

Grad der Orientierung der Leptonen (Streuwinkel zwischen 81 und 88°) ist jedenfalls ein ausgezeichnete Beweis für die überaus hohe *Empfindlichkeit der polarisationsmikroskopischen Methode*, welche theoretisch auszuwerten wohl lohnt¹⁴. Andererseits ist bei Konstanz aller andern den Orientierungsgrad beeinflussenden Variablen (s. oben) die experimentelle Dehnung, vor allem jene innerhalb der „Elastizitätsgrenze“ der Biogele, ein sicheres

¹⁴ H. H. Pfeiffer, Nature [London] **143**, 335 [1939]; vergl. auch l. c.⁴.

Mittel zur Herbeiführung einer Verstärkung der Orientierung.

Die zahlreichen Kollegen, welche die Untersuchungen vor allem auch durch Hilfe bei der Ausgestaltung der Versuchs- und Messungsvorrichtungen gefördert haben, können nicht gut einzeln aufgeführt werden. Vor allen andern aber sei hier nochmals Prof. Dr. Fr. Vlès (früher Straßburg), Prof. Dr. W. J. Schmidt (Gießen), Prof. Dr. A. Frey-Wyssling (Zürich), Dr. D. Vermaas (Utrecht), Dr. H. Freund (Wetzlar) und Dr. K. Albrecht (zuletzt Rathenow) der Ausdruck *verbindlichen Dankes* wiederholt.

Über die Tonofibrillen in der Wirbeltierepidermis, insbesondere bei *Hyla*

Von WILHELM J. SCHMIDT

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen

Herrn Dr. med. et phil. h. c. Ernst Leitz in Wetzlar zum 75. Geburtstage

(Z. Naturforschg. **1**, 464—468 [1946]; eingegangen am 28. Mai 1946)

Nach allgemeiner Auffassung verlaufen die Tonofibrillen der Wirbeltierepidermis in Richtung des vorherrschenden Zuges und fangen diesen auf. Solche funktionelle Deutung wird besonders dadurch gestützt, daß mit einer von der Norm abweichenden Zugbeanspruchung auch eine entsprechende Änderung gegenüber dem gewöhnlichen Verlauf dieser Fibrillen besteht (Epithel der Haftscheibe gewisser Knochenfische). Und daß eine Ursache der Tonofibrillenentstehung eben dieser Zug ist, bezeugt das Auftreten besonderer Tonofibrillenstrukturen an lokal beanspruchten Epidermisstellen (z. B. Tonofibrillensehnen der Hautmuskelchen von Anuren). Jedoch dürfte der Zug nicht etwa unmittelbar das submikroskopische cytoplasmatische Gerüstwerk aus Proteinfadenmolekeln faserig verformen, sondern nur eine „Auslösung“ für die Fibrillenbildung darstellen. Denn man kennt auch Tonofibrillen — und darunter die mächtigsten überhaupt vorkommenden —, die distal *frei* im Cytoplasma ihrer Bildungszellen enden und daher während ihrer Entstehung keiner wesentlichen Zugbeanspruchung unterliegen können, übrigens auch andere Funktionen wie gewöhnlich vollziehen (Sinnes- und Haftborsten der Geckoniden). So liegt die Vorstellung nahe, die Tonofibrillenbildung vollziehe sich — gleich der anderer intra- und extracellulärer Fibrillen — durch einen Wachstumsprozeß, einen Polymerisationsvorgang, bei dem Proteingrundbausteine zu parallelisierten Fadenmolekeln sich ordnen. Diese *Fibrillenkeime* vergrößern sich durch weitere geordnete Anfügung von Bildungsmaterial; stellen sie sich in die Richtung des vorherrschenden Zuges ein, so auch die aus ihnen heranwachsenden Fibrillen. Untersuchung der Epidermis von *Hyla* in polarisiertem Licht ließ um die obengenannten „Sehnen“ herum *Tonofibrillenringe* nachweisen, und ähnlich auch um den bisher unbekannten *Tonofibrillenkegel* in der Mündungszelle der Hautdrüsen. Die funktionelle Bedeutung des Ringes liegt im ersten Falle wohl darin, daß er einer Stauchung der Sehne vorbeugt und den an ihr ansetzenden Zug auch seitlich auf die Nachbarschaft verteilt. Der Tonofibrillenkegel um die Drüsenmündung herum aber fängt den Zug auf, dem der Ausführungsgang bei praller Füllung des Säckchens mit Sekret unterliegt, während die Umgürtung des Kegels einer Erweiterung des Mündungskanals durch diesen Zug und beim Auspressen des Sekretes entgegenwirkt.

Es ist seit langem bekannt¹, daß die Epidermis der Wirbeltiere die Neigung hat, im Cytoplasma ihrer Zellen eine faserige Struktur aus Proteinmaterial (Plasmafaserung, Tonofibrillen)

¹ Vergl. z. B. M. Heidenhain, Plasma und Zelle **I**, 2. Jena 1911, S. 957—972; W. Biedermann, Vergleich-

auszubilden, welche — durch Vermittelung von Zellbrücken — die Oberhaut als ein Ganzes durchzieht. Diesem „Tonofibrillensystem“ wird die Aufgabe zugesprochen, die Epidermis zu festigende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere, *Ergebn. Biol.* **1**, S. 1—342 (S. 103—109) [1926].



Dieses Werk wurde im Jahr 2013 vom Verlag Zeitschrift für Naturforschung in Zusammenarbeit mit der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften e.V. digitalisiert und unter folgender Lizenz veröffentlicht: Creative Commons Namensnennung-Keine Bearbeitung 3.0 Deutschland Lizenz.

Zum 01.01.2015 ist eine Anpassung der Lizenzbedingungen (Entfall der Creative Commons Lizenzbedingung „Keine Bearbeitung“) beabsichtigt, um eine Nachnutzung auch im Rahmen zukünftiger wissenschaftlicher Nutzungsformen zu ermöglichen.

This work has been digitalized and published in 2013 by Verlag Zeitschrift für Naturforschung in cooperation with the Max Planck Society for the Advancement of Science under a Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Germany License.

On 01.01.2015 it is planned to change the License Conditions (the removal of the Creative Commons License condition “no derivative works”). This is to allow reuse in the area of future scientific usage.

gegenüber den Beanspruchungen, die sie von außen und innen her erleidet. Die Tonofibrillen spielen also eine ähnliche Rolle wie die kollagenen Fasern in bindegewebigen Strukturen; jedoch verdient Hervorhebung, daß sie — anders als diese — eine gewisse elastische Dehnbarkeit besitzen, wie sie vor allem durch die α - β -Umwandlung des Keratins belegt wird; es tritt also hier zu den auf der Anordnung beruhenden Leistungen von Fibrillen noch ein feinbauliches Moment (ähnlich wie beim Elastin). Weiter liefern die Tonofibrillen das Material für den Verhornungsprozeß, der als eine an ihnen ablaufende topochemische Reaktion aufzufassen ist, deren Wesen im einzelnen freilich noch der Klärung bedarf.

Die eben erwähnte funktionelle Deutung geht einmal von der allgemeinen Erwägung aus, daß durch Interzellularräume getrennte und nur durch feinste plasmatische Brücken verbundene Zellen unter allen Umständen mehr Zusammenhalt besitzen, wenn sie von durchlaufenden Fibrillen durchzogen werden, als wenn ein solches Fasersystem fehlte. Andererseits stützt sie sich auf den Verlauf der Tonofibrillen im einzelnen, der den zu erwartenden Beanspruchungen der Epidermis angepaßt erscheint. Meist findet man nämlich die Tonofibrillen — wenn man ihre *vorherrschende* Strichrichtung ins Auge faßt — in der tiefsten Schicht der Oberhaut senkrecht zur Epidermis-Coriumgrenze angeordnet, in der äußersten aber parallel zur Oberfläche. Zwischen diesen beiden Zonen mit gegensinniger Faserung vollzieht sich allmählich ein Übergang, was ihrer Trennung vorbeugt. Da nun Fibrillen zugfest, nicht aber knickfest sind, so müssen sie, um einer Beanspruchung zu widerstehen, stets in Richtung des Zuges verlaufen bzw. senkrecht zum gegebenen Druck. Reibung, Zerrung beanspruchen aber die äußeren Schichten der Epidermis schierend; die Tonofibrillen gehen also hier „zweckmäßig“ parallel der Hautoberfläche, und zwar nach allen Richtungen darin, um Spaltenbildung zu verhindern. Die tiefste Schicht der Epidermis jedoch befestigt die Oberhaut an der Unterlage, bekanntlich in der Art, daß die basalen Zellen sich mit winzigen Fransen in die „Basalmembran“ (kollagene Grenzlamelle) einsenken. Hier stoßen also zwei Schichten von sehr verschiedener histologischer Beschaffenheit und Festigkeit aneinander, und ihre unnachgiebige Verbindung wäre wohl kaum herbeizuführen, wenn das Cytoplasma

der basalen Zellen die gewöhnliche weiche Beschaffenheit hätte. Indem es aber reichlich Tonofibrillen parallel zur Achse dieser Zellen entwickelt, ja, diese Fibrillen in manchen Fällen bündelweise an kollagene Fasern anschließen, die aus dem Corium aufsteigen, wird einer Ablösung der Ober- von der Lederhaut vorgebeugt.

Das Vertrauen zu der genannten funktionellen Deutung der Tonofibrillen wird durch jene Fälle gefestigt, bei denen — im Gegensatz zu dem eben gekennzeichneten allgemeinen Verhalten! — auch in den äußersten Epidermisschichten die Tonofibrillen *senkrecht* zur Oberfläche verlaufen, zugleich mit Zugwirkung *senkrecht* zur Oberfläche. So verhält es sich im Epithel der Haftscheibe verschiedener Knochenfische². Auch ist erwähnenswert, daß in der larvalen Epidermis der Anuren Tonofibrillen einzig in den basalen Zellen zur Entwicklung kommen — die der Befestigung der Oberhaut an ihrer Unterlage dienen — und zwar als die merkwürdigen Eberthschen Figuren, die, von der Unterfläche einer Zelle ausgehend, nach Schleifenbildung wieder dahin zurückkehren, also den Bereich der Bildungszelle nicht überschreiten. Der Mangel von Tonofibrillen in den oberflächlichen Zellschichten könnte mit deren geringer Beanspruchung im Wasserleben zusammenhängen.

Wenn aber die Tonofibrillen in den Richtungen des vorherrschenden Zuges angeordnet erscheinen, liegt die Vermutung nahe, daß *dieser* ihre Entstehung hervorruft. Es wäre nun ihre Bildung als *unmittelbare* Folge der mechanischen Beanspruchung denkbar, indem die Proteinfadenmolekeln, die nach neuerer Auffassung das submikroskopische Gerüst des Cytoplasmas liefern, sich in der Zugrichtung parallelisieren und als Bündel von mikroskopischen Ausmaßen sichtbar würden, ähnlich wie die Fasern eines Wattebäuschchens beim Zerren zu größeren Strängen sich verfestigen. Tonofibrillenbildung wäre dann Umformung einer vorher wirren Textur. Es könnte aber auch der Zug im Cytoplasma der betroffenen Zellen *Neubildung* von Fibrillen auslösen, indem ein besonderes Proteinmaterial in

² W. J. Schmidt, a) Bau und Doppelbrechung des Haftscheibenepithels von *Cyclopterus lumpus*, Z. Zellforsch. 26, 696 [1937]; b) Bau und Doppelbrechung des Haftscheibenepithels von *Lepadogaster*, Z. Zellforsch. 27, 555 [1937]; c) Über das Epithel der Haftscheibe von *Liparis montagui* Donovan, Z. Anat. 107, 232 [1937].

einem Polymerisationsvorgang ausgeformt wird³. Werden dabei die Fibrillen-*Keime* durch Zugwirkung ausgerichtet, und erfolgt ihr Auswachsen durch geordnete Anfügung weiterer Grundbausteine, so kommt auch die Einordnung der Fibrillen in die Richtung vorherrschenden Zuges zustande. Die Richtungsänderung aber, welche die Fibrillen erfahren, wenn eine Zelle im Wachstum des Epithels von der Basis bis zur Oberfläche gelangt, mag nicht nur passives Geschehen gemäß der jeweiligen Beanspruchung sein, sondern dürfte, soweit die Zellen voll lebenskräftig, mit Einschmelzungs- und Neubildungsvorgängen Hand in Hand gehen. Nach eingetretener Keratinisation freilich wird es sich nur mehr um Verlagerung handeln.

Überlegungen, welche die Bedeutung des Zuges für die Bildung der Tonofibrillen herausstellen, schließen nicht aus, daß auch noch andere (und darunter erbliche) Einflüsse eine Rolle spielen. Denn man kann sich schwer vorstellen, daß die verhornten Tonofibrillenborsten, die sich auf der freien Oberfläche der Geckoniden-Epidermis wie ein dichter Besatz feinsten aufrecht stehender Härchen finden und bei der Bildung einer Epidermisgeneration in deren Innerem, und zwar in den sog. „äußeren Häutungszellen“ entstehen⁴, oder die ihnen gleichwertigen, aber viel größeren *Tastborsten* auf den Sinnesorganen der Geckoniden und einiger anderer Eidechsenfamilien, deren jede (s. *Geckolepis*) in einer Riesenzelle sich entwickelt⁵, oder gar die aus Tonofibrillenbündeln bestehenden *Haftbüschel* auf den Sohlen von Geckoniden und Uroplaten⁶ — man kann sich nicht vorstellen, daß bei der Differenzierung dieser Fasern, die distal *frei* im Cytoplasma ihrer Bildungszellen endigen, Zugwirkungen eine Rolle spielen. Hier bleibt, auch im Hinblick auf die artspezifische Gestaltung, mit Vorgängen zu rechnen, die zur Zeit noch nicht zu durchschauen

sind. Vielleicht wird man dem Verständnis der frei im Bildungsplasma endenden Tonofibrillen näher kommen unter Beachtung des Umstandes, daß sie proximal mit Interellularbrücken zusammenhängen: auf diesem Wege könnte eine erste Orientierung sich anbahnen, die in dem anschließenden Wachstumsvorgang beibehalten wird.

Es gilt also der Satz, daß *eine* und zugleich die am besten analysierbare Ursache für Bildung und Orientierung der Tonofibrillen der herrschende Zug ist. In diesem Sinne wird man ihre Entstehung und Funktion zunächst zu deuten versuchen, etwa die allgemeine Anordnung der Tonofibrillen in einem vielschichtigen Epithel (s. o.) mit der Vermehrung und Verlagerung seiner Zellen und den dadurch hervorgerufenen Spannungen in Zusammenhang bringen, also mit Vorgängen im Epithel selbst⁷. Daß aber auch Einwirkungen, welche die Epidermis von außen her treffen, Tonofibrillenbildung nach sich ziehen, belegt die Haut der Anuren: wo aus dem Corium die bekannten Bündelchen glatter Muskelfasern emporsteigen und an die Unterfläche der Epidermis ansetzen, da entwickeln sich *Tonofibrillensehnen*, und zwar nicht nur in jenen basalen Zellen, welche die Verknüpfung mit dem Muskelchen herbeiführen, sondern auch in den darüber befindlichen, ebenfalls noch dem Zuge unterliegenden; damit strahlt die Wirkung des Muskels bei seiner Kontraktion durch Vermittelung der Tonofibrillensehnen bis auf den festesten Teil der Epidermis, nämlich die Hornschicht, aus, womit ein Ablösen des Muskels von der weichen Unterfläche des Epithels verhindert wird⁸ (vergl. Abb. 1).

Das bequemste Mittel, den vorherrschenden Tonofibrillenverlauf in einem Epithel zu ermitteln, ist die *Untersuchung in polarisiertem Licht*; denn diese Fibrillen sind, gleich anderen Proteinfasern, positiv doppelbrechend mit längs verlaufender

³ Vergl. W. J. Schmidt, Polarisationsoptische Erforschung des submikroskopischen Baues tierischer Zellen und Gewebe, Verh. dtsch. zool. Ges. 1939, 303 bis 389 (s. S. 326).

⁴ W. J. Schmidt, Studien am Integument der Reptilien. I. Die Haut der Geckoniden, Z. Zool. 101, 139 [1912].

⁵ W. J. Schmidt, Über die aus Tonofibrillen hervorgehenden Tastborsten der Eidechsen, Z. Zellforsch. 1, 327 [1924].

⁶ W. J. Schmidt, Studien am Integument der Reptilien, IV. *Uroplatus fimbriatus* (Schneid.) und die Geckoniden, Zool. Jahrb. (Anat.) 36, 377 [1913].

⁷ Schon v. Ebner (Untersuchungen über die Aniso-

tropie organisierter Substanzen, Leipzig 1882) hatte die gegensätzlichen Spannungen erörtert, die sich beim Wachstum eines vielschichtigen Epithels in seinen äußeren und inneren Schichten ausbilden (S. 206, a. a. O.).

⁸ W. J. Schmidt, Über die Beziehung der glatten Muskelzellen in der Haut vom Laubfrosch zum Epithel, Anat. Anz. 51, 289 [1918]; Sind die Muskelzellen in den perforierenden Bündeln der Haut bei *Rana* ektodermalen Ursprungs? Anat. Anz. 52, 115 [1919]; Die Ontogenie der glatten Muskelzellen in der Froschhaut, ein Beispiel für die Differenzierung der Epidermis durch Muskelzug, Z. allg. Physiol. 18, 317 [1920].

optischer Achse⁹. Zwar gibt es auch Färbungen für die Darstellung der Tonofibrillen; aber sie sprechen nicht leicht an und können dort versagen, wo dichte Packung der Fibrillen zu unterschiedloser Tönung führt, in der Einzelheiten nicht mehr hervortreten. Die Untersuchung im Polarisationsmikroskop aber läßt selbst unter solchen Umständen nicht im Stich, indem aus der Optik der allgemeine Verlauf der Tonofibrillen sogar dann entnommen werden kann, wenn sie einzeln nicht sichtbar sind. So verhält es sich z. B. bei den platten, vollkommen *verhornten Zellen der Reptilienepidermis*, die einen dicken, oft ganz homogenen Keratinmantel besitzen; gemäß der Polarisationsoptik (Auslöschung tangential auf dem Querschnitt der Epidermis, positives Vorzeichen in bezug auf diese Richtung) aber müssen die Tonofibrillen in der Fläche des Hornmantels ziehen. Oder im *vorderen Corneaepithel* zeigen Außen- und Innenschicht entgegengesetztes Vorzeichen der Doppelbrechung und bekunden damit den gegensätzlichen Verlauf der Cytoplasmadifferenzierung in der oberflächlichen und tiefen Lage, wie er vielschichtigen Epithelien, insbesondere den verhornten, allgemein zukommt (s. o.), — ohne daß es bisher gelungen wäre, färbereich Tonofibrillen im Hornhautepithel nachzuweisen.

Querschnitte durch die Haut des Laubfrosches (Hyla arborea), ungefärbt in Canadabalsam eingeschlossen, zeigen die allgemeine Anordnung der Tonofibrillen zart ausgeprägt im *Polarisationsbild*: in der tiefen Lage eine feine Streifung senkrecht zur Coriumgrenze, in der äußersten die einheitlich erhellte Hornschicht. Wo aber die oben erwähnten glatten Hautmuskelchen an die Epidermis ansetzen, da verraten sich die sie fortführenden *Tonofibrillensehnen* (Abb. 1, S) durch stär-

kere Erhellung; wie zu erwarten, geben sie positives Vorzeichen der Doppelbrechung zur Länge. Auf einem *Flachschnitt* durch die untere Hälfte der Epidermis verhalten sich die Sehnen, weil quer zu ihrer optischen Achse getroffen, polarisationsoptisch neutral, bleiben also unsichtbar. Trotzdem kann man ihren Ort mit Leichtigkeit ermitteln; denn er wird von einem negativen Polarisationskreuz umzogen, das in den unmittelbar

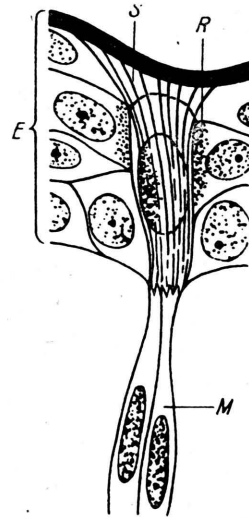


Abb. 1. *Hyla arborea*, Querschnitt der Haut, Ansatz eines Hautmuskelchens (M) an die Epidermis (E): S die Tonofibrillensehne, R der Tonofibrillenring (eingetragen auf Grund der polarisationsoptischen Beobachtungen am Quer- und Flachschnitt der Haut).

an die Sehnenzelle angrenzenden Elementen zur Ausbildung kommt; diese Optik kündigt zirkularen Verlauf der Tonofibrillen im Umkreis der Sehne an: es liegt ein *Tonofibrillenring* (R, Abb. 1) vor, der die Sehne umgürtet. Die Ringe finden sich meist gruppenweise beieinander und lassen die Verteilung der Sehnen und damit auch der Hautmuskelchen übersichtlicher im Flachschnitt ermitteln, als es auf anderem Wege möglich wäre. Auch am Querschnitt der Haut verraten sich die Ringe; zwar bleiben sie, radial durchschnitten, der quergetroffenen Tonofibrillen halber optisch unwirksam. Aber ihre Gegenwart kündigt sich darin an, daß links und rechts von der längsgetroffenen Sehne den basalen Zellen die sonst vorhandene zart aufleuchtende Längsstreifung fehlt.

Will man den Ringen um die Sehnen eine funktionelle Bedeutung im Sinne der einleitenden Aus-

⁹ W. J. Schmidt, Über den Nachweis der Epidermis-Tonofibrillen bei *Emyda* in polarisiertem Licht, Arch. Zellforsch. 16, 1 [1921]. — Über Verwendung des polarisierten Lichtes zur Erforschung des Tonofibrillenverlaufes s. u. a.: W. J. Schmidt, Die Bausteine des Tierkörpers in polarisiertem Lichte, Bonn 1924; V. Patzelt, Zum Bau der menschlichen Epidermis, Z. mikr. anat. Forsch. 5, 371 [1926]; Histologische und biologische Probleme der menschlichen Haut, ebendort 17, 253 [1929]; R. Nickel, Über den Bau der Hufhörchen und seine Bedeutung für den Mechanismus des Pferdehufes. Morph. Jahrb. 82, 119 [1938]; W. Fleroff, Structure fibrillaire de l'épithélium transitoire et propriétés optiques. Bull. Biol. & Méd. expér. U.R.S.S. 6, 719 [1938]. J. Salecker, Die fibrilläre Architektur der menschlichen Epidermis. Morph. Jahrb. 88, 225 [1943].

fürungen zusprechen, so kann ihre Leistung nur in einem Widerstand gegen tangentialen Zug im Umkreis der Sehne bestehen. Solche Spannung, die den Ring zu erweitern sucht, könnte dadurch auftreten, daß die Sehne bei Druck auf die Haut gestaucht wird, oder eher noch so, daß beim Zug des Muskels der trichterförmige Endabschnitt der Sehne in den Ring hineingepreßt wird. Damit gibt die Sehne einen Teil ihrer Beanspruchung an die Nachbarschaft ab.

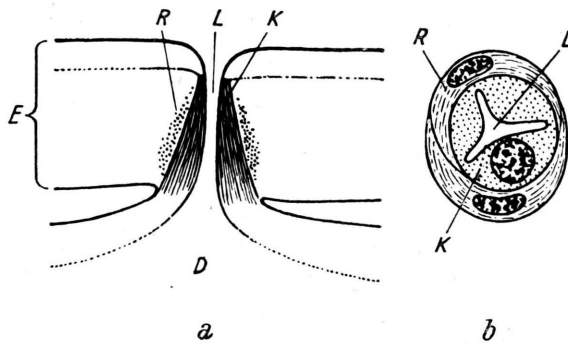


Abb. 2. *Hyla arborea*, a) Querschnitt der Haut, Mündung einer Drüse (D) in der Epidermis (E): K der Tonofibrillenkegel um das Lumen (L) des Ausführungsganges; R der den Kegel umgürtende Tonofibrillenring (Schema auf Grund der Polarisationsoptik, ohne Eintragung der Zellgrenzen); b) Drüsenmündung am Flachschnitt der Haut, Bezeichnungen wie a).

Sehr bemerkenswerte Tonofibrillenbildungen finden sich auch an der *Mündung der Hautdrüsen* vom Laubfrosch: Das Lumen des Ausführungsganges, oft von dreispaltigem Querschnitt (vergl. Abb. 2b), wird, soweit es das Stratum germinativum durchsetzt, von einer einzigen¹⁰ basalen Epithelzelle umschlossen, so daß es intracellular zu liegen scheint, während es tatsächlich in diese Zelle hineingepreßt wurde, oder die Zelle, wie man es auch ausdrücken kann, sich um den Gang herumgerollt hat, wobei die Naht, in der ihre aufeinanderstoßenden Ränder sich berühren, unkenntlich wird. An einem Querschnitt durch die Haut

¹⁰ Nach E. Tenenbaum (Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Hautdrüsen der einheimischen anuren Batrachier auf ökologischer Grundlage. *Zoologica* 30 [1930], Heft 78) liegen zwei „Schließzellen“ dem von verhornten Zellen ausgekleideten Gang an.

(Abb. 2a) zeigt sich zwischen gekreuzten Nicols um die Mündung ein hell aufleuchtender Kegel (K), in dessen Achse das Lumen (L) des Ganges verläuft. Dieser *Tonofibrillenkegel* reicht mit abgestumpfter Spitze bis zur Hornschicht, während seine Basis in den Anfang des Drüsen-säckchens (D) ausläuft. Er löscht annähernd längs zur Kegelachse aus und wirkt positiv nach dieser Richtung. Demnach besteht der Mantel des Mündungskegels aus dicht gedrängten, längs in Radialschnitten durch die Kegelachse verlaufenden Tonofibrillen; diese lassen sich am Flachschnitt durch die Haut unmittelbar sicherstellen (Abb. 2b): das Cytoplasma der Kegelzelle erscheint nämlich dicht mit Punkten erfüllt, die beim Bewegen der Mikrometerschraube sich in die Tiefe fortsetzen und somit die Querschnitte der Fibrillen sind. Demnach bleibt am Flachschnitt der Haut der Mündungskegel zwischen gekreuzten Nicols dunkel. In seinem Umkreis aber zeigt sich ein Polarisationskreuz von negativem Vorzeichen, das auf zirkular verlaufende Fibrillen verweist, also auf einen *Tonofibrillenring* (R, Abb. 2b) in jenen Zellen, die sich dem Mündungskegel gleich Halbmonden anschmiegen. Am Querschnitt der Oberhaut (Abb. 2a) wird der Ring mit seinen Fibrillen quer getroffen, so daß er sich optisch neutral verhält.

Die *Bedeutung des Mündungskegels* dürfte folgende sein: In dem Maße, wie im Drüsen-säckchen Sekret sich anhäuft, wird seine Wand zunehmend unter radiären Druck gesetzt, oder, was dasselbe ist, tangential gespannt. Diese Spannung fangen im Umkreis des Säckchens die mit der Füllung sich dehnenden glatten Muskelzellen auf — das weiche Cytoplasmen der z. Tl. riesigen Drüsenzellen wäre einer solchen mechanischen Leistung nicht gewachsen. Am Übergang des Säckchens in die Mündung aber greift die kontraktive Spannung auf den Ausführungsgang über und wird hier von dem Tonofibrillenkegel aufgenommen. Der *Fibrillenring* um den Kegel herum widerstrebt einer Erweiterung des Mündungskanals durch diesen Zug und auch, wenn das Sekret durch Kontraktion der glatten Muskelzellen des Säckchens auf die Oberfläche der Haut gepreßt wird.