisen.

I. Die Entwicklung der Kenntnisse vom Bau und von der Entstehungsgeschichte des Coriums.

Bei der recht erheblichen Menge der zum Teil zerstreuten und oft nur gelegentlichen Angaben über Bau und Entwicklung des Coriums der Amphibien schien es mir geboten, einmal eine etwas gründlichere Literaturübersicht zusammenzustellen, um, soweit als möglich, einen Überblick über das Bekannte zu geben und vor allem das, was dauernden Wert beanspruchen darf, herauszuheben. Die bisherige Literatur

über die Lederhaut der Amphibien krankt vielfach an dem Übel der Unkenntnis oder Vernachlässigung der vorhergehenden Untersuchungen, was für das Fortschreiten der Forschung stets von Nachteil ist, vor allem aber vielleicht auf einem Gebiet, das ohnehin fast stets als mehr nebensächlich betrachtet zu werden pflegt. Ich hoffe, daß gerade die Übersicht über unser bisheriges Wissen und Nichtwissen zur Vermehrung des Wissens Anregungen geben möchte.

Zweckmäßig erschien es, wie später in der Darstellung meiner eignen Untersuchungen, so auch in der literarischen Übersicht, den Bau und die Entwicklung des Coriums getrennt zu behandeln.

A. Der Bau des ausgebildeten Coriums.

Die erste Beschreibung des Coriums »des Frosches« verdanken wir ASCHERSON (40, S. 18), der es im Jahre 1840 folgendermaßen beschrieb: »Unter den Drüsen fand ich eine 0,004—005'' dicke Schicht einer durchsichtigen Substanz, welche in ziemlich regelmäßigen Zwischenräumen von horizontal liegenden länglichen, den Knorpelkörperchen ähnlichen, doch weniger scharf umschriebenen Körperchen durchsetzt ist. Stellenweise befinden sich senkrecht laufende Faserbündel zwischen der beschriebenen Substanz, die sich nach oben und unten ausbreiten und dadurch große vierseitige Felder mit abgerundeten Ecken bilden, welche man für hohle Räume halten könnte, wenn nicht die Färbung mit Jod das Gegenteil zeigte.«

RATKE (47, S. 338) wies sodann, nach dieser ersten, noch recht primitiven Beschreibung, nach, daß »in der Lederhaut der Amphibien die Bündel des Bindegewebes so geordnet sind, daß sie je nach der Dicke der Haut verschiedentlich viele und der Epidermis parallele einfache Schichten zusammensetzen, in deren jeder sie in einer und derselben Richtung verlaufen, dagegen sich mit denen der nächstfolgenden Schicht unter ziemlich rechten Winkeln kreuzen. So verlaufen z. B. am Rumpfe die Bündel der äußersten Schicht nach der Länge, die der zweiten nach der Quere, die der dritten wieder nach der Länge desselben, und wenn noch mehrere Schichten vorkommen, auch in diesen, wie dieselben aufeinander folgen, abwechselnd nach ganz entgegengesetzten Richtungen«. »Die Faserbündel einer jeden Schicht haben meistens einen sehr langen und schwach geschlängelten Verlauf, liegen in der Regel nahe beieinander und haben nur eine formlose weichere Substanz als Bindemittel zwischen sich, die durch Essigsäure aufgelöst wird, indes die Bündel selbst durch diese Säure nicht aufgelöst, sondern von ihr nur aufgeschwellt und in eine fast gallertartige Masse

umgewandelt werden. « Bei *Gadus lota* (*Lota vulgaris*) fand RATHKE außerdem noch andre Faserbündel. »Viele Bündel nämlich gingen von dem Unterhautbindegewebe ziemlich gerade zu der Epidermis hin, standen säulenartig in mäßig großen Entfernungen voneinander, durchsetzten die beschriebenen Schichten, indem sie zwischen den Faserbündeln derselben hindurch drangen, und ließen ihre Fasern dicht unter der Epidermis und den Schuppen pinselartig auseinander fahren« (l. c. S. 340). Bei andern Fischen und bei Amphibien erinnerte er sich nicht, »dergleichen durchsetzende Bündel« gesehen zu haben.

CZERMAK (49, S. 252), welcher RATHKES Angaben nicht anführt, bleibt zum Teil wieder etwas hinter diesen zurück; er betrachtet als »Grundgewebe« der Froshhaut das »Derma oder Corium«, eine ziemlich mächtige Lage von Bindegewebsfasern, welche nach Behandlung mit Essigsäure völlig durchsichtig erscheinen und die bekannten Kernbildungen zeigen. »Die Fasern liegen, ohne sich zu verfilzen, in regelmäßigen horizontalen Schichten beisammen, treten jedoch an bestimmten Punkten auseinander und bedingen so die Entstehung einer großen Anzahl von Kanälchen, welche das Derma senkrecht von innen nach außen durchbohren.« Diese »Kanälchen« sind natürlich in Wirklichkeit nichts andres, als die beim Frosch schon von ASCHERSON gesehenen, von RATHKE bei *Gadus lota* beobachteten, bei den Amphibien aber übersehenen »durchsetzenden Bündel«. »Die nächste Schicht nach außen [von dem Derma] bildet ein Gewebe mannigfach verfilzter Fasern, welche einerseits in das Derma und dessen Kanälchen eindringen, anderseits aber an die Epidermis grenzen«, in dieser Schicht finden sich die »flaschenförmigen Hautdrüsen«. »Dort, wo sich die Epidermis scharf gegen die verfilzten Fasern absetzt, sind jene Pigmentzellen, von denen die Färbung der Haut abhängt, in großer Menge abgelagert.«

LEYDIG (51, S. 4) bestätigte zunächst die Angaben RATHKES für die Fischhaut und fügte hinzu, »daß die Bindegewebsbündel sämtlich von spiralg verlaufenden Kernfasern in sehr engen Touren umspinnen werden«, und daß die »gerade aufsteigenden und nicht minder von Spiralfasern umspinnenen Bündel« beim Aal und bei *Cottus gobio* »nicht pinselartig auseinander fahren, wie es RATHKE bei *Gadus lota* schien«, sondern daß »sie unter der Epidermis ineinander übergehende Bogen darstellen«.

In seinen »Anatomisch-histologischen Untersuchungen über Fische und Reptilien« machte LEYDIG nur wenige Angaben (53, S. 108): »Die Cutis besteht aus Bindegewebe, das nach der freien Fläche zu mehr

kompakt und homogen ist, nach unten hin aber mehr in Strängen auseinander geht (*Proteus*); mit Alkalien behandelt, zeigt die Bindesubstanz sehr regelmäßig gestellte Lücken mit Ausläufern, von denen sie durchsetzt wird, und welche machen, daß die Haut aus ordentlich aneinander gereihten, nicht durcheinander gefilzten Bündeln zu bestehen scheint.«

Auch in seinem klassischen »Lehrbuch der Histologie« (57) und in seinem späteren Werke »Vom Bau des tierischen Körpers« (64) hat LEYDIG nicht sehr viel Neues verzeichnet. In ersterem Werke erwähnt er die wagerechten und senkrechten Bündel des Coriums der »Reptilien« (57, S. 79) und bildet sie vom Frosch ab (Fig. 45); er gibt ferner an, daß in der Haut des Frosches sich die elastischen Fasern in den »unteren Lagen« des Coriums zu kontinuierlichen Netzen vereinigen und bestreitet das Vorkommen von glatten Muskeln im Corium der Amphibien (S. 82), was HENSCHKE (56, S. 281) kurz vorher behauptet hatte.

Dieser Autor glaubte nämlich nachweisen zu können, daß »in der Schichtung der Cutis, wo Drüsen und Pigmente sich berühren, zahllose Bündel von glatten Muskeln transversal in den verschiedensten Richtungen sich kreuzen«. Die Muskeln sah HENSCHKE, ebenso wie auch Bindegewebsfasern »von außen in schräger Richtung sich in die Kanäle hineinsenken«, welche die horizontalen Faserzüge durchsetzen.

Eine ausführliche Darstellung der Haut des Frosches gab jedoch dann L. STIEDA (65). Er schildert zunächst den Aufbau des Coriums im wesentlichen wie RATHKE und beschreibt auch die »aufsteigenden Faserzüge«, die RATHKE noch vermißt hatte; weiter gibt er aber noch folgendes an: »Ein großer Teil der senkrechten Züge hängt in der Weise mit den Fasern der wagerechten Schicht zusammen, daß oben die bisher wagerecht laufenden Fasern unter rechtem Winkel umbiegend direkt nach oben verlaufen, während sich die Gefäße und Nerven ihnen anschließen. Der unterste Rand der wagerechten Schicht zeigt dementsprechend an senkrechten Durchschnitten in gewissen Entfernungen Einziehungen, in welche von unten her die Gefäße und Nerven eintreten. Zur Körperoberfläche hin wird dann die Cutis mit den hier befindlichen Blutgefäßen und Nerven von einem sehr lockeren und feinfaserigen Bindegewebe, dem viel elastisches Gewebe und meist auch ramifizierte Pigmentzellen beigemischt sind, abgeschlossen« (65, S. 57). Die elastischen Fasern seien namentlich in den senkrecht aufsteigenden Bündeln vorhanden. »Die alleroberste Lage der Cutis, welche an die Epidermis stößt, ist zu einer homogenen, festen, das Licht stark

brechenden, gegen Alkalien sehr resistenten Membran geworden¹. An dem der Epidermis zugekehrten Rande erscheint diese Membran auf senkrechten Durchschnitten sehr fein gezähnt, so daß die feinen Zähne der Cutis und die entsprechenden Zacken der untersten Epidermisschicht ineinander greifen. Die Bindegewebsstränge, welche von unten her zur Oberfläche der Cutis ziehen, verschmelzen zum großen Teil mit dieser Membran« (l. c. S. 59). STIEDA beschreibt ferner kleine kegelförmige Erhebungen (Papillen) des Coriums an dessen der Epidermis zugekehrten Fläche, welche durch die senkrecht aufsteigenden Bindegewebsbündel gebildet werden. In diesen Papillen sollen die Nerven mit einer leichten Anschwellung enden². Die Angaben von HENSCHKE über das Vorkommen von glatten Muskeln in der Haut des Frosches stellte STIEDA, wie vor ihm schon LEYDIG, in Abrede.

Wenig Neues gab die Arbeit von BOLAU (66), welcher die von LEYDIG bei Fischen gemachten Beobachtungen auch für *Salamandra maculosa*, *Triton cristatus*, *Bufo cinereus*, *B. variabilis* und *Cryptobranchus japonicus* bestätigte. Bei letzterer Form gehen jedoch nach BOLAU die »senkrechten Fasern« nicht bogenförmig ineinander über, sondern verlaufen nach oben in die Drüsenschicht, nach unten in das »Unterhautbindegewebe« (S. 11); auch über die horizontalen Fasern, die in »Haupt- und Zwischenfasern« unterschieden werden, wird einiges berichtet, namentlich, daß sie sich in Fibrillen auflösen ließen.

Auch SZCZESNY'S Dissertation über die Froshhaut (67) brachte im wesentlichen nur Wiederholungen der schon bekannten Verhältnisse; nur hinsichtlich der horizontalen Coriumlagen widersprach er RATHKE insofern, als man nicht immer je zwei aufeinander folgende Schichten zugleich berücksichtigen muß, um die eigentümliche gekreuzte Richtung der Elemente zur Anschauung zu bringen. Nicht einfach nebeneinander liegende Bänder bilden die aufeinander folgenden Schichten, sondern jede dieser Schichten besteht für sich aus einem Flechtwerk kreuzweis durcheinander gelegter und in entgegengesetzter Richtung verlaufender Bündel (l. c. S. 33).

Das Wesentliche der bisherigen fremden und eignen Beobachtungen wurde sodann von LEYDIG kurz zusammengefaßt (68, S. 29): »Was sich mir aber bei fortgesetztem Studium immer wieder in gleicher Weise dargestellt hat, ist eben das Ergebnis, daß die Lederhaut in drei

¹ LEYDIG hatte schon 1857 ganz allgemein angeführt: »Die Binde substanz der Lederhaut geht bei allen Tieren, wo darauf geachtet wurde, in eine homogene Grenzschicht, einen hellen Saum vorstellend, aus« (57, S. 79); vgl. unten S. 7.

² Hierbei handelt es sich um eine unrichtige Deutung glatter Muskeln.

Hauptschichten zerfalle: in die eigentliche Grundmasse der derben wagerechten Lagen und in zwei Grenzschichten. Die beiden letzteren, also diejenige, welche zunächst unter der Epidermis folgt, und jene, welche die Haut nach innen begrenzt, setzen sich, mitten durch die wagerechten Lagen, in Verbindung und auch die Enden der Querlagen biegen in sie auf. Blutgefäße und Nerven nehmen darin ihren Weg von unten nach oben.« Besonders bemerkt wird noch, »daß der oberste Saum der Lederhaut als ein heller, pigmentfreier Streifen, sich von der farbigen Zone sehr allgemein abhebt« (l. c. S. 30), ein Verhalten, das LEYDIG auch schon früher (67, Taf. VI, Fig. 26) in einem Schnitte durch die Haut von *Salamandra maculosa* abgebildet hatte und was in Übereinstimmung steht mit einer älteren, allgemein gehaltenen Äußerung von ihm, wonach »die Bindesubstanz der Lederhaut bei allen Tieren, wo darauf geachtet wurde, in eine homogene Grenzschicht, einen hellen Saum vorstellend, ausgehe« (57, S. 79).

Einen sehr wichtigen Beitrag zur Histologie der Haut von *Rana temporaria* und *R. esculenta* lieferte EBERTH (69), der vor allem den zelligen Elementen des Coriums besondere Aufmerksamkeit widmete. An dem »sogenannten homogenen Grenzsaum« des Coriums, welcher dieses gegen die Epidermis begrenzt, und durch den »zahlreiche, sehr feine Ausläufer der tiefer gelegenen Bindegewebs- und Pigmentzellen senkrecht in die Höhe treten« (69, S. 11), beobachtete auch EBERTH am ganzen Körper »nahezu gleichgroße, spitze und leicht abgestumpfte Zähnen«. Wie oben erwähnt, hatte diese Verhältnisse an der Grenzfläche von Epidermis und Cutis auch schon STIEDA für die Froshaut angegeben, und ebenso hatte F. E. SCHULZE den gleichen Befund für *Triton taeniatus*, *Triton niger* und *Rana esculenta* (67, S. 166), sowie mehrere Fische (l. c. S. 141) angezeigt. In der die Hautdrüsen umhüllenden Schicht der Cutis, welche »aus einem lockeren, areolären, von weiten Lymphspalten durchbrochenen Bindegewebe besteht«, beschreibt EBERTH zum ersten Male »sehr zahlreiche, stern- und spindel-förmige unbewegliche und viele amöboide Zellen«. Die Grenze zwischen der äußeren und mittleren Schicht des Coriums (d. h. der aus horizontalen Fasern bestehenden Lage) »wird von einer feinkörnigen Masse gebildet, die sich bei *Rana temporaria* an dünneren Schichten in sehr zarte, viele feine Ausläufer tragende und miteinander anastomosierende, graugelbe, kernhaltige Zellen auflöst, die schwache Interferenzerscheinungen zeigen«; bei *Rana esculenta* sollen sich hier statt der Zellen »interferierende feine Bindegewebsfäserchen« vorfinden. Die durch die horizontalen Lagen senkrecht aufsteigenden Bündel von Bindegewebsfasern

könnten »bei *Rana esculenta* wenigstens als Einstülpungen der äußeren Cutisschicht betrachtet werden«. In der untersten Lage des Coriums schließlich, dem »eigentlichen Unterhautzellgewebe«, beschreibt EBERTH »zahlreiche elastische Fasern, die der eigentlichen Cutis mangeln« (gegen STIEDA und SZCZESNY). Vor allem aber wies er zum ersten Male in einwandfreier Weise das Vorkommen glatter Muskeln in der Froschhaut nach, was zwar schon HENSCHKE behauptet, aber nicht mit genügender Sicherheit festgestellt hatte. Er zeigte, daß viele der die Cutis senkrecht durchsetzenden Bindegewebszüge einzelne oder zu Bündeln vereinigte glatte Muskelfasern enthalten, welche von STIEDA und CIACCIO (67)¹ unrichtigerweise für Nerven gehalten worden waren.

Die Haut von *Proteus*, welche bis dahin nur einmal von LEYDIG flüchtig erwähnt worden war (53, S. 108, s. oben S. 5), erfuhr, zusammen mit der des Axolotls, ihre erste gute und ausführliche Bearbeitung durch BUGNION (73, S. 307). Er beschreibt das Corium von *Proteus* folgendermaßen: »Le derme se compose de trois couches: 1° une couche compacte supérieure qui limite à l'épiderme et qui est presque entièrement formée de fibres horizontales; 2° une couche lâche intermédiaire et 3° une couche compacte inférieure. La couche compacte supérieure est interrompue à intervalles assez réguliers par les faisceaux verticaux qui montent des régions profondes; c'est au-dessous d'elle que se dépose le pigment noir chez les individus gardés en captivité et mal protégés de l'action de la lumière. La couche lâche a une trame de fibres verticales et obliques qui relie l'une à l'autre les deux zones compactes et qui laissent entre elles de grandes lacunes occupées par un tissu gélatineux. Ces lacunes renferment souvent une agglomération considérable de corpuscules du tissu conjonctif; sur les coupes fraîches, on y découvre une quantité de fibrilles ondulées et de cellules pâles qui s'unissent les unes aux autres par des filaments très délicats, en formant un réseau d'une élégance ravissante. C'est dans la couche lâche que sont logées les glandes cutanées et que cheminent la plupart des vaisseaux et des nerfs de la peau. Son épaisseur varie beaucoup; dans certaines régions du corps elle disparaît presque entièrement, les deux couches compactes s'appliquent presque l'une sur l'autre et ne s'écartent plus que pour laisser un étroit espace aux glandes cutanées.

La couche compacte inférieure est formée en majeure partie de fibres horizontales, mais elles ont une disposition moins régulière.

¹ Die Arbeit von CIACCIO ist mir leider nicht zugänglich.

En dessous vient le tissu adipeux souvent plus épais que le derme et l'épiderme à la fois.«

»La peau du protée et de l'axolotl paraît participer à cet état muqueux qui est la condition normale de celle du têtard.«

Der Abschnitt, in welchem sich bei BUCNION die vorstehende Beschreibung befindet, handelt der Überschrift nach (S. 302) nur von *Proteus*; dem letztzitierten Absatz nach scheint es aber, als ob er auch auf den Axolotl zu beziehen sei.

Die umfänglichsten und eingehendsten Untersuchungen über die Haut, und speziell das Corium der Amphibien verdanken wir F. LEYDIG, dessen Name schon oben mehrfach genannt wurde und der vor allem in den Jahren 1876—79 nicht nur eine Anzahl wichtiger Einzelarbeiten, sondern vor allem auch eine eingehende Gesamtdarstellung der »allgemeinen Bedeckungen der Amphibien« (76 a) veröffentlicht hat. LEYDIG hat zum ersten Male seine Untersuchungen über eine größere Anzahl von Arten ausgedehnt; und zwar untersuchte er von Salamandrinen: *Salamandra maculosa* und *atra*, *Triton cristatus*, *alpestris*, *taeniatus* und *helveticus* (76d), von Anuren: *Bufo cinereus*, *variabilis*, *calamita*, *Bombinator igneus*, *Alytes obstetricans*, *Pelobates fuscus*, *Hyla arborea*, *Rana esculenta*, *fusca*, *arvalis* und *agilis* (77), also sämtliche in Deutschland einheimischen Arten. Von wichtigeren neuen Resultaten dieser fortgesetzten Untersuchungen ist zunächst die allgemeinere Bestätigung des zackigen Ineinandergreifens von Epidermis und Cutis hervorzuheben (76a, S. 148), das insbesondere bei *Salamandra maculosa* derart entwickelt gefunden wird, daß die Fortsätze der untersten Epidermiszellen »sich wie lange Fransen ausnehmen« (76d, S. 294). Ferner wurde bei *Triton helveticus* und *taeniatus* festgestellt, daß am Flossensaume des Schwanzes, »dessen Haut dieselbe Zusammensetzung, wie am übrigen Körper beibehält«, zunächst unter dem Epithel »ein heller homogener Grenzsaum« sich befindet, worauf »das weiche Gewebe, welches die Pigmente und Gefäße birgt«, folgt. »Bei Betrachtung dieser bindegewebigen Lage von der Fläche sieht man beinahe mit größerer Deutlichkeit als sonst, vielleicht weil die Schicht hier so auffallend dünn ist, daß sie eine fast zellige Natur an sich hat und flüchtig betrachtet für ein Epithel genommen werden könnte. Ovale große Kerne liegen nämlich so dicht und regelmäßig beisammen, daß nur eine geringe Zwischensubstanz als Bezirk (Protoplasma) zu je einem Kern gehört« (76a, S. 222 und 229; 76b, S. 515, Taf. XXI, Fig. 3; 76d, S. 304). Noch nicht ganz richtig beurteilt werden die Zellen des Bindegewebes (76a, S. 224; 76d, S. 311).

Für *Proteus* erwähnt LEYDIG, daß »die Zeichnung des Hautschnittes, welche BUGNION veröffentlicht hat, gut mit seinen Angaben übereinstimme« (76d, S. 289), und für *Menopoma*, daß die relativ ansehnliche Dicke der Lederhaut anscheinend nicht durch den »Grundstock«, sondern durch die »obere, lockere, gefäßtragende Grenzlage« bedingt werde (76d, S. 290). An anderer Stelle bemerkt er noch, daß die Lederhaut »zu innerst durch eine feste Schicht von weißlicher Farbe begrenzt« wird (76b, S. 518). Eingehender beschreibt er die hier an der Oberfläche des Coriums verlaufenden Blutcapillaren.

Besonders betont wird, daß die senkrecht aufsteigenden Züge aus lockerem Bindegewebe bestehen (76a, S. 222 und 76d, S. 228). Schließlich ist zu erwähnen, daß LEYDIG nunmehr bei *Bujo vulgaris* die schon von EBERTH beschriebenen glatten Muskeln ebenfalls auffand (76a, S. 207).

Im wesentlichen Bestätigungen des bisher Bekannten, zum Teil auch für einige noch nicht untersuchte Arten, brachten die Schriften von HOFFMANN (78, S. 353), LEYDIG (79b, *Pleurodeles waltlii*), FRAISSE (80, ebenfalls *Pleurodeles waltlii*), EHRMANN (85, 92, 96), SCHULTZ (89), FISCHER (91, *Geotriton fuscus*), SEECK (91), LEYDIG (92b), KOHL (95, *Proteus*), KLINCKOWSTRÖM (95, *Pipa americana*), FICALBI (96), WEISS (99).

Nur einzelne Angaben sind aus diesen Arbeiten hervorzuheben:

So zeichnet EHRMANN einen horizontalen Schnitt durch die geschichteten Coriumlagen der Froshhaut, in welchem die Anordnung der Zellen deutlich wiedergegeben wird, und weist, wie übrigens vor ihm auch schon andre Forscher, auf die völlige Übereinstimmung des Baues der horizontalen Coriumlagen mit der Cornea hin (85, S. 509; 92, S. 214): Beim »Salamander« und »Frosch« will EHRMANN beobachtet haben, daß die Pigmentzellen der Cutis mit den Fortsätzen der Epidermiszellen, welche »in die zellenfreie Zone des Chorions«, »in die sogenannte Basementmembran eingepflanzt« sind, »kontinuierlich durch Protoplasma zusammenhängen« (85, S. 529; 92, S. 211; 96, S. 33), eine Angabe, welche indessen sehr bald Widerspruch fand, namentlich von JARISCH (91, S. 566) u. a.

Aus FISCHERS kurzer Beschreibung des Coriums von *Geotriton fuscus* ist nur die Erwähnung von »zahlreichen lymphoiden Zellen« bemerkenswert (91, S. 5), und aus LEYDIGS neuerer Darstellung (92b, S. 450) die Angabe, »daß in fertigem Zustande die Züge des Grundstockes der Lederhaut hauptsächlich aus homogenen Platten bestehen«. An gleicher Stelle wird von LEYDIG auch der Irrtum richtig gestellt,

welchen B. HALLER (85) und HOWES (85) begingen, indem sie die horizontalen Bindegewebslagen des Froschcoriums für eine »Muskel-schicht« hielten.

Eine ziemlich eingehende Darstellung widmete PAULICKI (85) dem Corium des erwachsenen (etwa einjährigen) Axolotls¹. »Die Grundlage der Cutis bildet Bindegewebe, welches in zwei verschiedenen Modifikationen, einer festeren, dichteren und einer weicheren, lockeren vorkommt. Die erstere bildet wagerechte, der Körperoberfläche folgende Lagen, welche die Cutis nach außen und innen abgrenzt« (»äußere und innere Cutislamelle«). »Das weiche, lockere Bindegewebe füllt den Raum zwischen beiden Cutislamellen aus«. »Es bildet Züge, die in senkrechter Richtung sich von einer Lamelle zur andern erstrecken«. Die obere Cutislamelle, welche meist nur als ein dünner Saum erscheint, hat »an mehreren Stellen ein homogenes Aussehen, an andern Stellen erscheint sie aus einigen Fibrillen zusammengesetzt«. »Die untere Cutislamelle ist durchschnittlich viel stärker entwickelt als die obere. Auf eine mehr homogene untere Schicht folgen blattartig aufeinander gelegte horizontale Schichten, die von Strecke zu Strecke aneinander angeheftet sind, während sich die dazwischen gelegenen Partien bogenförmig nach außen erheben. An manchen Körperstellen nähern sich die äußeren und inneren Cutislamellen und fließen schließlich zu einer einzigen Lamelle zusammen, die sehr dünn werden kann« (85, S. 144). Das subcutane Gewebe wird durch ein lockeres Bindegewebe gebildet und schließt »Lymphräume« ein. Am Schlusse seiner Arbeit gibt PAULICKI eine genaue Beschreibung der Haut von einzelnen Körperstellen, in welcher sich noch einzelne bemerkenswerte Angaben finden, die einige im Texte der Arbeit angeführte Punkte ergänzen. So erwähnt er hier, daß an der Dorsalseite des Vorderarmes das Corium aus »einer stärkeren unteren und einer schwächeren oberen Lamelle« bestehe, welche sich an den Seitenrändern wieder nähern und in eine einzige Lamelle zusammenfließen. An der Stelle, wo die beiden Coriumlamellen auseinander gewichen sind,

¹ Es bedarf wohl einiger Erläuterung, warum das Corium des Axolotls schon hier, und nicht ausschließlich in dem Abschnitt über die Larven und die Entwicklung des Coriums behandelt wird, obwohl, wie auch später ersichtlich sein wird, sein Corium durchaus den larvalen Charakter bewahrt. Ich glaube, daß dies dadurch gerechtfertigt ist, daß der Axolotl auf diesem Stadium doch zumeist lange Zeit, in der Regel zeitlebens, verharrt und daß dies somit doch einen dauernden Zustand darstellt, der nur ausnahmsweise sich weiter entwickelt. Selbstverständlich handelt es sich hier nur um »erwachsene«, d. h. geschlechtsreife Axolotl.

bildet die Epidermis beutelförmige Einstülpungen (l. c., S. 157). Ähnliche Verhältnisse werden von der äußeren Fläche des Kiemendeckels und von Längsschnitten durch die Kiemenstämme angegeben (l. c. S. 161 ff.).

Das Corium von *Ichthyophis glutinosus* wurde zum ersten Male von P. u. F. SARASIN (87) geschildert. Sowohl bei Larven wie beim ausgebildeten Tier sind hier eine obere und eine untere, aus horizontal verlaufenden Bindegewebsfasern bestehende und durch eine mittlere Schicht getrennte Lamellen vorhanden, welche durch ringförmig den Körper umziehende, senkrecht aufsteigende Lamellen miteinander verbunden werden. In der ihrer Grundmasse nach aus lockerem Bindegewebe bestehenden mittleren Schicht sind die Hautdrüsen und, beim ausgebildeten Tiere, auch die Schuppen enthalten (l. c. S. 79).

Für die horizontal geschichteten Lagen des Coriums der Amphibien vertrat RABL (89, S. 52) die Auffassung, daß sie »nicht etwa aus Bündeln« bestehen, sondern »aus Lamellen, die selbst wieder aus, unter ungefähr rechten Winkeln sich durchkreuzenden feinsten Fibrillen zusammengesetzt« seien; die Schichten seien ferner »durch feine Spalt-räume voneinander getrennt«, in welchen, »den Schichten dicht angeschlossen« die »Bindegewebskörperchen liegen«.

In ähnlicher Weise schreibt MAURER (95, S. 129): »Die Lamellen sind aus feinen Faserbündeln von Bindegewebsfibrillen zusammengesetzt und die Bündel in jeder Lamelle sind untereinander parallel, in benachbarten Lamellen aber immer rechtwinkelig gekreuzt verlaufend«. MAURER schildert ferner das Verhalten der glatten Muskeln im Corium des Frosches und deren direkte Verbindung mit der Epidermis (94, S. 152; 95, S. 129), was FICALBI (96) bestätigt. Eine Verbindung von glatten Muskeln einerseits mit den Epithelzellen der Epidermis, anderseits mit den Bindegewebszellen des subcutanen Bindegewebes hatte ich selbst schon vor MAURER und FICALBI (welche beide, ebenso wie auch neuerdings wieder GAUPP [04], meine Angaben unerwähnt lassen) für die Haut des Laubfrosches beschrieben (93, S. 3), nachdem ich schon vorher beim gleichen Tiere einen Zusammenhang der zelligen Elemente des Coriums mit denen der Epidermis angegeben hatte (91a, S. 14; 91b, 91c). HERRICK und COGHILL (98, 99) haben trotz aller dieser Angaben die senkrecht aufsteigenden Muskelfasern wiederum als Nerven beschrieben, ein Irrtum, der, wie oben erwähnt, schon von STIEDA (65), CIACCIO (67) und DITLEVSEN (76) begangen worden war.

Die elastischen Fasern in der Haut des Frosches wurden zum

ersten Male mit den Methoden der modernen Technik von TONKOFF (80) untersucht und abgebildet.

Ich selbst veröffentlichte 1902 einen vorläufigen Bericht und 1903 eine ausführliche Arbeit über Zellverbindungen in der Haut von Amphibien, deren Fortsetzungen im vorigen Jahre (07 a, 07 b, 07 c) erschienen. Meine Angaben für den Axolotl wurden von ESTERLY im allgemeinen auch für *Plethodon* bestätigt (04).

In seiner ausgezeichneten Bearbeitung der ECKER-WIEDERSHEIM-schen Anatomie des Frosches schilderte GAUPP¹ auf Grund eigener Untersuchungen auch den Bau des Coriums (04). Da auf die Ergebnisse der letztgenannten neuesten Arbeiten vielfach zurückzukommen sein wird, dürfte es ausreichend sein, diese hier nur einfach aufzuzählen.

B. Das Corium der Larven und seine Entwicklung.

Die ersten Untersuchungen über die Entwicklung des Coriums der Amphibien veröffentlichte REMAK (52, S. 64) nach gründlichen und erfolgreichen Beobachtungen an Froschlarven. »Die Anlage der Cutis und des unterhäutigen Bindegewebes ist in der Unterhaut gegeben.« Die Zellen der Unterhaut, welche »anfänglich einander begrenzen«, weichen mehr und mehr auseinander und bilden hierdurch schmale wasserhelle Zwischenräume, in denen sich mit Reagenzien »ein ungemein feines und zierliches Netz dunkler verästelter Fasern als Ausläufer der Zellen«, welche selbst sternförmig sind, zur Ansicht bringen läßt. Die zwischen den Fasern befindlichen Maschenräume sind durch »eine gallertige (durch Alkohol und Sublimatlösung erhärtende) Zwischensubstanz« erfüllt, welche »an ihrer Oberfläche dicht unter der Oberhaut eine festere Beschaffenheit zeigt«. »Aus dieser Rinde der Zwischensubstanz bildet sich ein scheinbar homogenes Häutchen, die Anlage der Cutis. Im Bereiche des Schwanzes erhält es sich als glashelle Cutismembran durch das ganze Larvenleben. Im Bereiche der Bauchhöhle dagegen verdickt es sich, zeigt dann Quer- und Längsstreifen als Andeutung der mit Kernen besetzten Bindegewebtsbündel, welche im entwickelten Zustande ein sehr festes Gitterwerk als Hauptbestandteil der Cutis bilden.« So wahrscheinlich es demnach auch ist, daß jenes glashelle Häutchen aus Zellen entsteht, so ist es mir doch bisher nicht gelungen, eine besondere Zellschicht als Anlage für dasselbe zu entdecken: »Der bei weitem dickere, unter der Cutis

¹ Von meiner Arbeit über den Axolotl (02 und 03) hat GAUPP leider nirgends Notiz genommen, obwohl auch einzelne Angaben über andre Amphibien dort verzeichnet sind.

gelegene Teil der Unterhaut bildet die Grundlage des embryonischen unterhäutigen Bindegewebes«, welches »in der Bauchdecke während des ganzen Larvenlebens eine ziemlich dicke gallertige Schicht bildet, deren Bau im wesentlichen mit dem der Schwanzflosse übereinkommt«.

Später (55, S. 153) erschien es REMAK »in hohem Grade wahrscheinlich«, daß die »glashelle Membran« im Bereiche des Bauches »aus einer Verschmelzung von Zellen hervorgehe«.

HENSEN leugnete das Bestehen einer derartigen besonderen Membran, obwohl er zugab, »daß eine dichtere Schicht sich auf der Oberfläche des Schwanzes findet« (64, S. 55). Dieser Irrtum wurde bald darauf von EBERTH wieder richtig gestellt (66, S. 491), welcher jene Schicht, wie REMAK, wieder als die »junge Cutis« auffaßte. Er zeigte, daß sie bei jungen Larven »aus feinen steifen, unter rechtem Winkel sich kreuzenden Fasern bestehe«. »Die ganze Lamelle gleicht einem Gitterwerk mit sehr feinen punktförmigen Lücken. Nirgends trifft man um diese Zeit kernhaltiges Protoplasma in derselben, wohl aber zahlreiche feine Protoplasmafäden, die als Ausläufer der darunter gelegenen Zellen senkrecht die Cutis durchsetzen und bei Flächenansichten als feine Punkte erscheinen. Da diese Protoplasmafäden meist in Reihen gruppiert sind, die sich miteinander verbinden, entsteht an der Oberfläche das Bild eines feinen, durch Punkte ange deuteten Mosaiks«. In weiteren Verlauf der Entwicklung nehmen die anfangs starren Cutisfasern mehr das »Aussehen lockiger Bindegewebsfibrillen« an und »ordnen sich zu feineren und gröberen Bündeln, während zugleich die Zwischenräume sich vergrößern. In die erweiterten Lücken schiebt sich von den unterliegenden Zellen Protoplasma vor, welches da und dort schon Kerne führt. Diese Protoplasma klumpen bilden rundliche und längliche, mit Ausläufern versehene Zellen — die jungen Bindegewebszellen der Cutis. — Bevor noch der äußerste Saum des Gallertgewebes im Schwanze sich zu einer festeren Membran verdichtet hat, erscheint an seiner Innenfläche eine sehr zarte, feinkörnige, da und dort Kerne einschließende Schicht, die, anfänglich stellenweis unterbrochen, bald eine zusammenhängende Lage bildet«.

In einer zweiten Arbeit gibt HENSEN zwar die Existenz der »Membran« an der Oberfläche des Froschlarvenschwanzes zu (68, S. 114), kann aber EBERTHS Auffassung, daß sie »zur eigentlichen Haut« werde, »nicht ganz beistimmen«. Auch HENSEN gibt an — was anscheinend auch schon EBERTH gesehen —, daß der Innenfläche der Membran, die er als »Basalmembran« bezeichnet, Bindegewebszellen »mit

ihren Körpern sich anschmiegen und auf ihrer inneren Fläche sich verzweigen«. »Ein wirkliches Einwachsen der Zellenkörper in den Basalsaum« komme aber nicht vor. Trotzdem gibt er an, daß er später sehr »durchwachsen« sei und »vielleicht infolge dieser Durchwachsung« die »Tendenz annehme, in Fibrillen sich spalten zu lassen«, die indessen gegen Kali und Essigsäure weit resistenter seien wie gewöhnliches Bindegewebe, so daß er sie nicht damit zu identifizieren vermöge. HENSEN betont übrigens ausdrücklich, daß »seine Befunde nicht befriedigend seien, denn die Entstehung der Grundsubstanz der Cutis bleibe ganz unklar«.

Anscheinend von älteren Larven von *Hyla arborea*, *Pelobates fuscus* und *Bombinator igneus* gab sodann LEYDIG an, »daß derjenige Teil der Lederhaut, dem unmittelbar die Epidermis aufliegt, aus hellem Gallertgewebe bestehe« (68, S. 44), was BUGNION für den Axolotl bestätigt (73, S. 308).

Ein neuer Gegner in der Auffassung REMAKS und EBERTHS von der Entwicklung der Cutis erstand diesen in GOETTE. Er konnte zwar bei *Bombinator igneus* die »subepidermale Schicht« schon an ziemlich jungen Larven »als völlig homogene, glasartig dünne Haut« isolieren und sah, daß sie »zwischen der Oberhaut und einem ihr eng angepaßten platten Zellenetze des Bildungsgewebes liege, dessen dotterhaltige Elemente noch vollständig den embryonalen Charakter zeigen« (75, S. 522). Er schließt aber daraus, daß diese Membran »in keiner Weise auf umgebildete Zellen zurückgeführt und nur als cuticulare Ausscheidung, sei es von der Epidermis oder von der Interstitialflüssigkeit, aufgefaßt werden könne«. »In der zweiten Larvenperiode findet man sie von rechtwinkelig sich kreuzenden steifen Fasern durchzogen, an ihrer Innenseite aber statt des Zellenetzes nur noch die außerordentlich zarten und großen scheibenförmigen Kerne, und zwischen ihnen diffuse protoplasmaähnliche Substanz, beides mit der Faserhaut innig verbunden.« Auch später noch findet GOETTE »immer eine vollständig kontinuierliche Haut, welche am Rande, längs dessen sie abgerissen wurde, nicht ausgefasert, sondern stufenförmig ausgezaekt aussieht, so daß man die angeblichen steifen Fasern ebensogut für Spalten erklären könnte«. Deshalb halte er »diese Membran nicht für die eigentliche Anlage der Unterhaut, sondern nur für eine verdichtete Grenzschicht der Interstitialsubstanz, welche das Unterhautbindegewebe gegen die Epidermis abschließt« (l. c., S. 523); er erklärt sie deshalb auch, nach dem Vorgange HENSENS, für »eine bloße Basalmembran«.

Dieser Gegensatz in der Auffassung der unter der Epidermis gelegenen Membran, welche teils als Coriumanlage« (REMAK, EBERTH), teils als »Basalmembran« erklärt wurde, zieht sich bis in die Literatur der neuesten Zeit hinein fort, ohne jedoch, daß sich alle Forscher, welche sich darüber geäußert haben, um eine wirkliche Aufklärung der schwebenden Frage eingehender bemüht hätten; sondern vielfach handelt es sich in den nachfolgend zu verzeichnenden Äußerungen um gelegentliche Bemerkungen, die anlässlich anderer Untersuchungen gemacht werden.

So beschreibt PFITZNER das Corium von Froschlarven, deren vordere Extremitäten noch unter dem Integument verborgen waren, als »eine Schicht parallelfaserigen Bindegewebes, in der fast nie Kerne zu sehen sind«. Aus dem darunter liegenden Unterhautbindegewebe sehe man »glänzende, stark lichtbrechende Fasern an das Corium herantreten« (82, S. 732). Diese Fasern, welche »häufig anfangs noch parallel der Oberfläche verlaufen und dann gegen dieselbe umbiegen, um mehr oder minder senkrecht das Corium zu durchsetzen und in die Epithellage einzutreten«, glaubte PFITZNER mit den EBERTHSchen Strängen¹ der Epithelzellen in Verbindung treten zu sehen und hielt sie für Nervenfasern, die EBERTHSchen Stränge aber für Nervenendigungen. CANINI und GAULE (83, S. 153), von denen letzterer ebenfalls eine Verbindung der aufsteigenden Fasern mit den EBERTHSchen Strängen für wahrscheinlich hält, bezeichnen die unter dem Epithel der Froschlarve befindliche Membran, wie PFITZNER, als Corium und halten ein von ihnen beobachtetes, darunter sich ausbreitendes Netzwerk von Zellen und Zellenausläufern für einen Nervenplexus, obwohl sie dessen Zusammenhang mit den Ausläufern der Zellen des Gallertgewebes des Schwanzes feststellen konnten.

Ein ähnliches Netzwerk unter der »subepithelialen hyalinen Schicht« hatte übrigens früher schon KLEIN beschrieben und ebenfalls für nervös gehalten (70, S. 908ff.).

Auch MITROPHANOW (84, S. 196) faßt die fragliche Schicht der Froschlarven als »embryonales Corium« auf, bezeichnet sie aber gleichzeitig auch als »Basalmembran«; dagegen hält er die »Fäden, welche zur Verbindung der EBERTHSchen Gebilde² mit den Nerven dienen

¹ Mit diesem Namen bezeichne ich die zuerst von EBERTH beschriebenen strang- und plattenartigen Differenzierungen in den Epidermiszellen von Amphibienlarven und Perennibranchiaten; vgl. SCHUBERG (07, S. 593).

² Im Original steht, wohl infolge eines Druckfehlers: »Schilder«; MITROPHANOW spricht sonst stets von den EBERTHSchen Gebilden (l. c. S. 196).

sollen«, einfach für »senkrecht aufsteigende Fasern der Basalmembran« und spricht demgemäß natürlich den EBERTHSchen Strängen die Nervenatur ab.

Wichtige Beobachtungen verdanken wir wiederum LEYDIG. Schon 1879 hatte er gezeigt, daß im Schwanze von *Pelobates*-Larven unterhalb der Lederhaut, welche »noch sehr dünn und einfach längs-streifig, d. h. geschichtet« ist, sich eine »epithelartige« Zellenlage abhebt, »von der weg verästigte ‚Zellen‘ in die Substanz des Gallertmantels sich hineinbegeben« (79a, S. 174). Einen gleichen Zusammenhang der unter dem Corium gelegenen Zellen mit den Zellen des Unterhautbindegewebes zeichnete er dann 1885 nach Schnitten durch die Haut von Salamanderlarven (*S. maculosa*), bei denen er dann ferner nachwies, daß senkrecht durch die Cutis aufsteigende und mit horizontalen Zweigen versehene Ausläufer der Bindegewebszellen sich mit Fortsätzen der Epithelzellen vereinigen. Von diesem in der Lederhaut sich ausbreitenden Maschenwerk von Zellenausläufern glaubt LEYDIG, daß sie »die Grundlinien ziehen« für die Durchsetzung der in horizontalen Lagen ausgebildeten Lederhaut durch »aufsteigende senkrechte Züge«. Die Substanz der späteren wagerechten Lagen sei in diesem Stadium »noch reine Gallerte, von derselben hellen weichen Beschaffenheit, wie sie die Räume zwischen dem Balkenwerk der Zellen im Unterhautbindegewebe ausfüllt« (85, S. 122). Ihrem Herkommen nach faßt er »die homogenen Lagen« wie früher, »durch Zellenabscheidung nach Art der Cuticularbildungen entstanden« auf, was besonders durch Beobachtungen an »noch sehr jungen Larven von Batrachiern« bewiesen werde, wo »eine zusammenhängende Schicht von hüllelosen Zellenleibern als Matrix der noch dünnen, schicht-streifigen Lederhaut erscheine (85, S. 63)¹.

Nicht ganz klar sind teilweise die Angaben von CARRIÈRE (85) am Axolotl. Bei der eben ausgeschlüpften Larve fand CARRIÈRE an der Seite des Kopfes und an der Cornea »die Cutis durch eine deutliche Lage von Zellen dargestellt, welche teils pigmentlos, teils pigmentiert sind«. Bei der Cornea sind dieselben viel kleiner als an der Schnauze und liegen der Epidermis dicht an. »An dem übrigen Umfange des Körpers sind es meist nur vereinzelte Chromatophoren, welche die Cutis darstellen« (85, S. 23).

Bei einer 2,2 cm langen Larve ist unter der Epidermis »eine deutliche Lage fibrillären Bindegewebes« aufgetreten, über dessen Herkunft

¹ Hiermit ist der oben angeführte Befund von 1879 an *Pelobates*-Larven gemeint, auf welchen LEYDIG auch verweist.

und genauere Beschaffenheit indessen nichts berichtet wird (l. c. S. 25). Von einer 8 cm langen Larve ferner beschreibt CARRIÈRE das Corium als eine an allen Körperstellen vorhandene »nach der Gegend sehr verschieden dicke Lage von Lamellen elastischen Gewebes (Fasern?), die nach außen zu sehr scharf in alle Unebenheiten der Epidermis eingreifen, an ihrer inneren Grenze in leichten Wellenlinien verlaufen und wie bei den übrigen Amphibien von bindegewebigen Querstreifen durchzogen sind.« »Selten sieht man Kerne in dieser Schicht«; unter ihr werden vielfach Chromatophoren angetroffen, »welche mit ihren Verzweigungen auch in dieselbe hinein ragen können, dann reich verästelte farblose Mesodermzellen, welche mit ihren Ausläufern ein Netz feinsten Fasern bilden. Diese Schicht ist besonders da deutlich, wo die oberste Cutisschicht nur wenig entwickelt ist, besitzt aber keine Grenze nach innen zu, sondern reicht bis zu den unter der Epidermis gelegenen Organen; infolgedessen ist ihre Ausdehnung oft sehr groß, oft verschwindend klein, und es ist fraglich, ob wir sie streng genommen wirklich zur Cutis rechnen dürfen« (l. c. S. 28).

Nicht viel wesentlich Neues brachten auch die Untersuchungen KÖLLIKERS an Froschlarven, der sich der Hauptsache nach auf den Standpunkt REMAKS und EBERTHS stellte und das unter der »Cutis« gelegene Zellennetz (»Cutiszellen« nach HENSEN) ebensowenig als die »radiären«, aufsteigenden Fasern für nervöser Natur erachtete. Letztere hielt er vielmehr für »Protoplasmafäden oder Zellenausläufer, die wahrscheinlich von den Cutiszellen aus sich entwickeln, möglicherweise auch mit den inneren Zellen der Schwanzgallerte verbunden sind« (86, S. 15f.). Betreffs der das Corium senkrecht »durchsetzenden Fäserchen, die EBERTH, PFITZNER und CANNINI beobachtet hatten, vermutete er, daß die Wahrheit vielleicht in der Mitte liege« und jene Fäserchen »teils Ausläufer der Cutiszellen, teils Nervenenden und radiäre Fasern« seien.

Auch einige weitere Arbeiten, welche sich übrigens nur beiläufig mit dem Corium beschäftigen und die ich nur der Vollständigkeit halber anführe, erweiterten unsere Kenntnisse vom Bau und der Entwicklung des Amphibiencoriums nicht, so die Arbeiten von FRAISSE (85, S. 76), von MACALLUM (86), von FRENKEL (86), welcher sich hinsichtlich der nervösen Natur der aufsteigenden Fasern wieder an CANNINI anschloß, und das Corium als »Basalmembran« bezeichnete, von F. E. SCHULZE (88, S. 17), welcher für dieselbe den Ausdruck »Grenzfaszie« anwandte, von JARISCH (91, S. 569), MASSIE (94), NÖTZEL (95, S. 480) und EHRMANN (96, S. 24).

Von der Larve von *Ichthyophis* wurde schon oben (S. 12) erwähnt, daß sie nach den Untersuchungen von P. und F. SARASIN, ebenso wie das ausgebildete Tier, zwei »aus horizontaler Bündeln zusammengesetzte Bindegewebslamellen« besitzt, welche durch vertikale, der Hautringelung entsprechende Bindegewebslamellen verbunden werden (87, S. 79). In der Nähe der »Hügelorgane« wurden an der Basis »der äußeren Stütz- und der nächstliegenden Epidermiszellen« lange Fäden beobachtet, welche »die beiden derben Bindesubstanzlagen« durchdringen und als Zellfortsätze zur Verbindung mit Bindegewebszellen aufgefaßt wurden (l. c. S. 45).

Sehr bemerkenswert sind einige Ausführungen C. RABLS (89, S. 50) über die Entwicklung des Coriums von *Triton*- und *Salamandra*-Larven. Er betonte, daß die schon bei jungen Larven (*Salamandra* von etwa 20 mm Länge) bemerkbare, »sehr dünne, aber bald dicker werdende Schichte ungemein feiner, in rechtem Winkel sich durchkreuzender Fibrillen« keine Basalmembran und nicht von der Epidermis abzuleiten sei, sondern »die erste Fibrillenschicht der Cutis« darstelle und als »Produkt der oberflächlichsten, dicht unter der Epidermis gelegenen Bindegewebszellen«, welche »mit den Fortsätzen tieferliegender Zellen des embryonalen Bindegewebes anastomosieren«, aufgefaßt werden müsse. Die Mehrschichtigkeit der Cutis werde dadurch erreicht, »daß eine Lage von Bindegewebszellen nach der andern in Cutisgewebe sich umbildet«. Ferner könne man »sehr leicht konstatieren, daß ziemlich zahlreiche Bindegewebszellen aus der Tiefe in senkrechter Richtung zwischen den Arealen der einzelnen Cutiszellen aufsteigen, um sich entweder zwischen den oberflächlichsten Cutisschichten und der Epidermis auszubreiten oder aber als perforierende Zellen zwischen den Fibrillen liegen zu bleiben«. Von späteren Vorgängen wird dann nur noch hervorgehoben, »daß gleichzeitig mit der Ausbildung der Drüsen und vielleicht in Abhängigkeit davon die Hauptmasse der eigentlichen Cutis von der basalen Fläche der Epidermis allmählich abgedrängt wird und unter dieser ein ziemlich lockeres, faseriges Gewebe zurückbleibt, in welchem auch die Pigmentzellen liegen«; dieses Gewebe bezeichnete RABL als »subepidermales Bindegewebe« (l. c., S. 51).

Wesentlich auf dem Standpunkt EBERTHS steht LOOSS, der wiederum die Froschlarven untersuchte. Wie früher schon andre Autoren gibt er ferner an, daß die unmittelbar unter der Cutis gelegenen Zellen (Cutiszellen HENSENS) vielfach durch ihre Ausläufer mit den sternförmigen Bindegewebszellen der »Flossengallerte« in Verbindung stehen,

und »daß diese letzteren oft auf längere oder kürzere Strecken sich lamellenförmig der Cutis mehr oder minder dicht anlagern und so zur Verdickung derselben beitragen«. Er fand ferner, daß gelegentlich Leucocyten an der Innenfläche der Cutis hinkriechen, »wie sie denn überhaupt in dem Bindegewebe des Flossensaumes zu jeder Zeit reichlich angetroffen werden« (89, S. 33).

Auch BARFURTH (91, S. 447) tritt für die REMAK-EBERTHSche Anschauung ein und spricht sich ausdrücklich gegen die Auffassung des embryonalen Coriums als Basalmembran aus, namentlich im Gegensatz zu den Ausführungen HATSCHKEs über *Amphioxus* (88, S. 666).

Zu andern Resultaten kam dagegen MAURER (92) bei der Untersuchung sehr junger Stadien des Axolotls. Er fand, daß »die Cutislamelle des Urwirbels sich nach beiden Seiten hin auflöst, indem sie lateralwärts Zellen zur Bildung der Cutis und des subcutanen Bindegewebes abgibt, während sie medialwärts Elemente zur Bildung des Perimysium und der¹Muskelfascie liefert« (92, S. 346). Bei Embryonen von 6,5 und 7 mm sei noch keine Cutis vorhanden, doch werde das ectodermale Epithel »durch eine als scharfe Linie erkennbare Basalmembran vom unterliegenden Gewebe abgegrenzt« (S. 342). Erst bei Embryonen von 9 mm werde zum ersten Male die Anlage einer Cutis angetroffen, »indem einige platte Zellen der Basalmembran der Epidermis fest anlagern. Es besteht aber noch keine fibrilläre Cutis«. Später entwickeln diese Zellen »in ihrer basalen, d. h. dem Ectoderm zugewandten Hälfte Fibrillen«. MAURER betrachtet also die zuerst sichtbare »Basalmembran« als dem Ectoderm zugehörig, gibt aber auch zu, daß die der Basalmembran angelagerten »Cutiszellen« (im Sinne HENSENS) Fibrillen bilden.

Noch weiter geht KLAATSCH nach Untersuchungen an *Triton*- und Salamanderlarven, die er, im Anschluß an den vermeintlichen Nachweis des epidermoidalen Ursprunges der »Scleroblasten« bei Fischen, vornahm (94, S. 224). Zwar äußert er sich nicht näher über den Ursprung der »Basalmembran«. Die Zellen jedoch, welche ihrer inneren Fläche anliegen, leitet er von der Epidermis ab, indem er nachzuweisen versucht, daß sie durch Unterbrechungen der Basalmembran aus der Epidermis austreten und sich unter dieser verbreiten, um dann zu Skeletbildnern, zu »Scleroblasten« zu werden. Diese Auffassung KLAATSCHS fand jedoch von seiten C. RABLS sofort energischen Widerspruch (94, S. 169).

In einer ausführlichen Schilderung der Entwicklung des Coriums der Amphibienlarven hat sodann MAURER seine vorhin berichteten

Anschauungen weiter ausgebaut. Diesmal ging er hauptsächlich von der Untersuchung der Anuren aus. Erst bei Larven, »bei denen sich die inneren Kiemen ausbilden«, »findet man (95, S. 131), daß große, flach ausgebreitete Zellen mit verästelten Fortsätzen sich der Basalfläche des Ectoderms anlagern, aber vereinzelt. Sie bilden noch keine einheitliche Lage, auch ist noch keine Spur einer Stützlamelle unter dem Ectoderm nachweisbar. Erst im vierten Stadium¹ tritt eine solche auf in Form einer feinen, aber deutlich doppelt konturierten Lamelle, welche ganz homogen erscheint. Dieselbe schließt sich fest der Basalfläche des Ectoderms an, und an ihrer dem Ectoderm abgewandten Fläche erscheinen ihr große Zellplatten mit scheibenförmig abgeplattetem Kern angelagert. Schon in diesem Stadium sieht man feinste Fortsätze der basalen Ectodermzellen in die homogene Coriumlamelle eindringen, und man kann darin den Ausdruck der Beteiligung des Ectoderms an der Bildung dieser Lamelle erblicken.« »Die Lederhaut ist nicht ganz gleichartig, sondern dicht unter der Epidermis ist sie homogen und dunkler gefärbt, während die tieferen Schichten blasser gefärbt sind und fibrilläre Struktur erkennen lassen, so daß die tieferen Lagen offenbar die älteren, die oberflächlichen die zuletzt gebildeten Teile des Coriums sind.« Diese Tatsache, sowie das Vorkommen von »birnförmigen« Zellen in der basalen Epidermisschicht, deren Fortsätze die »Coriumanlage durchdringen«, scheinen MAURER die Frage nach der Beteiligung des Ectoderms an der Bildung des Coriums naheulegen (l. c. S. 132). Bei älteren Stadien nimmt die Lederhaut zunächst an Dicke zu und wird fibrillär, enthält jedoch noch keine Zellen. Zuerst treten solche in den tiefsten Schichten auf. Gegen die Epidermis zu besteht jedoch noch »bei mittelgroßen Kaulquappen« eine vollkommen zellenfreie Schicht, welche durch homogene Beschaffenheit und dunklere Färbung sich von den tieferen fibrillären und zellenführenden Schichten unterscheidet. Daraus schließt MAURER, »daß an der Basis der Epidermis eine fortwährende Neubildung von Coriumsubstanz stattfindet, die, wenn man sie von Zellen ableitet, was wohl das einzig Verständliche ist, nur von den basalen Epidermiszellen gebildet sein kann« (l. c. S. 134). Bei einem etwas älteren Stadium findet man in der Gegend der ersten großen Hautdrüsen »die Epidermis von der fibrillären straffen Lederhaut abgedrängt« und zwischen beiden eine neue Schicht entwickelt, »welche allmählich sich später um den ganzen Körper ausdehnt«, die »lockere Coriumlage«.

¹ D. h. bei Larven, bei welchen eben die hinteren Extremitäten als kleine Höckerchen äußerlich sichtbar sind (l. c. S. 128).

Die Basalfläche der tiefsten Epidermislage zeigt hier in das Corium eindringende Fortsätze, welche sich mit Fortsätzen der Coriumzellen verbinden sollen. Aus diesem Befunde, wie aus dem »Herausrücken« des größten Teiles des Zellkörpers einzelner Zellen aus der Epidermis in das Corium hinein, wird geschlossen, daß die im lockeren Bindegewebe zwischen der Epidermis und dem »straffen Corium« gelegenen Zellen wenigstens zum Teil aus der Epidermis stammen, von der sie sich abgelöst haben (S. 138). Ein anderer Teil dieser Zellen stammt jedoch sicher aus dem unter dem straffen Corium gelegenen Bindegewebe. Aus den oben erwähnten »birmförmigen Zellen« bilden sich durch mehrfache Teilung mehrzellige Epidermiszapfen, welche zu den glatten Muskelzellen der Haut werden, die somit ebenfalls ectodermaler Herkunft sind (S. 140). — Die Hauptzüge der eben geschilderten Coriumentwicklung hat MAURER später bei anderer Gelegenheit wiederholt (98. S. 331 ff.).

Die neuesten Untersuchungen über die Entwicklung des Coriums der Amphibien dürften wohl diejenigen sein, welche ich selbst gelegentlich meiner Studien über Zellverbindungen veröffentlicht habe. Da ich unten auf sie zurückzukommen habe, kann eine genauere Ausführung meiner Ergebnisse an dieser Stelle unterbleiben.

II. Zur vergleichenden Anatomie des Coriums.

Als Corium oder Lederhaut wird der dem Mesoderm¹ entstammende bindegewebige Teil des Integuments bezeichnet. Während aber nach außen hin, gegen die Epidermis zu, durch diesen andern Teil des Integuments eine sichere klare Abgrenzung des Organs gegeben erscheint, bedarf die Festsetzung der inneren Abgrenzung besonderer Erörterung. Bei den cranioten Wirbeltieren bezeichnet man allgemein eine zwischen Integument und Muskulatur liegende, ebenfalls bindegewebige Schicht als »Unterhautbindegewebe«, und es erhebt sich daher die Frage, ob und wodurch diese, ihrer geweblichen Zusammensetzung nach mit dem Corium übereinstimmende Schicht sich von diesem in bestimmter Weise abgrenzen läßt?

Daß eine solche Erörterung nicht überflüssig ist, ergibt sich daraus, daß die innere Grenze des Coriums von den einzelnen Autoren tatsächlich in verschiedener Weise gezogen wurde; es ist daher schon im Interesse der gegenseitigen Verständigung geboten, wenn möglich,

¹ Von der abweichenden Ansicht MAURERS und GEGENBAURS wird unten noch die Rede sein.

eine Einigung hierüber herbeizuführen. Um dies tun zu können, ist es allerdings notwendig, der späteren Darstellung etwas vorzugreifen.

Wie aus der Zusammenstellung der Literatur hervorgeht und ja auch allgemein bekannt ist, besitzt die Lederhaut einen aus straffem oder kompaktem fibrillärem Bindegewebe bestehenden Teil, der insbesondere auf senkrechten Schnitten durch die Haut deutlich eine »Schichtung« erkennen läßt, wie zuerst ASCHERSON (40, S. 18), richtiger dann RATHKE (47, S. 338) erkannt hat. Nur einige der verschiedenen Benennungen dieses Teiles des Coriums seien erwähnt. STIEDA (65, S. 57) bezeichnet ihn als »wagerechte Schicht«, LEYDIG (68, S. 29) als »die eigentliche Grundmasse der derben wagerechten Lagen«, später meistens als den »Grundstock der Lederhaut« (76), PAULICKI (85) als »innere Cutislamelle«, ich selbst als »Innenlage« des Coriums (03). GAUPP (04, S. 486) schließlich als »Stratum compactum«. Diese Schicht muß nach meiner Ansicht als die innerste Partie des Coriums angesehen werden, wie ich schon früher ausgeführt habe (03, S. 205) und wie vor mir schon von andern Autoren und nach mir auch von GAUPP betont wurde. Alles, was nach innen von ihr, bis zu dem die Muskulatur umhüllenden Bindegewebe hin folgt, bildet das »Unterhautbindegewebe«. Manche der früheren Autoren, besonders LEYDIG, hatten noch Teile von diesem als zum Corium gehörig betrachtet; LEYDIG spricht wiederholt von einer aus lockerem Bindegewebe bestehenden »inneren Grenzsicht«. Den Anlaß zu dieser Auffassung gaben wohl die in der Haut der Anuren auftretenden, besonders bei den echten Fröschen in sehr ausgedehntem Maße entwickelten Lymphräume der Haut. Durch diese großen Lymphräume, die sog. »Lymphsäcke«, welche als Differenzierungen innerhalb des Unterhautbindegewebes aufgefaßt werden müssen, wird bewirkt, daß beim Lospräparieren der Haut bei Anuren, z. B. beim Frosch, der sie nach außen begrenzende Teil des Unterhautbindegewebes zusammen mit der eigentlichen Haut abgetragen wird, so daß derselbe als ein Teil der abgezogenen »Haut« erscheint. Da bei geschwänzten Amphibien diese Lymphräume nur geringere Ausdehnung besitzen — daß sie nicht ganz fehlen, haben PAULICKI (85, S. 153) wie ich selbst (03, S. 207) gezeigt —, so ist dies hier nicht möglich.

Die Entscheidung dafür, daß die von mir als »Innenlage« bezeichnete Partie des Coriums dessen innere Grenze bildet, dürfte indessen durch die Entwicklung gegeben sein. Denn, wie aus der unten folgenden Darstellung ersichtlich sein wird, geht sie direkt aus jener Lage fibrillären Bindegewebes hervor, welche als die erste Anlage des

Coriums erscheint; und alle bei älteren Larven und bei erwachsenen Tieren auftretenden Teile des Coriums erscheinen als Differenzierungen, welche zwischen der ihr schon frühzeitig von innen her anliegenden Zellschicht, dem sogenannten »Coriumepithel«, und der Epidermis auftreten.

Seinem histologischen Charakter nach besteht das Corium hauptsächlich aus fibrillärem Bindegewebe, das seine Hauptmasse ausmacht. Ihm gesellen sich bei: elastische Fasern, gallertige Intercellularsubstanz, Pigmentzellen, glatte Muskelfasern, Blutgefäße und Nerven. Für die letzteren bietet das Corium nur das Substrat, durch welches sie an die Epidermis gelangen; ich werde sie hier beiseite lassen, ebenso wie ich das Pigment und die Blutgefäße nur beiläufig erwähnen werde.

Das Pigment und seine Verteilung sind vielfach Gegenstand besonderer Studien geworden, besonders mit Rücksicht auf die Frage des Farbwechsels und die Genese des Pigments. Seine Darstellung bildet daher ein besonderes Kapitel, das den Rahmen der hier vorliegenden Aufgabe überschreiten würde; überdies hat erst vor kurzem GAUPP in ziemlich ausführlicher Weise die hierüber bekannten Tatsachen zusammengefaßt (04, S. 497). Die Verteilung der Blutgefäße bedarf dagegen einer noch etwas genaueren Erforschung mit Hilfe der Methoden der Injektion; bis jetzt liegen nur für den Frosch (vgl. GAUPP, 04), sowie für *Salamandra*, *Triton* und *Spelerpes* (BETHGE, 98) derartige Untersuchungen vor, aus denen hervorgeht, daß eine eingehendere vergleichende Untersuchung großes Interesse insbesondere für das Problem der Hautatmung besitzt.

Schließlich möchte ich noch betonen, daß ich die spezielle Oberflächengestaltung des Coriums, die Bildung von Papillen und die Art der Begrenzung gegen die Epidermis hier ebenfalls übergehen werde. Auch dieser Gegenstand dürfte eine besondere Darstellung erfordern. Ich verweise einstweilen auf die Schriften von LEYDIG (76a; 76b) und MERKEL (80).

Die nachfolgende Darstellung wird sich also im wesentlichen mit der Schilderung des fibrillären Bindegewebes, der elastischen Fasern und der glatten Muskeln zu befassen haben, welche indessen auch genügen, um die wichtigsten Grundlagen für eine vergleichend-anatomische Betrachtung des Coriums zu schaffen. Diese soll aber die Hauptaufgabe der vorliegenden Zusammenfassung bilden.

Bei der angegebenen Begrenzung des »Coriuns« nach innen zu kann man an allen jenen Körperabschnitten erwachsener Tiere, an denen es zu voller Ausbildung gelangt ist, drei Lagen unterscheiden, die ich als: innere, mittlere und äußere Coriumlage bezeichnen will, wie ich es schon seinerzeit bei meiner Bearbeitung des Coriums des Axolotl getan habe (03, S. 205). Da diese sehr ausführlich ist, werde ich, um unnötige Wiederholungen zu sparen, öfter auf sie verweisen können. Daß der Axolotl der Hauptsache nach noch einen larvalen Charakter besitzt, wird dem keinen Eintrag tun, da große, geschlechtsreife Tiere natürlich schon sehr weit in ihrer Entwicklung fortgeschritten sind. Wie weit übrigens die bei ihnen ausgebildeten Verhältnisse bei der Entwicklung zum *Amblystoma* noch verändert werden, vermag ich leider bis jetzt nicht zu sagen. — Eine Besprechung in besonderen Abschnitten erfordern die »perforierenden Stränge« der Anuren.

1. Die innere Coriumlage.

Die innere Coriumlage besitzt bei allen Amphibien, welche ich untersuchen konnte, ihrer Hauptmasse nach den gleichen Bau, den ich beim Axolotl beschrieben habe. Unterschiede zwischen den einzelnen systematischen Gruppen bestehen nur in der Ausbildung der elastischen Fasern, in der Durchsetzung mit besonderen »perforierenden Strängen« und in der Art der Begrenzung gegen die mittlere Lage.

a. Die collagenen Bündel.

Die Hauptmasse läßt in senkrechten Durchschnitten überall die charakteristische horizontale »Schichtung« und im Flächenbilde ebenso die typische Kreuzstreifung erkennen, welche beide auf der Anordnungsweise der collagenen Bindegewebsbündel beruhen. Wie die literarische Übersicht zeigt, wurden über das Zustandekommen dieser Schichtung und Kreuzstreifung im wesentlichen zwei Ansichten geäußert. Nach der einen »sind die Bündel des Bindegewebes so geordnet, daß sie je nach der Dicke der Haut verschiedentlich viele und der Epidermis parallele einfache Schichten zusammensetzen, in deren jeder sie in einer und derselben Richtung verlaufen, dagegen sich mit denen der nächstfolgenden Schichten unter ziemlich rechten Winkeln kreuzen« (RATHKE, 47, S. 339), nach der andern aber bildet jede Schicht für sich eine Lamelle, die selbst wieder aus ungefähr rechtwinkelig sich durchkreuzenden feinsten Fibrillen zusammengesetzt wird; in letzterem Sinne sprachen sich namentlich SZCZESNY

für den Frosch (67, S. 32) und C. RABL für den Salamander aus (89, S. 52); neuerdings hat auch GAUPP für den Frosch sich dieser Ansicht angeschlossen (04, S. 490).

Ich selbst habe nun für den Axolotl gezeigt, daß »die einzelnen Schichten nicht größeren, aus gleich gerichteten Bündeln bestehenden Lamellen entsprechen, sondern daß schon nach relativ kurzem Verlaufe sich die Bündel, wie in der zur Hautoberfläche parallelen Richtung so auch in andern Richtungen zerteilen, so daß die Bündel aufeinander folgender Schichten also auch von innen nach außen sich miteinander maschenartig verbinden«.

Das Corium besitzt also den Bau eines Maschen- oder Schwammwerkes, dessen einzelne Balken aus den gesetzmäßig angeordneten »Bündeln« bestehen; jedes Bündel ist aber kein selbständiges Element, sondern kommt durch Zerteilung der Enden andrer Bündel zustande (03, S. 213). Indem ich für die genauere Begründung dieser Auffassung, welche mir für das Verständnis der Genese der Struktur von Bedeutung zu sein scheint (s. unten), auf meine frühere Darstellung verweise, möchte ich nur nochmals wiederholen, daß alle andern von mir untersuchten Amphibien den gleichen Bau der geschichteten inneren Coriumlage zeigen, wie der Axolotl, was ich auch früher schon in einer Anmerkung erwähnt habe (03, S. 212).

Auch die aufsteigenden, die »Schichten« einzeln oder zu wenigen senkrecht durchsetzenden Bündel, die ich beim Axolotl (03, S. 215, Fig. 4, 6, 10, 17 u. a.) genauer beschrieben habe, kommen allen Amphibien zu, wie ich an andern Orte schon beiläufig bemerkte (S. 218). Zuerst hat sie wohl LEYDIG beobachtet (76a, S. 224), welcher von Bündeln spricht, welche »die kleinen Lücken der derben Bindesubstanz durchsetzen«; später wurden sie von HERRICK und COGHILL (98) irrthümlicherweise als Nerven beschrieben, was ich selbst berichtigte (03, S. 216), während sie dagegen von GAUPP richtig dargestellt wurden (04, S. 491). Sehr schön sind sie bei *Proteus* zu beobachten, von wo ich sie kürzlich abbildete (07, Fig. 23), aber auch bei andern Formen, z. B. *Salamandra maculosa* (Taf. I, Fig. 1a).

b. Elastische Fasern.

Bemerkenswert ist die Verschiedenheit, welche die Innenlage hinsichtlich des Gehaltes an elastischen Fasern aufweist. Von den älteren Autoren erwähnte LEYDIG (57, S. 79), daß diese sich in den »unteren Lagen« des Coriums zu kontinuierlichen Netzen vereinigen. Da das, was er als »untere Lagen« bezeichnet, mit dem »Unterhaut-

bindegewebe« identisch ist, ist es nur eine Bestätigung seiner Angabe, wenn später EBERTH (69) von dem Vorkommen »zahlreicher elastischer Fasern« in dem »eigentlichen Unterhautzellgewebe« berichtet. EBERTH hebt außerdem hervor, daß elastische Fasern »der eigentlichen Cutis mangeln«, was zuletzt auch TONKOFF (00, S. 98) bestätigte. Ich selbst habe ihre Verteilung beim Axolotl (03) und bei *Proteus* (07) geschildert.

Der Vergleich der früheren und meiner noch unveröffentlichten Beobachtungen ergibt nun, daß Urodelen und Anuren ein verschiedenes Verhalten erkennen lassen. Für den Axolotl habe ich gezeigt (03, S. 228, Fig. 15), daß das Unterhautbindegewebe zahlreiche, in gekreuzter Richtung verlaufende, sich auch netzartig verbindende elastische Fasern besitzt, wodurch die Angabe der älteren Autoren bestätigt wird. Von dieser Schicht aus steigen, anscheinend stets dem Verlaufe der aufsteigenden Bindegewebsbündel folgend, gerade oder etwas gewellte Fasern senkrecht durch die Innenlage auf (03, Fig. 14, 17, 18) und treten, mitunter sich gegen die Epidermis zu gabelnd (03, Fig. 17), in der Regel aber unverzweigt, in die mittlere Coriumlage ein. Nur selten findet man winkelig umbiegende, dem horizontalen Verlaufe der collagenen Bündel folgende Fasern. Im allgemeinen sind sie noch ziemlich dünn, worin sich der noch teilweise larvale Charakter des Axolotls ausspricht.

Das gleiche Verhalten zeigen das Unterhautbindegewebe und die Innenlage des Coriums bei *Proteus* (07), nur sind die Fasern kräftiger entwickelt und zeigen zum Teil auch horizontalen, d. h. der Schichtung parallelen Verlauf¹.

Vergleicht man nun hiermit die Haut von *Salamandra maculosa*, so bemerkt man, daß hier das gleiche Verhalten, nur noch kräftiger und deutlicher ausgeprägt, sich kundgibt (Taf. I, Fig. 2). Das Unterhautbindegewebe enthält außerordentlich zahlreiche, in mehreren Lagen einander überkreuzende Fasern². Von ihnen aus entspringen zahlreiche sehr kräftige Elemente, welche die Innenlage in gerader Richtung senkrecht durchsetzen; sie stehen mit denen des Unterhautbindegewebes in Verbindung wie der Stamm eines Baumes mit den sich im Grunde verzweigenden und ausbreitenden Wurzeln. Manche der aufsteigenden Fasern sieht man schon innerhalb der Innenlage sich verzweigen oder sich pinselartig zerfasern, was bei den meisten allerdings

¹ Dies bedarf noch etwas genauerer Untersuchung.

² Wie weit sie »Netze« bilden, vermag ich augenblicklich nicht zu sagen, da ich sie im Flächenbild nicht studierte.

erst an der Grenze der mittleren Coriumlage geschieht; in der Figur ist diese letztere fast ganz mit Pigment erfüllt, das die äußeren Enden der Fasern verdeckt. Mitunter finden sich spitzwinkelige Anastomosen aufsteigender Fasern, vor allem aber bemerkt man nicht wenige, dem Verlaufe der horizontalen Bindegewebsbündel folgende Zweige, welche unter nach außen oder innen offenem spitzen Winkel von ihnen abtreten, um alsbald in zu ihnen senkrechter Richtung zu verlaufen.

Die Innenlage ist also sehr reich an aufsteigenden Fasern, enthält aber auch wie bei *Proteus* solche, welche parallel zur Körperoberfläche verlaufen.

Vergleicht man nun hiermit die Innenlage des Coriums bei Anuren, so findet man in ihren geschichteten Teilen nur sehr selten isoliert aufsteigende, und gar keine horizontal ziehenden elastischen Fasern, wie schon die früheren Autoren, vor allem EBERTH und TONKOFF betont haben. Ich kann diese sowohl für *Rana esculenta* (Fig. 4), wie für *R. arvalis*, *Bombinator bombinus* (Fig. 6), *Pelobates fuscus* und *Hyla arborea* nach Untersuchung an Orceinpräparaten im allgemeinen bestätigen und glaube daher, daß das gleiche für alle Anuren Geltung haben wird. Nur bei *Bombinator* (Taf. I, Fig. 6) und bei *Hyla* fand ich einzelne isoliert aufsteigende Fasern.

Damit ist nun nicht gesagt, daß die Innenlage des Coriums bei den Anuren sonst überhaupt nicht von elastischen Fasern durchsetzt wird; sie wurde nur, von den beiden angeführten Fällen abgesehen, frei von solchen gefunden, welche sie, in gleicher Weise wie die isoliert aufsteigenden collagenen Bündel, isoliert durchziehen. Wohl aber finden sich bei allen Anuren elastische Fasern in den sogenannten »aufsteigenden Faserzügen« (der älteren Autoren), welche das gesamte Corium durchsetzen.

Daß diese zuerst von ASCHERSON (40, S. 18, s. oben S. 3) beschriebenen »aufsteigenden Faserzüge« nicht mit den »aufsteigenden Bündeln« verwechselt werden dürfen, habe ich schon früher ausgeführt (03, S. 217) und hat auch GAUPP (04, S. 490) erwähnt. Diese gröberen Züge oder Stränge, welche CZERMAK (49, S. 252) für Kanälchen hielt, hat LEYDIG 1857 als »senkrechte Bündel« beschrieben (S. 79) und abgebildet (Fig. 45); später hat er sie mehrfach als »senkrecht aufsteigende Züge«, welche die lockeren »Grenzschichten« der Lederhaut miteinander verbinden, bezeichnet, und, wie auch STIEDA (65), nachgewiesen, daß in ihnen Nerven und Blutgefäße emporsteigen. GAUPP hat sie »perforierende Bündel« benannt (04, S. 491). Um sie

von den »aufsteigenden Bündeln« besser unterscheiden zu können, schlage ich jedoch vor, ihnen den Namen »perforierende Stränge« beizulegen. Dieser Ausdruck charakterisiert ihren Verlauf und sagt, im Gegensatz zu den aufsteigenden »collagenen Bündeln« und den aufsteigenden elastischen Fasern, nichts über ihre Natur aus. Dies ist aber aus dem Grunde besser, weil ihre Zusammensetzung etwas wechselt, wenngleich es stets bestimmte Elemente sind, die an ihrem Aufbau teilnehmen, vor allem: collagene Bündel, elastische Fasern, glatte Muskelfasern, dazu Pigmentzellen, Nerven und Blutgefäße. Da die »perforierenden Stränge«, wie wir sie von nun an nennen wollen, die innere Coriumlage (der Anuren) durchsetzen, durften sie hier nicht unerwähnt bleiben; da sie jedoch bis zur Epidermis hinaufreichen, also auch durch die mittlere und äußere Lage des Coriums hindurchziehen und keiner Lage ganz angehören, so dürfte es am richtigsten sein, sie in einem besonderen Abschnitt zu besprechen (s. unten S. 38).

e. Bindegewebszellen, Pigmentzellen, Blutgefäße, Nerven.

Die fixen Bindegewebszellen zeigen in der inneren Coriumlage überall die charakteristische, an die Corneazellen erinnernde Anordnung, wie ich sie vom Axolotl (03, S. 233 ff., Fig. 22—27) und *Proteus* (07, Fig. 20) beschrieben und abgebildet habe und wie sie von früheren Autoren, besonders EBERTH (69), von »*Rana temporaria*« (Fig. 1) sowie *Hyla arborea* (Fig. 8) und EHRMANN (85, 92) vom »Frosch« in guter Darstellung wiedergaben. Von den Pigmentzellen, welche vor allem im Unterhautbindegewebe vielfach in horizontaler Schicht sich ausbreiten (worauf nicht näher eingegangen werden soll), sei nur angeführt, daß sie allein bei *Salamandra*, die sich ja überhaupt durch eine starke Pigmentierung der Haut auszeichnet, in der Innenlage häufiger angetroffen werden (Taf. I, Fig. 1), und zwar nicht nur in der Durchwanderung begriffen, wie ich es beim Axolotl gelegentlich fand (03, S. 262, Fig. 5 und 17 p), sondern auch, wenigstens teilweise, horizontal ausgebreitet. Bei Anuren habe ich die Innenlage, abgesehen von den perforierenden Strängen, stets pigmentfrei gefunden (Taf. I, Fig. 3—7).

Blutgefäße und Nerven durchsetzen bei Urodelen die Innenlage, ohne den Verlauf ihrer Elemente irgendwie zu beeinflussen, wie ich das für den Axolotl früher schon angab (03, S. 299 u. 300) und für *Proteus* und *Salamandra* bestätigen kann; bei den Anuren sind sie, wie erwähnt, von den perforierenden Strängen umschlossen.

d. Die äußere Grenzzone der Innenlage.

Bei *Proteus* ist, wie aus den Schilderungen von BUGNION (73) und mir (07, Fig. 20 u. 23) hervorgeht, die Innenlage des Coriums gegen die mittlere Lage ziemlich scharf abgesetzt, was auch bei den Larvenformen meist deutlich zu sehen ist. Bei größeren Axolotln dagegen geht die innere Coriumlage mehr allmählich in die mittlere über, indem die äußeren »Schichten« dünner werden und sich zum Teil gegen die Epidermis zu bogenförmig vorwölben (03, S. 212 u. 219).

Eine ähnliche Gestaltung der Grenze zwischen innerer und mittlerer Coriumlage trifft man nun nicht selten bei den Anuren¹, nur in noch schärferer Ausprägung. Bei ihnen wird, nicht bei allen Formen in gleicher Weise und ebenso nach den Körperregionen wechselnd, die Grenze zwischen den beiden Lagen des Coriums durch nach außen vorgewölbte arkadenartige Bogen gebildet, welche nach außen außerordentlich scharf begrenzt sein können.

Diese scharfe Grenze wird durch eine sehr eigentümliche Zone erzeugt, welche ich mit dem indifferenten Ausdruck »Grenzzone« vorläufig bezeichnen möchte (»Siebschicht« nach KASTSCHENKO und GAUPP). Die geschichtete Innenlage nimmt nun in den von der »Grenzzone« umschriebenen Bögen und Arkaden ein etwas andres Aussehen an, als in den unteren Schichten; die ebene Schichtung geht allmählich in eine gewölbte über, derart, daß die äußeren »Schichten« allmählich die gleiche bogenförmige Krümmung zeigen, wie die sie nach außen abschließende Grenzzone; gleichzeitig wird der Verlauf der Bindegewebsbündel etwas lockerer und unregelmäßiger (Taf. I, Fig. 3, 4, 7gz). Bei manchen Färbungen fällt diese Partie schon durch ihre etwas hellere Färbung auf (Taf. I, Fig. 3 u. 7). Besonders hell und von besonders lockerem Bau fand ich sie in Schnitten von der Rückenhaut einer *Rana arvalis* (Fig. 5). Hier kann man sogar sehr im Zweifel darüber sein, ob die ausgedehnte helle Schicht wirklich zur Innenlage und nicht etwa zur Mittellage zu rechnen sei. Ich entscheide mich für die erstere Möglichkeit, weil nach außen eine Lage folgt, welche den sonst gewöhnlichen Bau der Mittellage zeigt, und weil ich es nicht für ausgeschlossen halte, daß das der Figur zugrunde liegende Präparat einem besonderen Zustande des Coriums entspricht. Von LEYDIG ist wohl zuerst auf Grund mikroskopischer Untersuchung angegeben worden, daß bei den Männchen von »*Rana fusca*« die Haut während der

¹ Bei Salamandrinen ist der Übergang stets, soweit mir bis jetzt bekannt, ein mehr allmählicher.

Laichzeit eine Anschwellung erfahre, welche besonders durch »eine Umsetzung der aus horizontalen Lagen bestehenden Mittelpartie der Lederhaut in gallertiges Bindegewebe« zustande komme (68, S. 42; 77, S. 121; 92a, S. 206). Ich möchte nun vermuten, daß die eigentümliche Beschaffenheit der Haut in dem wiedergegebenen Präparat einer derartigen Veränderung ihren Ursprung verdankt, kann dies aber nicht mit Bestimmtheit behaupten, weil ich über das Geschlecht und die Zeit, in welcher das betreffende Tier konserviert wurde, leider keine Notizen zur Hand habe¹.

Ein besonderes Interesse, vor allem aber auch eine besondere und eingehendere Untersuchung verdiente die die Innenlage nach außen hin abschließende »Grenzzone«. Auf sie hat zuerst EBERTH aufmerksam gemacht (69, S. 12). Er beschreibt von der Grenze zwischen innerer und äußerer Coriumlage (nach meiner Bezeichnungsweise) »eine von einer feinkörnigen Masse gebildete Linie, die sich bei *Rana temporaria* an dünneren Schnitten in sehr zarte, viele feine Ausläufer tragende und miteinander anastomosierende, graugelbe, kernhaltige Zellen auflöst, die schwache Interferenzerscheinungen zeigen. Bei *Rana esculenta* findet sich statt dieser zarten gelben Linie ein breiter gelber Saum, der sich nach unten allmählich verliert. Statt aus Interferenzzellen besteht derselbe aus interferierenden feinen Bindegewebsfäserchen, wie das Tapetum fibrosum im Auge der Säuger«. Später hat KASTSCHENKO (82, S. 361) diese Schicht als »siebförmige Hautschicht« beschrieben; er beobachtete richtig, was auch schon EBERTH andeutete, daß sie durchbrochen ist, um die »senkrecht durchsetzenden Bündel«, d. h. die »perforierenden Stränge« (nach meiner Bezeichnungsweise) hindurchzulassen, und daß sie an den Rändern der zum Durchtritt dienenden »Maschen« sich nach unten umschlägt und für die verbindenden Bündel trichterförmige, mit breiteren Öffnungen nach außen zugekehrte Scheiden bildet. Ihrer Zusammensetzung nach schien sie ihm aus »haufenweise verteilten Körnern« zu bestehen, zwischen welche von unten her sehr feine Bindegewebsfasern emporsteigen. KASTSCHENKO erbrachte den Nachweis, daß diese Schicht bei Krappfütterung der Frösche sich rot färbt. Seitdem hat meines Wissens nur noch GAUPP (04, S. 490) sie erwähnt; er bestätigte im wesentlichen die Angaben von EBERTH und KASTSCHENKO und beschreibt das Aussehen der von ihm als »Siebschicht« bezeichneten Zone in VAN GIESON-Präparaten. »Sie besitzt in ihnen einen leicht violetten Schimmer

¹ Die von LEYDIG angegebene »Anschwellung« ist in mehrfacher Hinsicht bemerkenswert und verdiente wohl eine genauere Untersuchung.

und zeigt eine sehr dichte Struktur; eine Schichtung in horizontale Lamellen ist durchaus nicht erkennbar. Wohl aber steigen feine Fasern aus der unterliegenden Schicht in vertikaler Richtung in sie auf. Kerne oder Zellen sind in ihr nicht nachweisbar. Ob das granuliertes Aussehen, das die Schicht darbietet, von wirklichen körnigen Bildungen herrührt oder nur der Ausdruck eines sehr feinen faserigen Filzwerkes ist, vermag ich nicht zu sagen und verdiente eine besondere Untersuchung.« »Die Oberfläche der Siebschicht erscheint glatt.« Ich habe diese Schilderung GAUPPS deshalb ganz wiedergegeben, weil ich ihr nichts Wesentliches hinzuzufügen habe und sie auch zur Erläuterung meiner Zeichnungen dienen kann, von denen Fig. 3 das Verhalten der Schicht (*gz*) vom dorsalen Seitenwulst einer *Rana esculenta* nach VAN GIESON-Färbung zeigt, wobei sie einen dunkelblau violetten Ton angenommen hatte. Fig. 4 ist nach einem Orceinpräparat gezeichnet und läßt das Fehlen der Kerne und die hier nur sehr zart angedeuteten aufsteigenden »Fäserchen« erkennen; man sieht ferner hieraus, daß diese mit elastischen Fasern nichts zu tun haben, da sie ungefärbt bleiben. Bestätigen kann ich auch, daß, wie GAUPP angibt, die »Grenzzone« (Siebschicht) von der Mittellage öfter durch eine Spalte getrennt wird. Hinzufügen kann ich dagegen, daß ich die besondere »Grenzzone« auch bei *Bombinator bombinus* auffand, jedoch nur an einzelnen Stellen und in schwächerer Ausbildung; sie zeigte nach VAN GIESON-Färbung den gleichen Ton wie bei *Rana esculenta*. Ich traf sie ferner ziemlich gut entwickelt bei *Pelobates fuscus*, wo sie sich bei Färbung mit Boraxkarmin-Hämatoxylin (0,25 %)-Kaliumchromat (1 %) dunkelschieferblau färbte (Fig. 7 *gz*). Bei *Hyla*, *Rana arvalis* und bei sämtlichen untersuchten Urodelen habe ich sie vermißt. Man darf wohl annehmen, daß die eigentümliche »Grenzzone« auf die Anuren beschränkt ist; ob sie allerdings allen Formen unter diesen zukommt, bedarf weiterer Untersuchung.

2. Die mittlere Coriumlage.

Die mittlere Lage des Coriums (*cm*) ist derjenige Teil, welcher sowohl bei den einzelnen Formengruppen wie an dem gleichen Individuum die relativ größten Verschiedenheiten aufweist. Während die Innenlage wenigstens am Stamm des Körpers annähernd die gleichen Dimensionen bewahrt, kann die Dicke der mittleren Lage ziemlich erheblich wechseln, wie schon BUGNION für *Proteus* (73, S. 307) und ich für den Axolotl erwähnt haben (03, S. 201). Für den »Frosch« hat GAUPP ebenfalls gezeigt, daß die Dicke der mittleren Lage, des

»Stratum spongiosum«, wie er es nennt, sehr wechselt. Er schreibt dies der Abhängigkeit von der Ausbildung der Hautdrüsen zu, was im allgemeinen auch zutrifft.

a. Die Bindegewebsbündel.

Im allgemeinen ist die mittlere Lage von der inneren wie von der äußeren — und dies hat für alle Fälle Geltung — durch die Verlaufsrichtung der Bindegewebsbündel charakterisiert. Diese weicht von dem »horizontalen geschichteten Verlauf« ab, ist indessen keine durchaus regellose. Wie sie verläuft, hängt, wenigstens zum Teil, von den in die Mittellage eingelagerten Drüsen ab. Unbeeinflusst von diesen bleibt sie bis zu einem gewissen Grade dann, wenn zwischen den Bindegewebsbündeln gallertige Intercellularsubstanz in reichlicherem Maße entwickelt ist.

Dieser Zustand ist vor allem bei den Perennibranchiaten verwirklicht, von welchen ich *Proteus anguinus* Laur. und *Siren lacertina* L.¹ untersucht habe. Für *Proteus* hat schon BUGNION (73) angegeben, daß die mittlere Coriumlage zahlreiche, senkrecht zur Oberfläche aufsteigende Bündel enthält, was ich selbst bestätigen konnte (07, S. 589, Fig. 20 u. 23a); das gleiche ist bei *Siren* der Fall, vor allem aber auch beim Axolotl, für welchen ich auf meine frühere Darstellung verweisen kann (03, S. 218 ff., Fig. 4, 5, 10, 35). Bei den Larven aller Amphibien ist das gleiche Verhalten zu beobachten, wie ich schon von einigen Beispielen erwähnt habe (SCHUBERG 07, S. 570, 576, 579). In welcher Weise die aufsteigenden Bündel der mittleren mit jenen der inneren Lage zusammenhängen, habe ich ebenfalls schon beim Axolotl geschildert (03); bei den andern erwähnten Formen finden sich in dieser Hinsicht keine Unterschiede.

Bei den Larven verlaufen die aufsteigenden Bündel der Mittellage noch ziemlich isoliert (07, Fig. 18 u. 22); und das gleiche ist an den noch wachsenden Partien der *Proteus*-, wie Axolotlhaut der Fall, also vor allem an den Flossensäumen (07, Fig. 23, an der Basis des Flossensaumes von *Proteus*; 03, Fig. 35, vom Flossensaum des Axolotl). Schon bei *Proteus* zeigen jedoch die mehr das ausgewachsene Verhalten darbietenden Körperstellen eine größere Dichtigkeit der aufsteigenden Bündel (07, Fig. 20), ebenso beim Axolotl (03, Fig. 5 u. 10). Bei

¹ Von dieser Art konnte ich nur ein altes Spiritusexemplar untersuchen, dessen Erhaltung nicht sehr gut war; ich verzichte daher auf eine Wiedergabe von Figuren, was um so eher geschehen kann, als die zu erwähnenden Verhältnisse auch ohnedem verständlich sein werden.

größeren Tieren ist hier die Zahl der Bündel, besonders in der inneren Partie der Haut, so groß, daß sie dicht zusammenschließen und die vorher sie trennende gallertige Grundsubstanz mehr und mehr zurücktritt. Mit der Zunahme der Zahl treten auch noch andre Verlaufsrichtungen hervor, indem die allerdings die Hauptmasse bildenden aufsteigenden Bündel von solchen anderer Richtung durchflochten werden. Damit wird der Übergang gebildet zu dem Verhalten der Mittellage, wie wir es bei erwachsenen Salamandriden und Anuren treffen, bei denen eine große Anzahl einander durchflechtender Bündel vorhanden ist, von denen aber noch viele senkrecht oder schräg emporsteigen. Die Bündel sind hier dicht aneinander gefügt, anscheinend ohne Ausbildung einer gallertigen Grundsubstanz.

Beim Axolotl habe ich die Mittellage senkrecht durchsetzende »säulenartige Züge« von Bindegewebsbündeln gefunden, durch welche die Drüsen mit der Innenlage in Verbindung stehen; sie entspringen, wie die andern aufsteigenden Bündel, aus der Innenlage, verbreitern sich gegen die Drüse zu und umfassen sie seitlich (03, S. 222, Fig. 4). Bei *Proteus* habe ich sie nur mitunter, nicht regelmäßig angetroffen (07, S. 589). Anscheinend kommt ihnen eine mechanische Funktion zu, indem sie der gallertigen Grundsubstanz als Stütze dienen und deren Durchtränkung mit lymphoider Flüssigkeit gewährleisten (03, S. 223).

Bei Anuren fand ich ähnliche säulenartige Züge nur dort, wo die Mittellage eine erhebliche Verdickung zeigt, so besonders bei *Rana esculenta* in den dorsalen Drüsenwülsten (Taf. I, Fig. 3); sie sind hier jedoch zum Teil mit den »perforierenden Strängen« identisch, auf welche unten noch zurückzukommen sein wird. Ein Teil von diesen bildet genau ebensolche, die Drüsen stützende und sich seitlich um sie ausbreitende Stränge, wie es bei den »säulenartigen Zügen« des Axolotls der Fall ist (Taf. I, Fig. 3, 5, 7). Wenn die Drüsen, wie oft, dicht gedrängt stehen, so ist der Anteil dieser die Mittellage durchsetzenden, sich um die Drüsen ausbreitenden Stränge am Aufbau der mittleren Coriumlage nicht ganz unerheblich, da sie ja zum großen Teil aus Bindegewebsbündeln bestehen (s. unten).

Beim Salamander wie bei den Anuren hängt die Dicke der mittleren Coriumlage, wie GAUPP schon für den Frosch bemerkt, im wesentlichen von der Entwicklung der Drüsen ab. Das Verhalten der dorsalen Drüsenwülste von *Rana esculenta* ist in dieser Hinsicht sehr lehrreich. Seitlich von ihnen enthält die Haut streckenweise gar keine Drüsen, und die Mittellage, die im Drüsenwulst mächtig erhöht war,

verdünnt sich dementsprechend zu einem ganz schmalen Saume. Genau das gleiche Verhalten ist bei allen andern Anuren an entsprechenden Partien zu beobachten; ebenso auch bei *Salamandra maculosa* z. B. an der Haut der Kehle (Taf. I, Fig. 2). Übrigens ist beim Salamander die Mittellage meistens sehr schmal und zwischen den kleineren Drüsen fast ganz von Pigment erfüllt.

Sehr bemerkenswert ist, daß bei den Anuren alle, auch die größten Drüsen, ganz innerhalb der dadurch erhöhten Mittellage liegen, bei den Kröten sogar die Parotiden und die großen Rückendrüsen. Bei den Salamandern dagegen sind wenigstens die großen Giftdrüsen des Rückens tief eingesenkt: sie liegen nach innen vom gesamten Corium, auch von der Innenlage, im Unterhautbindegewebe (Taf. I, Fig. 1gd), da sie schon frühzeitig, bei ihrer ersten Anlage, das noch einheitliche Corium durchbrechen (vgl. SCHUBERG 07, S. 569).

b. Die elastischen Fasern.

Beim Axolotl (SCHUBERG, 03, S. 231) läßt sich für die meisten elastischen Fasern der mittleren Coriumlage eine Verbindung mit den durch die innere Lage aufsteigenden nachweisen. Sie erscheinen größtenteils als deren Fortsetzungen und steigen senkrecht oder schräg, meist unter etwas welligem Verlauf und sich verästelnd gegen die Außenlage zu auf, die sie indessen in der Regel nicht erreichen; manche, insbesondere nahe der Grenze von innerer und mittlerer Lage liegende Fasern schließen sich den gegen die Epidermis zu vorgewölbten Bindegewebsbündeln dieser Region an oder ziehen sonst in querer Richtung. Stärkere Entwicklung und dichtere Anhäufung zeigen die elastischen Fasern in den »säulenartigen Zügen« unterhalb der Drüsen, in denen sie die Verlaufsrichtung der Bindegewebsbündel wiederholen (03, Fig. 14). Bedeutend stärker als bei dem immerhin noch larvalen Axolotl sind natürlich auch in der Mittellage die elastischen Fasern bei *Proteus*. Der Charakter der Verteilung ist zwar ungefähr der gleiche, doch sind die einzelnen Elemente zahlreicher und kräftiger, vor allem aber reichen sie nicht nur bis zur äußeren Coriumlage, sondern auch noch in diese hinein (07, S. 589).

Beim Salamander und bei den Anuren enthält die Mittellage die Verzweigungen der aus der Innenlage aufsteigenden Fasern, welche bis zur Epidermis hin ausstrahlen. Bei Anuren sind es — nach Beobachtungen an *Rana esculenta*, *R. arvalis*, *Bombinator pachypus*, *Pelobates fuscus* und *Hyla arborea* — die Zweige der durch die perforierenden Stränge hereintretenden Fasern; manche biegen außerhalb der

»Grenzzone«, mitunter deren Rand unmittelbar folgend, bogenförmig um (Taf. I, Fig. 4 von *Rana esculenta*), andre durchziehen die Mittellage in mannigfacher Richtung, umfassen zum Teil die Drüsen (Taf. I, Fig. 6 von *Bombinator pachypus*) und endigen fast ausnahmslos in feinen, zur Epidermis aufsteigenden Fäserchen, die allerdings durch das unter dieser entwickelte Pigment vielfach verdeckt werden. Bei *Rana esculenta* hat TONKOFF arkadenartige Anastomosen zwischen den bogenförmig umgebogenen, aus benachbarten perforierenden Strängen stammenden Fasern beobachtet (00, Fig. 1); ich kann dies Verhalten bestätigen, fand aber Anastomosen stets nur in der inneren Partie der Mittellage, niemals so weit oberflächlich, wie sie TONKOFF zeichnete.

c. Andre Bestandteile.

Auf die Bindegewebszellen, die ich vom Axolotl genauer geschildert habe (03), ebenso auf die Pigmentzellen, Nerven und Blutgefäße der mittleren Lage will ich hier nicht näher eingehen. Nur das sei bemerkt, daß die mittlere Lage des Coriums bei allen Amphibien der Hauptsitz der Pigmentierung der Haut ist und von den verschiedenartigen Formen des Pigments oft fast vollständig erfüllt wird (vgl. z. B. Fig. 1, 2, 4, 6, 7).

In den Fällen, in welchen die Mittellage des Coriums eine besonders lockere Beschaffenheit besitzt, wie bei Perennibranchiaten (*Proteus*, *Siren*), enthält die Mittellage des Coriums, wie schon BUGNION für *Proteus* erwähnt (73, S. 307), eine ziemlich erhebliche Menge von gallertiger Grundsubstanz, welche wohl den größten Teil des zwischen den Bündeln und den Zellen übrig bleibenden Raumes ausfüllt. Das gleiche Verhalten zeigen alle Larvenformen, denen der Axolotl, vor allem mit noch nicht völlig erwachsenen Exemplaren, hierin entschieden zuzurechnen ist. Wie ich schon früher angab, färbt sich diese Gallerte mit basischen blauen Anilinfarben metachromatisch schwach rosa, was wohl auf einen Mucingehalt schließen läßt (03, S. 221).

Der Bau und die Ausdehnung dieser Gallerte, sowie die etwaige Verteilung von Lymphräumen in ihr und ihre Beziehung zu den Zellen bedürfen genauerer Untersuchung, ebenso ob und wie weit sie noch bei ausgebildeten Salamandrinen und Anuren erhalten bleibt.

3. Die äußere Lage des Coriums.

Für den Axolotl habe ich den Nachweis erbracht (03, S. 223), daß unmittelbar unter der Epidermis eine besondere, als »Basalmembran« erscheinende und gelegentlich auch als solche bezeichnete, besondere

Lage vorhanden ist, welche aus Bindegewebsbündeln der gleichen Art besteht, wie sie sonst im übrigen Corium sich finden. Sie besitzt eine deutliche Kreuzstreifung und gleicht hierin, wie in ihrem sonstigen Verhalten, der ersten Anlage des Coriums bei Larven, das ja ebenfalls vielfach als Basalmembran aufgefaßt wurde (vgl. oben S. 14 und unten S. 44). Daß sie eine solche nicht ist, geht, wie schon früher betont, auch daraus hervor, daß sie an verschiedenen Stellen des Körpers, vor allem an den Flossensäumen, mit der inneren Coriumlage sich vereint, was schon PAULICKI, der sie auch sonst im allgemeinen richtig beurteilte, nachwies (85, S. 144). Die Entwicklung rechtfertigt diese Auffassung vollkommen (vgl. unten S. 44). Ich habe schon früher darauf hingewiesen, daß dies auch aus einem Vergleich mit andern Amphibien, vor allem *Proteus*, *Siren* und *Ichthyophis* hervorgehe (03, S. 224). Inzwischen habe ich die Außenlage von *Ichthyophis* (07, S. 578) und *Proteus* (07, S. 590) genauer beschrieben und kann hier hinzufügen, daß sie sich bei *Siren lacertina* L. ziemlich gradeso zu verhalten scheint. Bei allen diesen Formen zeigt sie genau die gleiche Schichtung (bei *Siren* noch sehr zart) und Durchsetzung von aufsteigenden Bündeln wie die Innenlage, woraus ihre Gleichwertigkeit mit dieser sichergestellt wird, abgesehen davon, daß sie auch hier an bestimmten Körperstellen mit der Innenlage verschmilzt. Für ihre Durchsetzung mit Zellen und elastischen Fasern, welche letztere bis an die Epidermis heranreichen, sowie ihre Durchwachsung mit Blutcapillaren verweise ich auf meine frühere Beschreibung der *Proteus*-Haut (87, S. 588 ff).

Durch diese Ausbildung einer geschichteten äußeren Lage unterscheiden sich die bis jetzt untersuchten Perennibranchiaten und Gymnophionen vom Axolotl und den Larven der andern Amphibien. Bei den Salamandrinen und Anuren dagegen findet sich ebenfalls eine geschichtete Außenlage; wenigstens konnte ich bei *Salamandra maculosa* und den von mir untersuchten Anuren (*Rana esculenta*, *R. arvalis*, *Bombinator pachypus*, *Pelobates fuscus*, *Hyla arborea*) eine solche nachweisen. Meist erscheint sie als ein heller Grenzsaum, als welche sie von älteren Autoren mehrfach beschrieben wurde. Wenn sie, was die Regel darstellt, sich nicht so deutlich als besondere Lage abhebt, wie bei den untersuchten Perennibranchiaten und Gymnophionen, so beruht dies vor allem darauf, daß die mittlere Coriumlage weniger locker gebaut ist als bei diesen. Letztere ist im Gegenteil oft sehr dicht und kompakt, dazu noch, wie erwähnt, mit Pigment dicht erfüllt, so daß die Außenlage weniger

durch ihre Struktur als durch ihre Pigmentlosigkeit auffällt und sich demnach nur als heller »Grenzsäum« abzeichnet.

Bindegewebszellen, und vor allem Ausläufer von solchen, gehen beim Salamander und bei den Anuren jedenfalls dicht an die Epidermis heran. Eine Verbindung mit deren gezahntem oder gezackten inneren Rande findet anscheinend nicht in dem Maße und in der Allgemeinheit statt, wie ich das für *Proteus*, Axolotl und andre Larvenformen nachzuweisen in der Lage war (03 und 07). Ich hoffe auf diese Verhältnisse an der Grenze von Epidermis und Corium von Salamandrinen und Anuren, welche technisch besondere Schwierigkeiten darbieten, bei anderer Gelegenheit zurückkommen zu können; ebenso auf die Endigung der elastischen Fasern, welche in die Außenlage, gegen die Epidermis hin ausstrahlen und in vielen Fällen mindestens dicht an sie herantreten. Daß das gleiche bei *Proteus* der Fall ist — nicht dagegen beim Axolotl — habe ich schon früher gezeigt (07 und 03).

4. Die perforierenden Stränge des Coriums der Anuren.

Das Corium der Anuren wird von besonderen, auf senkrechten Hautschnitten vertikal aufsteigenden Strängen durchsetzt, die ich als »perforierende Stränge« bezeichnen möchte. Für die Begründung dieses Namens und ihre Verschiedenheit von »aufsteigenden Bündeln« der Innenlage kann auf die obenstehenden Ausführungen (s. S. 28) verwiesen werden. Eine gesonderte Besprechung erfordern sie aus dem Grunde, weil sie keiner Lage des Coriums allein angehören, sondern alle Lagen, von der inneren bis zur äußeren durchsetzen.

Ihrem Verlauf nach stimmen sie zum Teil mit den säulenartigen Zügen des Axolotls überein, welche ich bei dieser Form in der Regel zwischen Innenlage und Hautdrüsen fand (s. oben S. 34); aber nur zum Teil. Wie alle senkrecht oder schräg durch die Mittel- lage aufsteigenden Bindegewebsbündel und elastischen Fasern der Axolotlhaut sind die aufsteigenden Bindegewebsbündel und die zwischen ihnen verlaufenden elastischen Fasern, welche die Grundmasse der säulenartigen Züge bilden, Fortsetzungen der gleichnamigen, die Innenlage senkrecht durchsetzenden Elemente; sie entspringen aber in der Innenlage, ohne diese in ihrer sonstigen Anordnung irgendwie zu beeinflussen.

Ganz anders verhalten sich die perforierenden Stränge der Anuren; diese durchsetzen die gesamte Innenlage, unterbrechen sie geradezu, und erzeugen dadurch, wie schon ASCHERSON (40, S. 18)

bei der ersten Beschreibung nicht unzutreffend bemerkte, »vierseitige Felder mit abgerundeten Ecken«. Die perforierenden Stränge der Anuren treten schon aus dem Unterhautbindegewebe in mehr oder weniger kräftiger Ausbildung hervor; sie beginnen mit kegelförmiger Verbreiterung und haben somit beim Eintritt in die Innenlage etwa die Form eines, der letzteren mit dem weiten Teile aufsitzenden Trichters. LEYDIG hat mehrfach und richtig betont, daß die innere »Grenzschicht« des weichen lockeren Bindegewebes (d. i. das »Unterhautbindegewebe«) und die äußere Grenzschicht (d. h. die »mittlere Coriumlage«) sich mitten durch die wagerechten Lagen in Verbindung setzen« (z. B. 68, S. 29). Dies ist tatsächlich der Fall. Die Bindegewebsbündel der perforierenden Stränge biegen, was schon STIEDA angedeutet hat, aus dem Unterhautbindegewebe unter rechtem Winkel um und durchziehen, teils in Gestalt von soliden Strängen, teils aber auch die Wand eines hohlen Cylinders bildend, die Innenlage des Coriums, welche, wie erwähnt, durch sie unterbrochen wird (Taf. I, Fig. 3, 4, 5, 7 ps). Sie können dabei den Verlauf derselben in dem Sinne beeinflussen, daß deren Schichten, den ausgerundeten Trichterflächen sich anschmiegend, nach oben umgebogen werden (s. besonders Taf. I, Fig. 5 und 7). Nach dem Durchtritt durch die Innenlage treten die Bindegewebsbündel der perforierenden Stränge meistens wieder kegelförmig auseinander und verlieren sich allmählich im Geflecht der mittleren Coriumlage. Ein Teil von ihnen umfaßt mit den ausgebreiteten Ausläufern die Drüsen (Taf. I, Fig. 3 und 5); sie verhalten sich hierbei dann ganz ähnlich wie die »säulenartigen Züge« der Axolothlhaut, so daß sie als säulenartige Stützen der Drüsen erscheinen (s. besonders Fig. 3). Diese Beziehung zu den Drüsen trifft aber, wie gesagt, nur für einen Teil der Stränge zu, und zwar sind es anscheinend nur, oder wenigstens vorzugsweise jene, in welchen die Bindegewebsbündel ziemlich dicht zusammengedrängt sind. Diese enthalten außer Bindegewebs- und Pigmentzellen noch elastische Fasern, welche, aus dem Unterhautbindegewebe aufsteigend, die innere Coriumlage durchsetzen und in die mittlere Lage eintreten, um sich, unter Verzweigung und allmählicher Verfeinerung, in dieser auszubreiten (s. oben). Sie können außerdem, wie schon die älteren Autoren beschrieben haben, Nerven-, Blut- und Lymphgefäße einschließen, die auf diese Art in die mittlere Lage eintreten.

In jenen perforierenden Strängen aber, bei denen die Bindegewebsbündel beim Verlauf durch die Innenlage ungefähr die Wand eines Cylindermantels besitzen, verlaufen glatte Muskelfasern.

Wie schon oben erwähnt, wurden diese Elemente in der Haut der Anuren zuerst von HENSCHKE (56, S. 281) gefunden, wenngleich nicht ausgeschlossen ist, daß manche der von ihm dafür gehaltenen Gebilde es in Wirklichkeit nicht waren. Sie wurden später vor allem von EBERTH (69) genauer beschrieben und abgebildet und dann auch von LEYDIG, der früher an ihrem Vorkommen gezweifelt hatte (57, S. 82), als solche anerkannt (76a, S. 207). Ich selbst habe ihr Vorkommen beim Laubfrosch bestätigt (91, S. 54; 93, S. 3). MAURER, dem alle diese Angaben unbekannt geblieben waren, hat sie später ebenfalls beschrieben und ihre Entwicklung untersucht (94, S. 152; 95, S. 129).

Die glatten Muskelzellen (*m*) sind entweder einzeln (s. z. B. Taf. I, Fig. 6, von *Bombinator*) oder zu mehreren (Fig. 4 und 5) in den perforierenden Strängen enthalten. Ich kenne sie von *Rana esculenta*, *R. fusca*, *R. arvalis*, *Pelobates fuscus*, *Bombinator pachypus*, *Bufo vulgaris* und *Hyla arborea*. Ihr Vorkommen dürfte daher bei den Anuren ein allgemeines sein. Sie fehlen dagegen anscheinend völlig bei den Urodelen, sowohl bei den Perennibranchiaten, wie bei den Salamandrinen¹.

Die Menge, in welcher sie vorkommen, ist bei den verschiedenen Arten, und bei der nämlichen Art an den einzelnen Körperstellen recht verschieden. Die Topographie ihrer Verbreitung bedarf noch etwas genauerer Untersuchung. Recht kräftig entwickelt sind sie in der Bauchhaut von *Hyla* (SCHUBERG 91, S. 54).

Schon EBERTH (69) wies beim Frosch nach, daß die äußeren Enden der Muskelfasern bis an die Epidermis herantreten. Ich selbst habe dann angegeben, daß diese Enden mit den Fortsätzen der Epidermiszellen in Verbindung stehen (93, S. 3), während MAURER von einem Eindringen der glatten Muskelzellen in die unterste Schicht der Epidermis berichtete (95, S. 129). Soviel ich zurzeit sagen kann, kommen beide Arten der Endigung der Muskelzellen vor; doch sind meine Untersuchungen hierüber noch nicht abgeschlossen.

In naher Beziehung zu den Muskelzellen stehen bei den solche enthaltenden Strängen die elastischen Fasern. Sie begleiten und umhüllen sie derart, daß ihr Verlauf jenen der Muskelzellen vollkommen widerspiegelt (Taf. I, Fig. 4, von *Rana esculenta*). Besonders bemerkenswert ist die Haut von *Hyla*, wo es zur Bildung von geschlossenen, die einzelnen Muskelzellen umfassenden elastischen Röhren kommt, welche nach innen mit den Fasern des Unterhaut-

¹ Ich sehe dabei ab von den in der Cloakengegend vorhandenen glatten Muskelzellen, deren Vorkommen ich für *Salamandra* und *Triton* bestätigen kann.

bindegewebes in Verbindung stehen, und von welchen nach außen gegen die Epidermis hin und in die mittlere Coriumlage ausstrahlende Fasern sich abspalten. Ähnliches habe ich auch bei *Pelobates* gesehen. Ich hoffe, auf diese eigentümlichen Verhältnisse an anderer Stelle zurückkommen zu können und verzichte daher zunächst noch darauf, meine Angaben durch eine Abbildung zu belegen.

5. Zusammenfassung.

Überblicken wir die Summe der einzelnen bisher verzeichneten Tatsachen, so ergibt sich, wie ja schon aus der Darstellung zu entnehmen war, daß das Corium der einzelnen Abteilungen der Amphibien bemerkenswerte Unterschiede aufweist.

Bei den Perennibranchiaten (*Proteus*, *Siren*¹) ist die Innenlage in der typischen Weise »geschichtet« und von aufsteigenden Bündeln durchsetzt. Die mittlere Lage ist ziemlich dick und enthält außer den hauptsächlich senkrecht aufsteigenden Bindegewebsbündeln eine ziemliche Menge gallertiger Intercellulärsubstanz. Die äußere Lage ist entweder gerade so geschichtet wie die innere, und kann an manchen Körperstellen deren Dicke nahezu erreichen (*Proteus*), oder dünn und erst sehr zart geschichtet (*Siren*). Die elastischen Fasern steigen aus dem Unterhautbindegewebe durch die Innenlage auf, in welcher sie horizontale Äste abgeben, und durchsetzen die mittlere und äußere Lage bis an die Epidermis, zu welcher sie senkrecht emporstreben. »Perforierende Stränge« und glatte Muskelzellen fehlen. Die Drüsen liegen alle in der mittleren Lage.

Die Salamandrinen (*Salamandra*, *Triton*) besitzen eine sehr kräftig entwickelte, geschichtete und von aufsteigenden Bündeln durchzogene Innenlage. Die mittlere Lage ist meist niedrig, von kompaktem Bau und fast ganz mit Pigment erfüllt (*Salamandra*). Gallertige Intercellulärsubstanz ist am ausgebildeten Tier nicht entwickelt. Die äußere Lage ist geschichtet und erscheint als homogener Grenzsaum. Die sehr kräftig entwickelten elastischen Fasern (*Salamandra*) steigen

¹ *Menopoma* habe ich selbst nicht untersucht; doch möchte ich nicht unterlassen, auch hier darauf hinzuweisen, daß nach den Angaben LEYDIGS (s. oben S. 10) die Cutis dieses Tieres zu innerst durch eine feste Schicht von weißlicher Farbe begrenzt wird, und daß die relativ ansehnliche Dicke der Lederhaut anscheinend nicht durch den »Grundstock« (= »innere Lage«), sondern durch die »obere lockere, gefäßtragende Grenzlage« (= »mittlere Lage«) bedingt wird. Eine genauere Untersuchung dürfte wohl auch hier eine »äußere« Lage noch auffinden lassen.

senkrecht durch die Innenlage auf, geben in diese parallel zur Schichtung ziehende Fasern ab und strahlen durch die mittlere und äußere Lage pinselförmig bis zur Epidermis hin aus. »Perforierende Stränge« und glatte Muskelzellen fehlen. Die Drüsen liegen nur zum Teil in der mittleren Lage; die Parotiden und die Drüsen der zwei dorsalen Längsreihen, welche embryonal zuerst angelegt werden, durchbrechen das embryonale Corium und liegen ganz im Unterhautbindegewebe.

Der Axolotl stimmt mit den einheimischen Salamandrinen insofern überein, als die geschichtete Innenlage aufsteigende Bindegewebsbündel sowie elastische Fasern enthält und der perforierenden Stränge und Muskelzellen entbehrt; er unterscheidet sich aber durch die Dünne und die mangelnde Schichtung der Außenlage, durch die Entwicklung von gallertiger Grundsubstanz in der Mittellage und durch die Anordnung der Drüsen, welche alle in der letzteren gelegen sind. Die Dünne der Außenlage und die Anwesenheit gallertiger Grundsubstanz in der dickeren Mittellage hat er ebenso wie die relativ schwache Ausbildung der elastischen Fasern mit allen Amphibienlarven gemeinsam: dies sind also Charaktere, welche nur zeigen, daß der Axolotl bis zu einem gewissen Grade dem larvalen Stadium entspricht — wie auch nicht anders zu erwarten. Die Lagerung der Drüsen bleibt somit als einziger wirklicher Unterschied, dem aber wohl keine zu große Bedeutung beizulegen sein dürfte.

Im Unterschiede von den beiden Abteilungen der Urodelen besitzen die Anuren vor allem, soweit Angaben hierüber vorliegen, »perforierende Stränge«, welche zum Teil aufsteigende glatte Muskelzellen einschließen. Die Innenlage enthält zwar aufsteigende Bindegewebsbündel, in der Regel aber (abgesehen von den perforierenden Strängen) keine oder nur wenige elastische Fasern. Die Mittellage ist kompakt, scheint keine gallertige Grundsubstanz zu enthalten und wechselt je nach der Einlagerung der Drüsen, von welchen jedoch keine das Corium durchbrechen.

Die Gymnophionen schließlich stimmen — nach den Angaben von F. und P. SARASIN (87, S. 79) — mit den Perennibranchiaten durch die Schichtung der äußeren und den »lockeren« Bau der mittleren Lage überein; von diesen unterscheiden sie sich nur durch den Körper ringförmig umziehende, senkrecht aufsteigende »Lamellen« und die Einlagerung von Schuppen. Perforierende Stränge und glatte Muskelfasern scheinen zu fehlen; über die elastischen Fasern ist noch nichts bekannt.

Wie diese Zusammenstellung zeigt, stimmt der Bau des Coriums im

großen und ganzen mit den meist verbreiteten Vorstellungen über die Verwandtschaftsbeziehungen der einzelnen Abteilungen überein und läßt die auch in andern Merkmalen zutage tretende Ursprünglichkeit der Gymnophionen ebenfalls erkennen.

Andererseits geht aber aus der Übersicht unsrer Kenntnisse hervor, daß das Corium einer vergleichend-anatomischen Betrachtung nicht nur nicht unwert ist, sondern daß ein weiterer Ausbau der hierzu erforderlichen Kenntnisse sehr zu wünschen wäre.

III. Das Corium der Larven und seine Entwicklung.

Es war nicht meine Absicht, die embryonale Herkunft der Elemente des Mesoderms zu untersuchen, welche an der Bildung der Haut, speziell des Coriums sich beteiligen; es kam mir vielmehr nur darauf an, früheste Stadien des Coriums, in denen es schon als solches erkennbar erscheint, zu ermitteln und deren allmähliche Umwandlung kennen zu lernen. Aber noch in einer andern Hinsicht mußte die Untersuchung eine gewisse Einschränkung erfahren,

Die Frage nach der Entwicklung des Coriums ist aufs engste verknüpft mit dem Problem der Histogenese der collagenen Elemente des Bindegewebes, ein Problem, über dessen Lösung eine Einheitlichkeit der Meinungen bisher noch nicht erzielt wurde. Eine Lösung desselben gerade am Corium der Amphibien erscheint mir indessen ziemlich schwierig; ich bin vielmehr der Ansicht, daß hierzu andre Objekte geeigneter erscheinen, und hoffe dies in späteren Untersuchungen erweisen zu können. Ich werde daher die Histogenese des Coriums, speziell die Entstehung der collagenen Substanz, hier nur streifen und muß mir vorbehalten, die hierüber geäußerten Anschauungen bei andrer Gelegenheit genauer zu begründen.

Abgesehen von dieser hier nur beiläufig zu berührenden Frage, bietet die Entwicklung des Coriums noch in andrer Richtung ein größeres und allgemeineres Interesse. Mehrfach ist die Meinung ausgesprochen worden, daß noch auf Entwicklungsstadien, in denen die eigentliche Sonderung der Keimblätter bereits vollzogen ist, die schon zur Epidermis gewordenen Ectodermpartien Zellen abgäben, zur Beteiligung am Aufbau von Organen, welche nach den herrschenden Ansichten auf rein mesodermaler Grundlage entstünden. Zuerst ist diese Meinung für die Entstehung von Skeletgebilden bei Fischen und Amphibien ausgesprochen worden, dann aber auch für die Entwicklung des Coriums. Da ganz kürzlich erst v. SZILY (07) eine ausführliche Übersicht der einschlägigen Literatur gegeben hat, darf ich wohl

auf diese verweisen und mich darauf beschränken, allein die für die Entwicklung des Coriums vorliegenden Angaben anzuführen.

In erster Linie sind hier die bereits oben erwähnten (s. S. 20) Angaben KLAATSCHS (94) und MAURERS (95) über die Entwicklung des Coriums der Amphibien zu erwähnen, nach welchen wenigstens ein Teil der Zellen des Coriums aus der Epidermis stammen soll. Viel weiter noch geht RETTERER, welcher das ganze Corium wie das Unterhautbindegewebe aus den untersten Zellschichten der Epidermis entstehen läßt, während KRAUS (06) für die Reptilien eine Beteiligung der Epidermis am Aufbau des Coriums für wahrscheinlich hält.

Aus derartigen Angaben ist der Schluß gezogen worden, daß die Lehre von der »Specificität der Keimblätter« nicht mehr zu Recht bestehe, womit »eines der wichtigsten allgemeinen Resultate der embryologischen Forschung« (ZIEGLER, 02, S. 43) in Abrede gestellt würde.

1. Der Verlauf der Entwicklung.

Während ich spätere Larvenstadien von verschiedenen Urodelen- und Anurenarten untersuchte, beschränkten sich meine Beobachtungen an jüngeren Stadien auf den Axolotl. Über sie habe ich schon in anderm Zusammenhange ziemlich ausführlich berichtet (07, S. 559).

MAURER (92, S. 342) hatte bei Axolotl-Embryonen von 6,5 und 7 mm Länge eine der Epidermis anliegende »Basalmembran« beschrieben; bei Embryonen von 9 mm fand er dieser Basalmembran einige platte Zellen fest angelagert, von denen die nicht pigmentierten, hellen, »zur Bildung der Cutis führen«. Daß an der Bildung der Basalmembran das Ectoderm beteiligt ist, betont er bei Darstellung seiner späteren Untersuchungen an Froschlarven ausdrücklich (95, S. 131). Ich selbst habe dann gezeigt, daß die homogene, zellenlose Schicht unter der Epidermis keine Basalmembran, sondern die erste Anlage des Coriums ist, welche sich färberisch schon gerade so verhält wie das Corium der späteren Stadien, über dessen Natur keine Zweifel mehr bestehen. Sie ist bei geeigneter Färbung (besonders nach MALLORY) bis gegen die Spitze des Schwanzes hin zu verfolgen. Besonders lehrreich ist die Untersuchung von Horizontalschnitten; auf ihnen sieht man deutlich, daß das in der Kopf- und vorderen Rumpfreigion etwas dickere Corium im Schwanze allmählich an Dicke abnimmt, um schließlich ganz aufzuhören. Schon bei etwas älteren Larven von 11—12 mm ist es aber bis zur Schwanzspitze zu verfolgen. Sowohl auf senkrechten Schnitten wie bei Flächenansicht erscheint diese früheste Anlage des Coriums als eine zusammenhängende Membran. Ob sie, wie

wahrscheinlich, schon vom allerersten Anfang an die sehr bald schon deutlich werdende Kreuzstreifung besitzt, vermag ich zurzeit noch nicht anzugeben. Ihre Substanz darf man wohl als »Präcollagen« bezeichnen, obwohl damit zunächst nichts weiter gesagt ist, als daß später collagene Substanz aus ihr hervorgeht.

Wie die erste Anlage des Coriums im Kopfe und der vorderen Region des Körpers dicker ist, als weiter hinten, so liegen ihr hier auch zahlreichere Zellen von unten her flach an. Ich habe schon früher (07, S. 561) darauf hingewiesen, daß nicht nur die Zahl der Zellen, sondern vor allem auch deren Ausdehnung durch ihre weithin sich erstreckenden Ausläufer größer sind, als aus den früheren Untersuchungen zu entnehmen ist, und ich habe daraus geschlossen, daß es nicht notwendig sei, die erste Entstehung des Coriums (der »Basalmembran« nach MAURER u. a.) der Epidermis zuzuschreiben. Diesen Schluß halte ich auch jetzt noch für zutreffend. Ich kann aber nicht umhin, selbst auf eine Tatsache hinzuweisen, welche ihm auf den ersten Blick zu widersprechen scheint. Verfolgt man nämlich die sehr dünne erste Anlage des Coriums im Schwanz der Larven, besonders gegen seine Spitze zu, so bemerkt man sowohl auf horizontalen Längs-, wie auf Querschnitten nur ziemlich wenige Zellen, welche dem Corium mit ihrer ganzen Fläche anliegen, und ihre Zahl nimmt gegen die Spitze zu mehr und mehr ab. Daraus geht hervor, daß die dem Corium flach anliegenden Zellen nicht für seine allererste Entstehung in Betracht kommen können. Es läßt sich jedoch zeigen, daß die erste Coriumanlage verbunden ist mit Ausläufern von Zellen, welche in der Mitte der Schwanzflosse liegen; und sie sind es wohl, welche die erste Anlage des Coriums hervorbringen. Diese Zurückführung des Coriums auf Zellausläufer, welche annähernd senkrecht zu ihm aufsteigen, erscheint weniger wunderbar, wenn man weiß, wie die quer durch die Schwanzflosse des Axolotls und anderer Amphibienlarven hindurchziehenden collagenen Bindegewebsfasern entstehen. Für sie werde ich an anderer Stelle nachweisen, daß sie auf die gleiche Weise gebildet werden und jedenfalls dann, wenn sie gebildet sind, zu den Ausläufern der sie hervorbringenden Zellen senkrecht oder schräg gerichtet sind. Wenn also auch der frühesten, sehr dünnen Anlage des Coriums gar keine oder nur wenige ganze Zellen mesodermalen Ursprunges mit breiter Fläche anliegen, so ist damit noch keineswegs gesagt, daß sie nicht auf die Tätigkeit mesodermaler Zellen zurückzuführen ist, und daß die Epidermis für ihre Bildung verantwortlich gemacht werden muß.

In der vorderen Partie des Körpers liegen jedoch, wie erwähnt,

schon sehr bald zahlreiche Bindegewebszellen und Ausläufer von solchen dem Corium flach an, und bei größeren Larven ist dies Verhalten immer weiter nach hinten zu deutlich ausgeprägt¹.

An jenen Stellen, an welchen das Corium noch ziemlich dünn ist, hat es noch immer den Charakter einer zusammenhängenden Membran, welche, wie schon manche der älteren Beobachter erkannt haben, eine deutliche Kreuzstreifung erkennen läßt. Sie besitzt den gleichen Bau wie die zarte Außenlage des erwachsenen Axolotls (SCHUBERG 03, S. 225, Fig. 11), welche ebenfalls eine Kreuzstreifung zeigt und durch kleine runde Lücken durchbrochen ist. Ich glaube, daß diese Kreuzstreifung auf einer besonderen Anordnung der Struktur und zunächst, wenigstens bei ganz dünnen Membranen, noch nicht auf der Anwesenheit getrennter Bündel beruht, wie sie erst bei etwas größerer Dicke des Coriums zu erkennen sind. Es muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, eine Entscheidung hierüber herbeizuführen.

Im wesentlichen den gleichen Charakter behält das Corium verhältnismäßig lange bei, bei *Salamandra maculosa* z. B. bis zum Auschlüpfen der Larven. Es besteht aus der ziemlich gleichmäßigen, unter der Epidermis liegenden, zellenlosen Lage von »Präcollagen«, welcher die als das Coriumepithel bezeichnete Schicht von epithelartig angeordneten Zellen innen anliegt (vgl. z. B. SCHUBERG, 07, S. 562). Mit der allmählich fortschreitenden Dickenzunahme läßt die Lage von Präcollagen, welche vorher nur eine Kreuzstreifung zeigte, immer mehr jene Art von »Schichtung« erkennen, welche für die Innenlage des ausgebildeten Coriums so charakteristisch ist. Man kann, auf Schnitten, nun schon »Bündel« unterscheiden, und zwar nicht nur parallel zur Hautoberfläche verlaufende, sondern auch aufsteigende, welche die Enden der das Unterhautbindegewebe und die Flossensäume senkrecht durchsetzenden Bündel darstellen. Die Verhältnisse entsprechen ziemlich denen der ausgebildeten Innenlage, sind nur viel feiner. Dieser Bau bleibt im wesentlichen auch dann noch bestehen, wenn von den Zellen des Coriumepithels Fortsätze in das Corium aufsteigen (07, Fig. 2 und 6). Das Coriumepithel wie die das Corium senkrecht durchsetzenden Bündel haben früher wiederholt eine falsche Deutung erfahren. Die letzteren hatte PFITZNER (82, S. 732) für

¹ Auf die dicht unter der Coriumanlage sich ausbreitenden Pigmentzellen soll hier nicht eingegangen werden. Nur das möchte ich erwähnen, daß ich auch bei jungen Larven körnige Zellen fand, deren Körner sich z. B. mit Dahlia stark färbten. Ich glaube, daß es sich um Pigmentzellen handelt, deren »Pigmentgranula« noch farblos waren. Vgl. hierzu SCHUBERG (03, S. 276).

Nerven gehalten, welche im Epithel endigen sollten (in den »EBERTH-schen Strängen«). während das Coriumepithel von CANINI und GAULE (83, S. 153) als »Nervenplexus« aufgefaßt wurde. Diesen Anschauungen wurde zum Teil schon bald nachher von MITROPHANOW (84, S. 196) wie von KÖLLIKER (86, S. 15) entgegengetreten.

In Wirklichkeit verhält sich das Corium in den fraglichen Stadien (beim Axolotl bei Larven von etwa 50 mm, bei *Salamandra maculosa* noch bei eben geborenen Larven) tatsächlich in der Art, wie es schon teilweise von REMAK (52, s. oben) und vor allem von EBERTH (66) im wesentlichen völlig zutreffend beschrieben worden ist.

Auch die damit ziemlich übereinstimmende Beschreibung HENSENS von 1868 trifft in tatsächlicher Hinsicht größtenteils zu; nur ist seine Deutung insofern unrichtig, als er das Corium als »Basalmembran« auffaßt, eine Auffassung und Bezeichnung, welche bis in die neueste Zeit hinein immer wieder zum Vorschein kam, nun aber endlich einmal von der Bildfläche verschwinden sollte. Es ist das um so mehr zu wünschen, als der histologische Begriff der »Basalmembran«, der vielleicht am besten aus der histologischen Literatur zu streichen wäre, nach meiner Meinung ein recht unklarer und unbestimmter ist.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung dringen nun, wie ich kürzlich für verschiedene Formen (Axolotl, Salamander, Unke) nachgewiesen habe (07), in das Corium von dem unter ihm ausgebreiteten Coriumepithel senkrecht aufsteigende Fortsätze ein, welche sich mit basalen Fortsätzen der untersten Epidermiszellen verbinden und horizontale, d. h. parallel zur Hautoberfläche ziehende Fortsätze abgeben. In gleichem Maße, als das Corium an Dicke zunimmt, wächst auch die Zahl der einzelnen Schichten von horizontalen Fortsätzen. Obwohl ich das Flächenbild dieser horizontalen Fortsätze bei den hier in Rede stehenden jüngeren Larven nicht genauer untersucht habe, darf wohl aus der völligen Übereinstimmung des jungen Coriums mit dem einheitlichen Corium der Flossensäume erwachsener Axolotl (vgl. SCHUBERG, 03, S. 255; 07, S. 564) gefolgert werden, daß sie nicht nur einfache Fädchen sind, als welche sie in senkrecht zur Hautoberfläche geführten Schnitten erscheinen, sondern einem Maschenwerk angehören, das an seinen Verzweigungsstellen oder Knotenpunkten kleine Protoplasmaansammlungen besitzt (03, S. 252, Fig. 45).

Sobald das Corium eine gewisse Dicke erreicht hat, findet man in ihm außer den immer stärker werdenden Ausläufern der Coriumepithelzellen auch ganze, kernhaltige Zellen. Ich bin ebenfall schon früher für die Ansicht eingetreten, daß diese Zellen von unten her, d. h. aus

dem Coriumepithel, in das Corium einwandern (03, S. 255; 07, S. 565 u. 581), in gleicher Weise, wie eine solche Einwanderung noch an dem einheitlichen Corium der Flossensäume erwachsener Axolotl erfolgt (03, S. 255). Genau entsprechende Bilder, wie ich sie von jenem Objekt zur Stütze meiner Ansicht beizubringen in der Lage war (03, Fig. 52, 38, 44, 51, 42), trifft man im Corium jüngerer Axolotllarven. Ich fand sie vor allem bei einer Larve von 56 mm Länge, bei welcher gerade die ersten Anlagen der großen Hautdrüsen sich zu entwickeln beginnen, in großer Zahl und habe in den Fig. 8—15 einige von ihnen wiedergegeben. Die erste Veränderung der sich zur Einwanderung anschickenden Zellen des Coriumepithels scheint in einer kugeligen Abrundung zu bestehen, mit welcher eine stärkere Vorwölbung in das darunterliegende gallertreiche Unterhautbindegewebe verbunden ist (Fig. 8); eine Erscheinung, welche ich auch beim Corium der Flossensäume der erwachsenen Axolotl beobachtete (03, Fig. 52). Wie dort, findet man ferner auch hier Zellen, welche mit ihrem Zellkörper und dem ihn fast vollständig erfüllenden Kern das Corium senkrecht durchsetzen (Fig. 9, 12) und die verschiedensten Stadien der allmählichen horizontalen Umbiegung oder Ausbreitung erkennen lassen. So zeigt z. B. die Fig. 12 eine Zelle, welche sich dicht unter der Epidermis nach rechts umzubiegen beginnt, und Fig. 10 eine solche, deren hakenförmige Umbiegung noch weiter vorgeschritten ist. Fig. 9 zeigt dagegen den ersten Anfang einer horizontalen Ausbreitung der mit ihrem Hauptteil das Corium senkrecht durchsetzenden Zelle, und die Fig. 11 und 15 lassen erkennen, wie mit der allmählichen horizontalen Ausbreitung der Zelle eine Verkürzung der senkrecht aufsteigenden Teile der Zelle Hand in Hand geht. Die Fig. 13 und 14 schließlich machen den Eindruck, als ob die senkrecht aufgestiegenen Zellen sich in einer etwas tieferen Schicht des Coriums ausbreiteten, als sie ursprünglich senkrecht emporgewandert waren. Genau entsprechende Stadien wie vom Axolotl, fand ich bei Larven von *Bombinator pachypus* Bonap.; sie stimmen dem Wesen nach so weit mit jenen vom Axolotl überein, daß auf eine genauere Beschreibung verzichtet werden kann.

Zur Beurteilung der soeben beschriebenen Bilder ist zunächst zu betonen, daß es sich bei den abgebildeten Zellen tatsächlich um »fixe« Bindegewebszellen¹ handelt, und nicht etwa um in oder durch das Corium wandernde amöboide Wanderzellen. Um eine Verwechslung

¹ Der übliche Ausdruck entspricht hier zwar nicht mehr dem Wortsinn; er mag aber wohl mit der gleichen Freiheit angängig sein, wie man von der Teilung eines »Individuums« bei Infusorien usw. spricht.

mit solchen auszuschließen, habe ich nur derartige Zellen zur Darstellung gewählt, welche ich in Dahliapräparaten fand, und bei denen ein mehr oder weniger großes Stückchen des Zellkörpers zeigt, daß die angegebene Verwechslung ausgeschlossen ist. Wie ich früher gezeigt habe (03, S. 295), ermöglicht schon die Form und der Durchmesser der Protoplasmafortsätze eine genügend sichere Unterscheidung zwischen Bindegewebszellen und Wanderzellen, so daß also eine Verwechslung mit jenen nicht in Betracht kommt. Da ferner das Corium auf den früheren Stadien zellenlos ist, so können, wie ausdrücklich betont werden soll, die beschriebenen Zellformen nur im Sinne einer Einwanderung, und nicht etwa einer Auswanderung, gedeutet werden.

Das Wesentliche der obigen Darstellung hat schon EBERTH (66, S. 491) im allgemeinen durchaus zutreffend beschrieben (s. oben S. 14). Er zeigte, daß in das zuerst zellenlose Corium zahlreiche senkrecht aufsteigende Ausläufer der unter ihm liegenden Zellen eintreten, und gab an, daß sich später »von den unterliegenden Zellen Protoplasma vorschiebe, welches da und dort schon Kerne führt.« »Diese Protoplasmaclumpen bilden rundliche und längliche mit Ausläufern versehene Zellen — die jungen Bindegewebszellen der Cutis.« HENSEN (68, S. 114) leugnete ein »wirkliches Einwachsen der Zellenkörper« in das von ihm als »Basalsaum« bezeichnete Corium, und, soviel ich sehe, ist erst C. RABL (89, S. 50 f.) wieder für eine Einwanderung von Bindegewebszellen »aus der Tiefe« eingetreten, was MAURER, wenigstens für einen Teil der Zellen, ebenfalls für wahrscheinlich hielt (95, S. 138). Auch K. C. SCHNEIDER spricht von einer Einwanderung der unter dem Corium liegenden Zellen, die er »Corioblasten« nennt (02, S. 815). Ich selbst schließlich habe mich, wie schon erwähnt, bereits mehrfach zugunsten einer Einwanderung ausgesprochen (02, S. 400, 401; 03, S. 255; 07, S. 565 u. 581). Trotz dieser einzelnen, zugunsten der Einwanderung vorliegenden Angaben war es jedoch geboten, auf diese Frage genauer einzugehen, nicht nur weil jene Angaben recht verstreut und wenig beachtet waren, sondern vor allem auch deshalb, weil noch keinerlei durch Abbildungen gestützte Beweise bisher vorlagen¹.

Der weitere Verlauf der Entwicklung des Coriums ist durch die Untersuchungen von RABL (89), MAURER (95) und mir selbst (03, 07) klargestellt worden, so daß ich hier, nur um die Darstellung zu

¹ Meine eignen früheren Abbildungen beziehen sich nur auf die Verhältnisse ausgebildeter Axolotl, die allerdings an den Flossensäumen mit den embryonalen Zuständen übereinstimmen; indessen bedurfte dies doch wohl eines besonderen Beweises.

vervollständigen, darauf einzugehen brauche, wobei ich mich natürlich kurz fassen kann.

Ich selbst habe kürzlich (07, S. 566, 570, 577) gezeigt, daß ein Teil der in das Corium eingewanderten Zellen sich sehr bald in einer Schicht anordnet, welche innerhalb des noch einheitlichen, geschichteten Gewebes eine bestimmte, der Epidermis unmittelbar anliegende Lage abtrennt, so daß diese in ähnlicher Weise von einer epithelartigen Schicht begrenzt wird, wie sie an der inneren Grenze des gesamten Coriums im »Coriumepithel« besteht (07, Fig. 6 u. 8). Durch diese Zellenlage wird die erste Scheidung des Coriums in die späteren drei Lagen angedeutet, welche bei allen untersuchten Amphibienlarven, sowohl von Salamandriden (einschließlich Axolotl), wie von Anuren und Gymnophionen auftreten (vgl. z. B. SCHUBERG, 07, Fig. 14, 15, 18, 22). Zwischen jene Zellenlage, welche die Außenlage abgrenzt, und die größere Hauptmasse des Coriums, welche selbst zur Innenlage wird, schiebt sich die aus lockerem fibrillärem Bindegewebe bestehende Mittellage ein, für deren genauere Beschreibung ich auf meine früheren Darstellungen, besonders vom Axolotl (03) und von *Bombinator*-Larven (07) verweisen kann. Ihre Zellen wandern wohl ebenfalls durch die innere Coriumlage herauf, da die Einwanderung in diese auch nach Abtrennung der äußeren Lage noch fort dauert und während des ganzen weiteren Wachstums anhält. Wie ich früher gezeigt habe, findet man in die innere Coriumlage von unten her eintretende Zellen noch bei Axolotln von 128 mm Länge (03, S. 237, Fig. 22 u. 26).

Zum großen Teil dienen diese allerdings auch zum weiteren Wachstum der inneren Coriumlage selbst, welche, nach dem soeben Ausgeführten, das Wachstum der Hauptmasse des einheitlichen Coriums fortsetzt. Auf eine sehr wichtige Erscheinung des Wachsens der Innenlage — und das gleiche gilt für alle geschichteten Teile des Coriums — habe ich schon früher aufmerksam gemacht; sie soll auch weiter unten nochmals besprochen werden. Es ist die Erscheinung, daß die Dicke der einzelnen Bündel, welche schichtenweise abwechseln, mit der Größe des Tieres zunimmt, woraus hervorgeht, daß das Wachsen nicht einfach durch eine Anlagerung neuer Bündel erfolgen kann, wie dies von manchen Seiten angegeben wurde, sondern daß die einzelnen Bündel selbst an Dicke zunehmen (vgl. unten S. 55). Während beispielsweise der Durchmesser eines »Bündels« bei einem Axolotl von 128 mm etwa $1,7 \mu$ beträgt, wurde bei einem Tier von 220 mm 5μ gemessen (03, S. 214). Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß eine Vermehrung der Zahl der Bündel überhaupt ganz unterbleibt.

Bei der Metamorphose der Larven erfolgt jedenfalls eine relativ stärkere Entwicklung des fibrillären Bindegewebes der mittleren Coriumlage, so daß diese die für die ausgebildeten Formen charakteristische kompaktere Beschaffenheit erlangt.

Die Entwicklung der elastischen Fasern, auf welche ich hier nicht näher eingehen will, beginnt erst ziemlich spät, wie meine Angaben für den Axolotl erweisen (03).

Nicht eingehen will ich auch auf die Entwicklung des Pigmentes, der glatten Muskeln der Anuren, der Nerven und Blutgefäße und der die letztgenannten Elemente einschließenden »perforierenden Stränge«. Von den Nerven will ich nur erwähnen, daß sie, wie bekannt, schon außerordentlich frühzeitig zu beobachten sind, insbesondere in Verbindung mit den Hautsinnesorganen. Von den Blutgefäßen möchte ich anführen, daß sie, gleichzeitig mit der Ausbildung der mittleren Coriumlage, durch die innere Lage hindurchzutreten beginnen. Die ersten Blutgefäße im Corium fand ich bei einer Axolotllarve von 56 mm Länge in der Gegend der Sinnesorgane der Seitenlinie; die mittlere Coriumlage und ebenso die großen Hautdrüsen fingen gerade an bemerkbar zu werden. Die Entwicklung der letztgenannten Elemente verdiente eine besondere Untersuchung.

Eine kurze Besprechung erfordert noch das Verhältnis der Entwicklung der Hautdrüsen zur Ausbildung der drei Lagen des Coriums. Wie oben (S. 19) erwähnt, hat zuerst C. RABL (89, S. 51) angegeben, daß die »Hauptmasse der Cutis« »gleichzeitig mit der Ausbildung der Drüsen und vielleicht in Abhängigkeit davon von der basalen Fläche der Epidermis allmählich abgedrängt wird«, und mit ganz ähnlichen Worten sprach sich auch MAURER in gleichem Sinne aus (95, S. 135; s. oben S. 21); nur hatten beide Autoren die Anwesenheit und die Entstehung der äußeren Coriumlage noch übersehen. Ich selbst habe dann für Axolotl (03, S. 202), Salamander und Unke (07, S. 569 u. 574) gezeigt, daß sich das Corium gleichzeitig mit der Entwicklung der Drüsen in die drei Lagen differenziert und ferner erwähnt, daß die einheitliche Beschaffenheit des Coriums an manchen Körperstellen, vor allem auch an noch im Wachstum begriffenen, wie z. B. den Flossensäumen, bestehen bleibt. Ich habe aber ferner auf eine Eigentümlichkeit hingewiesen (07, S. 569), welche bis dahin anscheinend keine Beachtung gefunden hatte, nämlich daß die zuerst entstehenden großen Hautdrüsen der *Salamandra*-Larve, die Parotiden und die zwei dorsalen Längsreihen von Drüsen, die noch einheitliche Coriumanlage durchbrechen und so überhaupt nach innen vom Corium zu liegen kommen.

Das gleiche Verhältnis findet sich, wie ich hier hinzufügen kann, bei den Tritonen. Bei den Anuren dagegen bleiben, ebenso wie bei den Salamandriden die übrigen Drüsen, alle Drüsen nach außen von der Innenlage des Coriums, zwischen dieser und der Epidermis liegen. Diese Tatsache, welche nicht nur einen bemerkenswerten Unterschied zwischen Anuren und Salamandriden ergibt, ist auch insofern von Bedeutung, als sie zeigt, daß die Entwicklung der Drüsen und der mittleren Coriumlage zwar gleichzeitig erfolgen, daß jedoch die Anlage der Drüsen nicht als ein die Ausbildung der mittleren Coriumlage ursächlich bedingendes Moment betrachtet werden kann, wie es etwa nach den Worten und im Sinne RABLS vermutet werden könnte. Wenn ein Teil der Drüsen imstande ist, die Coriumanlage zu durchbrechen, dann ist wohl nicht wahrscheinlich, daß durch die andern das Corium rein mechanisch »von der Fläche der Epidermis allmählich abgedrängt wird«. Man könnte ferner auch daran denken, die Tatsache, daß beim Axolotl viele Drüsen die innere Coriumlage gar nicht erreichen, sondern sogar mit dieser durch ziemlich große »säulenförmige Züge« des Bindegewebes verbunden sind (03, Fig. 4), im gleichen Sinne zu verwerthen. Indessen handelt es sich in diesem Falle vielleicht um später entwickelte Drüsen, so daß diese Tatsache weniger in Betracht kommen dürfte.

2. Entstehungsart der collagenen Elemente und Wachstum des Coriums.

Eine besondere Erörterung erfordert nun die Frage nach der Herkunft und Entstehungsart der collagenen Elemente des Coriums. Ich habe oben erwähnt, daß ich die Bildung der ersten, noch dünnen Coriumanlage den Ausläufern der aus dem Mesoderm stammenden Bindegewebszellen zuschreibe. Wie erfolgt nun aber das weitere Wachstum, vor allem die so erhebliche Dickenzunahme des Coriums, und auf welche Weise erreicht es die durch die Anordnung seiner collagenen Elemente gegebene, so charakteristische Struktur?

Wenngleich es außerhalb des Rahmens dieser Darstellung liegt, diese wichtigen Fragen ausreichend und abschließend zu beantworten, was wohl nur auf Grund einer endgültigen allgemeinen Lösung des Problems der Histogenese der collagenen Elemente geschehen kann, so glaube ich doch, daß gerade die Entwicklung des Coriums vielleicht mancherlei Erscheinungen zeigt, welche geeignet sind, in jenes interessante Gebiet wenigstens etwas hineinzuleuchten.

Während LEYDIG ganz allgemein davon gesprochen hatte, daß

»die homogenen Lagen« des Bindegewebes, »durch Zellabscheidung, nach Art der Cuticularbildungen« entstanden (85, S. 122), ist nach C. RABL (89, S. 50) die erste Coriumanlage, »die erste Fibrillenschicht der Cutis« das »Produkt der oberflächlichsten, dicht unter der Epidermis gelegenen Bindegewebszellen«, und die Mehrschichtigkeit der Cutis wird dadurch erreicht, »daß eine Lage von Bindegewebszellen nach der andern in Cutisgewebe sich umbildet«. Nach MAURER dagegen ist an der Bildung der ersten Anlage des Coriums das »Ectoderm«, d. h. die Epidermis beteiligt (95, S. 131), und die Dickenzunahme des Coriums kommt dadurch zustande, »daß an der Basis der Epidermis eine fortwährende Neubildung von Coriumsubstanz stattfindet, die, wenn man sie von Zellen ableitet, was wohl das einzig Verständliche ist, nur von den basalen Epidermiszellen gebildet sein kann« (l. c. S. 134). Trotz des diametralen Gegensatzes, der zwischen den Ansichten C. RABLS und MAURERS besteht, haben sie etwas gemeinsam, nämlich die Vorstellung, daß die Entstehung der Schichtung durch eine successive Ablagerung neuer Schichten erfolge, durch eine Art von Apposition; der Unterschied besteht nur darin, daß RABL die Apposition von der unter dem Corium ausgebreiteten Bindegewebschicht, also aus dem Mesoderm, MAURER dagegen von der Epidermis, also dem Ectoderm, her zustande kommen läßt.

Beide Ansichten stehen mit den von mir beobachteten Tatsachen der Entwicklung des Coriums nicht im Einklang. Ich will zunächst die Frage der Beteiligung des Ectoderms an der Bildung des Coriums, die von MAURER in bejahendem Sinne beantwortet wurde, erörtern. Da ich hierauf schon kürzlich (07) genauer eingegangen bin, kann ich mich kurz fassen. Die Hauptbeweise für seine Ansicht erblickt MAURER darin, daß schon auf frühen Stadien »feinste Fortsätze der basalen Ectodermzellen in die homogene Coriumlamelle eindringen« (95, S. 131) und daß, wie er meint, eine Einwanderung von Epidermiszellen in das Corium stattfindet. Daß eine solche erfolge, schließt er aus dem Bestehen von Verbindungen zwischen Epidermis- und Bindegewebszellen. Ich habe demgegenüber gezeigt, daß die Angaben MAURERS über solche Verbindungen auf einer unzutreffenden Deutung beruhen, und daß das, was er als solche deutet, dies gar nicht sind, daß vielmehr eine Verwechslung mit in dem lockeren Bindegewebe der mittleren Coriumlage aufsteigenden Bindegewebsbündeln vorliegt (07, S. 576 ff.). Ebenso habe ich schon früher gezeigt, daß für eine Einwanderung von Epithelzellen in das Bindegewebe von MAURER keinerlei stichhaltige Beweise gegeben werden, und daß ich selbst niemals etwas

gesehen habe, was in diesem Sinne gedeutet werden könnte (07, S. 584 ff.). Niemals habe ich weder bei Axolotl- noch bei andern Amphibienlarven Zellen gefunden, an welchen eine Einwanderung in das Corium in der Weise zu beobachten wäre, wie ich eine solche für die aus dem Corium-epithel aufsteigenden Zellen wohl einwandfrei nachweisen konnte. Daß schließlich die Tatsache des Bestehens der von mir nachgewiesenen feinen Verbindungsfädchen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen nicht als Beweis für eine Einwanderung angesehen werden kann, habe ich ebenfalls schon früher betont und dürfte wohl ohne weiteres einleuchten. Mit genau dem gleichen Rechte könnte man aus ihrem Vorhandensein auf eine Einwanderung von Bindegewebszellen ins Epithel schließen: ein Schluß, den noch niemand gezogen hat und wohl auch niemand ziehen wird.

Daß die Anlagerung des Coriums an die Epidermis für sich allein nicht dazu berechtigt, das erstere als Abscheidung der letzteren aufzufassen, ist wohl einleuchtend, schon aus dem Grunde, weil die spätere innere Coriumlage, welche im wesentlichen den gleichen Schichtenbau besitzt, wie das einheitliche Corium früherer Stadien, noch recht erheblich weiter wächst, obwohl sie von der Epidermis durch die oft mächtig entwickelte mittlere und die äußere Lage getrennt ist.

Damit dürfte wohl gezeigt sein, daß die Gründe, welche von MAURER für eine Beteiligung der Epidermis am Aufbau des Coriums früherer Stadien beigebracht wurden, nicht in diesem Sinne verwertet werden können.

Aus alledem geht aber ferner hervor, daß die Entwicklung des Coriums keinerlei Tatsachen zeigt, aus welchen ein Schluß gegen die »Specificität der Keimblätter« gezogen werden könnte¹.

Aber auch mit der Ansicht RABLS, wonach das Wachstum des Coriums durch eine Art von Appositionsprozeß, durch Anlagerung neuer »Schichten« von innen her, erfolgt, bin ich nicht einverstanden. Ein solches Wachstum ist meiner Meinung nach ausgeschlossen.

Schon bei ziemlich jungen Larven läßt das Corium im Flächenbild die kreuzstreifige, oder, wie sich O. SCHULTZE (05) nicht unzutreffend ausdrückt, die »strohmatteartige« Zeichnung deutlich erkennen, welche die erste Andeutung der späteren Anordnung der Binde-

¹ Ich möchte beifügen, daß ich bis jetzt auch keine Beobachtung gemacht habe, welche für eine Einwanderung von Zellen der Epidermis zur Beteiligung am Aufbau von Skeletelementen oder andern Organen zu sprechen scheinen.

gewebsbündel darstellt, und das gleiche ist bei etwas älteren Larven an solchen Körperstellen der Fall, wo das Corium noch ziemlich dünn ist, wie z. B. an den noch im Wachstum befindlichen Kanten und dem hinteren Ende der Flossensäume. Die Untersuchung auf Schnitten, welche das Corium senkrecht durchschneiden, zeigt ebenfalls, daß zwar die fibrilläre Schichtung, welche als eine zur Hautoberfläche parallele Streifung erscheint, schon vorhanden ist, aber ohne daß das Corium schon ganze Zellen oder auch nur horizontal sich ausbreitende Ausläufer von solchen enthielte. Da auf entsprechenden, mit Dahlia gefärbten Präparaten die senkrecht durch das Corium aufsteigenden und mit den Epidermiszellen verbundenen Fortsätze der Coriumepithelzellen scharf und deutlich gefärbt sind, so dürfte die Annahme, als ob etwa vorhandene horizontale Ausläufer ungefärbt und deshalb unsichtbar geblieben seien, auszuschließen sein. Man darf wohl mit Sicherheit behaupten, daß nicht nur kernhaltige Zellen, sondern auch horizontale Ausläufer von solchen dem Corium anfänglich fehlen (vgl. z. B. SCHUBERG 07, Fig. 9 und 19). Da aber die Schichtung trotzdem schon vorhanden ist, so muß man schließen, daß diese nicht auf einer successiven Umbildung immer neuer Zellschichten des Bindegewebes beruhen kann — im Sinne RABLS —, daß nicht jeder Schicht eine bestimmte Zellenlage entspricht. Das gleiche beweist ferner das Verhalten des Coriums auf solchen Stadien, wo es schon horizontale, zur Hautoberfläche parallele Fortsätze der Bindegewebszellen einschließt. Denn die vergleichende Untersuchung von Dahliapräparaten, welche die Zellenausläufer zeigen, von Mallorypräparaten, welche die fibrilläre Schichtung zur Anschauung bringen, und schließlich von solchen, welche beides zusammen erkennen lassen — die vergleichende Untersuchung dieser verschiedenen Präparate lehrt, daß die Zahl der übereinander geschichteten Zellfortsätze geringer ist, als die Zahl der erkennbaren Schichten der collagenen Substanz, ganz abgesehen davon, daß auch in diesen Stadien ganze, kernhaltige Zellen dem Corium noch fehlen¹.

Vergleicht man schließlich diese jüngeren Stadien des Coriums untereinander sowie mit dem Corium älterer Larven, so erhält man unverkennbar den Eindruck, daß die Schichtung der collagenen Substanz anfangs viel feiner ist als später, und daß die einzelnen, die Schichtung bedingenden Bindegewebsbündel im Laufe der weiteren Entwicklung dicke und stärker werden. Für die gleichgebaute Innenlage des

¹ Vgl. z. B. SCHUBERG (07) Fig. 3, 5, 8, in welchen die Schichten angedeutet sind, sowie Fig. 17 u. 18 u. a. m. (auch in 03).

Coriums größerer Tiere habe ich diese Dickenzunahme der einzelnen Bündel, wie oben erwähnt, durch Messung direkt bewiesen (03, S. 214). Das gleiche ist der Fall mit den schon frühzeitig erkennbaren, das Corium senkrecht durchsetzenden, aufsteigenden Bündeln. Und da diese in der Regel ziemlich isoliert, meist einzeln verlaufen, so sind sie zur Untersuchung ihrer allmählichen Dickenzunahme noch geeigneter, als die in alternierend gekreuzten Lagen übereinander geschichteten horizontalen Bündel. An ihnen kann man ziemlich leicht und unwiderleglich feststellen, daß jedes einzelne »Bündel« im Laufe der Entwicklung eine Dickenzunahme erfahren muß, genau ebenso wie die die Schwanzflosse des Axolotls und anderer Amphibienlarven in querer Richtung durchsetzenden Bindegewebsbündel (»Fasern«), auf deren Entwicklung ich an andern Orte zurückzukommen gedenke.

Diese Tatsachen beweisen, daß die Dickenzunahme des Coriums nicht durch eine einfache appositionelle Anlagerung neuer Schichten erfolgen kann, sondern daß sie mit einem Dickenwachstum der einzelnen Bündel verbunden ist, daß also das Corium als solches ein in manchem Sinne dem Intussusceptionswachstum vergleichbares inneres Wachstum besitzt. Auf welche Weise hierbei die einzelnen Bindegewebsbündel oder Schichten an Dicke zunehmen, ist eine Frage, die für sich beantwortet werden muß, und es erscheint mir nicht nur nicht ausgeschlossen, sondern sogar wahrscheinlich, daß bei deren Wachstum tatsächlich eine »Apposition« in Frage kommt. Ich bin nun allerdings der Meinung, daß dieses Wachstum nicht auf einem selbständigen Lebensvorgange der collagenen Elemente selbst beruht, daß es kein autonomes ist, sondern daß es der Tätigkeit und Umbildung lebenden, in Zellen organisierten Protoplasmas seinen Ursprung verdankt. Obwohl ich, wie schon früher erwähnt, nicht beabsichtige, hier auf die Histogenese des collagenen Bindegewebes genauer einzugehen, sehe ich mich zu dieser ausdrücklichen Stellungnahme veranlaßt, um schon von vornherein mich dagegen zu verwahren, daß meine Meinung etwa im Sinne der im Laufe des letzten Jahrzehnts von mehreren Seiten verfochtenen Theorie von der Lebendigkeit der Intercellularsubstanzen verwertet werden könnte. VON HANSEN (04), SCHAFFER (05), STUDNÍČKA (03) und ganz neuerdings von M. HEIDENHAIN (07, S. 34 ff.) wird die Ansicht vertreten, daß die Intercellularsubstanzen eine mehr oder weniger große Selbständigkeit des Stoffwechsels und des Wachstums besitzen, und daß sie somit nicht als tot, sondern als lebendig zu betrachten seien. Als Hauptbeweis wird die Genese des Knorpelgewebes verschiedener

Tierformen benutzt. Hierauf einzugehen ist an dieser Stelle natürlich unmöglich; indessen möchte ich betonen, daß ich die von den genannten Autoren vorgebrachten Gründe nicht als zwingend betrachten kann. Ich halte es vor allem für wahrscheinlich, daß in den noch wachsenden Teilen des Knorpelgewebes mehr lebendes Protoplasma vorhanden ist, als von jenen Autoren angenommen zu werden scheint. Für das Corium ist zweifellos, daß es, wenn auch nicht von Anfang an, so doch ziemlich frühzeitig, eine recht erhebliche Menge echten Protoplasmas in Form von Zellkörpern und Zellausläufern enthält¹. Meine eignen Untersuchungen über Zellverbindungen (03 und 07) haben gezeigt, daß dies tatsächlich der Fall ist, auch in solchen Stadien, wo dies bis dahin noch vermißt wurde, vor allem auch in jenen, wo das erst zarte und dünne Corium noch keine ganzen Zellen einschließt (07, Fig. 2—7; 11—13). Jedenfalls ist Protoplasma im Corium in solcher Menge und in derartiger Verteilung vorhanden, daß in dieser Hinsicht keine Schwierigkeit besteht, sich ein späteres Wachstum der collagenen Substanz auf seine Kosten vorzustellen, und daß vor allem nichts dazu zwingt, aus dem Mangel lebenden, zelligen Protoplasmas auf ein autonomes Wachstum der Intercellularsubstanz zu schließen. Es kommt hinzu, daß das im Corium vorhandene Protoplasma durch die Zuwanderung von innen her, wie ich sie oben nachgewiesen habe, eine andauernde Vermehrung erfährt, so daß also selbst dann, wenn es selbst nicht zu wachsen imstande sein sollte, das Material zu weiterer Erzeugung collagenen Substanz aus Protoplasma nicht ausgehen würde. Ich möchte diesen Punkt aus dem Grunde nicht unerwähnt lassen, weil ich im geschichteten Gewebe des Coriums bis jetzt noch niemals Mitosen gefunden habe, auch dann nicht, wenn sie in der Epidermis und im »Coriumepithel« nicht selten waren. Es ist daher immerhin möglich, daß die Vermehrung des im geschichteten Corium vorhandenen Protoplasmas nicht oder wenigstens nur in geringerem Maße durch Teilung und Wachstum der dort vorhandenen Zellen, sondern durch Zufuhr vom Coriumepithel aus erfolgt.

Auf welche Weise nun die collagenen Substanz vom Protoplasma gebildet wird, soll hier nicht weiter untersucht werden; wie ich schon oben erwähnte, halte ich das geschichtete Corium zur Entscheidung

¹ Es ist mir bei dieser Gelegenheit leider nicht möglich, die Frage ganz allgemein zu behandeln; ich kann daher auch nicht erörtern, ob nicht vielleicht die Chordascheide niederer Fische, welche nach v. EBNER (96) ganz frei von Protoplasma ist, vielleicht doch feine Zellausläufer, ähnlich wie das Corium, enthalten könnte.

dieser histogenetischen Frage für nicht sehr günstig, und ich will deshalb hier nicht näher darauf eingehen. Nur einen Punkt möchte ich noch berühren, der zwar auch das Problem der Histogenese berührt, aber doch auch wieder unabhängig davon besprochen werden kann.

Ich habe schon bei anderer Gelegenheit die Ansicht ausgesprochen (07, S. 563), daß »die collagenen Fibrillen durch Umbildung des Protoplasmas der Bindegewebszellen gebildet werden, nicht durch Differenzierung der Grundsubstanz des Bindegewebes, und daß sie ferner nicht als intracelluläre Fibrillen entstehen, wie z. B. FLEMMING nachgewiesen zu haben glaubte, sondern, je nach dem Orte der Entstehung, aus größeren membran- oder zweigartigen Zellenteilen, deren fibrillärer Zerfall, schon während der Entstehung selbst, durch bestimmte im wachsenden Organismus vorhandene Zug- und Druckwirkungen mechanisch bedingt wird«. Wie ich oben schon erwähnt habe, erscheint die erste Anlage des Coriums als eine Membran, gerade so wie die zarte Außenlage des Coriums erwachsener Axolotl (SCHUBERG, 03, S. 224). Die schon frühzeitig auftretende Kreuzstreifung ist zunächst nur der Ausdruck einer entsprechenden Struktur, und erst später kann man von einzelnen, in gekreuzter Richtung angeordneten, stellenweise durch Zwischenräume voneinander getrennten Bündeln reden¹. Die Zerfaserung in einzelne Bündel muß nun, wie ich glaube, ebenso wie die Anordnung der Struktur, welcher sie folgt, eine mechanisch bedingte sein; sie ist der Ausdruck einer funktionellen Selbstdifferenzierung, in ähnlichem Sinne, wie dies auch schon ROUX und v. EBNER ausgesprochen haben. Diese Ansicht wird gestützt durch die merkwürdige Übereinstimmung zahlreicher Objekte, auf welche bis jetzt nur BIEDERMANN hingewiesen hat (03).

Untersucht man die Richtungen der einander überkreuzenden Bündel am Rumpfe, oder noch besser am Schwanze von Amphibienlarven, so sieht man, daß beide Richtungen miteinander ungefähr einen rechten und mit der Längsachse des Tieres einen Winkel von etwa 45° bilden. Die Größe der Winkel ist nicht ganz genau und nur schätzungsweise bestimmt, jedenfalls aber ist damit der Verlauf der Bündel annähernd beschrieben.

¹ Ich habe, wie oben (S. 26) erwähnt, am Corium des ausgebildeten Axolotl, besonders an der gleich gebauten Innenlage, nachgewiesen, daß es sich nicht um völlig selbständige, frei endigende Bündel handelt, sondern daß jedes Bündel durch die Vereinigung der zerteilten Enden anderer Bündel zustande kommt, in dem schon von HYRTL geäußerten Sinne, daß »das gesamte Bindegewebe des Körpers als ein kontinuierliches Gerüst aufzufassen ist (03, S. 210 u. 213).

Einen ähnlichen Verlauf von einander überkreuzenden Bündeln hat v. EBNER (96) für die Chordascheide von *Myxine*, *Petromyzon* und *Acipenser* beschrieben; die Verhältnisse sind dort nur insofern verschieden, als die Bündel auch innerhalb der gleichen Schicht in bestimmten nahtartigen Linien wellenartig umbiegen, um einen die vorherige Richtung kreuzenden Verlauf zu nehmen; jedenfalls aber verlaufen alle Bündel, mit Ausnahme der kurzen Umbiegungsstellen an den »Nähten«, schräg zur Längsachse der Chorda, und alle von innen nach außen aufeinander folgenden Bündel in gekreuzter Richtung.

Genau die gleiche Verlaufsrichtung besitzen einige Schichten der so kompliziert gebauten Cuticula mancher Nematoden, wie schon lange bekannt ist, so z. B. bei *Asecaris lumbricoides* die als »äußere, mittlere und innere Faserschicht« bezeichneten Lagen¹, welche gleichfalls in zur Längsachse des Tieres diagonaler Richtung einander überkreuzen.

Von der einfacher gebauten Cuticula der Chaetopoden ist schon lange bekannt, daß sie derartige einander überkreuzende »Linien« erkennen läßt. Sie wurden früher bald als der Ausdruck besonderer Skulpturen, bald als besondere »Fasern« gedeutet, beruhen aber in Wahrheit auf der besonderen Anordnung der alveolären Struktur der Cuticula, wie zuerst BÜTSCHLI (92, S. 89) für die Cuticula von *Branchiobdella* und SUKATSCHOFF für jene von *Lumbricus* (99, S. 381) nachwiesen. Daß die kreuzstreifige Struktur der Cuticula bei Oligochaeten wie Polychaeten sehr verbreitet und wahrscheinlich eine allgemeine ist, zeigt die Zusammenstellung der in der Literatur verzeichneten Fälle, welche schon EISIG (87, S. 318) gegeben hat.

Daß in der Cuticula von Insekten gekreuzte Strukturen vorkommen, ist erst neuerdings von BIEDERMANN (03) wieder erwähnt und genauer ausgeführt worden.

Schließlich ist zu erwähnen, daß BÜTSCHLI (98) an der Hornachse von *Gorgonella* (S. 335) und BÜTSCHLI (S. 336) sowie SUKATSCHOFF (99, S. 378) an den Hornfasern von *Hircinia* spiralförmige Kreuzstreifungen nachwiesen, wie sie für viele Pflanzenfasern, besonders Bastfasern, seit lange bekannt sind. Für alle die letztgenannten Objekte hat BÜTSCHLI, für die Hornfasern von *Hircinia* auch SUKATSCHOFF, gezeigt, daß die Spiralstreifung ebenfalls durch die besondere Anordnungsweise und eine gewisse Umbildung alveolärer Strukturen zustande kommt (l. c.).

¹ Vgl. hierzu z. B. die auf meine Veranlassung und unter meiner Leitung entstandene Arbeit von VAN BÖMMEL (94, Taf. XI, Fig. 3).

BÜTSCHLI hat aber außerdem den Nachweis erbracht, daß es möglich ist, an wabig gebauten Substanzen unter gewissen Bedingungen gekreuzte Spiralstreifungen herzustellen, und daß diese mit jenen, welche an den in Tieren oder Pflanzen gebildeten Elementen beobachtet wurden, in weitgehendem Maße übereinstimmen. Solche gekreuzte Spiralstreifungen wurden namentlich an gedehnten Fäden von Gelatine, Gummi arabicum, Collodium duplex und geschmolzenem Kanadabalsam erzeugt (98, S. 191). Es konnte ferner gezeigt werden, daß die Kreuzstreifung bei Anwendung von Zug auf ein regelmäßiges Wabenwerk stets auftreten muß. BÜTSCHLI benutzte zu diesem Nachweis in einer Ebene oder in einer Cylinderfläche angeordnete regelmäßige Sechsecke, als welche der Durchschnitt eines regelmäßigen Alveolenwerkes erscheint, und zeigte, daß, bei Dehnung des einen und Verkürzung der beiden andern Seitenpaare der Sechsecke bestimmte, aus ungleichen Seitenpaaren gebildete Linien stärker hervortreten, so daß das Bild einer Kreuzstreifung entsteht.

Es ist nun schon von v. EBNER (97, S. 514) der Gedanke ausgesprochen und weiter begründet worden, daß »die leimgebenden Bindegewebsfibrillen aus leimgebender Substanz, welche zunächst als nicht fibrilläre, colloidale Masse von den Zellen gebildet wird, unter dem Einflusse orientierter Zug- oder Druckspannung zu bestimmt geordneten Fibrillen wird¹. Wie wir mit ROUX bei aller Entwicklung die Momente der Selbstdifferenzierung und der Korrelation auseinander zu halten haben, so können wir auch hier an ein Ineingreifen dieses doppelten elementaren Geschehens denken, indem zwar wohl die Bildung der leimgebenden Substanz, nicht aber ihre fibrilläre Ausscheidung als eine rein celluläre, von den inneren Bildungskräften des Protoplasmas ausgehende Erscheinung wäre.«

Gegen diese Anschauung hat sich BIEDERMANN in dem Sinne ausgesprochen, daß gerade für die erste Entwicklung der Bindegewebszellen »die inneren Bildungskräfte des Protoplasmas nicht wohl entbehrt werden können. Die mechanischen Einwirkungen mögen als auslösende Reize eine Rolle spielen und für die Wachstumsrichtung der Fibrillen maßgebend sein, die Differenzierung derselben aber aus dem Plasma oder einem homogenen Plasmaprodukt ist er geneigt, für einen vitalen Vorgang zu halten« (03, S. 474). Und in gleicher Weise hält es BIEDERMANN »bis auf weiteres für das Wahrscheinlichste, daß die einzelnen Chitinschichten [der Cuticula der Arthropoden] mit allen

¹ Muß wohl heißen »werden«?

ihren Eigentümlichkeiten entweder unmittelbar aus dem Plasma der Chitinogenzellen sich differenzieren, oder daß dasselbe in einer zunächst homogenen Substanz geschieht, die dann aber ihrerseits notwendig als ein zunächst noch lebendiges Differenzierungs- oder, wenn man will, Absonderungsprodukt der Bildungszellen anzusehen wäre« (S. 478). BIEDERMANN vermag sich »nicht vorzustellen, wie es durch Zug- oder Druckkräfte irgendwelcher Art möglich sein sollte, eine so absolut regelmäßige Abwechslung des Faserverlaufes in benachbarten Schichten zu erzeugen, ganz abgesehen von der womöglich noch größeren Schwierigkeit, die in einzelnen Fällen vorhandene komplizierte Struktur der einzelnen Fibrillen grob mechanisch zu deuten«.

Nun hat BÜTSCHLI aber, wie oben erwähnt, gezeigt, daß es tatsächlich möglich ist, an wabig gebauten colloidalen Substanzen außerhalb des Organismus, auf experimentellem Wege kreuzstreifige Strukturen zu erzeugen; für diese hält er es allerdings für wahrscheinlich, daß die Kreuzstreifung durch der nämlichen Schicht, und nicht aufeinander folgenden Schichten angehörende Strukturen erzeugt wird. BIEDERMANN hat darin einen der Gründe gefunden, durch welche für ihn die Analogie der natürlich vorkommenden und der künstlich erzeugten Kreuzstreifung »sofort alle Anschaulichkeit verliert« (S. 468), und welche ihn abhalten, den Versuchen BÜTSCHLIS, ebenso wie den früheren Experimenten v. EBNERs über die Erzeugung fibrillärer Strukturen in colloidalen Substanzen, für die Entscheidung der vorliegenden Probleme eine Beweiskraft einzuräumen.

Demgegenüber ist es wohl von Interesse, daß das Corium der Amphibien, wie ich oben mehrfach betont habe, auf seinen jüngsten Stadien, und ebenso die feine Außenlage des Coriums als zusammenhängende, kreuzstreifige Membranen erscheinen. Die Streifung ist zuerst so fein, daß es schwer zu entscheiden ist, ob sie in mehreren Schichten angeordnet ist oder nicht, wenn aber auch dies letztere der Fall sein sollte, so gehört sie jedenfalls einer zusammenhängenden Membran an, als Ausdruck einer bestimmten Struktur, von welcher ich vermute, daß sie im gleichen Maße eine alveoläre ist, wie jene der Cuticula von *Branchiobdella* und *Lumbricus* (BÜTSCHLI 92, SUKATSCHOFF 99). Der fibrilläre Zerfall tritt erst später auf¹. Wie BÜTSCHLI zeigt

¹ Nach LAGUESSE (93) entstehen die collagenen Fibrillen der Milzkapsel bei *Acanthias* ebenfalls aus einer zusammenhängenden Membran. Da ich seine Arbeit leider nur aus Referaten kenne, vermag ich mir kein sicheres Urteil darüber zu bilden, wie weit seine Ansichten und Beobachtungen mit den meinigen übereinstimmen.

hat, werden bei der Dehnung eines Wabenwerkes in bestimmter Richtung zur Zugrichtung liegende Teile dünner, und man kann sich wohl vorstellen, daß bei fortgesetzter gleicher mechanischer Wirkung ein fibrillärer Zerfall eintreten kann. Der fibrilläre Zerfall wäre in diesem Sinne also nur das Ergebnis der Fortdauer der gleichen mechanischen Bedingungen, welche schon die kreuzstreifige Struktur erzeugten.

Was nun das Abwechseln der Fibrillen in alternierenden Schichten betrifft, so ist die darin erblickte Schwierigkeit, wie ich glaube, vielleicht doch geringer, als es auf den ersten Blick erscheinen möchte. Denn beim Corium der Amphibien wenigstens handelt es sich gar nicht um streng getrennte einzelne Schichten. Wie ich für die Innenlage des Axolotls schon früher, zum Teil in Übereinstimmung mit andern Autoren, ausgeführt habe, gibt es überhaupt keine getrennten Fibrillenbündel, sondern jedes Fibrillenbündel entsteht aus den zerteilten Enden anderer Bündel, so daß alle zusammen ein Maschenwerk darstellen (03, S. 212); und dies gilt nicht nur für die Bündel der »gleichen Schicht«, sondern ebenso für die von innen nach außen aufeinander folgenden Schichten. »Das Corium [der Amphibien] besteht weder aus in ihrer Verlaufsrichtung alternierenden Lagen von Bündeln, noch aus einander filzartig durchflechtenden Bündeln, wie es für das Corium der Säugetiere und des Menschen vielfach angegeben wird, sondern es hat einen netzartigen oder, noch richtiger gesagt, einen schwammartigen Bau, wobei jedoch die Maschenräume zum Teil durch in anderer Richtung verlaufende Netzbalken durchzogen werden, die aber alle untereinander in Verbindung stehen, und wozu . . . auch die das Corium senkrecht zu dessen Oberfläche durchsetzenden Bündel beitragen« (03, S. 213). Die Maschen dieses rhombischen Maschenwerkes sind allerdings sehr spitzwinkelig.

Ich bin nun der Meinung, daß gerade so, wie bei Dehnung eines ebenen, aus regulären Secksecken bestehenden Maschenwerkes, unter Verlängerung bzw. Verkürzung bestimmter Seitenpaare, eine scheinbar aus einzelnen Rhomben zusammengesetzte Kreuzstreifung zustande kommt, bei bestimmter mechanischer Inanspruchnahme eines aus mehreren Schichten regulärer Alveolen angeordneten Wabenwerkes in entsprechender Weise bestimmte Flächen gedehnt, andre dagegen verkürzt werden, und daß schließlich ein seinem Charakter nach ebenfalls im wesentlichen rhombisches körperliches Maschenwerk zustande kommen muß. Ich muß einer mechanisch und mathematisch geübteren Kraft überlassen, diese Ansicht, die ich nur

per analogiam aufstelle, genauer zu begründen. Ist sie, wie ich glaube hoffen zu dürfen, richtig, dann wäre der oben erwähnte Einwand BIEDERMANNs behoben; denn dann wäre, da das Corium (bzw. die Innenlage) einen seinem wesentlichen Charakter nach sehr spitzwinkelig-rhombisch-maschigen Bau besitzt, gezeigt, daß der gekreuztfaserige Bau des Coriums rein mechanisch aus einer mehrschichtig alveolären Membran in analoger Weise entstehen könnte, wie nach den Ausführungen BÜTSCHLIS eine Kreuzstreifung aus in einer Fläche angeordneten regulären Sechsecken, bzw. bei einer einschichtigen Wabenlage, zustande kommt. In gleicher Weise, wie nach meiner oben geäußerten Vermutung, aus der flächenhaften Kreuzstreifung bei weiterer Fortdauer der gleichen äußeren mechanischen Einwirkung ein fibrillärer Zerfall eintritt, würde ein solcher auch hier die schließliche Folge der Dehnung sein. Die räumliche Anordnung der Fibrillen würde dann mit jener des geschichteten Coriums grundsätzlich übereinstimmen.

Ich verkenne durchaus nicht, daß diese Vorstellung weiterer Begründung bedarf. Zunächst ist noch der tatsächliche Nachweis zu erbringen, daß die erste membranartige Anlage des Coriums einen alveolären Bau besitzt, was ich indessen für sehr wahrscheinlich halte. Man muß ferner wohl annehmen, daß die präcolloidale oder colloidale Substanz des Coriums im Augenblick ihrer Bildung noch den Charakter eines, wenn auch sehr zähflüssigen Schaumes besitzt. Diese Annahme hat allerdings mancherlei für sich. Wäre die Substanz starr, so müßten bei Dehnung des Wabenwerkes die hierdurch verlängerten Seiten, bzw. Flächen der Alveolen schließlich durchreißen, während dies bei der Entstehung isolierter Fasern nach der vorgetragenen Auffassung umgekehrt mit den kürzeren, zur Dehnungsrichtung quer stehenden Seiten der Fall sein muß. Bei zähflüssiger Beschaffenheit der colloidalen Substanz nun würde durch die Dehnung zunächst eine gewisse Umordnung des Wabenwerkes hervorgerufen werden, in ähnlicher Weise wie sie BÜTSCHLI (92, S. 32, Taf. III, Fig. 7a und b) bei in Stränge ausgezogenen, sehr zähen Schäumen wirklich erzeugt hat. Nach seinen Abbildungen scheint es, als ob hierbei eine Veränderung in der Verteilung der die Alveolenwände bildenden Substanz eintritt, in dem Sinne, daß die in der Richtung der Dehnung liegenden Wände verdickt, die quergerichteten dagegen verdünnt werden, so daß also ein Abfließen der Alveolarsubstanz in der Dehnungsrichtung stattfände. Etwas ähnliches müßte auch bei der vermuteten Bildungsweise der präcolloidalen Substanz des Coriums stattfinden. Sobald diese dann während oder unmittelbar nach ihrer Bildung erstarrte, so würden bei Fortdauer der

gleichen Bedingungen tatsächlich die kürzeren und dünner gewordenen Querwände eine geringere Widerstandsfähigkeit gegen eine Dehnung besitzen, als die längs- bzw. schräg zur Dehnungsrichtung gerichteten, und durch ihr Durchreißen würde die fibrilläre Struktur zustande kommen können.

Die Vorstellung, daß die colloidale Substanz des Coriums im Augenblick der Bildung noch zähflüssig ist, ist von der Art und Weise, wie man sie sich entstanden denken muß, bis zu einem gewissen Grade unabhängig und sowohl dann möglich, ja wahrscheinlich, wenn sie durch Umbildung, wie wenn sie durch Abscheidung des Protoplasmas erfolgt; ja sie wäre sogar mit der Annahme einer extracellulären Entstehung vereinbar. Aus diesem Grunde würde die vorgetragene Auffassung auch für die Beurteilung entsprechender Strukturen in cuticularen Substanzen Geltung haben, und ich glaube, daß die Kreuzstreifung, welche nach der oben gegebenen Zusammenstellung, bei fibrillärem Bindegewebe wie bei cuticularen Bildungen, und in gleicher Weise bei den den letzteren wahrscheinlich verwandten Hornfasern von Spongien auftritt, auf einer Übereinstimmung in der während der Bildung vorhandenen physikalischen Beschaffenheit der betreffenden Substanzen, sowie in der Einwirkung ähnlicher mechanischer Bedingungen beruht. Wie weit dabei der Bau und die Bildung des fibrillären Bindegewebes mit Cuticularsubstanzen übereinstimmen (etwa im Sinne der alten Anschauungen LEYDIGS), wie weit es sich um Umbildung von Protoplasma oder um Abscheidung eines Secretes handelt, dürfte, wie schon oben bemerkt, dabei als nebensächlich betrachtet werden können. Daß »Secrete« im Augenblick der Abscheidung flüssig, wenigstens zähflüssig sind, stimmt mit den allgemein verbreiteten Anschauungen überein; die gleiche Beschaffenheit der in Bildung begriffenen betreffenden Substanzen ist aber auch wahrscheinlich bei Annahme einer Entstehung durch Umbildung von Protoplasma, das nach der Ansicht von BÜTSCHLI, dem ich mich durchaus anschließe, die Beschaffenheit eines zähflüssigen Schaumes besitzt.

Es bedarf schließlich noch genauerer Untersuchung, ob und in welcher Weise die Anordnung der ersten, durch Zerfaserung der primären Coriummembran entstandenen Fibrillenbündel bei weiterem Wachstum des Coriums etwa verändert wird. Daß eine gewisse Veränderung stattfindet, scheint mir schon die Ausbildung der senkrecht aufsteigenden Bündel zu lehren, deren Entstehung ja durch die von mir vorgetragene Hypothese nicht erklärt würde. Nun darf aber nicht vergessen werden, daß das wachsende Corium von einer nicht

geringen Anzahl senkrecht aufsteigender, mitunter ziemlich kräftiger Protoplasmafortsätze durchsetzt wird. Die Vermutung indessen, daß die letzteren an der Bildung der aufsteigenden Bindegewebsbündel beteiligt sein dürften, ist vielleicht schon aus dem Grunde nicht unbeeinträchtigt, weil sie diesen vielfach direkt und unmittelbar anliegen (vgl. z. B. SCHUBERG 03, Fig. 25).

Ferner aber darf nicht außer acht gelassen werden, daß nach dem ersten fibrillären Zerfall der primären Coriummembran, vielleicht sogar in unmittelbarem Anschluß an ihn, die oben nachgewiesene Einwanderung von Zellfortsätzen und dann von ganzen Zellen in das Corium erfolgt. Es ist wohl nicht ungereimt, anzunehmen, daß diese Einwanderung den durch den Zerfall gebildeten Spalten- und Lückenräumen folgt, und es ist nicht undenkbar, daß, sobald das diese Räume erfüllende Protoplasma neue collagene Substanz erzeugt, diese in einer Weise angeordnet werden könnte, durch welche die ursprüngliche, einfach rhombisch-maschige Anordnung irgendwie verändert wird. — Es bedürfte einer besonderen Erörterung, ob nicht gerade hierbei ähnliche Bedingungen geschaffen werden könnten, wie sie nach den Ausführungen GEBHARDTS bei der Entstehung der Knochenstrukturen wirksam sind. Daß derartige Bedingungen auch bei der Bildung der collagenen Bindegewebsfibrillen in Betracht kommen könnten, erscheint auch v. EBNER nicht unwahrscheinlich, der neuerdings, trotz der Einwände BIEDERMANNS, abermals für die Entstehung fibrillärer Strukturen unter der Einwirkung orientierter Spannungen eingetreten ist (06, S. 336).

Wie ich oben schon bemerkte, bedarf die vorgetragene Anschauung über die Entstehung des Baues des Coriums wie der verwandten Cuticularstrukturen wohl in mancher Hinsicht noch weiterer Begründung. Immerhin aber glaube ich, daß durch sie doch gezeigt ist, in welcher Richtung es vielleicht möglich ist, sich vorzustellen, daß zwar die Bildung der leingebenden (und ebenso der cuticularen) Substanz — im Sinne v. EBNERS — »eine rein celluläre, von den inneren Bildungskräften des Protoplasmas ausgehende Erscheinung« ist, während dagegen der fibrilläre Zerfall der von den Zellen zunächst als nicht fibrilläre, colloidale Masse gebildeten Substanz unter dem Einfluß orientierter Zug- oder Druckspannung, also auf »grob mechanischem« Wege, zustande komme. »Die Differenzierung der Fibrillen aus dem Plasma oder einem homogenen Plasmaprodukt« brauchte also auch nicht, im Sinne BIEDERMANNS, für einen vitalen Vorgang gehalten zu werden.

Eine besondere Frage ist es, welchen Ursprunges die bei der Bildung der Fibrillen wirksamen orientierten Zug- oder Druckspannungen sind.

Man darf wohl als zweifellos annehmen, daß der in wachsenden Organismen vorhandene »Turgor« hierbei eine wesentliche Rolle spielen wird, den ich überhaupt, ähnlich wie SCHAPER (02, vgl. z. B. S. 396), für einen sehr wesentlichen Faktor bei der Gestaltung des werdenden Organismus halte. Ob er für sich allein genügen kann, um das Zustandekommen einer »orientierten Zug- oder Druckspannung« zu erklären, vermag ich selbst nicht zu entscheiden. Möglicherweise muß man daran denken, daß Ungleichmäßigkeit des Wachstums in verschiedenen Richtungen, vielleicht auch die Ausbildung axialer Skeletorgane (Chorda) oder die frühzeitige Entwicklung und Aktivitätsmöglichkeit längsgerichteter Muskulatur von Bedeutung sein könnten. Für letzteres Moment würde namentlich die Analogie der bindegewebigen und cuticularen Strukturen bei Amphibienlarven, Chaetopoden und Nematoden sprechen, bei welchen die Längsmuskulatur überwiegt, oder, wie bei den Nematoden, ausschließlich vorhanden ist. Gegen eine Bedeutung derartiger Momente kann allerdings andererseits die Ausbildung ähnlicher Strukturen bei Insekten geltend gemacht werden, deren Chitincuticula sehr frühzeitig erhärtet und bei welchen jene Momente wohl weniger in Frage kommen können. Jedenfalls ist dies ein Punkt, welcher eine besondere Untersuchung, vorwiegend mechanischer Natur, erforderlich machen dürfte.

Heidelberg, den 15. Oktober 1907.

Literaturverzeichnis¹.

1840. ASCHERSON, Die Hautdrüsen der Frösche. In: MÜLLERS Arch. f. Anat. u. Physiol. 1840.
1891. D. BARFURTH, Zur Regeneration der Gewebe. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXXVII.
1898. E. BETHGE, Das Blutgefäßsystem von Salamandra maculata, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus usw. In: Diese Zeitschrift. Bd. LXIII.
1903. *W. BIEDERMANN, Geformte Sekrete. In: Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. II.
1866. H. BOLAU, Beiträge zur Kenntnis der Amphibienhaut. Dissertat. Göttingen.
1899. A. BRANCA, Recherches sur la cicatrisation épithéliale (épithéliums pavimenteux stratifiés). In: Journ. anat. et physiol. (Paris) Année 35.
1873. E. BUGNION, Recherches sur les organes sensitifs, qui se trouvent dans l'épiderme du protée et de l'axolotl. In: Bull. Soc. Vaud. Sc. nat. No. 70.
1892. *O. BÜTSCHLI, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig.

¹ Die mit einem * versehenen Arbeiten enthalten keine Angaben über das Corium der Amphibien, sondern sind aus andern Gründen im Text der Arbeit angeführt.

1898. *O. BÜTSCHLI, Untersuchungen über Strukturen usw. Leipzig.
1883. A. CANINI, Die Endigungen der Nerven in der Haut des Froschlarvenschwanzes. In: Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abtlg.
1885. J. CARRIÈRE, Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des *Siredon pisciformis*. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXIV.
1867. CIACCIO, Intorno alla minuta fabbrica della pelle della Rana esculenta osservazioni microscopiche. In: Giornale di Sc. Nat. ed Econom. Vol. II. Palermo.
1899. G. E. COGHILL, Nerve termini in the skin of the common Frog. In: Journ. comparat. Neurol. Vol. IX.
1849. J. N. CZERMAK, Über die Hautnerven des Frosches. In: MÜLLERS Arch. f. Anat. u. Physiol.
1876. DITLEVSEN, Beitrag zur Kenntnis der Nerven der Oberhaut. In: Centralbl. f. d. medic. Wissenschaft.
1866. C. J. EBERTH, Zur Entwicklung der Gewebe im Schwanz der Froschlarven. In: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. II.
1869. — Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie der Froshhaut. Leipzig.
1896. *V. v. EBNER, Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. In: Diese Zeitschr. Bd. LXII.
1906. *— Über die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen, insbesondere im Zahnbein. In: Sitzber. kais. Akad. Wiss. Wien. Math. nat. Cl. CXV. Bd. Abth. III.
1885. S. EHRMANN, Untersuchungen über die Physiologie und Pathologie des Hautpigmentes. In: Vierteljahrsschr. f. Dermatol. u. Syphilis.
1892. — Zur Kenntnis von der Entwicklung und Wanderung des Pigments bei den Amphibien. In: Arch. f. Dermatol. u. Syphilis. XXIV. Jahrg.
1896. — Das melanotische Pigment und die pigmentbildenden Zellen des Menschen und der Wirbeltiere in ihrer Entwicklung usw. In: Biblioth. med. Abthlg. D. II. Heft 6.
1887. *H. EISIG, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. In: Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. XVI. Monogr.
1904. C. O. ESTERLY, The structure and regeneration of the Poison-glands of *Plethodon*. In: Publicat. Univers. California. Berkeley.
1896. E. FICALBI, Ricerche sulla struttura minuta delle pelle degli Anfibi. In: Atti R. Accad. Pelorit. Messina. Anno XI.
1891. G. FISCHER, Beiträge zur Kenntnis des Geotriton fuscus. In: Verhandl. Phys. med. Gesellsch. Würzburg. N. F. Bd. XXV.
1880. P. FRAISSE, Beiträge zur Anatomie von *Pleurodeles waltlii*. In: Arb. Zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. V.
1885. — Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren. Cassel und Berlin.
1886. S. FRENKEL, Nerv und Epithel des Froschlarvenschwanzes. In: Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abtlg.
1904. E. GAUPP, A. ECKERS und R. WIEDERSHEIMS Anatomie des Frosches. Dritte Abtheilung; 2. Auflage. Braunschweig.
1898. C. GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, mit Berücksichtigung der Wirbellosen. I. Bd. Leipzig.

1875. A. GOETTE. Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig.
1895. G. GRÖNBERG und A. v. KLINCKOWSTRÖM. Zur Anatomie der *Pipa americana*. I. Integument. In: Zool. Jahrb. Abtlg. für Anat. und Ontogen. Bd. VII.
1885. B. HALLER. Über das blaue Hochzeitskleid des Grasfrosches. In: Zool. Anz. 8. Jahrg.
1904. *F. C. C. HANSEN, Untersuchungen über die Gruppe der Binde-substanzen. I. Der Hyalinknorpel. In: Anatom. Hefte. Abtlg. I. Bd. XXVII.
1888. *B. HATSCHEK. Über den Schichtenbau von *Amphioxus*. In: Anat. Anz. 3. Jahrg.
1907. *M. HEIDENHAIN. Plasma und Zelle. I. Abtlg. I. Liefg. In: K. v. BARDELEBEN, Handbuch d. Anatomie. Liefg. 14. Jena.
1856. A. HENSCHKE, Über die Drüsen und glatten Muskeln in der äußeren Haut von *Rana temporaria*. In: Diese Zeitschr. Bd. VII.
1864. V. HENSEN, Über die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanz d. Froschlarve. In: VIRCHOWS Arch. f. pathol. Anat. Bd. XXXI.
1868. — Über die Nerven im Schwanz der Froschlarven. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. IV.
1898. C. L. HERRICK, and G. E. COGHILL, The somatic equilibrium and the nerve endings in the skin. In: The Journ. Comparat. Neurol. Vol. VIII.
- 1873—78. C. K. HOFFMANN, Amphibien. In: BRONNS Klassen u. Ordn. d. Tierreichs. VI. Bd. 2. Abtlg. Leipzig u. Heidelberg.
1885. G. B. HOWES, Atlas of practical elementary Biology. 1885.
1891. JARISCH, Über die Anatomie und Entwicklung des Oberhautpigments beim Frosche. In: Arch. Dermatol. u. Syphil. 23. Jahrg.
1882. N. KASTSCHENKO, Über die Krappfärbung der Froschgewebe. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXI.
1894. H. KLAATSCH, Über die Herkunft der Skleroblasten. In: Morphol. Jahrb. Bd. XXI.
1870. E. KLEIN, Beiträge zur Kenntnis der Nerven des Froschlarvenschwanzes. In: Sitzber. k. Akad. Wiss. Wien. Math. Nat. Cl. Bd. LXI. I. Abt.
1886. A. KÖLLIKER, Histologische Studien an Batrachierlarven. In: Diese Zeitschr. Bd. XLIII.
1895. C. KOHL, Rudimentäre Wirbeltieraugen. In: Biblioth. zool. Heft 14.
1906. *F. KRAUS, Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. LXVII.
1903. *E. LAGUESSE, Sur l'histogénèse de la fibre collagène et de la substance fondamentale dans la capsule de la rate chez les Sélaciens. In: Arch. Anat. Microsc. Paris. T. VI.
1851. *F. LEYDIG, Über die Haut einiger Süßwasserfische. In: Diese Zeitschr. Bd. III.
1853. — Anatomisch-histologische Untersuch. über Fische und Reptilien. Berlin.
1857. — Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt a. M.
1864. — Vom Bau des tierischen Körpers. Handbuch der vergleichenden Anatomie. I. Bd. Tübingen.
1867. — Über die Moleche (*Salamandrina*) der württembergischen Fauna. In: Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 33.
1868. — Über Organe eines sechsten Sinnes. In: Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Vol. XXXIV.

- 1876a. F. LEYDIG. Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. XII.
- 1876b. — Über die Schwanzflosse, Tastkörperchen und Endorgane der Nerven bei Batrachiern. In: Ebenda. Bd. XII.
- 1876c. — Über den Bau der Zehen bei Batrachiern und die Bedeutung des Fersenhöckers. In: Morph. Jahrb. Bd. II.
- 1876d. — Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. In: Ebenda. Bd. II.
1877. — Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn.
- 1879a. — Neue Beiträge zur anatomischen Kenntnis der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. In: Festschrift z. Feier d. 100 jähr. Bestehens d. Naturf. Gesellsch. Halle a. S.
- 1879b. — Die Rippenstacheln des *Pleurodeles waltlii*. In: Arch. f. Naturgesch. XLV. Jahrg. I. Bd.
1885. — Zelle und Gewebe. Bonn 1885.
- 1892a. — Integument brünstiger Fische und Amphibien. In: Biol. Centralbl. XII. Bd.
- 1892b. — Zum Integument niederer Wirbeltiere abermals. In: Ebenda. Bd. XII.
1889. A. LOOSS. Über Degenerationserscheinungen im Tierreich usw. In: Preisschrift d. fürstl. JABLONOWSKISCHEN Gesellsch. Leipzig.
1886. A. B. MACALLUM. The Nerve Terminations in the Cutaneous Epithelium of the Tadpole. In: Quart. Journ. Microsc. Sc. Vol. XXVI.
1894. J. H. MASSIE. Glands and Nerve-Endings in the Skin of the Tadpole. In: Journ. Comp. Neurol. Vol. IV.
1892. F. MAURER. Die Entwicklung des Bindegewebes bei *Siredon pisciformis* und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. In: Morph. Jahrb. Bd. XVIII.
1894. — Glatte Muskelzellen in der Cutis der Anuren und ihre Beziehung zur Epidermis. In: Ebenda. Bd. XXI.
1895. — Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig.
1898. — Die Vascularisierung der Epidermis bei anuren Amphibien zur Zeit der Metamorphose. In: Morph. Jahrb. Bd. XXVI.
1880. F. MERKEL. Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere. Rostock.
1884. P. MITROPHANOW. Über die Endigungsweise der Nerven im Epithel der Kaulquappen. In: Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abtlg.
1895. W. NOETZEL. Die Rückbildung der Gewebe im Schwanz der Froschlarve. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. XLV.
1885. PAULICKI. Über die Haut des Axolotls. In: Ebenda. Bd. XXIV.
1882. W. PFITZNER. Nervenendigungen im Epithel. In: Morph. Jahrb. Bd. VII.
1901. S. PROWAZEK. Zur Regeneration des Schwanzes der urodelen Amphibien. In: Arb. Zool. Inst. Wien Bd. XIII.
1889. C. RABL. Über die Prinzipien der Histologie. In: Verhandl. Anat. Gesellschaft. 3. Versamml. Berlin.
1894. — Über die Herkunft des Skelets. In: Ebenda. 8. Vers. Straßburg i. E.
1847. H. RATHKE. Über die Beschaffenheit der Lederhaut bei Amphibien und Fischen. In: Arch. f. Anat. u. Physiol.
1852. R. REMAK. Über die Entstehung des Bindegewebes und des Knorpels. In: Ebenda.

1855. R. REMAK, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin.
1887. P. u. F. SARASIN, Ergebnisse naturwissensch. Forschungen auf Ceylon. II. Bd. 2. Heft. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle *Ichthyophis glutinosus*. Wiesbaden.
1905. *J. SCHAFFER, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. II. In: Diese Zeitschr. LXXX. Bd.
1902. *A. SCHAPER, Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. In: Arch. f. Entwickl.-Mech. Bd. XIV.
1902. K. C. SCHNEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
- 1891a. A. SCHUBERG, Über den Bau und die Funktion der Haftapparate des Laubfrosches. In: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. X.
- 1891b. — Über den Zusammenhang von Epithel- und Bindegewebszellen. In: Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. Leipzig.
- 1891c. — Über den Zusammenhang von Epithel- und Bindegewebszellen. In: Sitzber. Würzburger Phys. med. Gesellsch.
1893. — Über den Zusammenhang verschiedenartiger Gewebezellen im thierischen Organismus. In: Ebenda.
1902. — Über Zellverbindungen. Vorläuf. Bericht I. In: Verhandl. Nat.-med. Verein Heidelberg. N. F. VII. Bd.
1903. — Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.
- 1907a. — Über Zellverbindungen. Vorläuf. Bericht II. In: Verhandl. Nat.-med. Verein Heidelberg. N. F. VIII. Bd.
- 1907b. — Über Zellverbindungen. In: Verhandl. Anat. Gesellsch. 21. Versamml. Würzburg.
- 1907c. — Untersuchungen über Zellverbindungen. II. Teil. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXXVII.
1889. P. SCHULTZ, Über die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. XXXIV.
1905. O. SCHULTZE, Beiträge zur Histogenese des Nervensystems. I. In: Ebenda. Bd. LXVI.
1867. F. E. SCHULZE, Epithel- und Drüsenzellen. In: Ebenda. Bd. III.
1888. — Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven. I. In: Abhandl. K. Preuß. Akad. Wiss. Berlin.
1891. O. SEECK, Über die Hautdrüsen einiger Amphibien. Dissert. Dorpat.
1865. L. STIEDA, Über den Bau der Haut d. Frosches. In: Arch. f. Anat. u. Physiol.
1903. *K. F. STUDNIČKA, Histologische und histogenetische Untersuchungen über das Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. In: Anat. Hefte. I. Abth. Bd. XXI.
1899. *B. SUKATSCHOFF, Über den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern. In: Diese Zeitschr. Bd. LXVII.
1867. O. SZCZESNY, Beiträge zur Kenntnis der Textur der Froshhaut. Dissertation Dorpat.
1907. *A. v. SZILY, Histiogenetische Untersuchungen. Erster Teil. In: Anatom. Hefte. XXXIII. Bd.
1900. W. TONKOFF, Über die elastischen Fasern in der Froshhaut. In: Arch. mikroskop. Anat. Bd. LVII.

1894. *A. VAN BÖMMEL, Über Cuticularbildungen bei einigen Nematoden. In: Arb. zool. Inst. Würzburg. Bd. X.
1899. O. WEISS, Über die Hautdrüsen von *Bufo cinereus*. In: Arch. mikrosk. Anat. LIII. Bd.
1902. E. ZIEGLER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena.

Untersuchungsmaterial und Technik.

Das verwandte Material wurde größtenteils von mir selbst konserviert, teils mit Sublimat, Sublimatessigsäure, HERMANN'Scher Flüssigkeit oder andern Gemischen, teils einfach in Alkohol.

Als Färbungen dienten im wesentlichen die gleichen Methoden, über welche ich in den Untersuchungen über Zellverbindungen (03 u. 07c) berichtet habe und auf welche hiermit verwiesen wird. Für die collagenen Elemente bewährte sich vor allem die VAN GIESON'Sche Methode (auch in der von WEIGERT angegebenen Modifikation) und die MALLORY'Sche Färbung. Elastische Fasern wurden nach UNNA-TÄNZER oder WEIGERT, die zelligen Elemente des Bindegewebes mit meiner Dahliamethode nachgewiesen.

Zur Einbettung wurde außer Paraffin auch Celloidin benutzt, und zwar bei Untersuchung des Coriums der ausgebildeten Amphibien fast ausschließlich.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren wurden unter Benutzung eines ZEISS'Schen Mikroskops mit dem ABBÉ'Schen Zeichenapparat auf Objektstichhöhe entworfen.

Die Angaben über die Schnittrichtung sind stets in Beziehung auf das ganze Tier zu verstehen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

<i>a</i> , aufsteigende Bindegewebsbündel;	<i>ds</i> , Schleimdrüsen;
<i>bg</i> , Blutgefäße;	<i>ep</i> , Epidermis;
<i>c</i> , Corium;	<i>gz</i> , Grenzzone der inneren Coriumlage;
<i>c_a</i> , äußere Coriumlage;	<i>m</i> , glatte Muskelfasern des Coriums;
<i>c_i</i> , innere Coriumlage;	<i>M</i> , Körpermuskulatur;
<i>c_m</i> , mittlere Coriumlage;	<i>ps</i> , perforierende Stränge des Coriums;
<i>dg</i> , Giftdrüsen;	<i>sc</i> , Unterhautbindegewebe.

Die elastischen Fasern sind durch rotbraune, die Pigmentzellen durch schwarze Färbung wiedergegeben.

Tafel I.

Fig. 1. *Salamandra maculosa* Laur.; erwachsenes Tier. Haut vom Rücken. Querschnitt durch den Drüsenwulst. Die Giftdrüse (*dg*) befindet sich nach innen vom Corium. — 70 % Alkohol. Boraxkarmin. Celloidin. VAN GIESON Kanadabalsam. — Oc. I. Obj. C. Zeichenapparat.

Fig. 2. *Salamandra maculosa* Laur.; erwachsenes Tier. Haut von der Kehle. Längsschnitt. Elastische Fasern. — Sublimatessigsäure. Celloidin. Orcein. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. C. Zeichenapparat.

Fig. 3. *Rana esculenta* L.; erwachsenes Tier. Haut vom Rücken. Querschnitt durch den Drüsenwulst. — 70 % Alkohol. Celloidin. VAN GIESON. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. A. Zeichenapparat.

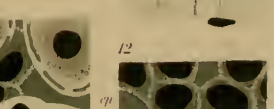
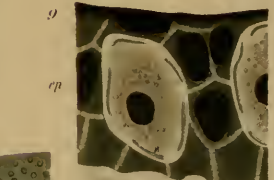
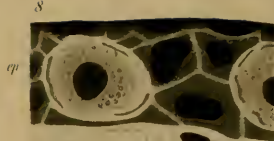
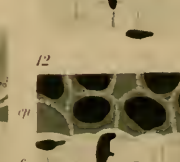
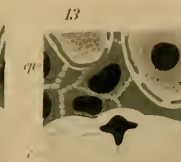
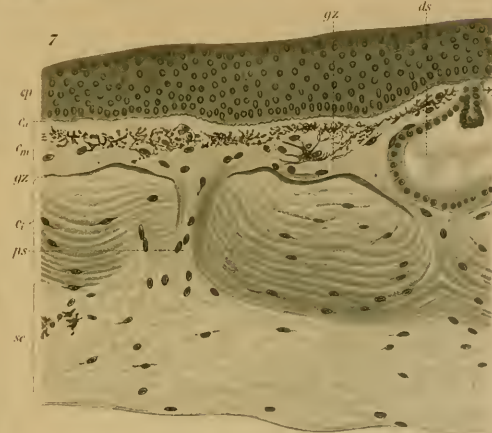
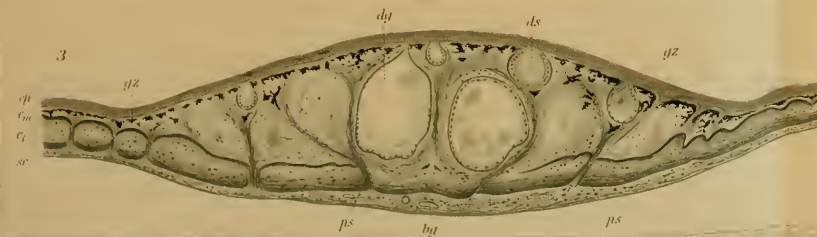
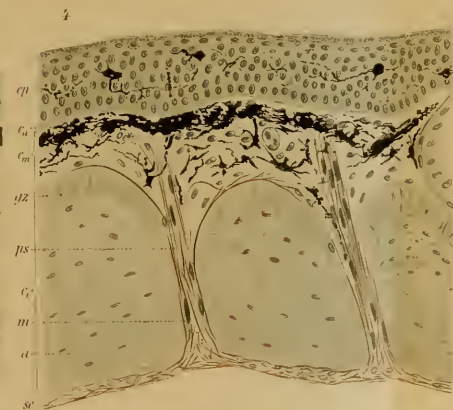
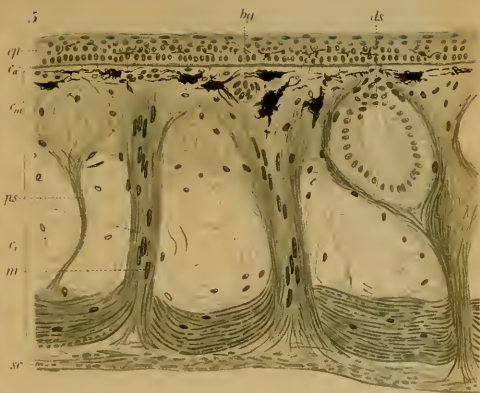
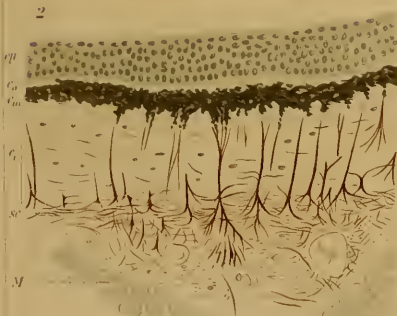
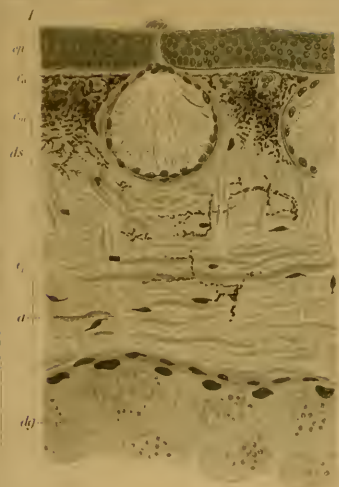
Fig. 4. *Rana esculenta* L.; erwachsenes Tier. Haut vom Rücken. Querschnitt. — 70 % Alkohol. Celloidin. Boraxkarmin. Orcein. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. D. Zeichenapparat.

Fig. 5. *Rana arvalis* Nilss.; erwachsenes Tier. Haut vom Rücken. Alkohol. Celloidin. VAN GIESON. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. D. Zeichenapparat.

Fig. 6. *Bombinator pachypus* Bonap. Haut vom Bauch. Querschnitt. Alkohol. Celloidin. Boraxkarmin. Orcein. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. D. Zeichenapparat.

Fig. 7. *Pelobates fuscus* (Laur.); Haut vom Rücken. Querschnitt. Alkohol. Boraxkarmin. Hämatoxylin in Wasser 0,1 %, Kali chrom. 1 %. Paraffin. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. D. Zeichenapparat.

Fig. 8—15. *Siredon pisciformis* Shaw. Larve von 56 mm Länge. Querschnitte durch das Corium, teils von der Seite (Fig. 8, 9, 11, 12, 13, 14), teils von der Bauchseite (Fig. 10, 15). Einwanderung von Zellen ins Corium. — Sublimatessigsäure. Paraffin. Dahlia. Tannin. Brechweinstein. Kanadabalsam. — Oc. 1. Obj. F. Zeichenapparat.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [90](#)

Autor(en)/Author(s): Schuberg August

Artikel/Article: [Beiträge zur vergleichenden Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien 1-72](#)